



HAL
open science

Les ammonites du Pliensbachien et du Toarcien basal dans la carrière de la Roche Blain (Fresnay-le-Puceux, Calvados, Basse-Normandie, France). Taxonomie, implications stratigraphiques et paléobiogéographiques.

Jean-Louis Dommergues, Olivier Dugué, H. Gauthier, Christian Meister, Pascal Neige, D. Raynaud, X. Savary, M. Trevisan

► **To cite this version:**

Jean-Louis Dommergues, Olivier Dugué, H. Gauthier, Christian Meister, Pascal Neige, et al.. Les ammonites du Pliensbachien et du Toarcien basal dans la carrière de la Roche Blain (Fresnay-le-Puceux, Calvados, Basse-Normandie, France). Taxonomie, implications stratigraphiques et paléobiogéographiques.. *Revue de Paléobiologie*, 2008, 27 (1), pp.265-329. hal-00325239

HAL Id: hal-00325239

<https://hal.science/hal-00325239>

Submitted on 19 Aug 2019

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Les ammonites du Pliensbachien et du Toarcien basal dans la carrière de la Roche Blain (Fresnay-le-Puceux, Calvados, Basse-Normandie, France). Taxonomie, implications stratigraphiques et paléobiogéographiques.

Jean-Louis DOMMERGUES¹, Olivier DUGUÉ², Henri GAUTHIER[†], Christian MEISTER³,
Pascal NEIGE¹, Daniel RAYNAUD⁴, Xavier SAVARY⁵ & Marcel TREVISAN⁶

Résumé

Ce travail étudie les riches faunes d'ammonites du Pliensbachien et de la base du Toarcien dans la localité très fossilifère de la carrière de la Roche Blain (Calvados). Une cinquantaine d'espèces plienschbachiennes, récoltées dans une douzaine de niveaux distincts sont toutes décrites et illustrées. Leur préservation est parfois remarquable. Des structures fragiles comme les péristomes ou les mégastries sont assez souvent préservées. A l'exception de deux spécimens d'affinités téthysiennes (*Arietoceras* cf. *amalthei* (OPPEL, 1853) et *Dactylioceras* (*Eodactylites*) sp.), les ammonites récoltées à la Roche Blain se rattachent toutes, sans ambiguïté, aux faunes d'affinités nord-ouest européennes, largement dominantes à l'époque dans le Bassin anglo-normand. Les peuplements d'ammonites du Pliensbachien de la Roche Blain sont remarquablement diversifiés. La présence de deux espèces nouvelles (*Acanthopleuroceras gauthieri* nov. sp. DOMMERGUES & MEISTER et *Catriceras* (?) *rioulti* nov. sp. DOMMERGUES & MEISTER) est particulièrement remarquable. Les faunes d'affinités nord-ouest européennes sont bien connues et il est surprenant de découvrir deux formes notablement nouvelles dans un seul gisement du nord-ouest de l'Europe en général, et du Bassin anglo-parisien en particulier. Il existe aussi au sein des faunes récoltées à la Roche Blain un nombre important de spécimens relativement bien conservés mais difficiles à attribuer sans réserve à un genre et/ou à une espèce connue. Ces nombreuses formes difficiles à classer, et souvent laissées en nomenclature ouverte, renforcent l'originalité des faunes trouvées à la Roche Blain. L'explication de cette exceptionnelle diversité faunique est sans doute à rechercher dans le contexte paléogéographique plienschbachien des Campagnes de Caen et de Falaise formées d'écueils, de hauts-fonds, de sillons et de cuvettes plus ou moins profonds qui devaient offrir une très riche mosaïque de biotopes. Cette région de seuil proche de la bordure orientale du Massif armoricain était directement ouverte sur des zones moins agitées (plus profondes?) et/ou plus subsidentes du Bassin anglo-parisien. Des échanges fauniques faciles devaient exister tant avec les bassins de la Manche occidentale (e.g. Dorset) qu'avec le Bassin de Paris, mais aucun argument paléobiogéographique ne permet actuellement de privilégier l'une ou l'autre de ces sources de peuplement.

Mots-clés

Ammonites, Pliensbachien, Toarcien basal, Bassin anglo-parisien, Normandie, Systématique, Biostratigraphie, Paléobiogéographie, Paléobiodiversité.

Abstract

The Pliensbachian and early Toarcian ammonites of the Roche Blain Quarry (Fresnay-le-Puceux, Calvados, Basse-Normandie, France). Taxonomy and stratigraphical and palaeobiological implications.- This work is dedicated to the study of the rich ammonite faunas of the Pliensbachian and early Toarcian of the Roche Blain quarry (Calvados, France). About fifty Pliensbachian species have been collected in this fossiliferous locality. They are distributed in a dozen of distinct levels. Faunas are sometimes condensed. All the collected species are described (at least concisely) and illustrated. Some delicate traits like peristomes and/or subtle details of the shell surface are sometimes preserved. Excepted two taxa (*Arietoceras* cf. *amalthei* (OPPEL, 1853) and *Dactylioceras* (*Eodactylites*) sp.) clearly affiliated with the Tethyan (Mediterranean) faunas, all the ammonites collected in the Roche Blain quarry are obviously connected with the north-west European palaeobiogeographical province. A number of the Pliensbachian ammonite assemblages of the

¹ Centre des Sciences de la Terre, Université de Bourgogne, CNRS, UMR 5561, Biogéosciences Dijon, 6 Boulevard Gabriel, F-21000 Dijon, France. E-mail : Jean-Louis.Dommergues@u-bourgogne.fr

² Département des Sciences de la Terre, Université de Caen, CNRS, UMR 6143, Laboratoire de Morphodynamique continentale et côtière, Esplanade de la Paix, F-14032 Caen cedex, France. E-mail : olivier.dugue@unicaen.fr

³ Muséum d'Histoire naturelle de Genève, Département de Géologie et de Paléontologie, 1 Rte de Malagnou, CP6434, CH-12111 Genève 6, Suisse. E-mail : christian.meister@ville-ge.ch

⁴ 7 rue Albert 1^{er}, F-94120 Fontenay-sous-Bois. E-mail : od.raynaud@wanadoo.fr

⁵ Service départemental d'archéologie du Calvados. Conseil général du Calvados, 36 Rue Fred Scamaroni, F-14000 Caen. E-mail : savary@cg.14.fr

⁶ 16 passage des réservoirs 94800 Villejuif.

Roche Blain quarry are noticeably more varied than those observed in the most part of the north-west European localities. It is especially surprising to discover two obviously new ammonites species (*Acanthopleuroceras gauthieri* nov. sp. DOMMARGUES & MEISTER et *Catriceras (?) rioulti* nov. sp. DOMMARGUES & MEISTER) in a single quarry. Indeed, the ammonite faunas of the Anglo-Parisian basins are extensively documented. Moreover the Pliensbachian faunas of the Roche Blain quarry include many specimens which are difficult to attribute without doubt to a genus and/or to a species previously described in the literature. These fairly numerous more or less ambiguous forms enhance to the peculiarity of the Pliensbachian faunas of the Roche Blain quarry. The diversity of these faunas is probably partly related with the unusual paleogeographical framework. During the Pliensbachian, the area corresponding with the extant "Campagnes" of Caen and of Falaise, was characterised by a intricate framework of reefs, shallows, furrows and rather small basins. Various biotopes and numerous refuges were thus available in a relatively small area. Besides, this region close to the NE coasts of the Armorican landmass was a palaeogeographic crossroads widely open towards various deeper and/or more subsiding parts of the Anglo-Parisian basins. Faunal exchanges were probably possible as well as with the basins of the western part of the English Channel (e.g., Dorset) than with the Paris basin.

Key words

Ammonites, Pliensbachian, Lowermost Toarcien, Anglo-Parisian basin, Normandy, Systematics, Biostratigraphy, Palaeobiogeography, Palaeobiodiversity.

INTRODUCTION

En Normandie, l'essentiel des terrains Jurassiques affleurent dans les falaises côtières, souvent très fossilifères du Calvados. Ces coupes naturelles et permanentes, mondialement connues, ont joué et continuent à jouer un rôle très important dans la connaissance du Dogger et du Malm du Bassin anglo-parisien. Par exemple, l'étage Bajocien a été défini par d'ORBIGNY (1849) en faisant référence aux affleurements côtiers de la région de Bayeux. Les affleurements du Jurassique inférieur ne sont malheureusement accessibles qu'à la faveur de carrières ou de travaux de génie civil (fondations d'immeubles, travaux routiers...) souvent éphémères (envahissement rapide par la végétation, stabilisation des talus, comblement...). La plupart des anciennes carrières décrites au dix-neuvième et au début du vingtième siècles, sont devenues aujourd'hui non-rentables et maintenant abandonnées. Seules quelques exploitations industrielles, comme la carrière de la Roche Blain, restent encore en activité, mais dans certains secteurs, comme dans le Bessin, toutes les carrières sont abandonnées et les séries liasiques affleurent médiocrement au NW de la Basse-Normandie. Il existe toutefois encore dans le Cotentin une ancienne carrière exploitant les alternances marno-calcaires sinémuriennes.

DUGUÉ *et al.* (1998) donnent un historique qui résume les principales étapes de l'étude du Jurassique normand. Ils soulignent que la révision moderne de ces séries fossilifères, est essentiellement l'œuvre de RIOULT (1968a,b). Dans sa première thèse (1968a), RIOULT décrit minutieusement la lithologie de beaucoup d'affleurements liasiques et précise leurs contenus fauniques. Dans sa seconde thèse (1968b), il propose une synthèse paléobiogéographique de l'ensemble du Jurassique normand, en insistant notamment sur le rôle des interactions entre sédimentation, faunes et tectonique.

De façon succincte et pour la seule partie inférieure du Jurassique, les premiers travaux ont d'abord concerné

les séries de plate-forme externe relativement épaisses et complètes du Cotentin (Manche) (GERVILLE, 1814, 1817) et du Bessin (Calvados) (CAUMONT, 1828). Il faut ensuite souligner la synthèse proposée par EUDES-DESLONGCHAMPS (1865), les travaux de BONISSENT (1870) puis ceux de BIGOT (1892, 1942) effectués parallèlement à des levés de cartes géologiques. Plus spécialisées, les publications de BRASIL (1893, 1895) et de MUNIER-CHALMAS (1891, 1892) ont permis de faire progresser la connaissance de la biostratigraphie du Toarcien. Enfin, RIOULT (1968a) a analysé et décrit les modalités de la transgression liasique (Hettangien à Toarcien) sur l'ensemble de la bordure orientale du Bassin de Paris et a proposé, dans une optique surtout biostratigraphique et paléobiogéographique, une révision de la succession des faunes d'ammonites liasiques.

Paradoxalement et malgré le nombre, l'ampleur et la qualité des travaux concernant le Jurassique inférieur de Normandie, il n'existe jusqu'à présent aucune monographie paléontologique dédiée, même partiellement, à l'étude des faunes d'ammonites liasiques pourtant très riches et souvent remarquablement bien préservées dans cette région.

Ces faunes sont surtout connues grâce à des listes d'espèces données dans des notices de cartes géologiques (e.g., VERNHET *et al.*, 2002), des livrets-guides d'excursion (e.g., DUGUÉ *et al.*, 1998), des guides géologiques (e.g., DORÉ *et al.*, 1987) ou dans des travaux académiques restés malheureusement inédits, comme le DES (Diplôme d'Etudes Supérieures) et les thèses de RIOULT (1957, 1968a,b), ou le mémoire de maîtrise de SAVARY (1996). Il faut également citer une intéressante brochure — elle aussi demeurée inédite et diffusée dans le cadre associatif — consacrée au Pliensbachien de la carrière de la Roche Blain (RICHARD *et al.*, 1987) à la suite d'un autre mémoire de maîtrise. Ainsi, à l'exception de ces documents inédits, le peu de spécimens d'origine normande, illustrés dans l'ensemble de la littérature paléontologique, est étonnant. Pour le seul Pliensbachien inférieur, moins

d'une dizaine d'exemplaires provenant de Normandie ont été figurées dans des publications scientifiques depuis le début du dix-neuvième siècle.

Le présent travail vise à compléter en partie ces lacunes en décrivant et en illustrant la remarquable diversité des faunes d'ammonites du Pliensbachien de la carrière de la Roche Blain. Il ne s'agit donc pas d'une monographie dédiée à l'ensemble des faunes d'ammonites du Lias moyen de Normandie. Une seule localité est concernée. Néanmoins, la série étudiée est très représentative du Pliensbachien (hors des zones d'écueils) des Campagnes de Caen et de Falaise (VERNHET *et al.*, 2002) et l'on peut espérer qu'une part importante de la paléobiodiversité propre aux séries fossilifères normandes soit représentée à la Roche Blain.

CADRES GÉOGRAPHIQUE ET GÉOLOGIQUE

La coupe

La carrière de la Roche Blain est située à une douzaine de kilomètres au sud de Caen (Calvados, Normandie), sur la commune de Fresnay-le-Puceux et à quelques centaines de mètres au nord du lieu-dit le « Pont-de-Fresnay » (Fig. 1). Il s'agit d'une vaste exploitation industrielle de granulats qui traite la puissante série des flyschs briovériens (Protérozoïque supérieur) de la vallée de la Laize. Ces grès et schistes sont fortement plissés, très redressés voire subverticaux, tronqués par l'érosion post-hercynienne et recouverts en discordance par des dépôts horizontaux jurassiques. Dans certains secteurs de la bordure occidentale du Bassin anglo-parisien (e.g. Bessin, Cotentin) (Fig. 2), les premiers dépôts post-hercyniens sont attribués au Trias terminal (dépôts continentaux fluviaux du Keuper supérieur) (RIOULT, 1968a). Par contre, à la Roche Blain, les quelques bancs détritiques (conglomérats hétérométriques à matrice argilo-silteuse, grès...), qui reposent directement sur le Briovérien, sont plus tardifs. Leurs éléments détritiques (galets, sables...) proviendraient du remaniement des cailloutis fluviaux triasiques (RIOULT, 1957, 1968a). DUGUÉ *et al.* (1998, fig. 81) envisagent pour les premiers bancs mésozoïques de la Roche Blain, un âge Pliensbachien inférieur. L'épaisseur de ces premières assises détritiques transgressives est localement de l'ordre du mètre. Elles s'achèvent par des grès argileux contenant parfois quelques bélemnites et bivalves difficiles à déterminer précisément, mais dont la présence s'accorde bien avec un âge Pliensbachien inférieur. Dans le Bessin et le Cotentin, la transgression jurassique est plus précoce que dans les Campagnes de Caen et de Falaise, car les dépôts triasiques sont recouverts par une série sinémurienne dont les faciès rappellent le « Blue Lias » du Dorset (SW de l'Angleterre), voire par l'Hettangien dans certaines parties du Cotentin.

Dans la carrière de la Roche Blain, seule la couverture sédimentaire entre le Pliensbachien et le Bajocien a été pour l'essentiel préservée de l'érosion. Elle est visible sur une dizaine de mètres d'épaisseur. Les deux ou trois premiers

mètres de la série, depuis les conglomérats transgressifs initiaux jusqu'au banc 88 (Fig 3), sont peu fossilifères : la plupart des bancs de la base de la coupe n'ont pas livré de macrofaunes et aucun d'eux n'a été daté par ammonites. Au contraire, à partir du banc 89 (sous-chronozone à Jamesoni) et au-dessus (Fig 3), la série liasique de la Roche Blain devient assez régulièrement fossilifère. La plupart des niveaux ont ainsi pu être datés par ammonites et les bancs riches, voire même parfois très riches, en macrofaunes (ammonites, bélemnites, lamellibranches...) sont relativement nombreux. La série Jurassique visible dans la coupe de la Roche Blain couvre le Pliensbachien et l'essentiel du Toarcien. La présente étude traite exclusivement les faunes d'ammonites plienschachiennes et celles récoltées à l'extrême base des assises toarciennes, dans le niveau 127 (Fig 3). L'essentiel du matériel analysé provient donc de l'intervalle compris entre les niveaux 89 et 127 (Fig. 3). Quelques spécimens récoltés dans des déblais sont probablement issus d'un ou de plusieurs niveaux plus anciens impossibles à localiser précisément dans la partie inférieure de la coupe.

Le cadre stratigraphique

D'un point de vue lithostratigraphique, DUGUÉ *et al.* (1998) puis VERNHET *et al.* (2002) rattachent l'ensemble des dépôts du Pliensbachien de la Roche Blain à la Formation dite des « Calcaires et marnes à bélemnites ». Ce terme est bien adapté pour désigner l'ensemble des dépôts plienschachiens des Campagnes de Caen et de Falaise, hors de la proximité immédiate des écueils. A la Roche Blain, la formation des « Calcaires et marnes à Bélemnites » débute avec les toutes premières assises transgressives et s'achève avec le niveau 125 (Fig. 3).

Dans les secteurs W et SW de la carrière étudiés lors du présent travail, l'épaisseur de la formation des « Calcaires et marnes à bélemnites » est de l'ordre de six à sept mètres. Compte-tenu des irrégularités morphologiques de la discordance varisque à l'échelle de la carrière, cette épaisseur a une signification très relative. Les niveaux détritiques à la base de la série, d'épaisseur variable moultent en partie les irrégularités de cette surface et il n'est pas impossible que des variations latérales non négligeables affectent aussi des niveaux plus récents.

La formation des « Calcaires et marnes à bélemnites » est classiquement divisée en trois membres qui sont, du bas vers le haut, les « Calcaires à *Cincta numismalis* » (ex. *Tebratula numismalis*), les « Marnes et calcaires à bélemnites » et le « Banc de Roc ». Malgré certaines ambiguïtés relatives à la position des limites entre ces unités, cette trilogie lithostratigraphique décrit les principales étapes de la sédimentation plienschachienne enregistrées à la Roche Blain.

Les « Calcaires à *Cincta numismalis* » (4-5 m) débute avec les toutes premières assises détritiques recouvrant le Briovérien et s'achève au toit du banc 114 (Fig. 3). Ce Membre débute par plusieurs mètres de dépôts pas

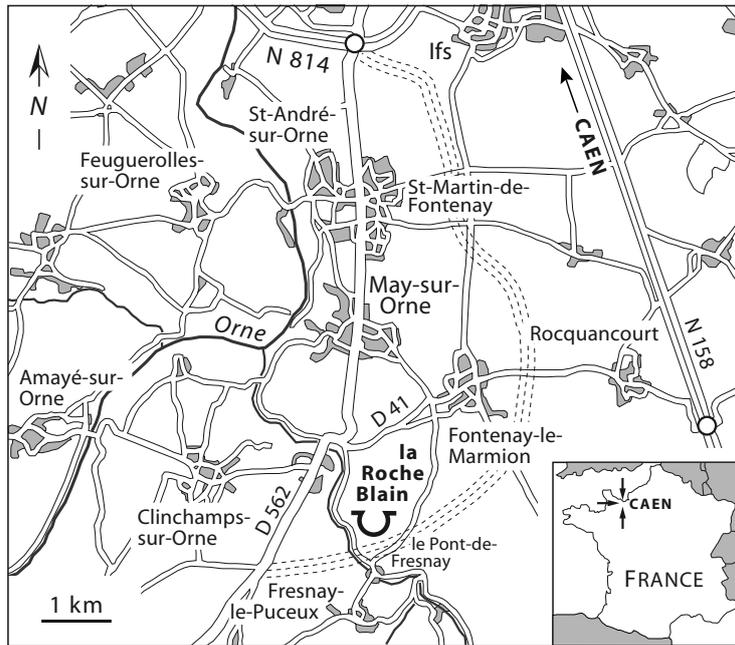


Fig. 1: Localisation de la carrière de la Roche Blain (Fresnay-le-Puceux, Calvados France).

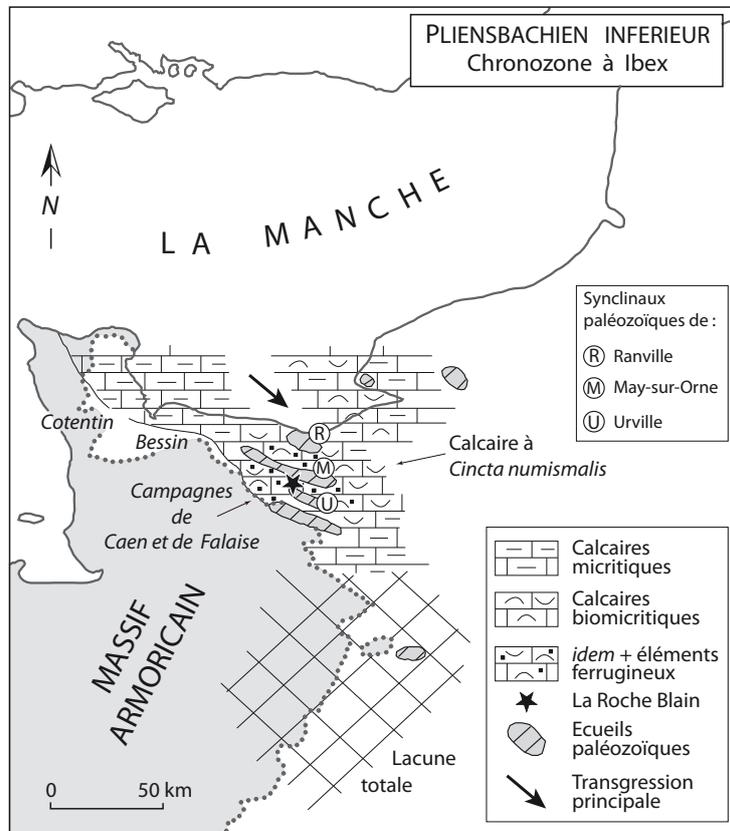


Fig. 2: Reconstitution pélogéographique des régions situées au nord-est du Massif armoricain (Pliensbachien inférieur, chronozone à Ibex). Noter l'existence de nombreux écueils paléozoïques d'orientation armoricaine dans les Campagnes de Caen et de Falaise. La localisation du gisement de la Roche Blain est indiquée par une étoile.

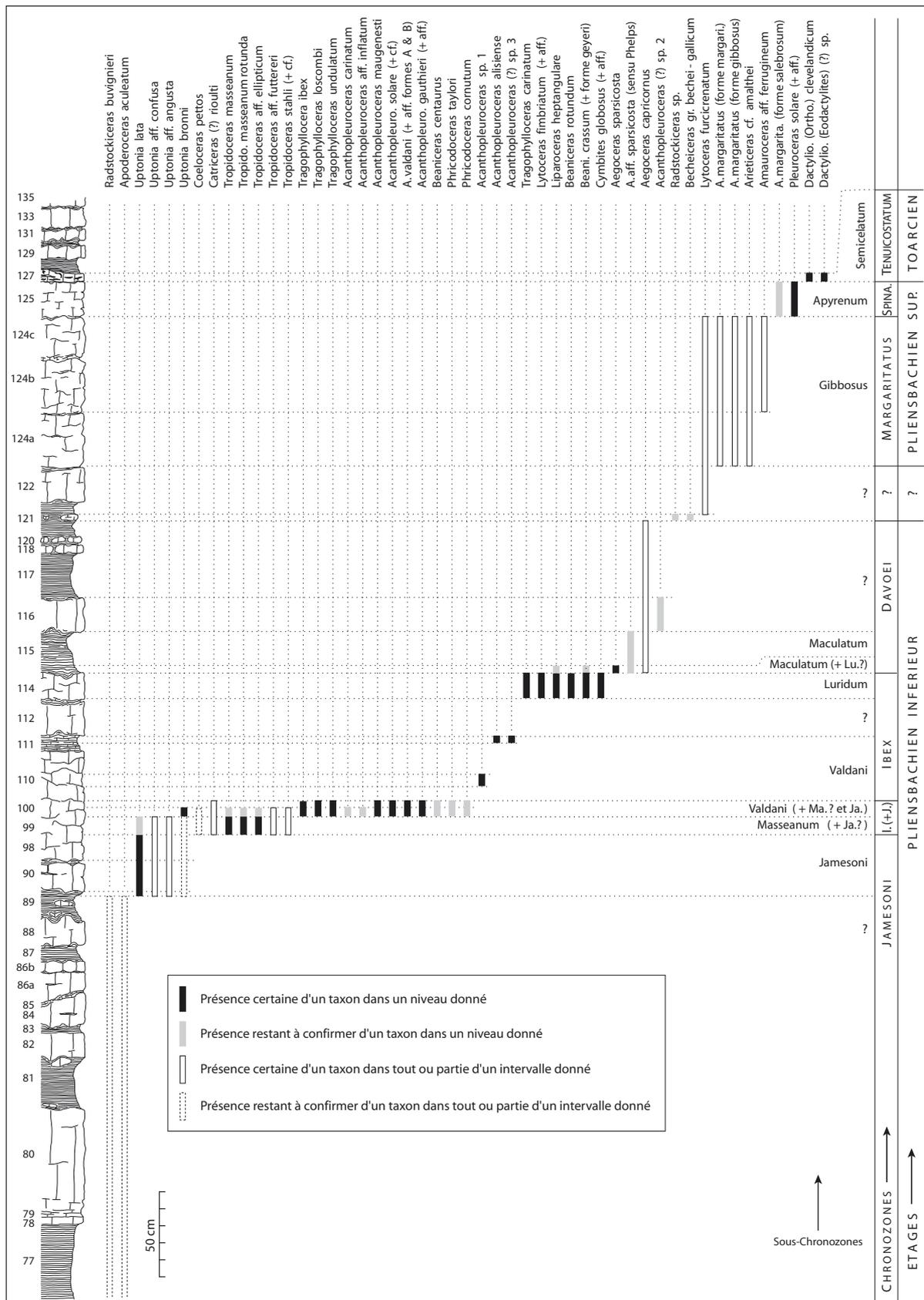


Fig. 3: Coupe synthétique des affleurements situés dans la partie orientale de la carrière de la Roche Blain et distribution des espèces d'ammonites du Pliensbachien et du Toarcien basal. Une interprétation chronostratigraphique avec la précision de la sous-chronozone est donnée dans la partie droite de la figure.

ou peu fossilifères (faciès détritiques, puis alternances marno-calcaires) et présente ensuite des assises remarquablement fossilifères, dans sa partie supérieure (e.g., niveaux 99, 100 et 114). Ces bancs coquilliers correspondent à des biopelmicrites souvent riches en éléments figurés dont des pellétoïdes, souvent ferruginisés. Les niveaux 99 et 100, exceptionnellement riches, sont très caractéristiques à cet égard. Leur patine beige-clair ocracée, révèle la présence diffuse du fer dans l'ensemble de la roche. A la Roche Blain, la période de dépôt des « Calcaires à *Cincta numismalis* » correspond aux chronozones à Jamesoni et à Ibex.

Les « **Marnes et calcaires à bélemnites** » (≈ 1 m) débutent avec la base du niveau 115 et s'achèvent avec le toit du niveau 121 (les niveaux 122 et 123 appartiennent peut-être à ce Membre). Il s'agit d'alternances décimétriques de marnes gris sombre, et de calcaires gris clair, d'épaisseurs très variables. Ces calcaires à matrice micritique dominante peuvent contenir quelques passées de pellétoïdes ferruginisés. Dans la partie supérieure des « Marnes et calcaires à bélemnites », les bancs calcaires présentent une stratonomie noduleuse (e.g. niveaux 118, 120). Certains niveaux de marnes sont très riches en rostres de bélemnites fréquemment corrodés. A la Roche Blain, l'épaisseur des « Marnes et calcaires à bélemnites » est de l'ordre du mètre. La période de dépôt correspond essentiellement à la chronozone à Davoei, mais il n'est pas impossible que les derniers bancs, et notamment les niveaux 121 et 122, correspondent déjà à la base du Pliensbachien supérieur.

Le « **Banc de Roc** » (≈ 1,3 m) est essentiellement constitué par un ensemble de trois ou quatre bancs très amalgamés et difficiles à distinguer les uns des autres. Les surfaces-limites sont ténues, irrégulières et difficiles à suivre. Les bancs sont formés d'un calcaire recristallisé. Le microfaciès, riche en bioclastes, est une biosparite ou une biopelsparite. Les macrofossiles (bélemnites, ammonites, lamellibranches...) relativement bien préservés ne sont pas rares. Pris au sens strict, le « Banc de Roc » correspond seulement aux niveaux 124a-c et 125 (Fig. 3). Il est précédé par le niveau 122 dont le faciès est moins typique et qui est séparé de l'ensemble amalgamé par une mince passée argileuse assez continue (niveau 123) (Fig. 3). A la Roche Blain, l'épaisseur du « Banc de Roc » pris au sens large peut atteindre 1,3 m pris au sens strict elle ne dépasse pas 1,1 m. La période de dépôts correspond aux chronozones à Margaritatus et à Spinatum mais les niveaux 122 et 123 de la base ne sont pas datés par ammonites et leur âge demeure incertain.

Le cadre paléogéographique

Dans les actuelles Campagnes de Caen et de Falaise (Fig. 2), les séries liasiques transgressives se sont déposées sur une « pénélaine » posthercynienne très irrégulière où persistaient tout au long du Jurassique inférieur d'impor-

tants reliefs résiduels (Fig. 2) (RIOULT, 1968ab, DUGUÉ *et al.*, 1998, VERNHET *et al.*, 2002). Ces reliefs étaient cernés par des dépôts littoraux dont les faciès variés sont le reflet d'un hydrodynamisme contrasté: renforcement de l'énergie de la houle à l'approche des côtes « au vent » ou au contraire atténuation de l'effet des vagues et éventuellement des courants dans les zones « sous le vent ». Les principaux écueils correspondaient à des bancs gréseux ou quartzitiques ordoviciens, très résistants à l'érosion et conservés dans des synclinaux paléozoïques résiduels (e.g. synclinaux de Ranville, de May-sur-Orne ou d'Urville) (RIOULT, 1957) (Fig. 2). Ces barres gréseuses paléozoïques formaient des paléocrêtes d'orientation armoricaine (N110), légèrement obliques (sécantes) par rapport à la ligne de rivage présumée de l'époque. RIOULT (1968a) et DUGUÉ *et al.* (1998) envisagent que cette disposition particulière des écueils pouvait localement augmenter l'énergie hydrodynamique des courants côtiers qui généraient des accumulations de sables coquilliers ou empêchaient tout dépôts sédimentaires. Les structures relativement hautes paléozoïques (écueils, hauts-fonds) contrastaient avec les cuvettes et sillons creusés dans les flyschs briovériens moins résistants. L'ensemble complexe de tels hauts-fonds, écueils, sillons et de cuvettes dans les Campagnes de Caen et de Falaise constituait, au cours du Pliensbachien et en bordure NE du Massif armoricain émergé, un secteur littoral passant vers le NW (Bessin et Cotentin) et le NE (Baie de Seine) à des zones plus profondes et/ou plus subsidentes où se déposaient des faciès plus monotones et plus marneux de plateformes externes (e.g. alternances de marnes et de calcaires micritiques). En terme de paléoécologie, l'ensemble de la région (e.g., Campagnes de Caen et de Falaise, Bessin...) offrait donc aux organismes marins une mosaïque complexe de biotopes très variés. En outre, la proximité des écueils et des hauts-fonds devait contribuer au maintien d'une forte productivité biologique en favorisant l'oxygénation des eaux (CHIRAT, 1997).

Au cours du Jurassique inférieur, le secteur de la Roche Blain était à l'écart des grands écueils du synclinal de May-sur-Orne (Fig. 2). Dans ce cadre paléogéographique complexe, le secteur de la Roche-Blain peut être interprété comme une zone très peu subsidente où se déposait une série condensée, composée de sédiments parfois marneux, mais plus souvent carbonatés (calcaires argileux) et toujours coquilliers. Les fréquents éléments ferrugineux (e.g. pellétoïdes) témoignent de la proximité des apports terrigènes armoricains. Selon les périodes, la profondeur des dépôts se situait sous ou au-dessus de la limite inférieure de l'action des vagues de tempête. En effet, les principaux niveaux fossilifères du Pliensbachien (niveaux 98-100 et 124-125) sont souvent associés à des empilements de bancs calcaires plus ou moins amalgamés avec des surfaces-limites souvent irrégulières et mal définies. Entre deux épisodes de tempêtes, l'énergie hydrodynamique redevenait la plupart du temps faible car beaucoup de coquilles fragiles, comme celles

des ammonites ou de certains lamellibranches (e.g. *Entholium*), demeurent complètes et très bien conservées. La conservation du péristome des coquilles d'ammonites est également fréquente. Dans ces dépôts très fossilifères, les phragmocônes des coquilles d'ammonites sont presque toujours dépourvus de sédiments, seule la dernière ou les dernières loges étant éventuellement remplies par la boue carbonatée. Un autre caractère de ces épisodes fossilifères est l'importante condensation des dépôts et leur stratonomie irrégulière qui rend parfois délicate la lecture et/ou l'interprétation des successions fauniques. Ainsi pour l'épisode correspondant aux niveaux 98 à 100 (Fig 3) il est difficile, au moins dans certains secteurs de la carrière, de retrouver l'ordre de succession des espèces caractéristiques des sous-chronozones à Jamesoni, Masseanum et Valdani. Malgré cette apparente confusion stratigraphique, il n'est pourtant pas possible de parler de remaniement car aucun indice taphonomique ne suggère un mélange mécanique de spécimens d'âges distincts postérieurement à leur enfouissement. L'extrême condensation des dépôts, l'absence de contrastes et/ou de discontinuités lithologiques ainsi que l'existence d'éventuelles lacunes d'extensions très locales, suffisent à expliquer les carences de l'enregistrement stratigraphique. Le riche matériel récolté dans de tels épisodes condensés est d'un intérêt majeur dans les domaines de la morphologie, de la phylogénie, de la paléoécologie (e.g. paléobiodiversité) et/ou de la paléobiogéographie, mais il apporte peu à la connaissance précise des successions biostratigraphiques.

LES TAXONS

N.B. : (1) Le taxon Psiloceratida HOUSA, 1965 est utilisé ici sous le rang de l'ordre. Cette position fait suite aux hypothèses phylogénétiques proposées par GUEX (1987) et par TAYLOR (1998). Elle est en accord avec l'acceptation émondée développée par DOMMARGUES (2002). Le taxon de HOUSA (1965), Psiloceratida est interprété comme un groupe monophylétique qui comprend approximativement toutes les espèces classiquement incluses par les auteurs au sein des sous-ordres Lytoceratina HYATT, 1889 et Ammonitina ZITTEL, 1884. Dans le présent travail, le rang du sous-ordre n'est pas utilisé.

(2) Au sein des Psiloceratida, les statuts phylogénétiques des superfamilles Lytoceratoidea NEUMAYR, 1875 et Eoderoceratoidea SPATH, 1929 sont conformes aux propositions développées par DOMMARGUES & MEISTER (1999) et DOMMARGUES (2002).

(3) Les listes de synonymies s.s. données ci-dessous sont restreintes aux seules désignations originales des espèces nominales considérées comme étant des synonymes des espèces retenues comme valables. Si nécessaire, ces listes comprennent aussi des citations correspondant à des actes taxonomiques tels que la désignation d'un néotype.

(4) L'ensemble du matériel étudié dans le présent travail est déposé dans les collections du Centre des Sciences

de la Terre de l'Université de Bourgogne (Dijon) [code UBGD] et dans celles du Muséum national d'Histoire naturelle (Paris) (Domaine Sciences de la Terre) [code MNHN].

Classe Cephalopoda CUVIER, 1798

Sous-classe Ammonoidea ZITTEL, 1884

Ordre Phylloceratida ARKELL, 1950

Superfamille Phylloceratoidea ZITTEL, 1884

Famille Juraphyllitidae ARKELL, 1950

Genre *Tragophylloceras* HYATT, 1900

Espèce type: *Ammonites numismalis* QUENSTEDT, 1845

Tragophylloceras carinatum

HOWARTH & DONOVAN, 1964

Pl. I, fig. 4a-c

1964. *Tragophylloceras carinatum* HOWARTH & DONOVAN, pl. 49, fig.8-12.

Remarque: Ce taxon regroupe des formes micromorphes. L'hypothèse la plus probable est celle d'une espèce de petite taille sans dimorphisme évident mais on ne peut exclure qu'il s'agisse simplement de spécimens microconches appartenant à un couple microconche-macroconche encore incompris. Les plus grands spécimens ne dépassent pas 3,5 cm de diamètre adulte mais la taille est souvent sensiblement plus petite. La coquille est suboxycône avec un ombilic relativement petit et une section très comprimée subogivale. Les flancs peu bombés sont plus ou moins parallèles dans leur moitié interne. Ils ne convergent nettement vers l'aire ventrale qu'à partir du tiers ou du quart supérieur des tours. L'ornementation est essentiellement constituée d'une costulation flexueuse, parfois presque falciforme, assez fine et relativement dense mais toujours bien visible. L'aire ventrale anguleuse, presque tranchante, est d'allure pincée. Les côtes la traversent sans interruption mais au passage du siphon, et au moins sur la loge d'habitation, leur relief s'accroît en formant une sorte de petit tubercule un peu allongé dans le sens de la spire. Ces structures sont bien visibles sur le moule interne. L'aire ventrale semble porter une carène finement perlée. Ce caractère très particulier associé à la petite taille des adultes exclut tout risque de confusion. Il existe cependant une variabilité non négligeable chez *Tragophylloceras carinatum* HOWARTH & DONOVAN, 1964. Le spécimen de la Roche Blain est un variant particulièrement comprimé à ornementation plutôt faible.

Age et répartition: *Tragophylloceras carinatum* HOWARTH & DONOVAN, 1964 est une forme rare strictement nord-ouest européenne. Elle est connue en France (Causse, Normandie), en Angleterre (Dorset, Gloucestershire) et en Allemagne du nord-ouest (région de Hannover). Il s'agit d'une forme caractéristique de la chronozone à Ibex, mais son extension se limite sans doute à la seule sous-chronozone à Luridum. A la Roche Blain, elle accompagne les *Beaniceras* du groupe de *crassum* S.S. BUCKMAN, 1919 (Fig. 3).

Tragophylloceras ibex* (QUENSTEDT, 1843)*Pl. I, fig. 1-3**1843. *Ammonites ibex* QUENSTEDT, p. 179.1844. *Ammonites boblayei* ORBIGNY, pl.69, fig. 1-3.? 1980. *Tragophylloceras ibex* (QUENSTEDT) forme *multicostatum* JOLY, pl. 1, fig. 5.

Remarque : Cette espèce est la forme la plus remarquable et la plus caractéristique du genre *Tragophylloceras*. La coquille est morphologiquement intermédiaire entre les types platycône involute et oxycône (*sensu* OLORIZ *et al.*, 2002). L'ombilic est relativement ouvert pour le genre. Le rebord ombilical est assez bien individualisé. Il correspond à une brusque courbure du test. La section des tours, nettement comprimée, est subogivale mais l'aire ventrale assez large et plutôt déprimée est souvent nettement distincte des flancs ce qui est singulier pour un Juraphyllitidae. L'ornementation d'allure grossière, formée de côtes sigmoïdes, fortes sur les flancs puis devenant assez brusquement saillantes sur l'aire ventrale, différencie clairement cette espèce. La structure de cette costulation est toutefois assez variable et il n'est pas rare d'observer une tendance au dédoublement des côtes sur les deux tiers inférieurs des flancs. Dans ce cas, certaines côtes latérales peuvent ne pas s'ajuster clairement à celles, moins nombreuses, de l'aire ventrale. L'on observe alors souvent, vers la partie supérieure des flancs, une zone de transition confuse fréquemment associée à un net affaiblissement du relief de l'ornementation. Ce trait est fréquent à La Roche Blain et les spécimens illustrés Pl. I, fig. 2 et 3 l'expriment clairement. Les formes possédant ce type d'ornementation complexe ont été désignées par JOLY (1980, 2000) sous le nom de *Tragophylloceras multicostatum* JOLY, 1980. Cette distinction spécifique n'est pas retenue ici car nous interprétons la complexité de leur structure ornementale comme le résultat d'un déterminisme individuel, peut-être une anomalie ou une singularité du développement de la coquille favorisée par certaines conditions environnementales.

Age et répartition : *Tragophylloceras ibex* (QUENSTEDT, 1843) est une forme strictement limitée à la sous-chronozone à Valdani. Elle apparaît discrètement dans la partie supérieure de la zonule à Maugenesti et devient abondante dans la zonule à Valdani puis disparaît sans doute un peu avant la mise en place des faunes caractéristiques de la zonule à Actaeon. A la Roche Blain, l'espèce de QUENSTEDT (1843) est restreinte au niveau 100 qui contient surtout des faunes de la sous-chronozone à Valdani (Fig. 3). *T. ibex* (QUENSTEDT, 1843) une forme classique qui est connue dans la plupart des gisements du nord-ouest de l'Europe (Portugal, France, Allemagne, Angleterre). Quelques rares spécimens ont aussi été récoltés dans le domaine austroalpin en Autriche (Vorarlberg) et en Slovaquie (Karst slovaque). L'espèce manque totalement dans les secteurs plus méridionaux de la Téthys méditerranéenne.

Tragophylloceras loscombi* (J. SOWERBY, 1817)*Pl. I, fig. 5**1817. *Ammonites loscombi* J. SOWERBY, pl. 183.

Remarque : *Tragophylloceras loscombi* (J. SOWERBY, 1817) est une espèce classique souvent citée par les auteurs mais elle porte peu de caractères diagnostiques notamment ornementaux et sa détermination est souvent équivoque. Il s'agit peut-être d'un complexe mal compris regroupant plusieurs espèces très voisines et pour l'instant difficiles à distinguer les unes des autres. La taille adulte semble notamment assez variable. La coquille de *T. loscombi* (J. SOWERBY, 1817) est de type suboxycône avec un ombilic relativement petit pour le genre et une section subogivale franchement comprimée d'aspect parfois un peu triangulaire. La plus grande largeur est située entre le cinquième et le quart inférieur de la hauteur du tour. Le rebord ombilical est assez net et le mur ombilical, perpendiculaire au plan de symétrie de la coquille, est bien différencié. Les flancs légèrement bombés convergent doucement vers l'aire ventrale qui est parfaitement arrondie. La transition est progressive entre les flancs et l'aire ventrale et il n'y a pas de rebord latéro-ventral différencié. Certains spécimens présentent une discrète costulation subfalciforme, visible dès la base des flancs et de densité toujours élevée. Les côtes traversent l'aire ventrale sans interruption. D'autres exemplaires, comme celui de la Roche Blain figuré Pl. I, fig. 5, peuvent être pratiquement lisses à l'exception de traces de costulation sur l'aire ventrale. Les relations entre *Tragophylloceras loscombi* (J. SOWERBY, 1817) et *T. numismale* (QUENSTEDT, 1845) sont difficiles à préciser. L'espèce de QUENSTEDT (1854) précède celle de J. SOWERBY (1817) dans les séries fossilifères mais il existe des formes morphologiquement et/ou chronologiquement intermédiaires difficiles à déterminer. Les stades précoces de l'ontogenèse et les caractères de la ligne de suture seraient peut-être d'intéressants caractères diagnostiques. MEISTER (1993) interprète *Tragophylloceras loscombi* (J. SOWERBY, 1817) comme le descendant direct de *T. numismale* (QUENSTEDT, 1845).

Age et répartition : *Tragophylloceras loscombi* (J. SOWERBY, 1817) est un taxon strictement nord-ouest européen qui est connu au Portugal (Bassin lusitanien), en France (la plupart des régions), en Allemagne (Wurtemberg, région de Hannover), en Angleterre (Dorset, Yorkshire) et en Pologne (région de la Baltique). Il s'agit d'une espèce qui apparaît dans la sous-chronozone à Valdani. Sa présence est certaine dès la zonule à Valdani. Elle persiste longtemps dans les séries fossilifères et disparaît au cours de la chronozone à Margaritatus (sous-chronozone à Subnodosus). *T. loscombi* (J. SOWERBY, 1817) est le dernier représentant du genre *Tragophylloceras*. A la Roche Blain, l'espèce a été récoltée dans le niveau 100 au sein d'une faune localement condensée mais essentielle-

ment constituée de taxons caractéristiques de la sous-chronozone à Valdani (Fig. 3).

***Tragophylloceras undulatum* (SMITH, 1817)**

Pl. I, fig. 6

1817. *Ammonites undulatus* SMITH, p. 114

1862. *Ammonites wechsleri* OPPEL, pl. 43, fig. 1.

Remarque : La géométrie de la coquille et l'ornementation de cette espèce sont, à bien des égards, intermédiaires entre celles de *Tragophylloceras numismale* (QUENSTEDT, 1845), faiblement ornée, et celles de *Tragophylloceras ibex* (QUENSTEDT, 1843) dont la costulation est exceptionnellement grossière. Pour Meister (1993), cette situation est le reflet direct de la phylogénie et *T. undulatum* (SMITH, 1817) est interprété comme un jalon évolutif entre les deux espèces de QUENSTEDT. Pour HOWARTH & DONOVAN (1964) par contre, *T. undulatum* (SMITH, 1817) et *T. ibex* (QUENSTEDT, 1843) s'enracinent indépendamment au sein de *T. numismale* (QUENSTEDT, 1845) et leurs avènements évolutifs sont distincts.

Tragophylloceras undulatum (SMITH, 1817) est caractérisé par une coquille dont la géométrie est intermédiaire entre les types platycône involute et oxycône. L'ombilic est relativement ouvert pour le genre. La section du tour subogivale, d'allure souvent un peu triangulaire, est très comprimée. Le rebord ombilical est assez net et le mur ombilical légèrement bombé est presque perpendiculaire au plan de symétrie de la coquille. Il n'existe pas de rebord latéro-ventral clairement matérialisé mais à l'approche de l'aire ventrale, la section des tours est particulièrement comprimée. Elle semble presque pincée et il existe un contraste assez net entre d'une part, la partie supérieure des flancs presque plate et faiblement ornée, et d'autre part, l'aire ventrale arrondie, plutôt gibbeuse et fortement ornée. L'ornementation, formée de côtes flexueuses subfalciformes, est assez vigoureuse, mais elle n'est jamais aussi lâche et aussi grossière que chez *Tragophylloceras ibex* (QUENSTEDT, 1843). Il ne semble pas exister de formes intermédiaires ambiguës : *T. undulatum* (SMITH, 1817) et *T. ibex* (QUENSTEDT, 1843) sont habituellement faciles à distinguer.

Age et répartition : *Tragophylloceras undulatum* (SMITH, 1817) est un taxon nord-ouest européen qui est connu en France (Causses, sud du Bassin de Paris, Normandie), en Allemagne (Wurtemberg, région de Hannover) et en Angleterre (Dorset, Somerset). L'espèce apparaît au cours de la chronozone à Jamesoni (base de la sous-chronozone à Jamesoni?), mais elle est surtout abondante au cours de la chronozone à Ibex. D'après MEISTER (1993) elle disparaît vers la base de la sous-chronozone à Luridum. A la Roche Blain, *T. undulatum* (SMITH, 1817) est présent dans le niveau 100 et son âge correspond probablement à la sous-chronozone à Valdani (Fig. 3).

Ordre Psiloceratida HOUSA, 1965
(émendé DOMMERMUES, 2002)

Superfamille Lytoceratoidea NEUMAYR, 1875

Famille Lytoceratidae NEUMAYR, 1875

Sous-famille Lytoceratinae NEUMAYR, 1875

Genre Lytoceras SUESS, 1865

(synonyme : *Derolytoceras* ROSENBERG, 1909)

Espèce type : *Ammonites fimbriatus* J. SOWERBY, 1817

***Lytoceras fimbriatum* (J. SOWERBY, 1817)**

Pl. I, fig. 7

1817. *Ammonites fimbriatus* J. SOWERBY, pl. 164 (forme macrocoche).

1885. *Ammonites lineatus tortus* QUENSTEDT, pl. 39, fig. 12 (= lectotype), 13 (Forme microconche).

Remarque : *Lytoceras fimbriatum* (J. SOWERBY, 1817) est une ammonite classique du Pliensbachien européen, souvent citée dans les listes fauniques, mais plus rarement figurée et/ou étudiée en détail, car considérée comme peu informative en biostratigraphie. Il s'agit d'une forme dont la géométrie du test est largement répandue au sein du genre *Lytoceras* (e.g., section subcirculaire, accroissements rapides et concomitants de la hauteur et de l'épaisseur de la section des tours mais très faible recouvrement des tours successifs). De même la costulation très dense, essentiellement formée de fines côtes subradiales au tracé fréquemment créné, est plutôt banale pour le genre. Les côtes sont des mégastries *sensu* BUCHER & GUÉX (1990) et certaines d'entre elles se prolongent parfois en collerettes seulement visibles lorsque la coquille relativement fine et fragile est préservée. Les côtes sont simples mais l'on peut parfois observer quelques subdivisions équivoques à proximité de la suture ombilicale. Des constriction et/ou des bourrelets plus ou moins nets — les constriction sont seulement visibles sur le moule interne et elles sont en général restreintes au nucléus — peuvent éventuellement correspondre aux collerettes (principales mégastries). Celles-ci restent discrètes et sont globalement peu nombreuses chez *Lytoceras fimbriatum* (J. SOWERBY, 1817). Ce taxon est — si on le compare aux autres espèces du genre *Lytoceras* — une forme plutôt banale, difficile à caractériser par un trait diagnostique remarquable et manifestement dérivé. Dans ce contexte, il n'est pas impossible que l'«espèce» de J. SOWERBY (1817) regroupe un assemblage mal compris d'espèces voisines morphologiquement peu différenciées. *Lytoceras fimbriatum* (J. SOWERBY, 1817) est souvent interprété comme une espèce dimorphe avec des macroconches correspondant aux spécimens de grande taille proche de la forme décrite par J. SOWERBY (1817) et des microconches souvent décrits dans la littérature sous le nom de *Derolytoceras tortum* (QUENSTEDT, 1885) (DOMMERMUES, 2002). Aucune forme microconche n'a été récoltée à la Roche Blain.

Age et répartition : *Lytoceras fimbriatum* (J. SOWERBY, 1817) est une ammonite largement répandue dans l'ensemble du domaine nord-ouest européen (y compris le

Groenland vers le nord) et dans beaucoup de localités de la Téthys méditerranéenne, depuis de Haut Atlas (Maroc) vers l'ouest, jusqu'aux Pontides (Turquie septentrionale) vers l'est. *Lytoceras fimbriatum* (J. SOWERBY, 1817) est une forme dont l'intervalle d'existence, particulièrement long, couvre sans doute la totalité du Pliensbachien et une partie du Toarcien. Dans le nord-ouest de l'Europe l'espèce n'apparaît timidement qu'à partir de la chronozone à Jamesoni (sous-chronozone à Brevispina). Elle est abondante dans les chronozones à Ibex et à Davoei et persiste au moins jusque dans la partie inférieure de la chronozone à Margaritatus (sous-chronozone à Stokesi). A la Roche Blain, l'espèce n'est présente que dans le niveau 114 où elle est assez abondante et où elle accompagne des formes caractéristiques de la sous-chronozone à Luridum (Fig. 3).

***Lytoceras* aff. *fimbriatum* (J. SOWERBY, 1817)**

Pl. II, fig. 2

Remarque : Ce *Lytoceras* se rattache probablement à la variabilité intra-spécifique de *Lytoceras fimbriatum* (J. SOWERBY, 1817) mais ce rapprochement doit être nuancé en raison de la taille relativement petite (≈ 10 cm avec l'essentiel de la loge d'habitation) de la section des tours notablement comprimée et de la présence de nombreux bourrelets supportant de discrètes collerettes associées à des mégastries principales.

Age et répartition : Ce spécimen de la Roche Blain n'a pas été récolté en place mais, d'après le faciès de la gangue, il s'agit très probablement d'une forme de la chronozone à Ibex (Fig. 3).

***Lytoceras furcicrenatum* S.S. BUCKMAN, 1928**

Pl. II, fig. 1

1928. *Lytoceras furcicrenatum* S.S. BUCKMAN, pl. 784.

Remarque : Si chez *Lytoceras fimbriatum* (J. SOWERBY, 1817), espèce type du genre *Lytoceras*, les côtes ne sont qu'exceptionnellement, et si c'est le cas, indistinctement subdivisées vers la base de flancs, d'autres *Lytoceratinae* peuvent présenter des divisions nettes et régulières de la costulation. Ces divisions peuvent être localisées à proximité de la suture ombilicale comme par exemple chez *Lytoceras interlineatum* (S.S. BUCKMAN, 1921) (espèce type du genre *Kallilytoceras* S.S. BUCKMAN, 1921) ou sensiblement plus haut, entre la moitié et le quart supérieur des flancs, comme chez les espèces regroupées par RAKUS & GUÉX (2002) au sein du genre *Zaghouanites* RAKUS & GUÉX, 2002 dont l'espèce type est *Z. arcanum* (WIEDENMAYER, 1977). Enfin chez les formes du groupe de *Lytoceras furcicrenatum* S.S. BUCKMAN, 1928 la division se situe très haut et les côtes secondaires et ou intercalaires sont limitées à l'aire ventrale. L'ensemble de ces *Lytoceratinae* à costulation subdivisée ne forme certainement pas une entité homogène et il serait illusoire

de les regrouper au sein d'un genre unique sur la base de la seule division des côtes. *Zaghouanites arcanum* (WIEDENMAYER, 1977) est une forme qui, outre la division de la costulation, est caractérisée par une nette flexuosité du tracé costal, par un ombilic relativement petit, par une section des tours nettement comprimée associée à un taux de recouvrement des tours plus important que chez la plupart des *Lytoceratinae*. Il est tout à fait pertinent d'utiliser un nom de genre particulier pour désigner ces formes originales. Par contre, dans le cas de *Lytoceras interlineatum* (S.S. BUCKMAN, 1921) ou même dans celui de *L. furcicrenatum* S.S. BUCKMAN, 1928, la morphologie de la coquille s'éloigne peu de celle de l'espèce type du genre *Lytoceras* est il n'est pour l'instant pas justifié d'utiliser une autre dénomination générique.

Lytoceras furcicrenatum S.S. BUCKMAN, 1928 est une forme qui se distingue clairement de toutes les autres espèces du genre par un assemblage original de traits morphologiques et ornementaux. On notera un accroissement assez rapide de la hauteur du tour, une section des tours subovale, légèrement comprimée avec des flancs sensiblement moins bombés que l'aire ventrale et surtout une costulation particulièrement affirmée pour un *Lytoceratinae*. Cette ornementation d'aspect un peu grossier est caractérisée par l'existence d'un net contraste entre les flancs, où seules s'expriment les côtes primaires, et l'aire ventrale où s'ajoutent des côtes secondaires et/ou intercalaires assez nombreuses.

Age et répartition : *Lytoceras furcicrenatum* S.S. BUCKMAN, 1928 est un taxon peu commun qui n'est connu avec certitude que dans le nord-ouest de l'Europe, en France (Ariège, Causses, région de Lyon) et en Angleterre (Dorset). Sa présence est certaine dans les chronozones à Davoei (sous-chronozone à Capricornus) et dans la partie inférieure de la chronozone à Margaritatus. La sous-chronozone à Stokesi semble correspondre à l'acmé de l'espèce. En dehors des régions nord-ouest européennes, un exemplaire mal conservé est cité par GECZY & MEISTER (2007) dans le Sinémurien supérieur du domaine austroalpin en Hongrie (Bakony) mais il s'agit d'un *Lytoceras* à costulation particulièrement grossière dont la position taxonomique reste à préciser. A la Roche Blain, *Lytoceras furcicrenatum* S.S. BUCKMAN, 1928 a été récolté dans une partie de la carrière où les affleurements étaient en partie disloqués par la cryoturbation quaternaire. Il n'est pas possible de préciser si le spécimen provient du niveau 122 ou 124 (Fig. 3). Il s'agit donc très probablement d'une forme de la chronozone à Margaritatus.

Superfamille Arietitoidea HYATT, 1874

Famille Oxynoticeratidae HYATT, 1875

Genre *Radstockiceras* S.S. BUCKMAN, 1918

Espèce type : *Radstockiceras complicatum* S.S. BUCKMAN, 1918

***Radstockiceras buvignieri* (ORBIGNY, 1844)**

Pl. III, fig. 1

1844. *Ammonites buvignieri* ORBIGNY, 1844, pl. 74.

Remarque : Le genre *Radstockiceras* regroupe des ammonites subdiscoïdes ou discoïdes souvent micro-ombiliquées. L'ornementation est la plupart du temps faible ou absente et les formes lisses ou presque lisses sont nombreuses. Les coquilles de *Radstockiceras* portent donc souvent peu de caractères diagnostiques et la détermination des espèces donne fréquemment lieu à des interprétations diverses car peu contraintes. Il s'agit de formes assez rares et aucune étude quantitative traitant de la variabilité intra-spécifique n'est actuellement disponible. Si l'importance taxonomique des caractères de la ligne de suture est pressentie, ils restent malheureusement encore peu étudiés et leur signification est mal comprise. Dans ce contexte, il faut admettre que la détermination de beaucoup d'espèces de *Radstockiceras* reste encore souvent équivoque. RIOULT (1968a) cite plusieurs fois *Radstockiceras* (*Metoxynoticeras*) *oppeli* (SCHLOENBACH, 1863) dans ses listes fauniques mais compte-tenu de l'ambiguïté des caractères diagnostiques de cette espèce et de l'absence de figuration, il est difficile de savoir à quelles formes se rattachent précisément les spécimens normands considérés par RIOULT (1968a). A la Roche Blain, les *Radstockiceras* sont des formes rares souvent récoltés hors place dans les déblais de l'exploitation. C'est notamment le cas du spécimen attribué à *R. buvignieri* (ORBIGNY, 1844) et figuré Pl. III, fig. 1. Cette forme oxycône-discoïde est micro-ombiliquée. Sa section subogivale est très comprimée. L'aire ventrale mousse est étroite mais elle est régulièrement arrondie. Elle ne porte pas de carène. L'ornementation est très faible et se limite aux seuls deux tiers inférieurs des flancs. En lumière rasante, on note des costules un peu flexueuses et surtout quelques zones déprimées assez larges séparant les parties costulées. Pour DONOVAN & GUERRIN-FRANIATTE (1994), la présence de telles zones déprimées est un caractère diagnostique de l'espèce de d'ORBIGNY. Le spécimen de la Roche Blain est très proche de l'holotype. L'absence de toute trace de costulation à proximité de l'aire ventrale exclut tout rapprochement avec *Radstockiceras oppeli* (SCHLOENBACH, 1863). Dans ce contexte, on peut supposer que le spécimen de la Roche Blain est une forme distincte des *Radstockiceras* cités par RIOULT (1968a).

Age et répartition : A la Roche Blain, *Radstockiceras buvignieri* (ORBIGNY, 1844) a été récolté hors place dans des déblais vers la base de la coupe (Fig. 3). C'est une espèce souvent interprétée de façon trop large par les auteurs et il est donc difficile de préciser sa répartition. Il semble néanmoins qu'il s'agisse d'une forme essentiellement nord-ouest européenne dont la présence n'est pour l'instant certaine qu'en France (Normandie, Lorraine) et en Angleterre (Somerset). Pris au sens strict, *R. buvignieri* est un taxon qui semble limité à la base du Pliensbachien (chronozone à Jamesoni) mais il existe, par exemple en Bourgogne (DOMMERGUES, 1993) et dans le Yorkshire (HOWARTH, 2002), des formes assez proches dès le Siné-

murien terminal (chronozone à Raricostatum).

Radstockiceras sp.

Pl. III, fig. 4

Remarque : Sous la dénomination de *Radstockiceras* sp. nous décrivons un spécimen très incomplet correspondant au moule interne d'une partie du phragmocône d'un individu de grande taille. L'absence de costulation et l'aire ventrale arrondie suggère des affinités avec *Radstockiceras buvignieri* (ORBIGNY, 1844) mais la section semble moins comprimée et la ligne de suture surprend par l'amplitude de la première selle latérale. Le lobe latéral occupe donc une position qui paraît curieusement basse sur les flancs (Pl. III, fig. 4).

Age et répartition : *Radstockiceras* sp. a été récolté dans un contexte stratigraphique un peu imprécis mais il provient très probablement du niveau 121 où il accompagne *Becheiceras* groupe de *bechei* (J. SOWERBY, 1821) - *gallicum* (SPATH, 1936) (Fig. 3). Il s'agit dans tous les cas d'une forme de la partie terminale de la chronozone à Davoei ou de la base de la chronozone à Margaritatus et c'est donc un représentant particulièrement tardif du genre *Radstockiceras*.

Superfamille Eoderoceratoidea SPATH, 1929

Famille Coeloceratidae HAUG, 1910

(émendé DOMMERGUES & MEISTER, 1999)

Genre *Apoderoceras* S.S. BUCKMAN, 1921

Espèce type : *Apoderoceras lobulatum* S.S. BUCKMAN, 1921

Apoderoceras aculeatum (SIMPSON, 1843)

Pl. II, fig. 5

? 1843. *Ammonites decussatus* SIMPSON, p. 25.

1843. *Ammonites aculeatus* SIMPSON, p. 27 [l'holotype est perdu, paratype figuré par S.S. BUCKMAN (1913, pl. 72A-C)]

? 1855. *Ammonites mutatus* SIMPSON, p. 63 [holotype figuré par S.S. BUCKMAN (1914, pl. 105)]

? 1880. *Aegoceras leckenbyi* WRIGHT pl. 30, fig. 1-3 (lectotype de *A. leckenbyi*), 4-7 (holotype de *A. decussatum*)

Remarque : L'acception que nous accordons à *Apoderoceras aculeatum* (SIMPSON, 1843) est très proche de celle proposée par HOWARTH (2002). Le spécimen de la Roche Blain est une forme macroconche à ornementation peu vigoureuse et assez irrégulière dans sa forme et sa distribution. La section est un peu déprimée. Les flancs légèrement bombés sont subparallèles. L'aire ventrale large est surbaissée et la section paraît subrectangulaire. Ce dernier caractère distingue *A. aculeatum* (SIMPSON, 1843) des *Apoderoceras* à section subtrapézoïdale comme, par exemple, *A. subtriangulare* (YOUNG & BIRD, 1822), *A. spicatum* (SIMPSON, 1843), *A. sparsinodum* (QUENSTEDT, 1885), *A. antiquum* (LOCZY, 1915), *A. ferox* S.S. BUCKMAN, 1925. Malgré les précisions apportées par les travaux récents de HOWARTH (2002) et de EDMUNDS *et al.* (2003), la variabilité et la répartition stratigraphique

des différentes espèces d'*Apoderoceras* restent encore mal comprises et la détermination proposée pour le spécimen de la Roche Blain n'est pas entièrement convaincante. La section déprimée des tours est inattendue pour une forme à section subrectangulaire.

Age et répartition : Les *Apoderoceras* du groupe d'*aculeatum* (SIMPSON, 1843) sont des formes uniquement connues dans le nord-ouest de l'Europe et notamment en Angleterre (Somerset, Yorkshire) où ils caractérisent la base du Pliensbachien inférieur (sous-chronozone à Taylori). Dans le Yorkshire où est défini le stratotype du Pliensbachien, *Apoderoceras aculeatum* (SIMPSON, 1843) est présent pratiquement à la base de cet étage selon MEISTER *et al.* (2003, 2006) alors que d'après HOWARTH (2002) il succéderait clairement à *A. subtriangulare* et serait donc un peu plus tardif. A la Roche Blain, *A. aculeatum* (SIMPSON, 1843) n'est connu que par un seul spécimen récolté hors place mais dans un contexte qui suggère plutôt une origine vers la base de la coupe (Fig. 3).

Genre *Coeloceras* HYATT, 1867

Espèce type : *Ammonites pettos* QUENSTEDT, 1846

Coeloceras pettos (QUENSTEDT, 1846)

Pl. II, fig. 4

1843. *Ammonites pettos* QUENSTEDT, p. 178f (forme macroconche) (= *Ammonites crenatus* REINECKE.-ZIETEN, 1830, pl. 1, fig. 4 = lectotype).
1844. *Ammonites grenouillouxi* ORBIGNY, pl. 96, fig. 1 (= lectotype), 5-6 (forme macroconche).
1978. *Polymorphites evolutus* DOMMERGUES & MOUTERDE, pl. 1, fig. 2-4, 5 (= holotype) (forme microconche).

Remarque : *Ammonites pettos* (QUENSTEDT, 1846) est un taxon caractérisé par un dimorphisme accusé (DOMMERGUES, 1994). La forme microconche a été décrite sous le nom de *Polymorphites evolutus* DOMMERGUES & MOUTERDE, 1978. Le diamètre du phragmocône adulte de ces microconches est inférieur à 1,5 cm. La coquille franchement évolutive a un aspect serpenticône. La section des tours est faiblement déprimée et l'aire ventrale, en général surbaissée, porte une carène souvent bien individualisée. L'habitus de ces microconches rappelle certains Polymorphitidae de petite taille et notamment *Uptonia bronni* ROEMER, 1836. La forme macroconche est de taille souvent bien supérieure. Le phragmocône des adultes peut dépasser 5 cm de diamètre. L'aire ventrale arrondie est dépourvue de toute trace de carène. La section des tours est franchement déprimée notamment vers la fin de la croissance et la coquille présente un aspect cadicône généralement bien affirmé chez les spécimens à section relativement large comme l'holotype d'*Ammonites pettos* (QUENSTEDT, 1846). Avec un diamètre du phragmocône de l'ordre de 18 mm, le spécimen illustré Pl. II, fig. 4 est, soit un variant macroconque de relativement petite taille, soit une forme dont la croissance n'est

pas achevée. Sa section est sensiblement moins épaisse que celle de l'holotype. Il s'agit toutefois sans ambiguïté d'un macroconche.

Age et répartition : La présence de l'espèce de QUENSTEDT (1843) à la Roche Blain n'est attestée que par un seul spécimen conservé sans indications stratigraphiques précises. Il provient probablement du niveau 99 ou du niveau 100 (Fig. 3). Dans le présent travail, *Coeloceras pettos* (QUENSTEDT, 1846) est interprété comme un taxon caractérisé par un fort dimorphisme dont la présence n'est actuellement attestée que dans quelques gisements de l'Europe du nord-ouest : en France (Calvados, Cher, Allier), en Allemagne (Württemberg) et au Danemark (Bornholm). Les microconches ne sont toutefois connus que dans le Cher et l'Allier. Dans le Sud du Bassin de Paris *Coeloceras pettos* est une forme limitée à l'extrême base de la zone à Ibex. Dans le Cher (gisement des Cottards), DOMMERGUES & MOUTERDE (1978) ont montré que l'espèce succède aux derniers Polymorphitidae [*Uptonia bronni* (ROEMER, 1836) et *U. lata* (QUENSTEDT, 1845)] et accompagne les tout premiers *Tropidoceras* du groupe de *masseanum* (ORBIGNY, 1844). Dans les secteurs du Bassin de Paris où *C. pettos* (QUENSTEDT, 1846) est présent, l'espèce permet donc de caractériser un biohorizon probablement localisé à ou vers l'extrême base de la sous-chronozone à Masseanum. C'est cette hypothèse qui est retenue ici. Il faut toutefois remarquer qu'en Allemagne du sud-ouest, SCHLATTER (1980) situe le bref acmé local de *C. pettos* (QUENSTEDT, 1846) un peu avant l'extinction du genre *Uptonia*.

D'autres formes provenant de la Téthys méditerranéenne en Espagne (Chaînes bétiques), en Italie (Sicile), en Albanie, en Autriche (Austroalpin) et en Turquie (Pontides) ont des tailles adultes et des morphologies qui rappellent les macroconches de l'espèce de QUENSTEDT (1846). Ces ammonites méditerranéennes sont souvent mal datées mais certaines d'entre-elles ont des âges comparables (partie supérieure de la chronozone à Jamesoni et/ou base de celle à Ibex) à l'acmé de *C. pettos* en Europe du nord-ouest. Toute assimilation entre les ammonites nord-ouest européennes et celles de la Téthys méditerranéenne reste incertaine car les formes méridionales ne semblent jamais être associées à des microconches. Il s'agit peut-être d'un cas de convergence.

Famille Polymorphitidae HAUG, 1887 (émendé DOMMERGUES & MEISTER, 1999)

Genre *Uptonia* S.S. BUCKMAN, 1887

Espèce type : *Ammonites jamesoni* J de C. SOWERBY, 1827

Uptonia aff. angusta (QUENSTEDT, 1845)

Pl. IV, fig. 1, 2

Remarque : Selon SCHLATTER (1980), *Ammonites jamesoni* var. *angustus* QUENSTEDT, 1845, pl. 4, fig. 8) est

un variant d'*Uptonia lata* caractérisé par une densité de costulation plus dense que la moyenne. Si l'on se réfère à l'holotype d'*Ammonites jamesoni* var. *angustus* QUENSTEDT, 1845 refiguré par SCHLATTER (1980, pl. 11, fig. 6) cette hypothèse est convaincante. A diamètres comparables, les formes normandes considérées ici se distinguent toutefois par une costulation encore plus dense, presque filiforme dans les tours internes, et par des côtes au tracé plus flexueux. Il nous paraît difficile de les intégrer sans réserve au sein de la variabilité d'*U. lata* (QUENSTEDT, 1845). Dans la littérature, seul le spécimen figuré par OPPEL (1853, pl. 2, fig. 4) sous le nom d'*Ammonites jamesoni angustus* QUENSTEDT, 1845 présente une densité de costulation des tours internes comparable à celle des formes de Normandie.

Age et répartition: Les deux spécimens de la Roche Blain considérés ici ont été récoltés hors place mais leur faciès suggère une origine probable dans les niveaux 90 à 99 (Fig. 3). Leur âge correspond sans doute à la sous-chronozone à Jamesoni.

***Uptonia bronni* (ROEMER, 1836)**

Pl. II, fig. 3

1836. *Ammonites bronni* ROEMER, pl. 12, fig 8.

Remarque: Ce Polymorphitidae de petite taille est probablement une forme microconche associée à des macroconches de beaucoup plus grande taille du groupe d'*Uptonia jamesoni* (J. de C. SOWERBY, 1827)-*U. lata* (QUENSTEDT, 1845), voire à d'autres formes telles que *U. angusta* (QUENSTEDT, 1845) ou *U. confusa* (QUENSTEDT, 1856)... Outre sa petite taille adulte, *Uptonia bronni* (ROEMER, 1836) se distingue des formes macroconches par la présence, tout au long de la croissance, de tubercules latéraux-ombilicaux anguleux souvent saillants, et surtout par l'existence d'une carène, plus ou moins bien individualisée et continue, portée par une aire ventrale basse voire légèrement déprimée (notamment vers la fin de croissance). Les tubercules latéro-ventraux peuvent même dans certains cas surmonter l'aire siphonale. Cette caractéristique est bien visible sur la loge d'habitation du spécimen de la Roche Blain illustré Pl. II, fig. 3. L'ammonite normande est aussi caractérisée par une taille plutôt grande pour un microconche, par un ombilic relativement étroit, par une section particulièrement comprimée, par une costulation très dense dans les tours internes et par un tracé costal légèrement flexueux sur les flancs de la loge d'habitation.

Age et répartition: *Uptonia bronni* est une forme rare à la Roche Blain. Le spécimen illustré Pl. II, fig. 3 provient d'un bloc issu du niveau 100 (Fig. 3). Outre *U. bronni* (ROEMER, 1836), ce bloc a surtout livré des ammonites caractéristiques de la sous-chronozone à Valdani (e.g. *Acanthopleuroceras maugenesti* (ORBIGNY, 1844), *A. aff. valdani* (ORBIGNY, 1844) et *A. gauthieri* nov. sp. DOMMERGUES & MEISTER). Un tel contexte stratigraphique

proouve, qu'au moins localement, le niveau 100 livre des faunes condensées qui correspondent à tout ou parties d'une période qui débute avec la sous-chronozone à Jamesoni (sans doute seulement la partie terminale) et s'achève avec la zonule à Valdani (partie moyenne de la sous-chronozone à Valdani). Il faut toutefois souligner qu'aucune *Uptonia* de grande taille (macroconche?) n'a été récoltée au sein du niveau 100.

Uptonia bronni (ROEMER, 1836) est une forme qui caractérise la sous-chronozone à Jamesoni. Il s'agit d'une ammonite essentiellement connue en Europe du nord-ouest: au Portugal (Bassin lusitanien), en Espagne (Chaînes ibériques), en France (Pyrénées, Quercy, Causses, Bourgogne, Cher), dans les klippes de Suisse centrale, en Allemagne du sud-ouest et du nord-ouest et en Angleterre (Yorkshire). Dans le domaine méditerranéen, la présence de l'espèce est exceptionnelle. Elle est connue dans quelques rares gisements de l'Austroalpin (Autriche) et des Alpes calcaires méridionales (Italie) Sa présence reste à confirmer en Albanie (zone ionienne) où une ammonite micromorphe a été rapprochée de l'espèce de ROEMER (1836) par DOMMERGUES *et al.* (2000).

***Uptonia aff. confusa* (QUENSTEDT, 1856)**

Pl. IV, fig. 4

Remarque: Le lectotype d'*Ammonites confusus* QUENSTEDT, 1856, pl. 15, fig. 10 désigné par SCHLATTER (1980), est incomplet. Son diamètre peut être évalué à 6 cm. L'illustration ne permet pas de savoir s'il s'agit seulement d'un phragmocône ou si une part de la loge d'habitation est conservée. La taille adulte n'est pas connue mais il s'agit de toute évidence d'une forme macroconche. Le spécimen illustré par QUENSTEDT (1856) montre une ornementation plutôt grossière pour une *Uptonia*. Les côtes un peu flexueuses sur les flancs acquièrent leur relief maximum au niveau du rebord latéro-ventral où elles paraissent franchement saillantes et où elle portent un tubercule confus. Les côtes se projettent ensuite sur l'aire ventrale en dessinant une sorte de chevron peu anguleux. Le relief des côtes s'affaiblit sensiblement en direction du ventre et il existe un contraste frappant entre l'ornementation particulièrement saillante du rebord latéro-ventral et celle nettement moins vigoureuse au niveau du siphon. Le spécimen de la Roche Blain illustré Pl. IV, fig 4 est très incomplet. Il montre seulement le début de la loge d'habitation d'une forme d'assez grande taille et correspond à un stade ontogénétique plus avancé que l'holotype. Cette différence peut facilement expliquer l'absence de tubercules au niveau du rebord latéro-ventral car chez les *Uptonia* ces structures ornementales s'effacent souvent assez rapidement au cours de la croissance. L'ammonite normande montre par contre des côtes particulièrement saillantes au niveau du rebord latéro-ventral et leur affaiblissement en direction du siphon est suffisamment marqué pour que l'aire ventrale soit franchement déprimée au passage des côtes. C'est essentiellement ce trait orne-

mental qui justifie le rapprochement de l'ammonite de la Roche-Blain à l'espèce de QUENSTEDT (1856). En l'absence d'information sur les tours internes et moyens, il est impossible d'exclure l'hypothèse d'une forme extrême ou aberrante liée au groupe d'*Uptonia lata* (QUENSTEDT, 1845).

Age et répartition : Le spécimen de la Roche Blain envisagé ici a été récolté dans un bloc isolé, mais le faciès suggère une origine dans les niveaux 90 à 99 (Fig. 3). Son âge correspond très probablement à la sous-chronozone à Jamesoni.

***Uptonia lata* (QUENSTEDT, 1845)**

Pl. III, fig. 7 ; Pl. IV, fig. 3

1845. *Ammonites jamesoni* var. *latus* QUENSTEDT, pl. 4, fig. 1.

1973. *Uptonia jamesoni* (J. de C. SOWERBY, 1827).- DONOVAN & FORSEY, pl. 4, fig. 3 (= néotype).

? 1844. *Ammonites regnardi* ORBIGNY, pl. 72, fig. 1, 2, 5 (non 3, 4).

Remarque : L'holotype d'*Ammonites jamesoni* J. de C. SOWERBY, 1827, récolté par R.I. MURCHISON en Ecosse (Île de Mull), est perdu et la figure originale de J. de C. SOWERBY (1827) est de qualité médiocre. En se basant sur ce constat, DONOVAN & FORSEY (1973) ont désigné un néotype provenant également de l'île de Mull. Ultérieurement, SCHLATTER (1980) a souligné que ce néotype s'identifie à *Uptonia lata* espèce de QUENSTEDT (1845) définie de façon moins ambiguë que celle de J. de C. SOWERBY (1827). Cette situation devrait logiquement conduire à regarder *Uptonia lata* (QUENSTEDT, 1845) comme un simple synonyme d'*Uptonia Jamesoni* (J. de C. SOWERBY, 1827). Cependant et contrairement à DONOVAN & FORSEY (1973), SCHLATTER (1980) considère que la figure de J. de C. SOWERBY (1827) est suffisamment informative pour qu'il soit possible d'interpréter *Uptonia jamesoni* (J. de C. SOWERBY, 1827) et *Uptonia lata* (QUENSTEDT, 1845) comme deux taxons distincts. L'espèce de QUENSTEDT (1845) serait selon SCHLATTER (1980) caractérisée, au moins dans les tours internes et moyens, par une costulation plus dense et une coquille plus évolutive que celle de J. de C. SOWERBY (1827). En outre, SCHLATTER (1980) suggère qu'*Uptonia lata* (QUENSTEDT, 1845) serait une forme un peu plus récente qu'*Uptonia jamesoni* (J. de C. SOWERBY, 1827). En l'attente d'une révision basée sur un matériel abondant et stratigraphiquement bien calé, nous suivons ici comme hypothèse de travail la proposition de SCHLATTER (1980). La plupart des *Uptonia* récoltées à la Roche Blain sont fragmentaires. Il s'agit souvent de tours externes (fin de phragmocône et/ou loge d'habitation) de spécimens de grandes voire de très grandes tailles dépourvus de tours internes. Il est souvent impossible de les attribuer à une espèce donnée. Les spécimens, tels ceux illustrés Pl. III, fig. 7 et Pl. IV, fig. 3, qui permettent une détermination plus précise peuvent tous être attribués à *Uptonia lata* (QUENSTEDT, 1845) *sensu* SCHLATTER (1980) et rien ne

prouve l'existence de formes correspondant à l'acception que SCHLATTER (1980) accorde à *U. jamesoni* (J. de C. SOWERBY, 1827).

Dans les chapitres de sa thèse consacrés à la Normandie, RIOULT (1968a) cite souvent des *Uptonia* mais il ne fait référence ni à *Uptonia jamesoni* (J. de C. SOWERBY, 1827) ni à *U. lata* (QUENSTEDT, 1845). L'espèce d'*Uptonia* la plus souvent citée par cet auteur — tant dans le Bessin que dans les Campagnes de Caen et de Falaise — est *U. regnardi* (ORBIGNY, 1844). Il serait bien sûr nécessaire de revoir les exemplaires sur lesquels se fondent les déterminations de RIOULT (1968a) mais il est probable que la plupart de ces ammonites s'intégreraient sans difficulté à l'acception que nous accordons ici à *U. lata* (QUENSTEDT, 1845). La variabilité intraspécifique de l'espèce de QUENSTEDT (1845) comprend de nombreux individus qui portent, comme la forme de d'ORBIGNY (1844), des tubercules latéro-ventraux plus ou moins accusés dans les tours internes. L'espèce de d'ORBIGNY (1844) est peut-être un simple synonyme de celle de QUENSTEDT (1845). En 1968a, RIOULT cite aussi plusieurs fois *Uptonia obsoleta* (SIMPSON, 1843). Dans ce cas, l'interprétation est plus difficile car l'espèce de SIMPSON (1843) est relativement mal connue et souvent interprétée comme un *Metaderoceras*.

Age et répartition : *Uptonia lata* (QUENSTEDT, 1845) est une ammonite qui caractérise la sous-chronozone à Jamesoni. A la Roche Blain, sa présence est attestée depuis le sommet du niveau 89 jusqu'au niveau 98. Elle est également probable en certains points de la carrière dans le niveau 99 (Fig. 3).

Uptonia lata (QUENSTEDT, 1845) est une forme très commune, présente dans la plupart des gisements du nord et du nord-ouest de l'Europe. Sa répartition s'étend d'Ouest en Est depuis le Portugal (Bassin lusitanien) jusqu'à la Turquie septentrionale (Pontides). Au nord, l'espèce atteint même le Groenland. En direction des régions méditerranéennes, *U. lata* (QUENSTEDT, 1845) n'est connue que dans l'Austroalpin (Autriche, Hongrie) et dans les Alpes calcaires méridionales (Italie) où elle permet des corrélations précises avec les faunes téthysiennes.

Famille Tropicoceratidae HYATT, 1900

(synonyme : Acanthopleuroceratidae ARKELL, 1950),

(émendé DOMMERMUES & MEISTER, 1999)

Genre *Catriceras* VENTURI, 1978

(émendé GÉCZY & MEISTER, 2007)

Espèce type : *Catriceras catriense* VENTURI, 1978

***Catriceras* (?) *rioulti* nov. sp.**

DOMMERMUES & MEISTER

Pl. VII, fig. 3, 7

Origine du nom : En l'honneur de MICHEL RIOULT pour sa connaissance exceptionnelle du Jurassique normand et de ses faunes.

Localité type et strate type : L'holotype provient de la

carrière de la Roche Blain (Calvados, France). Sa position stratigraphique précise n'est pas connue. Il est toutefois en partie inclus dans un bloc de calcaire qui conserve les empreintes fragmentaires (moules externes) de deux *Tropidoceras* qu'il est possible d'attribuer au groupe de *T. masseanum* (ORBIGNY, 1844) pris au sens large. La gangue est un calcaire finement oo-bioclastique à matrice micritique de couleur beige clair légèrement ocracé. Le contexte faunique, lithologique et taphonomique suggère une origine dans le niveau 99 voire dans la base du niveau 100.

Holotype : L'holotype (n° MNHN A27507) est illustré Pl. VII, fig. 3. Il est conservé dans les collections du Domaine Sciences de la Terre du Muséum d'Histoire naturelle (Paris) et a été récolté par HENRI GAUTHIER. Il s'agit d'un spécimen sans doute adulte de 7,5 cm de diamètre qui correspond peut-être à un macroconche. La loge d'habitation est conservée sur un demi-tour essentiellement sous forme d'un moule interne, car seuls quelques lambeaux d'une réplique en calcite sparitique de la coquille sont préservés vers la fin de la partie conservée de la loge d'habitation. Le phragmocône est entièrement recristallisé en calcite sparitique. La structure de la coquille n'est plus visible, mais les détails de sa surface sont finement préservés dans les tours internes et moyens.

Autre matériel : En plus de l'holotype, la nouvelle espèce est connue par un autre spécimen (paratype) provenant lui aussi de la carrière de la Roche Blain. Cet exemplaire (n° MNHN A27508) est illustré Pl. VII, fig. 7. C'est une forme de petite taille (2,8 cm de diamètre) qui correspond peut être à un microconche, mais rien ne prouve qu'il s'agisse d'un adulte ayant achevé sa croissance car il est impossible de préciser si les dernières cloisons sont ou non, approximées. Si l'hypothèse d'un dimorphisme sexuel se confirmait, le spécimen (n° MNHN A27508) aurait alors le statut d'allotype. La loge d'habitation, préservée sur plus d'un demi-tour, a conservé une réplique en calcite de la coquille. Le phragmocône est entièrement recristallisé. Ce petit spécimen a été récolté par HENRI GAUTHIER. Le bloc de calcaire qui le contenait a également livré *Acanthopleuroceras maugenessi* (ORBIGNY, 1844) et *A. valdani* (ORBIGNY, 1844) dont la présence est restreinte au niveau 100 à la Roche Blain.

Diagnose : Tropidoceratidae à coquille platicône-évolutive particulièrement comprimée. Cet aspect est renforcé par la faible profondeur de l'ombilic et surtout par des flancs parallèles d'allure très plate, voire légèrement déprimée au niveau des côtes, et qui occupent l'essentiel de la hauteur du tour. L'ornementation latérale, assez dense, est formée de côtes légèrement sigmoïdes, pincées et saillantes dans le tiers inférieur des flancs. Leur relief s'affaiblit ensuite vers le tiers médian de flancs puis il s'accroît à nouveau en direction du rebord latéro-ventral où la côte forme une angulosité proéminente. Il ne s'agit toutefois pas véritablement d'un tubercule individualisé. En passant sur l'aire ventrale qui est d'allure tectiforme pincée, les côtes se projettent brusquement vers l'avant mais leur

relief s'affaiblit assez rapidement en direction du ventre qui porte une carène peu élevée, mal individualisée mais tranchante. Cette carène est bordée de deux méplats obliques à peine perceptibles sur le moule interne mais plus nettement dessinés sur le test. Il n'y a aucune trace de côtes secondaires et/ou intercalaires sur l'aire ventrale. Si la costulation est assez vigoureuse vers la fin de la croissance, comme sur la loge d'habitation de l'holotype, elle est beaucoup moins marquée aux plus petits diamètres. Elle s'efface dans les tours internes qui sont presque lisses jusque vers environ 2 cm de diamètre.

Discussion : Cette espèce rare, très originale pour la famille (Tropidoceratidae), est caractérisée par une coquille platicône évolutive remarquablement comprimée. Le grand spécimen (Pl. VII, fig. 3) est probablement un adulte dont la loge d'habitation est conservée sur presque un demi-tour. Le petit spécimen (Pl. VII, fig. 7) possède une part encore plus importante de la loge d'habitation mais rien n'indique qu'il s'agisse d'un individu adulte ayant achevé sa croissance. Si ceci était le cas, il pourrait s'agir d'un microconche. La section du tour est très comprimée. Les flancs plats, voire légèrement concaves au passage des côtes sur la loge d'habitation du grand spécimen, paraissent remarquablement parallèles. L'ombilic est très peu profond. Le rebord ombilical est situé à faible distance de la suture ombilicale. Les flancs occupent l'essentiel de la hauteur du tour. Sur la loge d'habitation du grand individu, l'aire ventrale tectiforme assez élevée s'amincit progressivement en une carène pincée, mal individualisée, mais d'allure tranchante. La costulation, relativement dense, est formée de côtes au tracé flexueux, légèrement sigmoïde, sur les flancs. Les côtes sont bien marquées sur la loge d'habitation. Leur relief s'affaiblit rapidement en direction des tours internes et l'ornementation devient vite à peine visible. Le nucléus paraît quasiment lisse jusque vers 2 cm de diamètre environ. Sur la loge d'habitation du grand spécimen (Pl. VII, fig. 3), à partir du rebord latéro-ombilical et en allant vers l'extérieur, les côtes ont une allure pincée et leur relief paraît sensiblement accentuée dans le tiers inférieur des flancs. Au niveau du rebord latéro-ventral, elles forment une angulosité saillante presque un tubercule. Au-delà de ce point, les côtes passent sur l'aire ventrale en se projetant brusquement vers l'avant, mais elles s'affaiblissent rapidement et la carène est bordée de bandes lisses obliques surtout visibles à la surface du test. Sans doute essentiellement en raison du petit diamètre de la coquille, la costulation est faiblement marquée sur la loge d'habitation du petit spécimen (Pl. VII, fig. 7) mais les spécificités de la costulation restent, bien qu'atténuées, parfaitement perceptibles. On retrouve la flexuosité du tracé costal, des traces du pincement des côtes dans le tiers inférieur des flancs et l'esquisse de tubercules latéro-ventraux.

La ligne de suture n'est pas visible sur l'holotype, mais on la distingue par transparence à la fin du phragmocône du petit spécimen. Le lobe latéral paraît plutôt étroit et d'allure trifide.

L'attribution, sous réserves, de la nouvelle espèce au genre *Catriceras* VENTURI, 1978 émodé GÉCZY & MEISTER (2007) est essentiellement justifiée par:

- a— la coquille platycône-évolutive très comprimée;
- b— l'existence de flancs parallèles très plats qui occupent l'essentiel de la hauteur du tour;
- c— l'absence de toute trace de costulation secondaire et/ou intercalaire sur l'aire ventrale où seules les côtes primaires, fortement projetées vers l'avant, sont visibles;
- d— l'existence de bandes lisses très obliques à la base de la carène. A peine visibles sur le moule interne, ces bandes sont mieux individualisées sur la coquille.

Catriceras (?) *rioulti* nov. sp. DOMMARGUES & MEISTER est une forme très originale qui se distingue nettement de toutes les autres espèces habituellement attribuées au genre *Catriceras*. On remarquera les tours internes pratiquement lisses jusque vers 2 cm de diamètre, la faiblesse de l'ornementation dans les tours moyens, la morphologie subtectiforme pincée de l'aire ventrale avec une carène tranchante mais mal individualisée, la discrétion des bandes lisses qui bordent la carène, l'accroissement plutôt rapide de la hauteur des tours en début de croissance mais nettement plus lente vers la fin du développement. L'ombilic est ainsi visiblement plus ouvert en fin de croissance que dans les tours internes.

Age et répartition: La nouvelle espèce n'est pour l'instant connue qu'à la Roche Blain où l'holotype a été récolté avec des *Tropidoceras* du groupe *masseanum* (ORBIGNY, 1844) s.l. et le paratype (micromorphe?) en association avec des *Acanthopleuroceras* du groupe de *maugenessi* (ORBIGNY, 1844) -*valdani* (ORBIGNY, 1844). Il s'agit donc d'une forme de la base de chronozone à Ibex (sous-chronozone à Masseanum et partie inférieure de la sous-chronozone à Valdani) (Fig. 3). Le genre *Catriceras* n'était jusqu'à présent connu avec certitude que dans le Carixien basal des régions méditerranéennes, en Italie (Apennin central), en Allemagne (Bavière) et en Hongrie (Bakony). Sa présence est discutable en Amérique du sud. La nouvelle espèce est à la fois sensiblement plus tardive (chronozone à Ibex) et plus septentrionale (province nord-ouest européenne) que les autres représentants du genre qui sont seulement connus dans le domaine Téthysien et uniquement vers la base de la chronozone à Jamesoni. Le genre *Catriceras* ne doit donc plus être vu comme un groupe endémique éphémère, mais comme une véritable lignée présente dans plusieurs entités paléobiogéographiques et dont l'intervalle d'existence s'étend sur deux chronozones. Les relations entre les genres *Catriceras* et *Tropidoceras* devront être reconsidérées en tenant compte de ce nouveau cadre spatio-temporel.

Genre *Tropidoceras* HYATT, 1867

Espèce type: *Ammonites masseanus* d'ORBIGNY, 1844

Remarque: le genre *Tropidoceras*, surtout abondant dans la sous-chronozone à Masseanum, est assez bien représenté à la Roche Blain. Ce gisement est remarqua-

ble car RIOULT (1968a) ne fait qu'une seule fois référence à ce taxon pourtant très caractéristique dans sa synthèse consacrée au lias de la bordure orientale du Massif armoricain.

Tropidoceras aff. *ellipticum* (J. SOWERBY, 1815) sensu SPATH (1928) Pl. IV, fig. 5

Remarque: Ce petit spécimen est peut-être un adulte car les deux dernières lignes de sutures paraissent approximées. Il s'agit peut-être d'un microconche. L'holotype présumé de l'espèce de J. SOWERBY (1815, pl. 92, fig. 4) est un nucléus pyriteux mal conservé et difficilement interprétable. Nous nous référons donc à l'acceptation que SPATH (1928, pl. 16, fig. 2 seule) accorde à ce taxon en soulignant la costulation un peu confuse, plutôt lâche et surtout visible sur les flancs. La croissance de la hauteur des tours du spécimen de la Roche Blain est sensiblement plus rapide que celle de la forme illustrée par SPATH (1928).

Age et répartition: D'après sa préservation le spécimen normand provient soit du niveau 99 soit de la base du niveau 100 (Fig. 3). Il s'agit très probablement d'une forme de la sous-chronozone à Masseanum. Pris au sens de SPATH (1928) *Tropidoceras ellipticum* (J. SOWERBY, 1815) est une forme essentiellement nord-ouest européenne. Sa présence dans les Pontides (citation dans ALKAYA, 1979) est douteuse.

Tropidoceras aff. *futtereri* (SPATH, 1928) Pl. IV, fig. 6

Remarque: Comme la forme étudiée précédemment, l'exemplaire attribué à *Tropidoceras* aff. *futtereri* (SPATH, 1928) est probablement un adulte de petite taille (peut-être un microconche). La loge d'habitation est en partie préservée. Le spécimen normand est très proche de l'holotype illustré par SPATH (1928, pl. 16, fig. 8). Il s'en distingue surtout par une densité de costulation plus forte dans les tours internes. Comparé à *T. aff. ellipticum* (J. SOWERBY, 1815) (cf. Pl. IV, fig. 5), *T. aff. futtereri* (SPATH, 1928) est une forme beaucoup plus évolutive et dont l'ornementation mieux affirmée est formée de côtes saillantes, nettes, au profil pincé.

Age et répartition: *T. aff. futtereri* (SPATH, 1928) provient du niveau 99 ou plus probablement, compte tenu de sa fossilisation, de la base du niveau 100 (Fig. 3). Il s'agit d'une forme de la sous-chronozone à Masseanum voire peut-être de l'extrême base de la sous-chronozone à Valdani. *T. futtereri* (SPATH, 1928) est une forme assez rare uniquement citée dans le nord-ouest de l'Europe, en Angleterre (Dorset, Yorkshire), en France (Corbières) et en Allemagne (Württemberg).

Tropidoceras masseanum (ORBIGNY, 1844) Pl. V, fig. 5

1844. *Ammonites masseanus* ORBIGNY, pl. 58, fig. 1-3
 ? 1928. *Tropidoceras lineatum* SPATH, pl. 16, fig. 3; pl. 17, fig. 6
 ? 1928. *Tropidoceras sparsicosta* SPATH, pl. 17, fig. 2

Remarque : Il s'agit du *Tropidoceras* le plus souvent cité dans le nord-ouest de l'Europe. Bien que correspondant à un spécimen incomplet, l'holotype est assez facile à interpréter et il montre clairement les principaux caractères diagnostiques de l'espèce. Au sein du genre *Tropidoceras*, le taxon de d'ORBIGNY (1844) se distingue surtout par une ornementation globalement assez forte, presque un peu grossière, avec des côtes plutôt molles à l'assise relativement large, et par une section des tours ogivale. Le rebord ombilical, mal différencié, est arrondi. Les flancs sont nettement cintrés. Dans leur tiers inférieur, ils convergent un peu vers l'ombilic qui est peu profond. Les côtes intercalaires qui se développent sur l'aire ventrale sont bien marquées mais elles restent relativement peu nombreuses. Ces côtes intercalaires manquent dans les premiers stades du développement. Il n'existe aucune trace de tubercule. La ligne de suture fortement découpée avec un lobe latéral largement bilobé est très représentative pour le genre.

Age et répartition : Si le genre *Tropidoceras* est particulièrement bien représenté et largement diversifié dans la Téthys méditerranéenne, *Tropidoceras masseanum* (ORBIGNY, 1844) est au contraire une forme seulement connue dans le nord-ouest de l'Europe et dans les Pontides (Turquie septentrionale). Sa présence caractérise la partie basale de la chronozone à Ibex (sous-chronozone et zonule à Masseanum). A la Roche Blain, l'espèce n'est pas abondante mais plusieurs spécimens ont été récoltés dans des contextes stratigraphiques qui suggèrent le niveau 99 ou la base du niveau 100 (Fig. 3).

***Tropidoceras masseanum* (ORBIGNY, 1844) *rotunda*
 (FUTTERER, 1893)
 Pl. V, fig. 1**

1893. *Cycloceras masseanum* (ORBIGNY) var. *rotunda* FUTTERER, pl. 12, fig. 3-4

Remarque : L'holotype figuré par FUTTERER (1893) dépasse à peine six centimètres de diamètre. Il s'agit probablement des seuls tours internes d'un spécimen de grande taille dont les stades adultes sont malheureusement inconnus. La forme de FUTTERER (1893) est donc à l'origine imparfaitement définie mais les auteurs en donnent une interprétation assez homogène à laquelle nous nous référons ici. Il s'agit de formes appartenant clairement au groupe de *Tropidoceras masseanum* (ORBIGNY, 1844) mais caractérisées par une ornementation particulièrement grossière, souvent associée dans les tours internes et/ou moyens, à un enroulement plus évolutive et à une section des tours moins comprimée que chez les formes proches de l'holotype de d'ORBIGNY (1844). Il est actuellement impossible de préciser s'il s'agit de simples variants

ou au contraire de morphotypes clairement distincts. Le spécimen illustré Pl. V, fig. 1 est surtout rapproché de la forme de FUTTERER (1893) en raison de son ornementation assez grossière.

Age et répartition : Les distributions paléogéographiques et stratigraphiques de la forme de FUTTERER (1893) sont identiques à celles de *Tropidoceras masseanum* (ORBIGNY, 1844). Le spécimen de la Roche Blain a été récolté dans les déblais mais son faciès suggère le niveau 99 ou la base du niveau 100 (Fig. 3).

***Tropidoceras stahli* (OPPEL, 1856)
 Pl. III, fig. 3**

1856. *Ammonites stahli* OPPEL, p. 288 (= 1853. *Ammonites radians numismalis* OPPEL, pl. 3, fig. 2)

Remarque : ce taxon se distingue assez clairement (au moins jusque vers 5 cm de diamètre) des autres espèces du genre *Tropidoceras*. Les stades précoces de l'ontogenèse montrent une association originale de caractères. La coquille est platycône évolutive. La section des tours toujours comprimée est caractérisée par des flancs à peine bombés subparallèles contrastant avec une aire ventrale tectiforme qui porte une carène peu tranchante (au moins sur le moule interne) mais assez bien individualisée et d'assise relativement large. La costulation est bien affirmée mais elle ne paraît pas grossière. Sur les flancs, les côtes tendues ou à peine sigmoïdes sont plus ou moins rétroverses. En passant sur l'aire ventrale, elles se projettent brusquement et longuement en avant. Elles s'affaiblissent en direction du ventre et disparaissent avant d'atteindre la carène qui semble parfois bordée par deux bandes lisses. Au niveau de l'angulosité latéro-ventrale et du rebord latéro-ombilical, les côtes sont saillantes, mais il n'existe pas de tubercules réellement individualisés. Le spécimen de la Roche Blain se distingue de l'holotype par une coquille un peu plus évolutive, une section légèrement moins comprimée et des côtes latérales peu rétroverses.

Age et répartition : *Tropidoceras stahli* (OPPEL, 1856) est une forme nord-ouest européenne. L'espèce a été récoltée en Espagne (Pyrénées), en France (Ariège, Causse, Normandie) et en Allemagne (Württemberg). Sa présence est douteuse dans l'Austroalpin (Karst slovaque). Il s'agit d'une forme connue dans la base de la sous-chronozone à Valdani (zonule à Arietiforme) mais il est possible qu'elle apparaisse dès la sous-chronozone à Masseanum. A la Roche Blain, c'est une forme très rare dont la position stratigraphique est incertaine mais le faciès de la gangue est compatible avec une origine probable dans le niveau 99 voire dans la base du niveau 100 (Fig. 3).

***Tropidoceras cf. stahli* (OPPEL, 1853)
 Pl. IV, fig. 7**

Remarque : L'holotype de *Tropidoceras stahli* (OPPEL,

1856) est un phragmocône incomplet de petite taille. SCHLATTER (1980, pl. 20, fig. 3, pl. 21, fig. 1) donne une interprétation convaincante de l'ontogénèse de cette espèce et il illustre des phragmocônes qui atteignent des tailles nettement plus importantes que celle de l'holotype. Ces spécimens montrent qu'au-delà de 5 à 6 cm de diamètre, l'ornementation s'enrichit de tubercules en position latéro-ombilicale et latéro-ventrale. Ils montrent aussi que la section tend à devenir un peu plus comprimée au cours de l'ontogénèse. L'exemplaire de la Roche Blain illustré Pl. IV, fig. 7 est un fragment de loge d'habitation assez mal conservée. Il correspond à une forme d'assez grande taille qui possède des caractères très semblables à ceux des spécimens figurés par SCHLATTER (1980). On notera la présence de tubercules en position latéro-ombilicale et les côtes latérales tendues et rétroverses.

Age et répartition : Mêmes remarques que pour *Tropidoceras stahli* (OPPEL, 1856) (Fig. 3).

***Tropidoceras* sp. juv.**
Pl. V, fig. 2

Remarque : La loge d'habitation de ce petit *Tropidoceras* est conservée sur environ un tiers de tour. La croissance n'est probablement pas (complètement?) achevée car les dernières lignes de sutures ne paraissent pas approximées. Il s'agit probablement d'une forme proche de *Tropidoceras masseanum* (ORBIGNY, 1844) *sensu lato*, mais la coquille platycône-évolutive très comprimée, l'ombilic largement ouvert et l'ornementation plutôt dense et délicate lui confèrent un habitus suffisamment original pour interdire toute attribution spécifique précise.

Age et répartition : *Tropidoceras* sp. juv. a été récolté *ex situ* mais sa préservation indique une origine probable dans le niveau 99 ou dans la base du niveau 100 (Fig. 3). Il s'agit très probablement d'une forme de la sous-chronozone à Masseanum.

Genre *Acanthopleuroceras* HYATT, 1900

Espèce type : *Ammonites valdani* ORBIGNY, 1844 [ICZN opinion 996, MELVILLE (1973)]

***Acanthopleuroceras carinatum* (QUENSTEDT, 1885)**
Pl. V, fig. 4, 6

1885. *Ammonites maugenestii carinatum* QUENSTEDT, pl. 36, fig. 6.

Remarque : En décrivant cette espèce, QUENSTEDT (1885) s'est contenté d'illustrer l'aire ventrale d'un spécimen d'assez grande taille (≈ 8 cm de diamètre). Il s'agit toutefois d'une forme très caractéristique et l'interprétation qu'en donnent ultérieurement les auteurs (e.g. DOMMERGUES & MOUTERDE, 1978; SCHLATTER, 1980, DOMMERGUES & MOUTERDE, 1981; MEISTER, 1986) est homogène et cohérente.

Acanthopleuroceras carinatum (QUENSTEDT, 1885) possède une combinaison de traits morphologiques et ornementaux qui l'isolent clairement de tous les autres Tropidoceratidae. Avec un faible recouvrement des tours, un ombilic très ouvert et une section faiblement comprimée, la coquille est d'allure franchement serpenticône, notamment en fin de croissance. L'ornementation latérale est formée de côtes vigoureuses et rigides. Leur tracé est radial ou plus ou moins rétroverse. Les côtes s'effacent assez rapidement sur l'aire ventrale qui est tectiforme et qui porte une carène non tranchante, peu élevée mais toujours bien individualisée. Ce caractère est évident sur la figure de l'holotype. *A. carinatum* (QUENSTEDT, 1885) est une forme qui présente souvent un tubercule assez net au niveau du rebord latéro-ventral mais il peut s'agir d'un simple renforcement anguleux du relief de la côte. Il peut aussi exister des tubercules en position latéro-ombilicale mais ils sont souvent à peine marqués et manquent plus fréquemment que les tubercules latéro-ventraux.

Les deux spécimens de la Roche Blain sont très représentatifs de l'espèce de QUENSTEDT (1885). Le plus grand d'entre eux, illustré Pl. V, fig. 6 montre clairement la présence de tubercules sur la loge d'habitation. Sa costulation vigoureuse est subradiale. L'autre spécimen, illustré Pl. V, fig. 4 est une forme de beaucoup plus petite taille, sans tubercules individualisés, et dont la costulation latérale est franchement rétroverse.

Age et répartition : *Acanthopleuroceras carinatum* (QUENSTEDT, 1885) est surtout connu dans le nord-ouest de l'Europe : Portugal (Bassin lusitanien), Espagne (Chaînes ibériques), France (Causses, Bassin dauphinois, Bassin parisien), Allemagne (Württemberg). Sa présence reste à confirmer dans le domaine austroalpin (Autriche). *A. carinatum* est une forme rare qui n'est relativement abondante qu'au Portugal où une sous-espèce endémique a été décrite (DOMMERGUES & MOUTERDE, 1981). Dans tous les gisements où sa position stratigraphique a pu être précisée, *A. carinatum* (QUENSTEDT, 1885) caractérise la zonule à Arietiforme (base de la sous-chronozone à Valdani).

Les rares spécimens récoltés à la Roche Blain proviennent du niveau 100, probablement vers la base (Fig. 3).

***Acanthopleuroceras* aff. *inflatum* (QUENSTEDT, 1885)**
Pl. V, fig. 3

Remarque : *Acanthopleuroceras inflatum* QUENSTEDT (1885) se distingue au sein du genre *Acanthopleuroceras* par une ornementation particulièrement grossière formée de côtes très espacées d'aspect empâté. Chez cette espèce, les côtes portent éventuellement des tubercules latéro-ventraux souvent mal individualisés et elles abordent l'aire ventrale en se projetant à peine vers l'avant. Leur relief s'atténue plus ou moins vite en direction du ventre qui porte une carène mousse mal individualisée, parfois interrompue par le passage des côtes. Les tours internes de l'holotype (QUENSTEDT, 1885, pl. 35, fig. 17) ne sont

pas conservés. Ceux du spécimen de la Roche Blain sont lisses. L'espèce de QUENSTEDT (1885) peut atteindre de grandes tailles pour le genre. Ainsi, à 73 mm de diamètre, l'holotype est encore entièrement cloisonné.

Le spécimen de la Roche Blain se distingue de l'holotype par une taille relativement petite — rien n'indique toutefois qu'il s'agisse d'un adulte — mais surtout par son ombilic sensiblement moins ouvert et par des tours plus comprimés. La coquille est subplatycône. Si l'ornementation est très voisine de celle de l'holotype, l'enroulement est, à diamètre comparable, manifestement moins évolutive. L'ammonite de la Roche Blain n'est donc à rapprocher qu'avec réserves de l'espèce de QUENSTEDT (1885). On pourrait aussi envisager qu'il s'agisse d'un variant ou d'un morphe extrême du groupe d'*A. maugenesti* (ORBIGNY, 1844).

Age et répartition : A la Roche Blain, *Acanthopleuroceras* aff. *inflatum* (QUENSTEDT, 1885) a été récolté dans un bloc issu du niveau 100 (sans doute plutôt vers la base) (Fig. 3). L'espèce de QUENSTEDT (1885) est une forme rare propre au nord-ouest de l'Europe où elle caractérise la partie inférieure de la sous-chronozone à Valdani (zonule à Arietiforme et/ou à Maugenesti). La position stratigraphique du spécimen de la Roche Blain est compatible avec cet âge.

***Acanthopleuroceras maugenesti* (ORBIGNY, 1844)**
Pl. VI, fig. 5-7

1844. *Ammonites maugenesti* ORBIGNY, pl. 70

Remarque : La coquille est platycône évolutive et la section des tours nettement comprimée. L'ornementation, assez lâche pour un *Acanthopleuroceras*, est constituée de côtes dont le profil est souvent un peu arrondi (Pl. VI, fig. 6, 7) mais parfois pincé (Pl. VI, fig. 5). Ces côtes portent au niveau du rebord latéro-ventral un tubercule peu saillant, parfois même assez mal individualisé. Il n'existe pas de tubercules latéro-ombilicaux mais chez certains individus, et à certains stades de la croissance, on peut observer un renforcement latéro-ombilical du relief de la côte. Le nucleus, jusque vers 1 cm de diamètre, est souvent dépourvu de costulation. L'aire ventrale tectiforme porte souvent une carène basse mal individualisée mais le ventre est toujours anguleux.

Age et répartition : *Acanthopleuroceras maugenesti* (ORBIGNY, 1844) n'est pas rare dans le niveau 100 de la Roche Blain (Fig. 3) où l'espèce caractérise la zonule à Maugenesti au sein de la sous-chronozone à Valdani.

A. maugenesti (ORBIGNY, 1844) est une espèce nord-ouest européenne classique. Elle est connue au Portugal (Bassin lusitanien), en Espagne (Chaînes ibériques), en France (nombreuses régions), en Allemagne (Württemberg, Osnabrück), en Angleterre (Dorset, Gloucestershire, Yorkshire), en Ecosse et en Pologne septentrionale (Swinoujscie) qui est le secteur le plus oriental où l'espèce est connue. La présence du taxon est aussi attestée dans les

unités austroalpines en Allemagne (Alpes bavaroises) et en Autriche (Salzbourg). Par contre, *A. maugenesti* (ORBIGNY, 1844) est absent des régions plus méridionales.

***Acanthopleuroceras solare* (QUENSTEDT, 1885)**
Pl. VI, fig. 3

1885. *Ammonites maugenestii solaris* QUENSTEDT, pl. 35, fig. 18

Remarque : Cette espèce à coquille subplatycône évolutive est principalement caractérisée par la disparition plus ou moins rapide de la carène au cours de l'ontogénèse. Elle manque totalement dès la fin du phragmocône de l'holotype mais ne disparaît qu'avec le début de la loge d'habitation du spécimen de la Roche Blain. La section subquadratique peu comprimée est aussi caractéristique. Les flancs très élevés et faiblement bombés sont subparallèles. L'aire ventrale très déprimée est même presque plate, comme arasée, sur la loge d'habitation du spécimen normand. L'ornementation est vigoureuse. Les côtes d'aspect pincé, au tracé tendu sur les flancs, s'achèvent au rebord latéro-ventral par une forte angulosité mais il ne s'agit pas d'un véritable tubercule (au moins sur le moule interne). Il n'y a pas de trace de tubercules en position latéro-ombilicale. Les côtes traversent l'aire ventrale en formant un chevron obtus à peine projeté vers l'avant. Elles tendent à se dédoubler au niveau de ce chevron. La costulation s'affirme précocement au cours de l'ontogénèse. Elle est déjà bien visible vers 1 cm de diamètre. Malgré une taille adulte plus petite que celle de l'holotype, l'exemplaire normand possède l'essentiel des caractéristiques diagnostiques de l'espèce.

Age et répartition : *Acanthopleuroceras solare* (QUENSTEDT, 1885) est une forme rare, strictement limitée au nord-ouest de l'Europe : France (Bassin de Paris), Allemagne (Württemberg). A la Roche Blain, elle a été récoltée dans le niveau 100 (Fig. 3). Sa distribution stratigraphique reste à préciser dans la sous-chronozone à Valdani, mais *A. solare* (QUENSTEDT, 1885) semble surtout associée à *A. maugenesti* (ORBIGNY, 1844) et à *A. valdani* (ORBIGNY, 1844).

***Acanthopleuroceras* cf. *solare* (QUENSTEDT, 1885)**
Pl. VI, fig. 4

Remarque : Ce spécimen présente un ensemble ambigu de caractères qui suggère une forme de transition entre *Acanthopleuroceras solare* (QUENSTEDT, 1885) et *A. valdani* (ORBIGNY, 1844). On soulignera d'une part, la tendance à l'effacement de la carène au cours de la croissance comme chez *A. solare* (QUENSTEDT, 1885) et d'autre part, la costulation assez dense dès les tours internes et la présence dans les tours moyens de tubercules confus en position latéro-ombilicale et latéro-ventrale un peu comme chez *A. valdani* (ORBIGNY, 1844). La préservation imparfaite (corrosion et/ou encroûtement partiel) du

spécimen normand ne permet malheureusement pas une analyse plus précise.

Age et répartition : Cette ammonite provient du niveau 100 (Fig. 3). Il s'agit très probablement d'une forme de la partie moyenne de la sous-chronozone à Valdani.

***Acanthopleuroceras valdani* (ORBIGNY, 1844)
Pl. VI, fig. 2 ; Pl. VII, fig. 1, 2, 4, 9 ; Pl. VIII, fig. 1**

1844. *Ammonites valdani* ORBIGNY, pl. 71, fig. 1-3.

1862. *Ammonites binotatus* OPPEL, p. 133 [ICZN opinion 996, MELVILLE (1973)].

Remarque : Ce taxon, espèce type du genre *Acanthopleuroceras* est très caractéristique. La coquille est platycône évolutive. La section des tours est franchement comprimée avec des flancs parallèles et une aire ventrale clairement tectiforme. Le ventre est anguleux d'aspect nettement pincé sur le moule interne. Si la coquille est préservée, il peut exister une carène basse mais toujours aiguë. L'ornementation latérale est assez dense et nette. Elle est constituée de côtes rigides qui portent en position latéro-ombilicale et latéro-ventrale des tubercules saillants parfois presque épineux. Le relief des tubercules latéro-ombilicaux tend à s'accroître au cours du temps et chez les représentants les plus tardifs de l'espèce, il peut même dépasser celui des tubercules latéro-ventraux (DOMMERGUES & MOUTERDE, 1978). En passant sur l'aire ventrale, les côtes primaires tendent à se décomposer en côtes secondaires et intercalaires qui forment des chevrons proverses très anguleux. Les différents spécimens normands figurés ici illustrent la variabilité assez importante de l'espèce. Un exemplaire complet (Pl. VII, fig. 1) montre le péristome et l'affaiblissement de l'ornementation qui le précède.

Age et répartition : *Acanthopleuroceras valdani* (ORBIGNY, 1844) est certainement l'espèce pliensbachienne la plus fréquente à la Roche Blain où elle abonde dans le niveau 100 (Fig. 3). Elle caractérise la zonule à Valdani au sein de la sous-chronozone à Valdani.

A. valdani (ORBIGNY, 1844) est une espèce classique dans la province nord-ouest européenne. Elle est connue au Portugal (Bassin lusitanien), en Espagne (Asturies), en France (nombreuses régions), au Luxembourg, en Allemagne (Württemberg, Osnabrück, Hannover), en Angleterre (Dorset, Gloucestershire, Somerset), en Pologne septentrionale (Swinoujscie), au Danemark (Bornholm) et en Bulgarie (Balkans). La présence du taxon est aussi attestée dans les unités austroalpines en Autriche (Enzesfeld) et en Slovaquie (Karst slovaque) mais *A. valdani* (ORBIGNY, 1844) n'a jamais été trouvé dans les régions franchement méditerranéennes.

***Acanthopleuroceras* aff. *valdani* (ORBIGNY, 1844)
formes A et B
Pl. VII, fig. 6 ; Pl. 8, fig. 2**

Remarque : Deux spécimens récoltés à la Roche Blain présentent beaucoup d'affinités avec *Acanthopleuroceras valdani* (ORBIGNY, 1844) mais ils possèdent des particularités suffisamment remarquables pour qu'il soit difficile de les rattacher sans réserves à la variabilité de l'espèce de d'ORBIGNY (1844). Ces ammonites proviennent du niveau 100 de la Roche Blain (Fig. 3). Leurs âges sont difficiles à préciser, mais il s'agit très probablement comme *A. valdani* (ORBIGNY, 1844) de formes de la partie moyenne de la sous-chronozone à Valdani. On distinguera :

- A. aff. *valdani* forme A, Pl. VII, fig. 6. - Cette ammonite se caractérise par l'apparition particulièrement précoce de l'ornementation, par une costulation exceptionnellement vigoureuse et rigide d'allure presque grossière sur la loge d'habitation, par la position très externe des tubercules latéro-ventraux, par l'aire ventrale presque plate et par la carène réduite à une trace filiforme.

- A. aff. *valdani* forme B, Pl. VIII, fig. 2. - Ce spécimen s'écarte du groupe d'*A. valdani* (ORBIGNY, 1844) par l'aspect un peu affadi de son ornementation. La costulation est plutôt lâche, les tubercules sont mal individualisés et le profil des côtes est assez arrondi. L'aire ventrale ogivale dépourvue de carène est remarquable. Il s'agit peut-être d'un individu aberrant voire tératologique.

***Acanthopleuroceras gauthieri* nov. sp.
DOMMERGUES & MEISTER
Pl. VIII, fig. 3a-d, 4**

Origine du nom : L'espèce est dédiée à HENRI GAUTHIER, récemment décédé. Grand connaisseur des ammonites du Jurassique de Normandie, sans lui ce travail n'aurait pas eu lieu.

Localité type et strate type : L'holotype provient de la carrière de la Roche Blain (Calvados, France). Il a été récolté par Henri Gauthier dans un bloc isolé, mais le faciès de la gangue et le type de préservation correspondent très probablement au niveau 100. Le paratype, récolté par Louis Rulleau, provient sans doute lui aussi de ce niveau très fossilifère.

Holotype : Il s'agit du spécimen (n° MNHN A27509) figuré Pl. VIII, fig. 3a-d. Il est conservé dans les collections du Domaine Sciences de la Terre du Muséum d'Histoire naturelle (Paris) et a été récolté par HENRI GAUTHIER. L'holotype est une forme adulte de 4,2 centimètres de diamètre dont la loge d'habitation est conservée sur presque un demi-tour, sous forme d'un moule interne. Seuls quelques lambeaux d'une réplique en calcite du test sont préservés à proximité de l'ouverture. Le phragmocône est entièrement recristallisé en calcite translucide et bien que la structure de la coquille soit effacée, on peut observer une image précise de la surface extérieure du test. Cet exemplaire est en partie brisé et il n'a pas été entièrement recollé de façon à permettre l'observation de la région ventrale des tours internes. Une figuration agrandie ($\times 3$) des stades juvéniles est donnée Pl. VIII, fig. 3c-d.

Autre matériel : En plus de l'holotype, la nouvelle espèce

ce est connue par un autre spécimen (paratype) qui provient lui aussi de la carrière de la Roche Blain. Il a été récolté par LOUIS RULLEAU. Cet exemplaire (n° UBGD 276594) est illustré Pl. VIII, fig. 4. Comme l'holotype, il s'agit très probablement d'une forme adulte, mais sa taille, un peu plus grande, atteint 5,2 cm de diamètre. La loge d'habitation, préservée sur environ un tiers de tour, conserve une partie de la réplique du test. Le phragmocône est entièrement recristallisé en calcite sparitique translucide et les lignes de sutures ne sont pas visibles.

Diagnose : Tropicoceratidae de petite taille (d'allure micromorphe), très atypique présentant une morphologie adulte de type «capricorne». La nouvelle espèce est rapprochée avec quelques doutes du genre *Acanthopleuroceras* dont elle est probablement un élément très dérivé. La coquille est subplatycône avec un ombilic largement ouvert, une croissance assez rapide de la hauteur et de l'épaisseur des tours et un faible taux de recouvrement des tours successifs. A l'exception des tours internes on note une ornementation d'allure grossière formée de fortes côtes simples plus ou moins annulaires qui traversent l'aire ventrale sans interruption ni affaiblissement. A partir de la fin du phragmocône et surtout sur la loge d'habitation, le relief des côtes peut même devenir sensiblement plus important sur l'aire ventrale que sur les flancs. Les côtes, subradiales durant la plus grande partie du développement, tendent à devenir légèrement proverses à l'approche de l'ouverture. Sur les flancs, le tracé costal est tendu ou parfois discrètement cintré vers l'avant. En traversant l'aire ventrale, les côtes peuvent former, au moins sur la loge d'habitation, un chevron obtus plus ou moins nettement dessiné selon les individus. Un tel chevron est assez net chez l'holotype. Il est nettement moins marqué chez le paratype dont les côtes se projettent à peine vers l'avant sur l'aire ventrale. Au passage du siphon, le profil de la côte peut s'élargir et former un petit triangle arasé qui révèle une amorce de dédoublement de la costulation. La densité de costulation décroît sensiblement sur la loge d'habitation. Aux petits diamètres, la section est nettement comprimée et l'aire ventrale ogivale porte une carène pincée. On note aussi un discret tubercule au niveau du rebord latéro-ventral. Il n'existe aucune trace de tubercule en position latéro-ombilicale. Au cours de la croissance, la section devient moins comprimée, l'aire ventrale s'élargit et s'arrondit progressivement, les tubercules s'effacent rapidement et la carène tend à disparaître. Il ne reste plus qu'une trace à peine visible de la carène sur la loge d'habitation de l'holotype et, chez le paratype, elle a totalement disparu dès la fin du phragmocône. Ce spécimen, exprime en fin de croissance, un style capricorne parfaitement achevé avec des côtes subannulaires. Sans la mise en évidence de tours internes à section ogivale comprimée, ornés de tubercules latéro-ventraux et porteurs d'une carène, il serait difficile d'attribuer ces ammonites capricornes, très dérivées, à la famille des Tropicoceratidae et de les rapprocher du genre *Acanthopleuroceras*.

Discussion : Les ammonites exprimant des morphologies de type capricorne — ombilic largement ouvert, croissance assez rapide de la hauteur et de l'épaisseur des tours, aire ventrale arrondie, faible taux de recouvrement des tours successifs, ornementation grossière, côtes simples, souvent subradiales traversant l'aire ventrale sans affaiblissement, absence de carène et de tubercules — sont fréquentes au sein des faunes du Lias inférieur et moyen de l'Europe du nord-ouest (DOMMERMUES, 2002). Dans cette région, ce type morphologique est même assez souvent dominant au cours Pliensbachien inférieur. Il est relativement rare dans le domaine téthysien. La plupart des ammonites capricornes nord-ouest européennes se rattachent à la super-famille des Eoderoceratoidea (e.g. Eoderoceratidae, Polymorphitidae, Liparoceratidae) mais il peut également s'agir de Psiloceratoidea ou de Lytoceratoidea (DOMMERMUES, 2002).

Parmi les Eoderoceratoidea, les membres de la famille des Tropicoceratidae (e.g. *Catriceras*, *Tropicoceras*, *Acanthopleuroceras*, *Eremiticeras*, *Paratropicoceras*) se distinguent en général facilement grâce à leur l'aire ventrale ogivale ou subogivale qui porte souvent une carène plus ou moins bien individualisée et/ou tranchante. Si cette carène est absente, l'aire ventrale est alors tectiforme avec un faîte anguleux au niveau du siphon. La présence d'une carène ou d'une angulosité ventrale constitue, au sein du clade de Eoderoceratoidea, une autapomorphie de la famille des Tropicoceratidae. Chez ces ammonites, les côtes sont, sauf exception, toujours interrompues au niveau du ventre. Leur relief s'efface avant d'atteindre la carène ou l'angulosité ventrale. Ainsi et même s'il existe des Tropicoceratidae subplatycône à ornementation grossière, il ne s'agit généralement pas de formes capricornes à costulation subannulaire. Dans ce contexte, *Acanthopleuroceras gauthieri* nov. sp. DOMMERMUES & MEISTER est une singularité car l'espèce développe assez vite, au cours de la croissance, un style capricorne presque parfait car il n'existe plus ni carène ni angulosité ventrale. Les côtes traversent alors l'aire ventrale arrondie sans affaiblissement et l'on note tout au plus une légère altération du tracé costal (épaississement anguleux et/ou tendance au dédoublement des côtes) vers le passage du siphon.

En terme d'ontogenèse, le style capricorne d'*Acanthopleuroceras gauthieri* nov. sp. DOMMERMUES & MEISTER résulte d'une dynamique peramorphique. Les stades juvéniles conservent en effet un habitus assez ordinaire pour un Tropicoceratidae (section subogivale comprimée, présence de tubercules en position latéro-ventrale et existence d'une carène peu saillante mais d'allure pincée (Pl. VIII, fig. 3c,d). La morphologie capricorne ne se met en place qu'au cours de la croissance et elle n'atteint son plein développement que vers la fin du phragmocône et sur la loge d'habitation. Cette polarité peramorphique est surprenante car au sein des Eoderoceratidae, la mise en place des morphologies capricornes obéit habituellement à une dynamique paedomorphique. C'est le cas chez les Polymorphitidae avec le genre *Polymorphites* et chez les

Liparoceratidae avec les genres *Beaniceras*, *Aegoceras* et *Oistoceras*. Chez ces taxons, les morphologies capricornes se développent toujours à partir des tours internes et elles précèdent des stades plus tardifs de l'ontogénèse caractérisés par des costulations complexes souvent associées à la présence de deux rangées de tubercules (DOMMERMUES, 1987).

Parmi les Tropidoceratiae et plus particulièrement au sein du genre *Acanthopleuroceras*, la nouvelle espèce ne peut être comparée qu'à *Acanthopleuroceras solare* (QUENSTEDT, 1885), et dans une moindre mesure à *A. inflatus* (QUENSTEDT, 1885). Chez ces deux espèces et comme chez *Acanthopleuroceras gauthieri* nov. sp. DOMMERMUES & MEISTER, les côtes peuvent traverser l'aire ventrale sans interruption. Ce caractère peut se mettre en place assez vite au cours de l'ontogénèse et être assez évident bien avant le fin du phragmocône. L'holotype d'*A. inflatus* (QUENSTEDT, 1885) montre toutefois une trace d'angulosité ventrale encore assez visible sur le phragmocône vers 7 cm de diamètre (la loge d'habitation n'est pas connue). *Acanthopleuroceras solare* (QUENSTEDT, 1885) est la forme la plus proche de la nouvelle espèce mais le taxon de QUENSTEDT (1885) s'en distingue assez facilement car il montre une section subquadratique avec une aire ventrale déprimée (quasi aplatie chez certains spécimens) et des flancs subparallèles à peine bombés. On note aussi une tendance au développement d'angulosités saillantes où de véritables tubercules au niveau du rebord latéro-ventral qui occupent une position particulièrement élevée par rapport à la hauteur du tour. Chez *Acanthopleuroceras gauthieri* nov. sp. DOMMERMUES & MEISTER l'aire ventrale paraît au contraire plus arrondie, moins déprimée et il n'existe pas de tubercules en position latéro-ventrale. Les flancs sont plutôt bombés. Le passage entre les flancs et l'aire ventrale est, au niveau des côtes, simplement marqué par une brusque accentuation de la courbure du test. Ce passage est indistinct entre les côtes. *Acanthopleuroceras gauthieri* nov. sp. DOMMERMUES & MEISTER est une forme d'allure micromorphe dont la taille adulte est nettement inférieure à celles d'*Acanthopleuroceras solare* (QUENSTEDT, 1885) et d'*A. inflatus* (QUENSTEDT, 1885). Ces trois espèces sont des formes qui expriment (à des degrés différents) une même tendance évolutive mais il est encore impossible de préciser la nature des relations phylétiques qui les lient au sein du genre *Acanthopleuroceras*. Il pourrait s'agir d'une brève lignée évolutive, d'espèces convergentes apparues indépendamment (e.g. convergence, parallélisme) ou même d'un couple macroconche (= *A. solare* et/ou *A. inflatus*) – microconche (= *A. gauthieri*).

Age et répartition : *Acanthopleuroceras gauthieri* nov. sp. DOMMERMUES & MEISTER est une espèce rare qui n'est pour l'instant connue que par deux spécimens (l'holotype et un paratype) récoltés à la Roche Blain dans un contexte stratigraphique imprécis. Le faciès de la gangue et le type de fossilisation de ces deux spécimens sont heureusement caractéristiques et ils suggèrent une origi-

ne dans le niveau 100 (Fig. 3). L'âge de ces ammonites n'est donc pas établi avec certitude, mais il s'agit sans doute de formes propres à la sous-chronozone à Valdani (zonule à Maugenesti et/ou à Valdani).

***Acanthopleuroceras* aff. *gauthieri* nov. sp.**

DOMMERMUES & MEISTER

Pl. VII, fig. 5

Remarque : Par sa morphologie et son ornementation de type «capricorne» sur la fin du phragmocône et sur la loge d'habitation, ce spécimen est proche d'*Acanthopleuroceras gauthieri* nov. sp. DOMMERMUES & MEISTER. Il se distingue toutefois de la nouvelle espèce par une taille adulte un peu plus grande, par une section des tours nettement plus comprimée, par des côtes dont le profil étroit est d'allure pincée, et surtout par la présence de deux rangées de tubercules bien visibles dans les tours moyens. Ces tubercules perdent leur individualité avec la croissance, mais le relief des côtes reste, jusque vers le début de la loge d'habitation, encore assez saillant au niveau des rebords latéro-ombilical et latéro-ventral. Cette ammonite est en tout cas une illustration de la complexité morphologique et ornementale qui rend difficile l'interprétation des espèces au sein du groupe formé par les *Acanthopleuroceras* qui développent, plus ou moins tardivement au cours de la croissance, un habitus «capricorne».

Age et répartition : Le spécimen de la Roche Blain illustré Pl. VII, fig. 5 provient d'un bloc fossilifère issu du niveau 100 (Fig. 3). Ce bloc a surtout livré des ammonites caractéristiques de la sous-chronozone à Valdani : *Acanthopleuroceras maugenesti* (ORBIGNY, 1844) et *A. aff. valdani* (ORBIGNY, 1844). Il a aussi fourni une forme propre à la sous-chronozone à Jamesoni : *U. bronni* (ROEMER, 1836). Il s'agit donc d'un assemblage faunique condensé qui débute avec la sous-chronozone à Jamesoni (sans doute seulement la partie terminale) et s'achève avec la zonule à Valdani dans la partie moyenne de la sous-chronozone à Valdani. L'âge d'*Acanthopleuroceras* aff. *gauthieri* nov. sp. DOMMERMUES & MEISTER correspond probablement à cette dernière période.

Acanthopleuroceras alisiense

(REYNÈS in HAUG, 1885)

Pl. VIII, fig. 7

1885. *Harpoceras alisiense* REYNÈS manuscrit in HAUG, p. 604 [= 1884. *Harpoceras stahli* (OPPEL, 1856).- HAUG, pl. 13, fig. 1].

Synonymie:

1925. *Acanthopleuroceras lepidum* TUTCHER & TRUEMAN, pl. 40, fig. 1.

? 1928. *Tropidoceras calliplocoides* SPATH, pl. 17, fig. 7.

Remarque : Bien qu'incomplet, l'exemplaire de la Roche Blain se rattache sans difficulté à l'espèce de HAUG (1885). On soulignera notamment : a) l'absence de véritables tubercules (on note seulement un très léger ren-

forcement des côtes vers la base des flancs et une angulosité au niveau de la brusque inflexion latéro-ventrale des côtes), **b**) l'absence de costules secondaires et/ou intercalaires sur l'aire ventrale (seules les côtes primaires persistent entre le rebord latéro-ventral et la carène), **c**) l'existence d'une carène peu élevée mais individualisée, **d**) La forte densité de costulation dans les tours internes et moyens qui contraste avec l'espacement des côtes dès la fin du phragmocône, **e**) la section plutôt épaisse vers la fin du phragmocône, **f**) la ligne de suture finement découpée et complexe dans le détail mais dont le lobe latéral trifide présente une forme trapue assez simple, confusément cruciforme (cf. DOMMERS & MOUTERDE, 1978, fig. 2[7]).

Age et répartition : A la Roche Blain, *Acanthopleuroceras alisiense* (REYNÈS in HAUG, 1885) n'est connu que par un seul exemplaire qui a été récolté dans le niveau 111 juste sous la base du banc calcaire 112 (Fig. 3). Cette espèce a une répartition strictement limitée à la partie occidentale de la province nord-ouest européenne. Elle est connue en France (Normandie, Bourgogne, Causses, Quercy, Jura, Préalpes médianes, Bassin dauphinois et Pyrénées...), en Suisse (Préalpes médianes), en Espagne (Asturies et Pyrénées), au Portugal (Bassin lusitanien) et en Angleterre (Dorset, Somerset, Gloucestershire et Yorkshire). Sa présence est incertaine en Allemagne du sud-ouest. *A. alisiense* (REYNÈS in HAUG, 1885) est une espèce dont le bref intervalle d'existence caractérise la partie terminale de la sous-chronozone à Valdani (zonule à Alisiense).

Acanthopleuroceras sp. 1

Pl. VII, fig. 8

Remarque : Ce petit spécimen fragmentaire est un moule interne entièrement cloisonné. Il montre deux tours successifs du phragmocône d'un *Acanthopleuroceras* caractérisé par un ensemble original de caractères. La taille adulte n'est pas connue. La densité de costulation du tour interne est relativement élevée, mais elle est nettement plus lâche sur le tour externe où les côtes latérales sont proéminentes et d'aspect pincé. Leur tracé est presque rectiligne. En passant sur l'aire ventrale, les côtes se projettent très faiblement vers l'avant. Elles amorcent alors un chevron obtus mais leur relief s'affaiblit rapidement et elles disparaissent un peu avant d'atteindre le ventre. Celui-ci porte une carène faible sur le tour externe mais un peu plus nette sur le tour interne. Les côtes latérales sont clairement limitées à leur extrémité latéro-ventrale par une forte angulosité et il n'existe pas de tubercules individualisés, au moins sur le tour externe. Le rebord latéro-ombilical n'est marqué que par une simple accentuation plutôt rapide du relief des côtes. La ligne de suture montre un lobe latéral trifide relativement peu incisé qui rappelle celui des *Acanthopleuroceras* du groupe de *maugenesti* (ORBIGNY, 1844) - *valdani* (ORBIGNY, 1844).

Age et répartition : Cette forme assez énigmatique, et

qui ne peut être rattachée à aucune espèce connue d'*Acanthopleuroceras*, a été récoltée *in situ* dans le niveau 110 — une dizaine de centimètres au dessus du niveau 100 — dans des assises habituellement dépourvues d'ammonites (Fig. 3). Elle succède à *Acanthopleuroceras valdani* (ORBIGNY, 1844) et précède *A. alisiense* (REYNÈS in HAUG, 1885). Il s'agit donc d'une forme de la partie supérieure de la sous-chronozone à Valdani. *Acanthopleuroceras* sp. 1 est toutefois bien différente des espèces, *Acanthopleuroceras actaeon* (ORBIGNY, 1844) et *A. alisiense* (REYNÈS in HAUG, 1885) connues à cette époque dans le nord-ouest de l'Europe.

Acanthopleuroceras (?) sp. 2

Pl. VIII, fig. 6

Remarque : Ce petit spécimen est incomplet, mais il montre l'essentiel des tours internes et le début de la loge d'habitation d'une ammonite d'allure micromorphe. Le phragmocône est entièrement recristallisé en calcite spartitique, mais la loge d'habitation est un moule interne. Il est malheureusement impossible de préciser s'il s'agit d'un adulte ou d'une forme juvénile. L'aire ventrale, qui porte une carène peu tranchante bordée par deux méplats obliques assez nets, suggère un Tropicoceratidae mais cette petite forme reste énigmatique. Elle n'est rapprochée, qu'avec de nombreuses réserves à la famille des Tropicoceratidae et a fortiori au genre *Acanthopleuroceras*. Il pourrait peut-être aussi s'agir d'un Hildoceratidae HYATT, 1867. La costulation, légèrement rétroverse et plutôt dense, est formée de côtes assez saillantes d'allure pincée. Leur tracé est tendu sur les flancs puis il se projette brusquement vers l'avant à partir du rebord latéro-ventral. Les côtes ne portent aucune trace de tubercules. La ligne de suture est difficile à observer, mais elle paraît relativement peu découpée et le lobe latéral, plutôt petit, est trifide.

Age et répartition : Cette petite ammonite a été récoltée dans un contexte stratigraphique un peu ambigu mais elle provient très probablement du banc 116 (Fig. 3). La gangue est un calcaire grisâtre finement bioclastique identique au faciès de ce niveau. Il s'agit d'une forme de la zone à Davoei. Elle n'a pas d'équivalent connu dans la littérature dédiée aux faunes d'ammonites du Pliensbachien inférieur du nord-ouest de l'Europe.

Acanthopleuroceras (?) sp. 3

Pl. VI, fig. 1

Remarque : Ce spécimen très incomplet correspond au moule interne de la fin du phragmocône et du début de la loge d'habitation d'une ammonite de grande taille. Il a été récolté en association avec *Acanthopleuroceras alisiense* (REYNÈS in HAUG, 1885) dans le niveau 111 de la carrière de la Roche Blain (Fig. 3). Il s'agit donc d'une forme de la partie terminale de la sous-chronozone à Valdani (zonule à Alisiense). La section subovale est comprimée (E/H = 0,87). Le passage entre l'aire ombilicale et

les flancs est très progressif, celui entre les flancs et l'aire ventrale est indistinct. L'ornementation est totalement absente mais l'empreinte de l'aire ventrale du tour précédent prouve l'existence d'une costulation assez grossière dans les tours moyens. Un moulage de cette empreinte montre des côtes au profil arrondi, bien marquées vers le rebord latéro-ventral mais qui s'effacent rapidement en direction du ventre dépourvu de carène. La ligne de suture n'est que partiellement conservée mais on distingue (Pl. VI, fig. 1) un lobe latéral trifide et subcruciforme assez comparable à celui d'*Acanthopleuroceras alisiense* (REYNÈS *in* HAUG, 1885).

Acanthopleuroceras (?) sp. 3 est une forme énigmatique, peut-être tératologique, qui n'est rapprochée du genre *Acanthopleuroceras* qu'en raison de sa ligne de suture qui rappelle un peu celle d'*A. alisiense* (REYNÈS *in* HAUG, 1885). Des formes anormalement grandes de cette espèce sont connues, mais elles restent costulées au cours de l'ontogénèse. L'une d'elles a été figurée par DOMMERGUES & MOUTERDE (1981, pl. 3, fig. 1). Par son habitus, *Acanthopleuroceras* (?) sp. 3 rappelle aussi *Tropidoceras* (?) *frischmanni* (OPPEL, 1862) mais la ligne de suture extrêmement découpée de cette espèce exclut toute assimilation.

Famille Liparoceratidae HYATT, 1867

(émendé DOMMERGUES & MEISTER, 1999)

Sous-famille Liparoceratinae HYATT, 1867

(émendé DOMMERGUES & MEISTER, 1999)

(synonyme: Aegoceratidae NEUMAYR, 1875,
Androgynoceratinae GECZY, 1976)

Genre Liparoceras HYATT, 1867

Espèce type: *Liparoceras bronni* SPATH, 1938 (ICZN opinion 308)

***Liparoceras heptangulare* (YOUNG & BIRD, 1828)**

Pl. VIII, fig. 5, 8; Pl. IX, fig. 1

1828. *Ammonites heptangularis* YOUNG & BIRD, pl. 14, fig. 1 [holotype figuré par S.S. BUCKMAN (1914, pl. 108)].
? 1919. *Liparoceras obtusinodum* TRUEMAN, Text-fig. 4c. holotype figuré par SPATH (1938, pl. 7, fig. 3).
1919. *Liparoceras pseudostriatum* TRUEMAN, Text-fig. 4f. holotype figuré par SPATH (1938, pl. 3, fig. 3).
? 1938. *Liparoceras substriatum* SPATH, pl. 1, fig. 6.
? 1938. *Liparoceras elegans* SPATH, pl. 1, fig. 7.
1938. *Liparoceras kilsbiense* SPATH, pl. 4, fig. 1-2.
? 1938. *Liparoceras tutcheri* SPATH, pl. 12, fig. 5.
? 2005. *Liparoceras carpathicum* (M) CALLOMON & GRADINARU, pl. 3, fig. 1; pl. 4, fig. 1.

Remarque: La différenciation d'entités spécifiques pertinentes au sein du genre *Liparoceras* est souvent délicate à établir. Les *Liparoceras* sont des ammonites subsphaerocônes qui peuvent atteindre d'assez grandes tailles. Leur coquille est relativement fragile et les stades adultes ne sont qu'exceptionnellement préservés. La plupart des spécimens sont des phragmocônes incomplets dont il est

impossible d'évaluer le diamètre adulte. L'ornementation est relativement complexe. Elle fournit de nombreux caractères (e.g. tubercules en position latéro-ombilicale et latéro-ventrale, fortes côtes primaires sur les flancs, côtes secondaires et intercalaires sur l'aire ventrale). Ce type d'ornementation est malheureusement très stable au cours du temps et sa structure est peu affectée par les phénomènes évolutifs. Plus généralement, le genre *Liparoceras* est un taxon conservateur à évolution lente et peu spectaculaire. Il est souvent difficile de faire la part entre de subtils changements évolutifs et des variations intraspécifiques souvent nettement plus évidentes. Les *Liparoceras* sont des formes habituellement peu abondantes qui se prêtent mal à l'étude de l'ontogénèse, aux analyses morphométriques et aux traitements statistiques. En termes de paléobiologie, il est possible d'interpréter les *Liparoceras*, soit comme des espèces à part, soit comme des morphes macroconches de Liproceratidae « capricornes » de plus petites tailles (*Beaniceras*, *Aegoceras*, *Oistoceras*) auxquels ils sont en général associés dans les assises fossilifères (CALLOMON, 1963). L'existence de formes de type « *Androgynoceras* » à ontogénèse complexe — les tours externes sont de type « *Liparoceras* » et les tours internes de type « capricornes » — complique encore le problème posé par l'interprétation des limites d'espèces.

Comme c'est fréquemment le cas lorsque la distinction des entités spécifiques au sein d'un genre est délicate, la littérature abonde d'espèces nominales fondées sur des détails morphologiques et/ou ornementaux souvent difficiles à interpréter en termes évolutifs et/ou taxonomiques. A titre d'exemple et dans le présent travail, six espèces nominales sont mises en synonymie pour *Liparoceras heptangulare* (YOUNG & BIRD, 1828). Cette dernière espèce est assez couramment désignée dans la littérature sous le nom de *Liparoceras kilsbiense* SPATH, 1938 ou sous celui de *L. pseudostriatum* TRUEMAN, 1919. Ces deux espèces nominales sont fondées sur des holotypes bien préservés, faciles à interpréter et qui correspondent à des formes fréquemment rencontrées au sein de la variabilité intraspécifique. Ce n'est pas le cas de l'holotype de *Liparoceras heptangulare* (YOUNG & BIRD, 1828) dont la coquille relativement évolutive est moins représentative. Cette dénomination spécifique doit toutefois être préférée car elle bénéficie d'une nette antériorité de publication. *Liparoceras heptangulare* (YOUNG & BIRD, 1828) est une espèce de plutôt grande taille dont le diamètre adulte peut atteindre 15 à 20 cm. La coquille est subsphaerocône, mais il n'est pas rare d'observer des spécimens dont l'ombilic est relativement ouvert. De même, la forme de la section des tours qui est habituellement nettement déprimée est assez inconstante. L'obliquité des flancs est assez variable. L'ornementation, toujours plutôt forte, est souvent d'aspect grossier. A titre de comparaison, *Liparoceras cheltiense* (MURCHISON, 1834), taxon qui précède l'espèce de YOUNG & BIRD (1828) dans les successions fossilifères, est une forme sensiblement plus petite, à ornementation moins vigoureuse et dont la coquille est plus

nettement sphaérocone (ombilic plus petit, recouvrement des tours successifs plus important).

Age et répartition: *Liparoceras heptangulare* (YOUNG & BIRD, 1828) est une forme qui apparaît dans la zonule à Crassum (sous-chronozone à Luridum) où elle est assez abondante. Ensuite, l'espèce devient vite rare mais persiste assez longtemps, jusque dans la sous-chronozone à Figulinum. A la Roche Blain, *Liparoceras heptangulare* (YOUNG & BIRD, 1828) n'est présent que dans les assises à *Beaniceras* où il n'est pas rare (niveau 114 et peut-être extrême base du niveau 115) (Fig. 3). Il s'agit d'une forme largement répandue dans les régions nord-ouest européennes. Elle est connue en Espagne (Chaînes ibériques, Pyrénées), en France (Pyrénées, Causses, région de Lyon, Bourgogne, Préalpes médianes, Normandie), en Angleterre (Dorset, Somerset, Warwickshire, Yorkshire). En Allemagne (Württemberg, région de Hanover), en Roumanie (Banat), en Bulgarie (Balkans). Sa présence est aussi attestée dans deux secteurs de l'Autroalpin, en Allemagne (Alpes bavaroises) et en Slovaquie (Fatra).

**Genre *Becheiceras* TRUEMAN, 1918
(émendé SPATH, 1936)**

Espèce type: *Ammonites bechei* J. SOWERBY, 1821

Remarque: Malgré des habitus assez semblables *Liparoceras* et *Becheiceras* sont traités comme des genres distincts. En effet, si *Liparoceras* regroupe de grandes formes subsphaérocones qu'il est possible d'interpréter comme des macroconches de plus petites formes «capricornes» (*Beaniceras*, *Aegoceras* et *Oistoceras*), ce n'est pas le cas de *Becheiceras*. Pour ce genre, il n'existe pas d'équivalent des formes à ontogenèse complexe de type «*Androgynoceras*» qui prouvent, à elles seules, l'existence de liens étroits entre *Liparoceras* et formes «capricornes». S'il existe un complexe dimorphique impliquant *Becheiceras*, il n'est pas évident et n'est en tout cas pas homologue de celui qui implique *Liparoceras* et les formes «capricornes».

***Becheiceras* gr. *bechei* (J. SOWERBY, 1821) - *gallicum*
(SPATH, 1936)
Pl. IX, fig. 5**

1821. *Ammonites bechei* J. SOWERBY, pl. 280.

1936. *Liparoceras* (*Becheiceras*) *gallicum* SPATH, p. 445.

1919. *Aegoceras daedalicosta* TRUEMAN, pl. 22, fig. 3.

Remarque: Au sein de la famille des Liparoceratidae le genre *Becheiceras* correspond à des formes de très grandes tailles (jusqu'à 30 cm de diamètre) bien caractérisées par un enroulement particulièrement involute et par une ornementation de type «*Liparoceras*» dense et fine. La distinction des espèces est plus problématique. Deux groupes sont souvent reconnus par les auteurs. Le premier correspond à des formes franchement sphaérocones.

La section des tours subcirculaire est presque aussi haute que large et la costulation est particulièrement fine. Ces ammonites sont habituellement désignées sous le nom de *Becheiceras bechei* (J. SOWERBY, 1821). Le deuxième groupe correspond à des formes dont la section des tours est plus comprimée, avec des flancs nettement moins bombés, parfois d'allure presque plate. La costulation est plus lâche et sensiblement moins fine. Ces formes correspondent à *Becheiceras gallicum* (SPATH, 1936). Il est actuellement difficile de dire si ces deux pôles morphologiques correspondent à deux morphotypes au sein d'une seule espèce ou au contraire à deux espèces distinctes. Le spécimen de la Roche Blain est une forme intermédiaire difficile à interpréter et nous préférons la désigner sous la dénomination complexe de *Becheiceras* gr. *bechei* (J. SOWERBY, 1821) - *gallicum* (SPATH, 1936).

Age et répartition: Les *Becheiceras* du groupe de *bechei* (J. SOWERBY, 1821) - *gallicum* (SPATH, 1936) sont des formes abondantes dans le nord-ouest de l'Europe. Leur présence est également attestée dans d'assez nombreux secteurs de la Téthys méditerranéenne, mais ils n'y sont jamais abondants. En Europe du nord-ouest le groupe est présent au Portugal (Bassin lusitanien), en Espagne (Pyrénées), en France (Pyrénées, Corbières, Causses, Bassin dauphinois, région de Lyon, Jura, Bourgogne, Normandie), au Luxembourg, en Angleterre (Dorset, Somerset, Gloucestershire), en Allemagne (Württemberg). Dans la Téthys méditerranéenne, le groupe est cité au Maroc (Haut Atlas, Beni Snassen), en Tunisie (Dorsale tunisienne), en Italie (Apennin de Marches, Lombardie), en Allemagne (Alpes bavaroises), en Autriche (Vorarlberg), en Hongrie (Bakony), en Slovaquie (Karst slovaque) et en Bulgarie (Balkans). Dans les régions méditerranéennes, le groupe de *B. bechei* (J. SOWERBY, 1821) - *gallicum* (SPATH, 1936) est présent dès la sous-chronozone à Valdani. En Europe du nord-ouest, il apparaît plus tardivement vers la base de la chronozone à Davoei. Il persiste au moins jusque dans la partie inférieure du Pliensbachien supérieur (sous-chronozone à Sokesi). A la Roche Blain, le groupe de *B. bechei* (J. SOWERBY, 1821) - *gallicum* (SPATH, 1936) a été récolté avec *Radstockiceras* sp. dans un contexte stratigraphique imprécis. Il provient très probablement du niveau 121 (Fig. 3) dont l'âge peut correspondre soit à la partie terminale de la chronozone à Davoei soit à la base de celle à Margaritatus.

Genre *Beaniceras* S.S. BUCKMAN, 1913

Espèce type: *Ammonites luridus* SIMPSON, 1855

***Beaniceras centaurus* (ORBIGNY, 1844)
Pl. VIII, fig. 9**

1844. *Ammonites centaurus* ORBIGNY, pl. 76, fig. 3, 4 (= lectotype), 5, 6.

1918. *Beaniceras senile* S.S. BUCKMAN, pl. 126.

Remarque: Cette espèce micromorphe — le diamètre

des adultes est en général sensiblement inférieur à 2 cm — est une forme relativement peu variable qui se distingue assez facilement des autres espèces, du genre *Beaniceras* grâce à la morphologie subcadicône plutôt évoluée du phragmocône. Cet habitus remarquable s'atténue plus ou moins rapidement sur la loge d'habitation, mais il laisse chez certains individus des traces perceptibles jusqu'à l'approche de l'ouverture. Vers la fin du phragmocône, la section du tour est franchement déprimée avec une aire ombilicale arrondie qui passe progressivement aux flancs. Ceux-ci divergent plus ou moins nettement en direction du ventre. L'épaisseur maximum de la section des tours est acquise entre les rebords latéro-ventraux. L'aire ventrale surbaissée est à peine bombée. Elle peut même parfois paraître presque plate. L'ornementation latérale est formée de fortes côtes radiales qui s'achèvent au niveau du rebord latéro-ventral par des angulosités saillantes ou par de véritables tubercules assez bien individualisés. En passant sur l'aire ventrale, les côtes primaires se décomposent en côtes secondaires auxquelles peuvent s'ajouter quelques côtes intercalaires. Sur la loge d'habitation extra-ombiliquée qui occupe un peu plus d'un demi-tour, l'habitue cadicône s'efface progressivement car l'épaisseur du tour diminue rapidement en direction de l'ouverture. Parallèlement à ce phénomène, on note un abaissement de la position du rebord latéro-ventral. L'aire ventrale moins surbaissée prend alors une allure arrondie et les tubercules tendent à s'effacer. La costulation est aussi affectée par ces modifications car certaines côtes primaires ont tendance à traverser l'aire ventrale sans se diviser. L'ornementation devient aussi irrégulière dans sa force et sa répartition. Si l'on ne tient compte que des seuls stades terminaux de la croissance, l'habitue est donc souvent de type subcapricorne. Le péristome un peu étranglé est visible sur le spécimen illustré Pl. VIII, fig. 9. Il est caractérisé par l'existence d'un bref rostre ventral.

Age et répartition: *Beaniceras centaurus* (ORBIGNY, 1844) est une forme très rare à la Roche Blain où un spécimen a été récolté *ex situ* mais le type de fossilisation et le faciès de la gangue suggère une origine dans le niveau 100 (Fig. 3). L'âge de ce spécimen correspond donc probablement à la sous-chronozone à Valdani. L'espèce apparaît discrètement dans la sous-chronozone à Valdani (peut-être dès la zonule à Maugenesti, certainement à partir de celle à Valdani). Son acmé survient au cours de la sous-chronozone à Actaeon. Il s'agit d'un taxon strictement nord-ouest européen qui n'est connu qu'en France (Causses, Cher, Normandie), en Angleterre (Dorset, Somerset, Gloucestershire, Warwickshire) et en Allemagne (Wurtemberg, région de Hannover).

***Beaniceras crassum* S.S. BUCKMAN, 1919**
Pl. VIII, fig. 14-16; Pl. IX, fig. 2-4, 6, 7, 9

1919. *Beaniceras crassum* S.S. BUCKMAN, pl. 147.

1919. *Beaniceras costatum* S.S. BUCKMAN, pl. 123.

1938. *Beaniceras subluridum* SPATH, pl. 6, fig. 6 (= holotype), pl. 15, fig. 8, 9.

? 1986 *Aegoceras (Beaniceras) larzacensis* MEISTER, pl. 14, fig. 12.

Remarque: Cette espèce est la plus abondante et la plus largement répandue du genre *Beaniceras*. Comme PHELPS (1985) l'a démontré, elle est souvent mal interprétée et fréquemment citée dans la littérature sous le nom de *Beaniceras luridum* (SIMPSON, 1855). D'après PHELPS (1985), l'espèce de SIMPSON (1855), qui est assez rare, succède toujours à *Beaniceras crassum* S.S. BUCKMAN, 1919 dans les séries fossilifères. Si *B. crassum* S.S. BUCKMAN, 1919 est une espèce commune, c'est aussi une forme dont la variabilité intra-spécifique est étonnamment diversifiée et complexe. L'espèce est abondante à la Roche Blain et les spécimens bien conservés y sont fréquents. Il est donc possible d'en illustrer largement la variabilité. Il s'agit de formes subcapricornes évoluées de petites tailles. Le diamètre des adultes est souvent supérieur à deux centimètres, mais il dépasse rarement trois centimètres. La loge d'habitation occupe un peu plus d'un demi-tour. L'ombilic est largement ouvert, les tours successifs se recouvrent peu, mais la croissance de la hauteur et de l'épaisseur des tours est plutôt rapide. La section est souvent d'allure arrondie et un peu déprimée. Chez certains individus, elle est subcirculaire et presque aussi haute que large (Pl. VIII, fig. 12; Pl. IX, fig. 9). Chez d'autres elle est franchement déprimée et peut alors paraître subcadicône (Pl. VIII, fig. 15). Chez la plupart des individus, l'épaisseur des tours tend à diminuer sur la loge d'habitation. Ce phénomène s'accélère à l'approche de l'ouverture qui est souvent bordée par une sorte de constriction et qui se prolonge par un rostre ventral (Pl. IX, fig. 4a-c). La loge d'habitation peut être légèrement extraombiliquée.

Si les variations qui concernent la géométrie des coquilles sont importantes chez *Beaniceras crassum* S.S. BUCKMAN, 1919, celles qui affectent l'ornementation sont nettement plus spectaculaires. Les populations sont heureusement en général abondantes et il est souvent possible d'observer des formes intermédiaires entre les cas extrêmes. Les variations de l'ornementation peuvent impliquer la densité de la costulation, la force et répartition (plus ou moins régulière) des côtes et/ou des costules, l'absence ou l'existence d'une tendance plus ou moins accusée à la division des côtes sur l'aire ventrale, l'absence ou la présence d'épaulements plus ou moins marqués au niveau du rebord latéro-ventral mais aussi le tracé costal. Les côtes peuvent traverser l'aire ventrale en se projetant à peine vers l'avant (Pl. VIII, fig. 14) ou au contraire dessiner un sinus ou un chevron proverse parfois très accusé (Pl. VIII, fig. 16; Pl. IX, fig. 9). Ces différents aspects de l'ornementation peuvent ou non varier au cours de l'ontogénèse. Une riche palette de combinaisons est alors possible.

Certains *Beaniceras* récoltés à la Roche Blain possèdent des assemblages de caractères remarquables qui suggèrent de possibles formes de transition évolutives. Le spé-

cimen illustré Pl. VIII, fig. 12 est une forme dont l'ornementation est intermédiaire entre *B. rotundum* S.S. BUCKMAN, 1918 et *B. crassum* S.S. BUCKMAN, 1919. Elle présente des côtes latérales regroupées deux par deux qui sont probablement homologues des bourrelets latéraux de *B. rotundum* S.S. BUCKMAN, 1918. Le spécimen illustré Pl. IX, fig. 2 pourrait faire figure, en raison de sa taille relativement grande et de son ornementation d'allure franchement «capricorne», de forme de transition entre *B. crassum* S.S. BUCKMAN, 1919 et *Beaniceras luridum* (SIMPSON, 1855).

Age et répartition : *Beaniceras crassum* S.S. BUCKMAN, 1919 est une forme dont le bref intervalle d'existence correspond à la zonule à *Crassum* dans la partie moyenne la sous-chronozone à *Luridum*. Cette espèce est donc un excellent marqueur biostratigraphique. A la Roche Blain, l'espèce de S.S. BUCKMAN (1919) est abondante dans le niveau 114 et elle est peut-être aussi présente dans l'extrême base du niveau 115 (Fig. 3). Il s'agit d'un taxon essentiellement nord-ouest européen qui est connu au Portugal (Bassin lusitanien), en Espagne (Chaînes ibériques, Pyrénées, Pays Basque), en France (Pyrénées, Corbières, Causses, Préalpes médianes, Bourgogne, Cher, Lorraine, Normandie), en Angleterre (Dorset, Somerset, Gloucestershire, Leicestershire, Warwickshire), en Écosse (Mull, Skye), au Luxembourg, en Allemagne (Wurtemberg, région de Hannover), en Suisse (Préalpes médianes), en Pologne (région de la Baltique) et en Bulgarie (Balkans). Sa présence est également attestée dans quelques secteurs du domaine austroalpin en Suisse (Grisons), en Autriche (régions de Salzbourg et de Lienz) et en Hongrie (Bakony) où elle permet l'établissement de corrélations précises avec les faunes de la Téthys méditerranéenne.

***Beaniceras crassum* S.S. BUCKMAN, 1919, forme
geyeri (SPATH, 1938)
Pl. VIII, fig. 13**

1938. *Liparoceras geyeri* SPATH, pl. 4, fig. 4-6, pl. 6, fig. 2, pl. 10, fig. 3 (= holotype), pl. 18, 11.

Remarque : En association avec les peuplements de *Liparoceratidae* «capricornes» (*Beaniceras*, *Aegoceras* et *Oistoceras*), il existe presque toujours des individus de type «*Androgynoceras*». Souvent d'assez grandes tailles, ces formes peramorphiques (DOMMARGUES, 1987) possèdent des tours internes de type «capricorne» mais elles développent, à divers degrés et plus ou moins rapidement au cours de leur croissance, des habitus de type «*Liparoceras*». L'existence de telles formes à ontogénèse complexe peut être interprétée dans le cadre d'une hypothèse de dimorphisme sexuel initialement proposée par CALLOMON (1963). Les microconches, de relativement petites tailles, seraient les formes de type «capricornes». Les macroconches, presque toujours de plus grandes tailles, correspondraient aux formes de type «*Androgynoceras*» à ontogénèse complexe et aux *Liparoceras*, totalement

dépourvus de stades juvéniles «capricornes», qui les accompagnent. Si cette hypothèse de dimorphisme semble pertinente pour la lignée des *Liparoceratidae* «capricornes» (*Beaniceras*, *Aegoceras* et *Oistoceras*), elle ne peut pas être généralisée à l'ensemble de la famille. Ainsi, les formes de grandes tailles, à ornementation complexe de type «*Liparoceras*» s.l., regroupées au sein des genres *Vicininodoceras* et *Becheiceras*, ne semblent pas être associées à des microconques.

Beaniceras crassum S.S. BUCKMAN, 1919, forme *geyeri* (SPATH, 1938) est une ammonite de type «*Androgynoceras*» qui acquiert rapidement au cours de la croissance un habitus de type «*Liparoceras*». Chez le spécimen de la Roche Blain, l'influence de l'ornementation juvénile «capricorne» (fortes côtes primaires) est perceptible jusque vers 2 cm de diamètre mais la costulation «capricorne» de type *B. crassum* S.S. BUCKMAN, 1919 n'est pas clairement exprimée. Elle se mêle précocement à une ornementation plus complexe (e.g., tubercules, côtes ventrales secondaires et intercalaires) de type «*Liparoceras*».

Age et répartition : *Beaniceras crassum* S.S. BUCKMAN, 1919, forme *geyeri* (SPATH, 1938), est un morphe de type «*Androgynoceras*» toujours assez rare mais clairement associé aux peuplements dominés par *B. crassum* S.S. BUCKMAN, 1919. Son âge et sa répartition paléogéographique se confondent avec ceux de l'espèce de S.S. BUCKMAN (1919) (Fig. 3).

***Beaniceras rotundum* S.S. BUCKMAN, 1918
Pl. VIII, fig. 10-12**

1918. *Beaniceras rotundum* S.S. BUCKMAN, pl. 129.

1978. *Beaniceras cottardiense* DOMMARGUES & MOUTERDE, pl. 3, fig. 14 (= holotype), 15-17.

Remarque : Ce *Liparoceratidae* capricorne micromorphe est une espèce très caractéristique, relativement peu variable et dont la détermination est dépourvue d'ambiguïté. Il s'agit certainement de la plus petite espèce du genre *Beaniceras* et a fortiori de la famille des *Liparoceratidae*. Le diamètre des adultes est compris entre 13 et 17mm. Jusqu'au début de la loge d'habitation l'enroulement de la coquille est caractérisé par une croissance rapide de la hauteur et de l'épaisseur des tours et par un recouvrement assez sensible des tours successifs. La section des tours, parfois légèrement déprimée, est subcirculaire. L'ombilic est assez profond et plutôt étroit. A partir de la fin du phragmocône et surtout sur la loge d'habitation, on assiste à une nette tendance à l'ouverture de l'ombilic. Le recouvrement des tours diminue et l'épaisseur de la section décroît rapidement. A l'approche du péristome, la section est franchement comprimée. Vers la fin de la croissance, la coquille est d'allure subscaphitoïde. L'ornementation, particulièrement grossière et d'aspect empâté, est très caractéristique. Elle est essentiellement constituée de forts bourrelets d'aspect plus ou moins arasé. Ils sont séparés

par des espaces déprimés souvent un peu moins larges que les bourrelets eux-mêmes. Cette curieuse ornementation est surtout vigoureuse sur les flancs. Son relief s'affaiblit sur l'aire ventrale, mais les bourrelets restent en général perceptibles au niveau du siphon. Ces bourrelets sont des structures complexes associant deux côtes successives. Ces côtes sont généralement indistinctes et les bourrelets se présentent comme des structures homogènes (e.g. Pl. VIII, fig. 10-11). Chez certains spécimens — sans doute des formes de transition entre *B. rotundum* S.S. BUCKMAN, 1918 et *B. crassum* S.S. BUCKMAN, 1919 — les côtes sont clairement individualisées (e.g., Pl. VIII, fig. 12). La morphogenèse de ces curieuses structures ornementales est encore incomprise, mais il est possible qu'elle soit associée à des irrégularités du rythme de croissance proche de celles impliquées lors de la mise en place de mégastries.

Chez *B. rotundum* S.S. BUCKMAN, 1918, l'ornementation varie peu au cours de l'ontogenèse. Elle ne se modifie sensiblement qu'à l'approche immédiate de l'ouverture qui est bordée par une sorte de constriction proverse et qui se prolonge par un court rostre ventral.

Age et répartition : *Beaniceras rotundum* S.S. BUCKMAN, 1918 est une forme dont la distribution est essentiellement nord-ouest européenne mais dont la présence est aussi attestée dans un gisement de l'Austroalpin inférieur. L'espèce est connue au Portugal (Bassin lusitanien), en France (Ariège, Causses, Corbières, Bourgogne, Normandie), en Angleterre (Gloucestershire), en Allemagne (Württemberg) et en Suisse (Grisons). Il s'agit d'une forme caractéristique de la sous-chronozone à Luridum et son extension se limite probablement à la seule zonule à Rotundum.

A la Roche Blain, *B. rotundum* S.S. BUCKMAN, 1918 n'est présent que dans le niveau 114 (Fig. 3) où il est assez rare et accompagne d'autres formes caractéristiques de la sous-chronozone à Luridum comme *Beaniceras crassum* S.S. BUCKMAN, 1919. La faune du niveau 114 est probablement légèrement condensée car elle livre des taxons qui marquent les zonules à Rotundum et à Crassum.

Genre *Aegoceras* WAAGEN, 1869

(synonymes : *Androgynoceras* HYATT, 1867 ;
Ambycoceras HYATT, 1900)

Espèce type : *Ammonites capricornus* SCHLOTHEIM, 1820

***Aegoceras sparsicosta* (TRUEMAN, 1919)**

Pl. IX, fig. 8

1919. *Liparoceras sparsicosta* TRUEMAN, pl. 21, fig. 2.

Remarque : L'holotype d'*Aegoceras sparsicosta* (TRUEMAN, 1919) est un exemplaire sans doute incomplet. Il correspond d'une forme de type «*Androgynoceras*» qui exprime une tendance peramorphique assez nette au développement d'un habitus de type «*Liparoceras*». Sa position stratigraphique précise n'est pas connue et l'il-

lustration qu'en donne TRUEMAN (1919, pl. 21, fig. 2) est de qualité plutôt médiocre. Ce taxon est donc assez difficile à interpréter mais si l'on accepte l'interprétation qu'en donne PHELPS (1985), il faut admettre que le spécimen illustré par TRUEMAN (1919) est un morphotype de type «*Androgynoceras*» associé (vers l'extrême base de la chronozone à Davoei) aux tous premiers représentants du genre *Aegoceras*. L'exemplaire fragmentaire récolté à la Roche Blain montre, sur un peu moins d'un demi-tour, le début de la loge d'habitation. La section est nettement déprimée avec des flancs bombés et une aire ventrale régulièrement arrondie mais d'allure un peu surbaissée. La taille adulte de cette ammonite devait être un peu inférieure à 4 cm de diamètre. La dernière cloison du phragmocône est visible. Il s'agit indiscutablement d'une forme de type «*Androgynoceras*». On observe de faibles tubercules en position latéro-ombilical et latéro-ventrale ainsi que de discrètes côtes intercalaires sur l'aire ventrale, mais la costulation primaire simplifiée de type «capricorne» est nettement dominante et la coquille reste relativement évolutive. L'ornementation est d'allure grossière avec des côtes subradiales qui traversent l'aire ventrale sans se projeter vers l'avant et en formant des bourrelets arrondis, un peu surbaissés. L'ensemble des caractères morphologiques et ornementaux ainsi que la petite taille adulte du spécimen de la Roche Blain suggèrent une forme de type «*Androgynoceras*» correspondant à un *Aegoceras* primitif encore proche des derniers représentants du genre *Beaniceras*.

Cette interprétation est compatible avec l'holotype figurée par TRUEMAN (1919) qui est aussi une forme de type «*Androgynoceras*» et elle ne contredit pas l'hypothèse de PHELPS (1985) qui considère qu'*Aegoceras sparsicosta* (TRUEMAN, 1919) est l'espèce la plus ancienne du genre *Aegoceras*.

Age et répartition : Le spécimen considéré ici a été récolté dans un contexte stratigraphique un peu incertain mais qui provient probablement de l'extrême base du niveau 115 (Fig. 3). Sa présence indique la partie basale de la chronozone Davoei (sous-chronozone à Maculatum, probablement zonule à Sparsicosta). Il n'est toutefois pas impossible que quelques ammonites plus anciennes (e.g. *Beaniceras*), sans doute remaniées, accompagnent *Aegoceras sparsicosta* (TRUEMAN, 1919) dans ces mêmes assises.

L'espèce de TRUEMAN (1919) est une forme peu commune principalement représentée en Europe du nord-ouest où elle est citée en Espagne (Chaînes ibériques), en France (Corbières, Causses, Bourgogne, Normandie), en Angleterre (Dorset, Somerset, Gloucestershire, Warwickshire, Lincolnshire, Yorkshire), en Allemagne (région de Hanover), en Roumanie (Banat) et en Bulgarie (Balkans). *Aegoceras sparsicosta* (TRUEMAN, 1919) pénètre à peine dans les régions téthysiennes, mais quelques citations concernent certains gisements austroalpins en Allemagne (Alpes bavaroises), en Hongrie (Bakony) et en Slovaquie (Karst slovaque).

***Aegoceras aff. sparsicosta* (TRUEMAN, 1919)
sensu PHELPS (1985)
Pl. IX, fig. 12**

Remarque : Contrairement à la forme traitée précédemment et à l'holotype de l'espèce de TRUEMAN (1919), cet exemplaire de la Roche Blain est un spécimen typiquement «capricorne». La taille adulte (environ 6 cm de diamètre) est petite pour un *Aegoceras*. Vers la fin du phragmocône et au début de la loge d'habitation la section des tours est presque aussi haute que large. Elle est d'allure arrondie avec des flancs bombés et une aire ventrale discrètement surbaissée. La loge d'habitation est conservée jusqu'à l'ouverture qui s'achève par un bref rostre ventral. L'ornementation, plutôt grossière et relativement lâche dès les tours internes (e.g., environ 9 côtes par demi-tour vers 15 mm de diamètre), est uniquement constituée de fortes côtes simples. Celles-ci, d'abord subradiales, deviennent légèrement proverses vers la fin de la loge d'habitation. Les côtes traversent l'aire ventrale sans interruption et, au moins jusque vers la fin du phragmocône, perpendiculairement au plan de symétrie de la coquille. Sur l'aire ventrale de la loge d'habitation, elles tendent à se projeter légèrement vers l'avant. Elles dessinent alors de discrets chevrons proverses d'allure un peu empâtée qui présage la forme du péristome. Cette ammonite est proche du spécimen «capricorne» figuré par PHELPS (1985, pl. 1, fig. 1) et attribué par cet auteur à *Aegoceras sparsicosta* (TRUEMAN, 1919) mais elle présente aussi des ressemblances avec certains petits spécimens d'*Aegoceras maculatum* (YOUNG & BIRD, 1922) provenant du Yorkshire (e.g., l'holotype de l'espèce). Le spécimen normand est donc peut-être une forme de transition entre ces deux taxons.

Age et répartition : L'ammonite de la Roche Blain provient très probablement du niveau 115 (Fig. 3). Elle indique sans ambiguïté la sous-chronozone à *Maculatum*, mais il est impossible de préciser la zonule (*Sparsicosta* ou *Maculatum*). Il s'agit d'une forme proche de deux espèces typiquement nord-ouest européennes: *Aegoceras sparsicosta* (TRUEMAN, 1919) et *A. maculatum* (YOUNG & BIRD, 1922).

***Aegoceras capricornus* (SCHLOTHEIM, 1820) forme
«gamma» sensu DOMMERGUES (1987)
Pl. IX, fig. 13**

1820. *Ammonites capricornus* SCHLOTHEIM, p. 71

Remarque : Le spécimen considéré ici est entièrement cloisonné. Il s'agit sans doute d'un phragmocône presque complet. La section des tours est approximativement aussi haute que large avec des flancs légèrement bombés entre les côtes mais d'allure presque aplatie à leur niveau. Le contraste entre les flancs et l'aire ventrale, un peu déprimée et régulièrement arrondie, est assez net. Le rebord latéro-ventral est facile à localiser. L'ombilic est large-

ment ouvert et le recouvrement des tours successifs est faible. Cette ammonite est une forme typiquement «capricorne». Son ornementation est réduite à de fortes côtes simples. A peine proverse sur les flancs, elles traversent l'aire ventrale sans interruption mais en s'élargissant et en se projetant assez nettement vers l'avant. Sur l'aire ventrale, les côtes d'allure un peu empâtée dessinent un sinus proverse, presque un chevron. La costulation est vigoureuse et plutôt grossière sur le dernier tour du phragmocône, mais elle est nettement plus fine et surtout plus dense dans les tours internes (e.g., environ 14 côtes par demi-tour vers 15 mm de diamètre). Pour l'ensemble de ces caractères, cette ammonite se rattache clairement au groupe d'*Aegoceras capricornus* (SCHLOTHEIM, 1820). La densité franchement élevée de la costulation dans les tours internes la désigne toutefois comme une forme plutôt tardive comparable à celles qui précèdent l'apparition des premiers *Oistoceras* dans les successions fossilifères. De telles formes tardives, à forte densité des costulations juvéniles, ont été désignées sous la dénomination générale d'*Aegoceras capricornus* «gamma» par DOMMERGUES (1987) et sous celle, plus formelle et plus restrictive, d'*Aegoceras crescens* (TRUEMAN, 1919), par PHELPS (1985). L'espèce de TRUEMAN (1919), de relativement petite taille et à ombilic plutôt petit, est surtout connue en Angleterre (e.g., Yorkshire). L'ammonite de la Roche Blain ne peut pas lui être assimilée car son ombilic est nettement plus ouvert et sa taille adulte est sensiblement plus importante. Il pourrait s'agir d'une forme de transition entre *Aegoceras capricornus* (SCHLOTHEIM, 1820) et *Oistoceras angulatum* (QUENSTEDT, 1858)

Age et répartition : Les *Aegoceras capricornus* (SCHLOTHEIM, 1820) tardifs de type «gamma» sensu DOMMERGUES (1987) ne sont connus que dans le nord-ouest de l'Europe et plus précisément en France (Causses, Bourgogne, Normandie), en Angleterre (Dorset, Gloucestershire, Oxfordshire, Northamptonshire, Leicestershire, Yorkshire) et en Écosse (Mull, Skye). Leur présence permet de caractériser la zonule à *Crescens* (sous-chronozone à *Capricornus*, chronozone à *Davoei*). Le spécimen de la Roche Blain a été récolté dans un amas disloqué de marnes noirâtres riches en bélemnites. De telles marnes peuvent correspondre aux niveaux 115, 117 ou même 121 (Fig. 3).

**Sous-famille Amaltheinae HYATT, 1867
Genre *Amaltheus* MONTFORT, 1808**

Espèce type : *Amaltheus margaritatus* MONTFORT, 1808

***Amaltheus margaritatus* MONTFORT, 1808, forme
margaritatus MONTFORT, 1808
Pl. X, fig. 4**

1808. *Amaltheus margaritatus* MONTFORT, p. 90 (fig.), 91.
1812. *Ammonites acutus* J. SOWERBY, pl. 17, fig. 1.
1845. *Ammonites sedgwickii* J. BUCKMAN, p. 40 (*nomen nudum*).
1852. *Ammonites foliaceus* GIEBEL, p. 540.

- 1885 *Ammonites amaltheus nudus* QUENSTEDT, pl. 41, 1-2.
 1885 *Ammonites amaltheus compressus* QUENSTEDT, pl. 41,
 fig. 17, pl. 42, fig. 8.
 1958 *Amaltheus margaritatus* de MONTFORT, 1808.– HO-
 WARTH, text-fig. 8 (= néotype), 9 (= lectotype).

Remarque : *Amaltheus margaritatus* MONTFORT, 1808 est certainement l'espèce la plus connue et la plus souvent citée du genre *Amaltheus* et plus généralement de la sous-famille des Amaltheinae. Il s'agit d'une forme de grande taille dont le diamètre des adultes peut dépasser 20 cm. Dans les tours moyens et externes, la coquille involute est suboxycône avec une section très comprimée et une aire ventrale étroite qui porte une carène peu élevée mais bien individualisée. L'aspect « cordé » de cette carène est une apomorphie de la sous-famille des Amaltheinae. L'épaisseur maximum du tour se situe vers le tiers ou le quart inférieur des flancs. Le rebord ombilical est matérialisé par une brusque courbure du test, presque une angulosité, et le mur ombilical est quasiment perpendiculaire au plan de symétrie. Les flancs légèrement bombés convergent progressivement vers le ventre à partir du tiers ou du quart inférieur de la hauteur du tour. L'ombilic est peu profond, son diamètre, assez variable, est en général inférieur à 25% du diamètre de la coquille. Il n'est que de 22% chez le néotype (HOWARTH, 1958, text-fig. 8) mais il dépasse légèrement 25% chez le spécimen de la Roche Blain figuré Pl. X, fig. 4. L'ornementation est formée de côtes flexueuses dont la partie externe se projette nettement vers l'avant. Les côtes s'effacent avant d'atteindre la base de la carène. La continuité entre la costulation latérale et les bourrelets de la carène « cordée » est donc en général clairement interrompue chez *Amaltheus margaritatus* MONTFORT, 1808.

Si l'aspect des tours moyens et externes est relativement constant chez l'espèce de de MONTFORT (1808) prise au sens large, il n'en est pas de même des stades juvéniles qui sont souvent nettement moins involutes. Ils peuvent présenter une ornementation plus vigoureuse et porter des tubercules en position latéro-ventrale. Ces formes tuberculées, souvent de petites tailles, correspondent à des entités (sans doute des morphotypes) assez bien individualisées. Leur distinction est importante en biostratigraphie. En termes taxonomiques, ces *Amaltheus* tuberculés [e.g., *Amaltheus subnodosus* (YOUNG & BIRD, 1928), *Amaltheus gloriosus* (HYATT, 1867), *A. gibbosus* (SCHLOTHEIM, 1820), *A. salebrosum* (HYATT, 1867)] sont traités par les auteurs soit comme des espèces distinctes (e.g., HOWARTH, 1958) soit comme des formes particulières au sein du groupe d'*Amaltheus margaritatus* MONTFORT, 1808 pris alors au sens large (e.g., MEISTER, 1988). C'est cette dernière option qui est retenue dans le présent travail où, pour éviter toute ambiguïté, les formes dépourvues de stades juvéniles tuberculés sont explicitement désignées comme *Amaltheus margaritatus* MONTFORT, 1808, forme *margaritatus* MONTFORT, 1808.

Age et répartition : D'après HOWARTH (1958), MATTEI

(1985) et MEISTER (1988), *A. margaritatus* MONTFORT, 1808, forme *margaritatus* MONTFORT, 1808 apparaît dans les séries fossilifères dès la base de la sous-chronozone à Subnodosus et elle disparaît avant la fin de la sous-chronozone à Apyrenum. Il s'agit donc d'une forme à long intervalle d'existence qui apporte des informations biostratigraphiques moins précises que les formes à stades juvéniles tuberculés. A la Roche Blain *A. margaritatus* forme *margaritatus* MONTFORT, 1808 est localisée dans les niveaux 124 a-c où elle est accompagnée par *A. margaritatus* forme *gibbosus* (SCHLOTHEIM, 1820), *Amauroceras* aff. *ferrugineum* (SIMPSON, 1855), *Arieticeras* cf. *amalthei* (OPPEL, 1853) et peut être aussi *Lytoceras furcicrenatum* S.S. BUCKMAN, 1928 (Fig. 3).

A. margaritatus MONTFORT, 1808, forme *margaritatus* MONTFORT, 1808 est une ammonite classique et très fréquente dans le nord-ouest de l'Europe où elle est citée presque partout. En dehors des régions nord-ouest européennes, *A. margaritatus* MONTFORT, 1808, forme *margaritatus* MONTFORT, 1808 est également connue dans certains gisements de la Téthys méditerranéenne comme par exemple dans l'Austroalpin d'Autriche et de Hongrie, dans les Carpathes roumaines, les Fatra, en Italie (Alpes Calcaires méridionales, Sicile), en Espagne (Chaînes bétiques), en Algérie occidentale et encore en Bulgarie. L'espèce est aussi connue dans le Caucase, en Iran, probablement au Japon, en Sibérie et dans les régions nord Pacifique. Les *Amaltheus* citées par Westermann dans l'Alberta sous le nom d'*A. stokesi* J. SOWERBY, 1818 sont probablement des formes du groupe d'*A. margaritatus* s.l.

***Amaltheus margaritatus* MONTFORT, 1808, forme
gibbosus (SCHLOTHEIM, 1820)
 Pl. IX, fig. 14; Pl. X, fig. 1, 2**

1820. *Ammonites amaltheus gibbosus* SCHLOTHEIM, p. 66.
 1867. *Amaltheus turgidus* HYATT, p. 90.
 1872. *Amaltheus margaritatus* var. *munjjanæ* TIETZE, pl. 2
 fig. 5.

Remarque : L'intervalle d'existence du groupe d'*Amaltheus margaritatus* MONTFORT, 1808 pris au sens large couvre une part importante du Pliensbachien supérieur car il débute avec la base de la sous-chronozone à Subnodosus et s'achève au cours de la sous-chronozone à Apyrenum. Durant cet intervalle, la variabilité de l'espèce intègre fréquemment des formes, souvent plutôt petites, dont les tours internes, sensiblement moins involutes que les tours externes, portent une ornementation grossière et des tubercules latéro-ventraux plus ou moins saillants. Ces formes sont, selon les auteurs, traitées soit comme des espèces à part [e.g., *Amaltheus subnodosus* (YOUNG & BIRD, 1928), *Amaltheus gloriosus* (HYATT, 1867), *A. gibbosus* (SCHLOTHEIM, 1820), *A. salebrosum* (HYATT, 1867)] soit comme des variants ou des morphotypes compris au sein de la variabilité d'*Amaltheus mar-*

garitatus MONTFORT, 1808. Leurs intervalles d'existence sont assez clairement séparés. Ainsi, *A. margaritatus* forme *subnodosus* (YOUNG & BIRD, 1928) et *A. m.* forme *gloriosus* (HYATT, 1867) caractérisent la sous-chronozone à *Subnodosus*, *A. m.* forme *gibbosus* (SCHLOTHEIM, 1820) la sous-chronozone à *gibbosus* et *A. m.* forme *salebrosum* (HYATT, 1867) la partie inférieure de la sous-chronozone à *Apyrenum* (MEISTER, 1988). *A. m.* forme *subnodosus* (YOUNG & BIRD, 1928) et *A. m.* forme *gloriosus* (HYATT, 1867) sont surtout caractérisées par la régularité (en force et en répartition) de leur ornementation juvénile. L'ombilic, notamment dans les tours internes, est souvent plus nettement et plus durablement ouvert que chez les autres formes. Les tubercules latéro-ventraux sont punctiformes. Chez *A. m.* forme *gibbosus* (SCHLOTHEIM, 1820) l'ombilic est souvent moins ouvert et l'ornementation juvénile est nettement plus irrégulière en force et en répartition. Certaines côtes, relativement peu saillantes, peuvent même ne pas porter de tubercule. Lorsqu'ils sont présents, ceux-ci sont souvent forts et d'allure plutôt massive. *A. m.* forme *salebrosum* (HYATT, 1867) peut être vu comme l'expression de l'exagération de cette tendance évolutive car la coquille porte épisodiquement de spectaculaires tubercules épineux. L'aspect irrégulier de l'ornementation est alors spectaculaire. Les ammonites illustrées Pl. IX, fig. 14 ; Pl. X, fig. 1, 2 se rattachent clairement au groupe d'*A. m. gibbosus* (SCHLOTHEIM, 1820). Le spécimen de la Pl. X, fig. 1 est toutefois remarquable en raison de sa grande taille. Il développe en cours de croissance une morphologie et une ornementation de type d'*Amaltheus margaritatus* MONTFORT, 1808 *sensu stricto* mais ses tours internes sont clairement de type *gibbosus* (SCHLOTHEIM, 1820). Les deux autres spécimens sont moins surprenants car leurs tailles adultes sont sensiblement plus petites.

Aucune forme de type *A. m. subnodosus* (YOUNG & BIRD, 1928) ou *A. m. gloriosus* (HYATT, 1867) n'a été récoltée à la Roche Blain.

Age et répartition : *Amaltheus margaritatus* forme *gibbosus* (SCHLOTHEIM, 1820) est une ammonite dont la présence couvre l'ensemble de la sous-chronozone à *Gibbosus*. A la Roche Blain, cette forme est présente dans le niveau 124a-c du « Banc de Roc » (Fig. 3). Il s'agit d'une forme assez commune dans le nord-ouest de l'Europe où l'espèce est citée en Allemagne (Württemberg, région de Hannover), en Angleterre (Yorkshire), en France (Bourgogne, Causses, Corbières, Jura). Elle n'a pas été trouvée dans la Téthys méditerranéenne.

***Amaltheus margaritatus* MONTFORT, 1808, forme *salebrosum* (HYATT, 1867)**

Pl. X, fig. 3

1867. *Amaltheus salebrosum* HYATT, p. 90 [= *Ammonites amaltheus spinosus* Quenstedt (1849, p. 5, fig. 4b, & 1856, pl. 20, fig. 8 = lectotype)]
 1958. *Pleuroceras salebrosum* (HYATT, 1867).– HOWARTH, text-fig. 13 (= néotype).

Remarque : Avec son ornementation spectaculaire caractérisée par la présence épisodique et plus ou moins irrégulière de forts tubercules épineux localisés au niveau du rebord latéro-ventral (situé très bas par rapport à la hauteur du tour), cette ammonite est certainement la plus surprenante des formes qu'il est possible de rattacher au groupe d'*Amaltheus margaritatus* MONTFORT, 1808. Les tubercules épineux persistent assez longtemps au cours de l'ontogenèse, mais les tours internes sont très proches de ceux observés chez *Amaltheus m.* forme *gibbosus* (SCHLOTHEIM, 1820). Il est donc possible d'interpréter *A. m.* forme *salebrosum* (HYATT, 1867) comme une expression tardive et extrême de la tendance morphologique et ornemental déjà amorcée chez *A. m.* forme *gibbosus* (SCHLOTHEIM, 1820).

Beaucoup d'auteurs traitent le taxon de SCHLOTHEIM (1820) comme une espèce à part et il le place souvent au sein du genre *Pleuroceras*. Cette position n'est pas retenue ici car MEISTER (1988) a clairement démontré l'appartenance de la forme de SCHLOTHEIM (1820) à la mouvance d'*Amaltheus margaritatus* MONTFORT, 1808.

Age et répartition : *A. margaritatus salebrosum* (HYATT, 1867) est un taxon restreint à la base de la sous-chronozone à *Apyrenum* dans la chronozone à *Spinatum*. Sa localisation précise dans la série de la Roche Blain n'est pas connue mais sa présence serait à rechercher dans la partie supérieure du « Banc de Roc » (Fig. 3). Il s'agit d'une forme strictement nord-ouest européenne citée en Allemagne (Württemberg, région de Hannover), en Espagne (Chaînes ibériques), en France (Causses, Bourgogne), en Grande-Bretagne (Gloucestershire, Somerset, Ecosse). Sa présence, envisagée par WIEDENMAYER (1980), dans les Alpes calcaires méridionales (Tessin) n'est pas retenue ici.

Genre *Amauroceras* S.S. BUCKMAN, 1913

Espèce type : *Ammonites ferrugineus* SIMPSON, 1855

***Amauroceras* aff. *ferrugineum* (SIMPSON, 1855)**

Pl. IX fig. 11

Remarque : Au sein de la sous-famille des *Amaltheinae*, le genre *Amauroceras* regroupe un ensemble de formes micromorphes dont le diamètre des adultes est souvent inférieur à 2,5 cm. Dans les tours moyens, la coquille est en général plutôt involute mais la loge d'habitation est fréquemment, surtout chez les petits individus, extra-ombiliquée. L'ouverture, souvent un peu « étranglée », se prolonge par un rostre ventral de longueur assez variable selon les individus et selon l'espèce concernée. La section des tours, nettement comprimée, est ogivale et l'aire ventrale d'allure plus ou moins pincée porte parfois des traces de carène « cordée ». Ce caractère diagnostique des *Amaltheidae*, peut néanmoins manquer chez les *Amauroceras* et il n'est pas rare que la carène ou l'angulosité ventrale soit presque lisse. Si elle est n'est pas totalement effacée, l'ornementation latérale se réduit souvent

à une costulation assez lâche, d'allure un peu grossière, surtout, ou seulement visible sur la moitié inférieure des flancs. En tenant compte de l'ornementation, on peut ainsi distinguer, *Amauroceras wertheri* (LANGE, 1932), espèce de la sous-chronozone à Stokesi, en général nettement costulée, et *Amauroceras ferrugineum* (SIMPSON, 1855), espèce plus tardive propre aux sous-chronozones à Subnodosus, Gibbosus, Apyrenum et Hawskerense, qui est souvent presque lisse. D'après HOWARTH (1958) et MEISTER (1988) ces deux espèces se succèdent en formant une « lignée » dont l'intervalle d'existence, qui couvre l'ensemble du Pliensbachien supérieur, correspond à celui de la sous-famille des Amaltheinae en général et à celui du genre *Amaltheus* en particulier. Dans l'état actuel des connaissances, il est difficile de dire si les ammonites regroupées au sein du genre *Amauroceras* sont des morphes microconches associés à des *Amaltheus* de plus grande taille, comme le suggère MEISTER (1986, 1988), ou s'il s'agit d'une lignée indépendante d'espèces micromorphes très dérivées comme l'envisage HOWARTH (1958).

L'exemplaire de la Roche Blain s'écarte par plusieurs aspects importants de l'acception généralement accordée par les auteurs à l'espèce de SIMPSON (1855). Il est très proche d'un spécimen récolté à Rivière-sur-Tarn (Causse) dans des assises de la sous-chronozone à Gibbosus et illustré par MEISTER (1988, pl. 3, fig. 9). Ces deux ammonites sont caractérisées par des coquilles plutôt involutes (sans loge d'habitation clairement extra-ombiliquée), et par l'existence d'une ornementation assez complexe comprenant des côtes primaires (bien visibles jusqu'au tiers supérieur des flancs) et des côtes secondaires et/ou intercalaires (perceptibles dès le quart inférieur des flancs). Dans le cadre d'une hypothèse de dimorphisme sexuel, il serait possible d'interpréter ces *Amauroceras* à ornementation complexe comme des microconches d'*Amaltheus engelhardti* (ORBIGNY, 1844). MEISTER (1988, pl. 6, fig. 2, 3) a en effet illustré des tours internes de cette grande espèce qui montrent une morphologie et une ornementation très semblables à celles des petites formes envisagées ici.

Le fait qu'*Amaltheus lenticulare* (YOUNG & BIRD, 1828) — forme lisse, de d'assez grande taille et sans doute proche d'*Amaltheus engelhardti* (ORBIGNY, 1844) — ait été attribuée par HOWARTH (1958) au genre *Amauroceras*, souligne la proximité du groupe d'*Amaltheus engelhardti* (ORBIGNY, 1844) s.l. et d'au moins certaines formes du groupe d'*Amauroceras ferrugineum* (SIMPSON, 1855).

Age et répartition : Le spécimen de la Roche-Blain considéré ici provient du « Banc de Roc » mais il est impossible de préciser s'il est issu du niveau 124b ou du niveau 124c (Fig. 3). Il s'agit d'une forme de la sous-chronozone à Gibbosus. Plus généralement, *Amauroceras ferrugineum* (SIMPSON, 1855) est une espèce qui succède à *A. wertheri* (LANGE, 1932) vers la base de la sous-chronozone à Subnodosus et qui disparaît sans descendance, avec les derniers Amaltheinae à la fin du Pliensbachien.

Il s'agit d'un taxon strictement nord-ouest européen qui est connu en Angleterre (Dorset, Yorkshire), en Allemagne (Württemberg, région de Hannover), en Ecosse (Raasay), en France (Bourgogne, Causse, Corbières, région de Lyon) et au Portugal (Bassin lusitanien).

Genre *Pleuroceras* HYATT, 1867

[synonyme : *Paltopleuroceras* S.S. BUCKMAN, 1898 (obj.)]

Espèce type : *Ammonites spinatus* BRUGUIÈRE, 1789, by selection by FISCHER (1882)

Pleuroceras solare (PHILLIPS, 1829)

Pl. X, fig. 5, 6

1829. *Ammonites solaris* PHILLIPS, pl. 4, fig. 29.

1958. *Pleuroceras solare* (PHILLIPS). — HOWARTH, pl. 5, fig. 1 (= néotype), 2-7.

Remarque : Ce *Pleuroceras* de relativement petite taille adulte, très souvent cité dans la littérature, est caractérisé par une coquille platycône plus ou moins involute avec des flancs plats ou à peine bombés et une section des tours comprimée d'allure souvent quadratique. La costulation, assez dense pour le genre, est formée de côtes saillantes d'aspect tranchant. Tendues ou à peine flexueuses sur les flancs, les côtes sont d'abord radiales ou à peine proverses puis elles se projettent brusquement vers l'avant en passant sur l'aire ventrale. Le rebord latéro-ventral correspond à un épaulement plus ou moins marqué et anguleux selon les individus, mais il ne s'agit jamais de véritables tubercules comme on le note par exemple chez *Pleuroceras spinatum* (BRUGUIÈRE, 1789). L'allure générale de la costulation est rigide. L'aire ventrale, à peine ou peu bombée, porte une carène assez étroite et relativement peu saillante mais elle est bien individualisée et souvent d'aspect nettement cordé. Chez les individus qui présentent des épaulements latéro-ombilicaux particulièrement saillants, la carène semble bordée par deux zones plus ou moins déprimées. Les spécimens récoltés à la Roche-Blain peuvent être sans ambiguïté rattachés à l'espèce de PHILLIPS (1829) mais leurs carènes, en général assez épaisses et nettement cordées, suggèrent des formes plutôt primitives, encore proche de *Pleuroceras transiens* (FRANTZEN, 1937).

Le spécimen figuré Pl. X, fig. 5, est particulièrement involute et son ombilic est sensiblement plus petit que ceux de la plupart des individus illustrés dans la littérature sous le nom de *Pleuroceras solare* (PHILLIPS, 1829).

Age et répartition : A la Roche Blain, l'espèce de PHILLIPS (1829), qui caractérise la partie supérieure de la sous-chronozone à Apyrenum, est localisée dans le niveau 125 (Fig. 3). Ce banc calcaire est particulièrement induré. Il marque la partie du supérieure du « Banc de Roc » et il est directement surmonté par les premières assises datées du Toarcien. La partie terminale du Pliensbachien (sous-chronozone à Hawskerense) est donc absente dans

le secteur de la carrière la Roche Blain exploré lors du présent travail. *Pleuroceras solare* (PHILLIPS, 1829) est une forme classique et abondante, citée dans l'ensemble du nord-ouest de l'Europe. En dehors des régions nord-ouest européennes, *Pleuroceras solare* (PHILLIPS, 1829) est également connu dans quelques secteurs de la Téthys méditerranéenne comme par exemple en Autriche (Austroalpin supérieur), en Roumanie (Carpathes orientales), en Slovaquie (Carpathes Fatra), en Roumanie (Bihor), en Italie (Alpes Calcaires méridionales, Apennins, Sicile), en Espagne (Chaînes bétiques), en Algérie occidentale et au Maroc (Haut-Atlas). Sa présence dans ces régions méridionales est précieuse car elle permet d'établir des corrélations fiables entre les successions nord-ouest européennes et méditerranéennes.

***Pleuroceras aff. solare* (PHILLIPS, 1829)**

Pl. IX, fig. 10

Remarque : Ce spécimen incomplet est un phragmocône entièrement cloisonné. Il correspond aux stades juvéniles d'une ammonite dont il est impossible d'estimer la taille adulte. Il a été récolté en association avec *Pleuroceras solare* (PHILLIPS, 1829) dans les assises sommitales du « Banc de Roc ». Il peut être rapproché de l'espèce de PHILLIPS (1829) mais il s'en distingue, à diamètre comparable, par une coquille sensiblement plus involute, un ombilic nettement plus petit, une section subogivale proportionnellement plus comprimée, une aire ventrale bombée, une absence d'angulosité au rebord latéro-ventral et une costulation plutôt dense. L'ensemble de ces caractères rappelle les tours internes de certains *Pleuroceras solare* (PHILLIPS, 1829) du Yorkshire et d'Ecosse illustrés par HOWARTH (1958, Pl. 5, fig. 1, 2 et 5). Les stades juvéniles des spécimens de Grande-Bretagne ne sont toutefois pas aussi involutes que ceux du spécimen normand dont l'habitus extrême est vraiment surprenant pour un *Pleuroceras*.

Age et répartition : L'ammonite considérée ici provient du niveau 125 de la Roche Blain (Fig. 3). Ce banc est daté par la présence de plusieurs *Pleuroceras solare* (PHILLIPS, 1829), qui indiquent la partie supérieure de la sous-chronozone à Apyreum. Il s'agit d'une forme originale qui n'est pour l'instant connue qu'à la Roche Blain.

Famille Dactylioceratidae HYATT, 1867

Sous-famille Dactylioceratinae HYATT, 1867

(émendé DOMMERMUES, 1986)

Genre Dactylioceras HYATT, 1867

Espèce type : *Ammonites communis* J. SOWERBY, 1815

Sous-genre Eodactylites SCHMIDT-EFFING, 1972

Espèce type : *Dactylioceras pseudocommune* FUCINI, 1935

Dactylioceras (Eodactylites)? sp.

Fig. 4 (B)

Remarque : Nous décrivons ici un spécimen très incomplet correspondant à un morceau de tour. Aucune ligne de suture n'est visible. L'enroulement suggère une morphologie très évolutive à tours à peine recouvrants. La section est subcirculaire. Les côtes primaires saillantes et très espacées sur les flancs se dédoublent nettement sur le ventre. Le point de séparation entre côtes primaires et côtes secondaires est marqué par un léger tubercule. Les doublets de côtes ventrales sont en général assez proverses et les deux côtes sont nettement séparées. Cette organisation de la costulation rattache clairement ce spécimen au sous-genre *Eodactylites* Schmidt-Effing, 1972. L'individu récolté étant très incomplet, aucune attribution spécifique n'est donnée.

Age et répartition : A la Roche Blain, *Dactylioceras (Eodactylites)? sp.* est présent dans le niveau 127 qui surmonte directement les dernières assises bioclastiques très indurées du « Banc de Roc » (Fig. 3). Le faciès micritique localement ferruginisé (oolithes ferrugineuses) du niveau 127 contraste fortement avec celui du « Banc de Roc » pliënsbachien. *Dactylioceras (Eodactylites)? sp.* est accompagné par *D. (Orthodactylites) clevelandicum* (HOWARTH, 1973) qui indique la partie moyenne de la chronozone à Tenuicostatum (sous-chronozone à Tenuicostatum, zonule à Clevelandicum). *D. (Eodactylites)* est d'une manière générale un taxon d'affinité téthysienne, quoique certains représentants sont signalés à la limite Domérien-Toarcien dans le domaine nord-ouest européen.

Sous-genre Orthodactylites S.S. BUCKMAN, 1926

Espèce type : *Orthodactylites directum* S.S. BUCKMAN, 1926

Dactylioceras (Orthodactylites) clevelandicum

(HOWARTH, 1973)

Fig. 4 (A)

1973. *Dactylioceras (Orthodactylites) clevelandicum* HOWARTH, pl. 3, fig. 1 (= holotype), 2, 3 ; pl. 4, fig. 1, 2 ; pl. 5, fig. 3.

Remarque : Le spécimen figuré correspond à un phragmocône d'une taille maximale d'environ 9 cm. C'est un moule interne avec quelques fragments de coquille parfois préservés. Il est caractérisé par une morphologie franchement serpenticoône évolutive avec un dernier tour à peine recouvrant. Les flancs sont très légèrement bombés, et le ventre légèrement arrondi. La section est comprimée. La costulation, très dense et régulière depuis les tours internes, est constituée de côtes simples et droites, radiales, excepté à la fin du spécimen où elles sont légèrement proverses. Elles passent le ventre parfois sans interruption et sans modification et parfois en se dédoublant. Le spécimen ne présente pas de tubercules. Les rebords latéro-ventral et ombilical ne sont pas différenciés. Le spécimen récolté correspond bien à l'espèce d'HOWARTH (1973), notamment au pôle à tours comprimés de l'espèce.

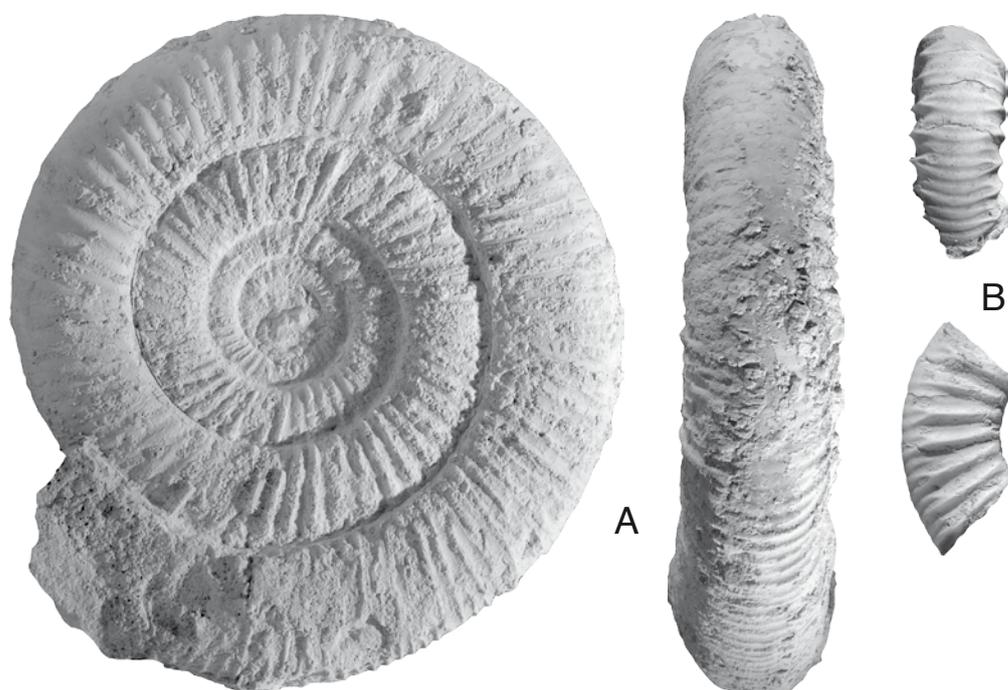


Fig. 4: Dactylioceratidae du Toarcien basal. A: *Dactylioceras (Orthodactylites) cleavelandicum* HOWARTH, 1973, La Roche Blain, niv. 127 [UBGD 276544]; B: *Dactylioceras (Eodactylites) ? sp.*, La Roche Blain, niv. 127 [UBGD 276545]. Les spécimens ont été blanchis avant la prise de vue (oxyde de magnésium). Ils sont déposés dans les collections du Centre des Sciences de la Terre de l'Université de Bourgogne (Dijon). Ils sont illustrés en grandeur naturelle. La fin de la loge d'habitation n'est pas visible, mais le spécimen d'*O. cleavelandicum* HOWARTH, 1973 est sans doute un adulte presque complet.

Age et répartition : A la Roche-Blain *Dactylioceras (Orthodactylites) cleavelandicum* est présent dans le niveau 127 (voir la description de *Dactylioceras (Eodactylites) ? sp.* qui est trouvé dans le même banc) et indique la partie moyenne de la chronozone à *Tenuicostatum* (sous-chronozone à *cleavelandicum*, biohorizon à *cleavelandicum*). *Dactylioceras (Orthodactylites) cleavelandicum* est une espèce connue seulement dans le nord-ouest de l'Europe en Angleterre (Yorkshire) et en France (Bourgogne).

Superfamille Hildoceratoidea HYATT, 1867

Famille Hildoceratidae HYATT, 1867

Sous-famille Arieticeratinae HOWARTH, 1955

Genre Arieticeras SEGUENZA, 1885

[synonyme : *Seguenziceras* LEVI, 1896 (obj.)]

Espèce type : *Ammonites algovianum* OPPEL, 1853

Arieticeras cf. amalthei (OPPEL, 1853)

Pl. III, fig. 2

1853. *Ammonites radians amalthei* OPPEL, pl. 3, fig. 1.

1975. *Fuciniceras amalthei* (OPPEL, 1853). – FISCHER, pl. 2, fig. 7, 9, 10 (= néotype).

Remarque : Ce spécimen imparfaitement conservé est entièrement cloisonné. Il correspond à une partie du phragmocône d'une ammonite platycône. L'aire ventrale n'est pas préservée, mais on peut observer la morphologie d'un flanc et l'ornementation latérale. La ligne de suture est partiellement visible. Elle est faiblement découpée et montre un lobe latéral très simple et peu incisé. Malgré sa préservation médiocre, cet exemplaire doit être pris en compte car il présente suffisamment de caractères pour pouvoir être attribué à la sous-famille des Arieticeratinae et plus particulièrement au genre *Arieticeras*. Les côtes, au tracé un peu flexueux dans la partie inférieure des flancs, se projettent brièvement mais assez nettement vers l'avant à l'approche du ventre. Le passage entre l'aire ombilicale et les flancs est indistinct. La section devait être comprimée avec des flancs à peine bombés. L'ensemble de ces caractères, et spécialement la flexuosité du tracé costal, s'accorde bien avec *Arieticeras amalthei* (OPPEL, 1853) mais l'absence d'information sur la morphologie de l'aire ventrale et le faible relief des côtes, notamment au niveau du rebord latéro-ventral, impose des réserves.

Age et répartition : Cet exemplaire provient du niveau

124 dans le «Banc de Roc» de la Roche Blain (Fig. 3). Il s'agit du seul Arieticeratinae récolté dans cette localité. Cette sous-famille est surtout abondante dans la Téthys méditerranéenne et la présence, même exceptionnelle, d'un *Arieticeras* en Normandie doit être soulignée car elle prouve l'existence de discrètes influences méditerranéennes au cours du Pliensbachien supérieur. *Arieticeras amalthei* (OPPEL, 1853) est une espèce qui caractérise la base de la sous-chronozone à *Gibbosus* dans la chronozone à *Margaritatus*. Son intervalle d'existence, ou tout au moins son acmé, semble localisé dans la zonule à *Ragazzoni*. Il s'agit d'une forme surtout méditerranéenne connue au Maroc (Haut Atlas), en Espagne (Chaînes bétiques), en Suisse (Tessin), en Italie (Lombardie, Apennins) et en Hongrie (Bakony). Elle est aussi présente dans quelques gisements de la partie méridionale du nord-ouest de l'Europe, en France (Causses) et en Allemagne (Württemberg).

Superfamille à préciser

Remarque : La famille des Cymbitidae S.S. BUCKMAN, 1819 est souvent placée au sein de la superfamille des Psiloceratoidea HYATT, 1867 (e.g. ARKELL *et al.*, 1957; DONOVAN *et al.*, 1981; SMITH & TIPPER, 1996; HOWARTH, 2002, RAKUS & GUEX, 2002). Pour ARKELL *et al.*, 1957, la situation est néanmoins complexe car le genre *Metacymbites* SPATH, 1923 — souvent considéré comme synonyme de *Cymbites* NEUMAYER, 1878 (e.g. DONOVAN *et al.*, 1981; MEISTER, 1986) — est placé au sein des Liparoceratidae dans la superfamille des Eoderoceratoidea. Cette hypothèse est notamment reprise par SPATH (1938), MEISTER (1986) et FAURÉ (2002). Pour SCHINDEWOLF (1961), dans une synthèse consacrée au genre «*Cymbites*», toutes les espèces, y compris les formes persistant au cours du Pliensbachien, sont considérées comme apparues au cours du Sinémurien. En 1962, SCHINDEWOLF précise toutefois que les ammonites à morphologie de type «*Cymbites*» forment un groupe polyphylétique. Il place explicitement *Protocymbites* SPATH, 1923 et *Cymbites* au sein des Psiloceratoidea, mais il considère que les genres *Paracymbites* TRUEMAN & WILLIAMS, 1927 et *Metacymbites* doivent être attribués aux Eoderoceratoidea. Pour DONOVAN *et al.* (1981) *Paracymbites* est interprété comme un Oxynoticeratidae et donc comme un Psiloceratoidea. Cette situation confuse s'explique car les ammonites à morphologie de type «*Cymbites*» sont des formes micromorphes paedomorphiques très dérivées qui portent peu ou pas de caractères interprétables en terme de relations de parenté. Il est actuellement prudent de ne pas les attribuer à une superfamille donnée et le contenu de la famille des Cymbitidae reste à préciser.

Famille Cymbitidae S.S. BUCKMAN, 1819

Genre *Cymbites* NEUMAYER, 1878

Espèce type : *Ammonites globosus* ZIETEN, 1832

Cymbites globosus (ZIETEN, 1832)

Pl. I, fig. 8a-d

? 1832. *Ammonites globosus* SCHÜLBER in ZIETEN, pl. 28, fig. 2.

1961. *Cymbites globosus* (ZIETEN, 1832).— SCHINDEWOLF, pl. 29, fig. 1 (= néotype), 2-16.

Remarque : Cette ammonite de petite taille comporte l'essentiel de la loge d'habitation. Seule l'ouverture manque. Il s'agit d'une forme relativement évolutive pour un *Cymbites*. La loge d'habitation est nettement extraombiliquée. L'espèce de ZIETEN (1832) est relativement mal définie car l'illustration originale est peu informative car le néotype choisi par SCHINDEWOLF (1961) est un peu corrodé et dépourvu de loge d'habitation. L'ammonite de la Roche Blain a surtout été rattachée à l'espèce de ZIETEN (1832) en raison de l'ombilic assez ouvert, de la présence d'une costulation perceptible sur les flancs (l'aire ventrale est pratiquement lisse) et de l'épaisseur relativement faible du dernier demi-tour du phragmocône. Chez *Cymbites centriglobus* (OPPEL, 1953), autre forme souvent citée dans le Pliensbachien, l'ombilic est relativement plus étroit et le phragmocône présente à l'approche de la loge d'habitation, des sections plus ou moins déprimées, souvent très épaisses et d'aspect curieusement enflé. Le lectotype de *C. centriglobus* (OPPEL, 1953) est dépourvu de costulation.

Age et répartition : A la Roche Blain *Cymbites globosus* (ZIETEN, 1832) est à la Roche Blain une forme rare restreinte aux assises à *Beaniceras* (niveau 114, sous-chronozone à *Luridum*, zonules à *Rotundum* et/ou à *Crassum*) (Fig. 3). Plus généralement l'espèce est connue en Europe du nord-ouest. Elle est citée en Allemagne (Württemberg) en France (Bourgogne, Quercy, Causses). Sa présence est probable en Angleterre (Dorset, Somerset et Gloucestershire), au Portugal (Bassin lusitanien) et en Espagne (Pyrénées). Elle est surtout citée dans le Pliensbachien inférieur. GEYER (1884) indique sa présence dans le Sinémurien de l'Austroalpin (Hierlatz) mais il s'agit peut-être d'une convergence.

Cymbites aff. globosus (ZIETEN, 1832)

Pl. I, fig. 9a-d

Remarque : Ce spécimen complet est bien conservé. L'ouverture, prolongée par un rostre assez court, est bordée sur les flancs d'une constriction peu profonde. La coquille est exceptionnellement évolutive et comprimée pour un *Cymbites*. Le dernier demi-tour du phragmocône ne présente pas d'aspect enflé et l'épaisseur de la section du tour diminue assez progressivement sur la loge d'habitation. La coquille est extraombiliquée en fin de croissance, mais ce phénomène n'est évident que sur le dernier quart de tour. Le caractère le plus original de cette ammonite est la présence d'une costulation assez dense visible tout au long de la croissance. Cette ornementation est évidente.

te sur les flancs, mais elle reste bien visible sur l'aire ventrale. La photographie agrandie (Pl I, fig. 9c, d) en montre clairement la structure. Sur la loge d'habitation, la réplique du test a pratiquement disparu mais le moule interne montre une costulation fine, un peu mousse, au tracé sigmoïde. Les côtes traversent l'aire ventrale en dessinant un chevron proverse qui présage la projection ventrale du rostre apertural. Sur le phragmocône, une réplique en calcite permet par contre d'observer la structure du test. Elle montre que les «côtes» visibles sur le moule interne correspondent à des mégastries au sens de BUCHER & GUÉX (1990). Dans les tours internes, ces mégastries très évidentes forment de discrètes collerettes. Les structures ornementales (côtes, bourrelets et/ou strictions) visibles sur certains *Cymbites* comme, par exemple, ceux figurés par SCHINDEWOLF (1961, e.g. pl. 3, fig. 3-5, 18) sous le nom de *C. centriglobus centriglobus* (OPPEL, 1953) sont probablement aussi des traces laissées sur des moules internes par des mégastries. La mise en évidence de structures formant presque des collerettes chez *Cymbites* est importante. Elle suggère un mode de croissance discontinu du test qui, au cours du Lias inférieur et moyen, est surtout connu chez les *Lytoceroidea* mais qui n'a jamais été observé chez les *Liparoceratidae*. Ces observations ouvrent une nouvelle piste pour la recherche des relations de parentés du genre *Cymbites* en particulier et des *Cymbitidae* en général.

Cymbites aff. *globosus* (ZIETEN, 1832) est une forme originale connue par un seul exemplaire. Elle n'a pas d'équivalent dans la littérature. Il peut s'agir d'une espèce nouvelle ou d'un variant extrême du groupe de *C. globosus* (ZIETEN, 1832) *s.l.*

Age et répartition : *Cymbites* aff. *globosus* (ZIETEN, 1832) provient des assises à *Beaniceras* (niveau 114, sous-chronozone à *Luridum*, zonules à *Rotundum* et/ou à *Crassum*) (Fig. 3).

Superfamille à préciser

Remarque : La famille des *Phricodoceratidae* est classiquement placée au sein de la superfamille des *Eodoceratoidea* SPATH, 1929 (ARKELL *et al.*, 1957; DONOVAN *et al.*, 1981). La composition de la famille et sa place au sein du cadre taxonomique des ammonites liasiques ont été discutées par DOMMARGUES & MEISTER (1999) puis par MEISTER (2007). S'il semble raisonnable de placer les *Phricodoceratidae sensu stricto* au sein de l'ordre des *Psiloceratida*, il est impossible d'envisager une attribution plus précise au sein d'une superfamille donnée.

Famille *Phricodoceratidae* HYATT, 1900

Remarque : La famille des *Phricodoceratidae* est prise au sens de DOMMARGUES & MEISTER (1999). Elle ne comprend que le genre *Phricodoceras*.

Genre *Phricodoceras* HYATT, 1900

Espèce type : *Ammonites taylori* J. de C. SOWERBY, 1826

Phricodoceras taylori (J. de C. SOWERBY, 1826)

Pl. III, fig. 5

1826. *Ammonites taylori* J. de C. SOWERBY, pl. 514, fig. 1.
1849. *Ammonites taylori nodosus* QUENSTEDT, pl. 9, fig. 21.
1855. *Ammonites quadricornutum* SIMPSON, p. 71.
1884. *Ammonites taylori macerrimus* QUENSTEDT, pl. 27, fig. 26.
1884. *Ammonites taylori cornula* QUENSTEDT, pl. 27, fig. 27.
1990. *Phricodoceras sexinodosum* SCHLATTER, text-fig. 1-3.

Remarque : *Phricodoceras taylori* (J. de C. SOWERBY, 1826) est une forme microconche associée à des macroconches de beaucoup plus grande taille habituellement désignés sous le nom de *Phricodoceras lamellosum* (ORBIGNY, 1844) (DOMMARGUES, 1978; MEISTER, 2007). *P. taylori* connaît un acmé spectaculaire vers la base du Pliensbachien en Europe du nord-ouest où il présente une variabilité intraspécifique assez importante qui porte **a**) sur la vigueur et la densité de la costulation, **b**) sur la forme, la forme et l'expression des tubercules (la série périombilicale peut manquer), **c**) sur l'ouverture de l'ombilic et **d**) sur la forme de la section des tours qui peut être déprimée à légèrement comprimée. Le spécimen de la Roche Blain (Pl. III, fig. 5) est une forme dont la costulation assez faible porte des tubercules latéro-ventraux bien marqués et des tubercules péricéphaliques très saillants. La série périombilicale constituée de bullae est discrète mais perceptible. L'ombilic est assez étroit (O/D = 0,31) et la section franchement déprimée (E/H = 1,2). L'ornementation est particulièrement bien préservée sur la loge d'habitation où l'on note une curieuse projection vers l'arrière des tubercules péricéphaliques très saillants qui bordent l'aire ventrale. Dans une moindre mesure, les tubercules latéro-ventraux sont aussi affectés. Ce caractère rarement observé chez *P. taylori* (J. de C. SOWERBY, 1826) est néanmoins visible sur l'holotype d' *Ammonites quadricornutum* SIMPSON, 1855 figuré par S.S. BUCKMAN (1911, pl. 33) et sur le spécimen figuré par HOFFMANN (1982, pl. 14, fig. 3) sous le nom de *P. sp. aff. P. quadricornutum* (SIMPSON, 1855).

Age et répartition : La position stratigraphique du spécimen de *P. taylori* (J. de C. SOWERBY, 1826) (Pl. III, fig. 5) récolté à la Roche Blain par M. TRÉVISAN est inconnue, mais sa préservation est identique à celle de la plupart des ammonites provenant du niveau 100 (*sensu lato*) (Fig. 3). Ce type de préservation est très caractéristique. Le phragmocône est entièrement (y compris la coquille) recristallisée en calcite sparitique blonde. La loge d'habitation est remplie d'un sédiment calcaire beige clair, riche en éléments figurés de petite taille mais dont la matrice micritique moule finement les détails les plus fins de la cavité. Dans ce contexte, l'hypothèse la plus probable est que l'âge de ce spécimen de *P. taylori* (J. de C.

SOWERBY, 1826) est à placer dans un intervalle de temps couvrant les sous-chronozones à Jamesoni, Masseanum et Valdani. Il ne s'agit donc pas d'une forme associée à la sous-chronozone à Taylori comme le sont la plupart des *Phricodoceras* du nord-ouest de l'Europe. Dans un document inédit, RICHARD *et al.* (1987) avait déjà indiqué la présence de *P. taylori* (J. de C. SOWERBY, 1826) à la Roche Blain en association avec des taxons tels que *Poly-morphites bronni*, *Acanthopleuroceras* et *Beaniceras* qui suggèrent un âge semblable à celui du spécimen étudié dans le présent travail.

Le groupe de *Phricodoceras taylori* (J. de C. SOWERBY, 1826) présente une vaste répartition en Europe du nord-ouest et méditerranéenne. Son existence est attestée depuis la sous-chronozone à Densinodulum (Sinémurien supérieur) jusqu'à celle à Valdani (Pliensbachien inférieur) (MEISTER, 2007).

Phricodoceras cornutum (SIMPSON, 1843)

Pl. III, fig. 6

1843. *Ammonites cornutus* SIMPSON, p. 31.

1849. *Ammonites taylori costatus* QUENSTEDT pl. 9, fig. 21.

Remarque: Les groupes de *Phricodoceras cornutum* (SIMPSON, 1843) et de *P. taylori* (J. de C. SOWERBY, 1826) sont certainement étroitement apparentés et sont morphologiquement proches. L'espèce de SIMPSON (1843) se distingue de celle de J. de C. SOWERBY (1826) par un ombilic plus ouvert, surtout vers la fin de la croissance, et par la disparition ou la quasi-disparition des tubercules périombilicaux et latéro-ventraux. Seuls persistent les tubercules péricéphaliques en général peu saillants. Si l'on compare l'ornementation de *P. cornutum* (SIMPSON, 1843) à celle de *P. taylori* (J. de C. SOWERBY, 1826) on constate un renforcement des côtes par rapport aux tubercules. Pour résumer, *P. cornutum* (SIMPSON, 1843) est une forme qui, au sein du genre *Phricodoceras*, tend à exprimer un habitus «subcapricorne» (MEISTER, 2007). Le spécimen de la Roche Blain, très proche du type d'*Ammonites taylori costatus* QUENSTEDT, 1849 montre un ombilic relativement petit (O/D = 0,34) par rapport à celui de l'holotype d'*Ammonites cornutus* SIMPSON, 1843 figuré par S.S. BUCKMAN (1911, pl. 32) (O/D = 0,37). Cette différence est certainement en partie due à l'absence de la fin de la loge d'habitation du spécimen normand, mais il est aussi probable que celui-ci corresponde à un stade évolutif intermédiaire entre *P. taylori* (J. de C. SOWERBY, 1826) et *P. cornutum* (SIMPSON, 1843). Comme *P. taylori* (J. de C. SOWERBY, 1826), *P. cornutum* (SIMPSON, 1843) est une forme microconche associée à des macroconches de type *P. lamellosum* (ORBIGNY, 1844).

Age et répartition: *P. cornutum* (SIMPSON, 1843) est une forme jusqu'à présent uniquement citée dans la sous-zone à Taylori de l'Europe du nord-ouest. Elle est connue

en Angleterre (Yorkshire), en France (Alsace) et en Allemagne (Württemberg). D'après HOWARTH (2002), *P. cornutum* (SIMPSON, 1843) succéderait dans le Yorkshire à *P. taylori* (J. de C. SOWERBY, 1826). Le spécimen de la Roche Blain a été récolté *ex situ*. D'après le faciès de préservation et comme le spécimen de *P. taylori* (J. de C. SOWERBY, 1826) étudié précédemment, il pourrait peut-être provenir du niveau 100 (*sensu lato*) (Fig. 3). Dans ce cas, il s'agirait d'une forme relativement récente dont l'âge serait à situer dans un intervalle de temps comprenant les sous-chronozones à Jamesoni, Masseanum et Valdani.

IMPLICATIONS BIO- et CHRONOSTRATIGRAPHIQUES

Sauf indications contraires, le cadre chrono ou biostratigraphique (chronozones, sous-chronozones et zonules, ou biohorizons) utilisé dans ce travail est celui proposé par PAGE (2003). Les successions fossilifères du Pliensbachien et du Toarcien basal de la Roche Blain sont analysées avec la précision de la sous-chronozone. Si nécessaire, la résolution de la zonule, ou selon le cas du biohorizon, est également envisagée. Les intervalles d'existence des différentes espèces d'ammonites récoltés à la Roche Blain sont résumés sur la Figure 5. Ils sont valables pour l'ensemble de l'Europe du nord-ouest et de la Téthys «méditerranéenne». Les interprétations chrono ou biostratigraphiques proposées ici sont uniquement fondées sur la prise en compte des possibilités et/ou des contraintes stratigraphiques liées à ces intervalles d'existence.

Les unités chronostratigraphiques et leurs contenus fauniques

PLIENSBACHIEN INFÉRIEUR

Chronozone à Jamesoni

A la Roche Blain, cette unité chronostratigraphique correspond à la partie inférieure du membre des «Calcaires à *Cincta numismalis*», depuis la base de la coupe jusqu'au niveau 98. Il faut toutefois souligner que des formes caractéristiques de la chronozone à Jamesoni (*Uptonia*) peuvent aussi se trouver localement mélangées à des faunes de la chronozone à Ibex dans les niveaux 99 et 100 (condensation et/ou remaniement). La partie inférieure des «Calcaires à *Cincta numismalis*» est pour l'essentiel peu fossilifère. Les faunes de la chronozone à Jamesoni ne deviennent en effet relativement abondantes qu'à partir du sommet du niveau 89.

Sous-chronozone à Taylori

Aucune ammonite propre à cette sous-chronozone n'a été observée en place dans la série la Roche Blain, mais la présence de cette unité chronostratigraphique est certaine car un spécimen d'*Apoderoceras aculeatum* (SIMPSON,

1843) a été récolté dans des déblais vers la base de la coupe (Fig. 3).

Les quelques exemplaires de *Radstokiceras buvigneri* (ORBIGNY, 1844), obtenus dans des conditions semblables, correspondent peut-être aussi à cette unité, mais la présence de cette espèce, qui a un intervalle d'existence assez long, peut tout aussi bien indiquer les sous-chronozones à *Polymorphus* et/ou à *Brevispina* voire même celle à *Jamesoni*.

L'espèce éponyme de la sous-chronozone à *Taylori*, *Phricodoceras taylori* (J. de C. SOWERBY, 1826), est présente à la Roche Blain, mais il s'agit aussi d'un taxon à relativement long intervalle d'existence et il est probable que les spécimens récoltés dans la carrière proviennent du niveau 100. Leur âge serait donc relativement tardif. Il pourrait correspondre à une partie d'un épisode couvrant les sous-chronozones à *Jamesoni*, *Masseanum* et *Valdani*.

Sous-chronozones à *Polymorphus* et *Brevispina*

Aucun des taxons récoltés à la Roche Blain ne permet de prouver l'existence de cette unité mais, on ne peut exclure que certains spécimens de *Radstokiceras buvigneri* (ORBIGNY, 1844) correspondent à cette période.

Sous-chronozone à *Jamesoni*

A partir de cette unité et contrairement aux périodes précédentes, la série de la Roche Blain livre de nombreuses ammonites plus ou moins bien localisées dans la coupe. La sous-chronozone à *Jamesoni* est attestée à la Roche Blain par quatre espèces de *Polymorphitidae*: *Uptonia lata* (QUENSTEDT, 1845), *U. aff. confusa* (QUENSTEDT, 1856), *U. aff. angusta* (QUENSTEDT, 1845) et *U. bronni* (ROEMER, 1836). Le contexte stratigraphique (Fig. 3) ne permet pas de dire s'il s'agit de formes de même âge ou s'il existe une succession entre certaines d'entre elles. Les faunes de la sous-chronozone à *Jamesoni* peuvent être, pour partie, condensées avec celles des sous-chronozones à *Masseanum* et/ou *Valdani* (Fig. 3).

Chronozone à *Ibex*

A la Roche Blain, cette unité correspond à la partie supérieure, soit environ le dernier mètre, des « Calcaires à *Cincta numismalis* » (niveaux 99 à 114). Le niveau 99 et

surtout les niveaux 100 et 114 sont très fossilifères. Des formes de la chronozone à *Jamesoni* peuvent localement se mêler aux faunes de la sous-chronozone à *Ibex* dans les niveaux 99 et 100 (condensation et/ou remaniement).

Sous-chronozone à *Masseanum*

Trois espèces et une sous-espèce de *Tropidoceratidae* prouvent sans ambiguïté l'existence de cette sous-chronozone dans les successions fossilifères de la Roche Blain. Il s'agit de *Tropidoceras masseanum* (ORBIGNY, 1844), *T. masseanum* (ORBIGNY, 1844) *rotunda* (FUTTERER, 1893), *T. aff. ellipticum* (J. SOWERBY, 1815) *sensu* SPATH (1928) et *T. aff. futterereri* (SPATH, 1928) (Fig. 3 & 5). La présence de *Tropidoceras stahli* (OPPEL, 1856) et *T. cf. stahli* (OPPEL, 1853) est plus ambiguë car, s'il est probable que cette forme puisse apparaître localement dès la sous-chronozone à *Masseanum*, son acmé est un peu plus tardif (sous-chronozone à *Valdani*). Le cas de *Coeloceras pettos* (QUENSTEDT, 1846) est plus compliqué et il mérite une remarque particulière. Cette espèce à fort dimorphisme sexuel (DOMMARGUES, 1994) a été jusqu'ici considérée comme représentative de la partie terminale de la sous-chronozone à *Jamesoni* (e.g., zonule à *Pettos*) (DOMMARGUES & MOUTERDE, 1978; SCHLATTER, 1980; DOMMARGUES, 1987; DOMMARGUES *et al.*, 1997; PAGE, 2003). Le morphe microconche a d'abord été interprété comme un *Polymorphitidae* et décrit sous le nom de *Polymorphites evolutus* (DOMMARGUES & MOUTERDE, 1978). Au moins dans le sud du Bassin de Paris (e.g., Cher), *C. pettos* (QUENSTEDT, 1846) (microconches et macroconches) succède clairement à l'extinction des dernières *Uptonia* et la présence de l'espèce coïncide avec l'apparition des premiers *Tropidoceras* du groupe de *masseanum* (ORBIGNY, 1844) (DOMMARGUES & MOUTERDE, 1978, fig. 1). Il semble exister, au moins localement (e.g., Bassin de Paris), un bio-horizon à *C. pettos-evolutus* dans la partie inférieure de la sous-chronozone à *Masseanum*. En Allemagne du sud-ouest, la situation est apparemment différente puisque SCHLATTER (1980) considère que *C. pettos* (QUENSTEDT, 1846) est une forme associée à des *Uptonia* du groupe de *lata* (QUENSTEDT, 1845) dans un niveau situé immédiatement sous les premières assises riches en *Tropidoceras* du groupe de *masseanum* (ORBI-

Fig. 5: Distributions chronologiques des différents taxons du Pliensbachien et du Toarcien basal récolté à la Roche Blain. Les intervalles d'existence proposés sont des synthèses établies à partir des données de la littérature concernant l'ensemble de la Téthys méditerranéenne et du nord-ouest de l'Europe. Pour faciliter les comparaisons l'ordre de prise en compte des taxons (de la gauche vers la droite) est le même que celui de la Fig. 3. Cette séquence est conforme à l'ordre d'apparition des espèces dans la série de la Roche Blain. Les distributions stratigraphiques des taxons sont interprétées avec la précision de la zonule où, selon la période concernée (e.g., Toarcien basal) du biohorizon. Pour éviter toute confusion entre ces deux types d'unités stratigraphiques, les noms des biohorizons sont transcrits en italiques et ils sont suivis du symbole #. Ceux des zonules sont transcrits en caractères romains. Certaines zonules du Pliensbachien supérieur sont suivies du symbole *. Ces unités chronostratigraphiques sont surtout opérationnelles dans la partie méridionale de l'Europe du nord-ouest (e.g., Causses, Chaînes ibériques) où des éléments « méditerranéens » se mêlent fréquemment aux faunes d'affinités plus septentrionales. A l'exception de la position du biohorizon à *pettos-evolutus* qui est placé à la base de la sous-chronozone à *Masseanum* et non au sommet de celle à *Jamesoni*, l'échelle stratigraphique est conforme à la synthèse proposée par PAGE (2003).



GNY, 1844). En outre, les formes microconches de types «*evolutus*» ne sont curieusement pas connues en Allemagne.

Il faut enfin citer une espèce nouvelle, *Catriceras* (?) *rioulti* nov. sp. DOMMERGUES & MEISTER qui a été récoltée à la Roche Blain en association avec des *Tropidoceras* du groupe de *masseanum* (ORBIGNY, 1844) (sous-chronozones à *Masseanum*) mais aussi avec des *Acanthopleuroceras* du groupe de *valdani* (ORBIGNY, 1844) (sous-chronozone à *Valdani*).

Sous-chronozone à *Valdani*

Cette sous-chronozone correspond à l'épisode le plus fossilifère de la série pliënsbachienne de la Roche Blain. Les faunes d'ammonites y sont particulièrement diversifiées. Les dépôts correspondant à cette unité sont condensés, mais certaines espèces permettent d'attester la présence des zonules à Arietiforme, *Maugenesti*, *Valdani* et *Alisiense*. Aucun taxon ne prouve la présence de la zonule à *Actaeon*.

Les espèces les plus précises en termes stratigraphiques sont : *Acanthopleuroceras carinatum* (QUENSTEDT, 1885) pour la zonule à Arietiforme, *A. maugenesti* (ORBIGNY, 1844) pour la zonule à *Maugenesti*, *A. valdani* (ORBIGNY, 1844) pour la zonule à *Valdani*, et *A. alisiense* (REYNÈS in HAUG, 1885) pour la zonule à *Alisiense*. D'autres taxons un peu moins informatifs ont des intervalles d'existence qui impliquent deux zonules : *Acanthopleuroceras inflatum* (QUENSTEDT, 1885) pour les zonules à Arietiforme et/ou *Maugenesti*, *Tragophylloceras ibex* (QUENSTEDT, 1843) et *Acanthopleuroceras solare* (QUENSTEDT, 1885) pour les zonules à *Maugenesti* et *Valdani*. *Beaniceras centaurus* (ORBIGNY, 1844) pour les zonules à *Valdani* et *Actaeon*. D'autres formes comme *Tragophylloceras undulatum* (SMITH, 1817), *Tragophylloceras loscombi* (J. SOWERBY, 1817), *Catriceras* (?) *rioulti* nov. sp. DOMMERGUES & MEISTER, *Phricodoceras taylori* (J. de C. SOWERBY, 1826) et *P. cornutum* (SIMPSON, 1843) ont des intervalles d'existence qui outrepassent plus ou moins largement la durée de la sous-chronozone à *Valdani*. La présence possible, voire même probable, de *Phricodoceras* du groupe de *taylori* (J. de C. SOWERBY, 1826) dans la chronozone à *Ibex* (sous-chronozone à *Valdani*?) à la Roche Blain mérite d'être soulignée. Même si l'existence de cette espèce est connue à ce niveau dans les régions Téthysiennes (e.g., *Pontides*) (MEISTER, 2007), sa présence n'était, jusqu'ici, pas suspectée au-delà de la sous-chronozone à *Taylori* dans le nord-ouest de l'Europe.

Enfin, une espèce nouvelle, *Acanthopleuroceras* aff. *gauthieri* nov. sp. DOMMERGUES & MEISTER a été récoltée à la Roche Blain en association avec des faunes de la sous-chronozone à *Valdani* et une forme originale assez énigmatique, *Acanthopleuroceras* sp. 1, a été prélevée dans un banc situé entre le niveau 100, riche en *Acanthopleuroceras* du groupe de *valdani* (ORBIGNY, 1844), et le niveau 111 daté, dans sa partie supérieure, par la présence d'*A. alisiense* (REYNÈS in HAUG, 1885). Dans ce dernier

niveau, l'espèce de REYNÈS est accompagnée par une forme surprenante, traitée sous le nom d'*Acanthopleuroceras* (?) sp. 3.

Sous-chronozone à *Luridum*

A la Roche Blain, une riche faune de la sous-chronozone à *Luridum* a été récoltée dans la partie supérieure du niveau 114. Le niveau 112 a un faciès assez semblable mais il ne semble pas fossilifère. Quelques rares spécimens de même âge ont été prélevés vers l'extrême base du niveau 115. Celui-ci a également livré un spécimen d'*Aegoceras sparsicosta* (TRUEMAN, 1919) qui indique la base de la chronozone à *Davoei*. La faune de la sous-chronozone à *Luridum* de la Roche Blain est légèrement condensée. Elle comprend *Beaniceras rotundum* S.S. BUCKMAN, 1918 et *B. crassum* S.S. BUCKMAN, 1919. La présence des zonules à *Rotundum* et à *Crassum* est certaine mais la zonule à *Luridum* semble manquer. Outre, *B. rotundum* S.S. BUCKMAN, 1918 et *B. crassum* S.S. BUCKMAN, 1919, la faune du niveau 114 de la Roche Blain a livré *Tragophylloceras carinatum* HOWARTH & DONOVAN, 1964, forme rare, dont l'intervalle d'existence correspond sans doute approximativement à la sous-chronozone à *Luridum*. L'assemblage comprend aussi des taxons comme *Liparoceras heptangulare* (YOUNG & BIRD, 1828) et *Lytoceras fimbriatum* (J. SOWERBY, 1817) qui sont souvent abondants à ce niveau et dont l'intervalle d'existence outrepassent plus ou moins largement la sous-chronozone à *Luridum*. Il faut aussi citer *Cymbites globosus* (ZIETEN, 1832) qui est un taxon micromorphe remarquable, surtout cité dans le Pliënsbachien inférieur, et dont la présence dans les gisements est souvent anecdotique et aléatoire. Enfin, *Cymbites* aff. *globosus* (ZIETEN, 1832) est une forme originale qui n'est pour l'instant connue qu'à la Roche Blain.

Chronozone à *Davoei*

A la Roche Blain, cette unité est une période qui n'est, caractérisée que par de rares ammonites souvent mal fossilisées. Dans certains niveaux marneux, les rostrés de bélemnites sont très abondants, mais les ammonites sont souvent mal préservées, fragiles et/ou vite altérées par la météorisation. La chronozone à *Davoei* correspond globalement aux «*marnes à Bélemnites* » s.l. (niveaux 115 à 117). Les niveaux sus-jacents (118 à 121 voire même 122) sont très mal datés (Fig. 3) et il est difficile de leur attribuer un âge précis (chronozone à *Davoei* et/ou à *Margaritatus*).

Sous-chronozone à *Maculatum*

La partie inférieure de cette sous-chronozone (zonule à *Sparsicosta*) est attestée à la Roche Blain par deux formes du groupe d'*Aegoceras sparsicosta* (TRUEMAN, 1919) s.l. Elles ont été récoltées dans le banc 115. Aucun spécimen ne permet de caractériser la partie supérieure de la sous-chronozone (zonule à *Maculatum*).

Sous-chronozone à Capricornus

Un représentant relativement tardif du groupe d'*Aegoceras capricornus* (SCHLOTHEIM, 1820) a été récolté hors place à la Roche Blain. Il prouve l'existence de la sous-chronozone à Capricornus, mais il n'est pas possible d'être certain du ou des niveaux associés à cette unité. On peut supposer, à titre d'hypothèse, que cette ammonite provient des marnes riches en bélemnites du niveau 117. Dans ce contexte stratigraphique mal contraint, il est difficile de préciser l'âge du spécimen énigmatique désigné sous le nom d'*Acanthopleuroceras* (?) sp. 2 et récolté dans le niveau 116. Il pourrait s'agir soit de la sous-chronozone à Maculatum soit de celle à Capricornus.

Sous-chronozone à Figulinum

Aucune ammonite récoltée à la Roche Blain lors du présent travail ne peut être attribuée sans ambiguïté à cette sous-chronozone mais l'assemblage du niveau 121 qui comprend *Becheiceras* gr. *bechei* (J. SOWERBY, 1821) - *gallicum* (SPATH, 1936) et *Radstockiceras* sp. pourrait correspondre soit à la partie terminale de la chronozone à Davoei soit à la base de celle à Margaritatus. En Europe du nord-ouest, les *Becheiceras* sont souvent relativement communs dans la partie terminale du Pliensbachien inférieur (Carixien) et/ou vers la base du Pliensbachien supérieur (Domérien). *Radstockiceras* sp. est une forme assez originale dont l'intervalle d'existence n'est pas encore connu avec précision et sa présence n'est donc pas informative. Actuellement les derniers représentants du genre *Radstockiceras* sont connus en Hongrie (unités austroalpines) et en Espagne (Chaînes bétiques); ils font partie de la chronozone à Davoei (MEISTER & STAMPFLI, 2000). Rien ne permet en tout cas d'exclure que ce genre puisse persister jusque dans la base de la chronozone à Margaritatus.

PLIENSBACHIEIN SUPÉRIEUR

Chronozone à Margaritatus

S'il est possible que le niveau 121 et très probable que le niveau 122 appartiennent déjà à la chronozone à Margaritatus (voir le chapitre consacré à la sous-chronozone à Figulinum), seul le niveau 124 a-c peut lui être attribué sans ambiguïté. A la Roche Blain, la chronozone à Margaritatus correspond essentiellement au «Banc de Roc» (partie terminale exceptée).

Sous-chronozone à Stokesi

La présence de cette sous-chronozone est incertaine à la Roche Blain. Les seuls taxons qui pourraient éventuellement lui être attribués sont, d'une part, le groupe de *Becheiceras bechei* (J. SOWERBY, 1821) - *gallicum* (SPATH, 1936) et *Radstockiceras* sp. qui ont été récoltés dans le niveau 121 et, d'autre part, *Lytoceras furcicrenatum* S.S. BUCKMAN, 1928 qui provient (sans plus de précision) des assises qui débutent avec le banc 122 et qui s'achèvent avec le banc 124c. Parmi ces trois taxons, *Lytoceras*

furcicrenatum S.S. BUCKMAN, 1928 est le seul dont la présence apporte presque la certitude de la présence de la sous-chronozone à Stokesi. Il s'agit d'une espèce qui apparaît précocement, peut être dès le Sinémurien supérieur, dans les régions méditerranéennes mais son acmé est (au moins dans le nord-ouest de l'Europe) clairement localisée dans la sous-chronozone à Stokesi. Il est probable que l'espèce s'éteigne assez vite après cet acmé.

Sous-chronozone à Subnodosus

Amaltheus margaritatus MONTFORT, 1808, forme *margaritatus* MONTFORT, 1808 et *Amauroceras* aff. *ferrugineum* (SIMPSON, 1855) sont deux taxons présents dans le «Banc de Roc» de la Roche Blain (niveau 124a-c) qui pourraient correspondre à la sous-chronozone à Subnodosus mais leurs présences sont à elles seules insuffisantes pour pouvoir démontrer l'existence de cette unité chronostratigraphique. Il s'agit de formes qui ont de relativement longs intervalles d'existence. Elles apparaissent vers la base de la chronozone à Margaritatus et disparaissent vers la fin de celle à Spinatum. En l'absence de taxons plus informatifs, à intervalles d'existence plus courts, la présence de la sous-chronozone à Subnodosus ne peut donc pas être prouvée.

Sous-chronozone à Gibbosus

Si aucune des ammonites récoltées à la Roche Blain ne permet de démontrer l'existence de la sous-chronozone à Subnodosus, deux formes provenant du niveau 124a-c indiquent sans ambiguïté celle de la sous-chronozone à Gibbosus. Il s'agit d'*Amaltheus margaritatus* MONTFORT, 1808, forme *gibbosus* (SCHLOTHEIM, 1820) et d'*Arietoceras* cf. *amalthei* (OPPEL, 1853). Cette dernière espèce, ou tout au moins son acmé, correspond même seulement à la zonule à Ragazzoni qui caractérise la base de la sous-chronozone à Gibbosus. Dans ce contexte, il est très probable que les spécimens d'*Amaltheus margaritatus* MONTFORT, 1808, forme *margaritatus* MONTFORT, 1808 et d'*Amauroceras* aff. *ferrugineum* (SIMPSON, 1855), récoltés dans les mêmes assises, soient aussi des formes de la sous-chronozone à Gibbosus.

Chronozone à Spinatum

Seul le banc sommital du «Banc de Roc» (niveau 125) a livré des ammonites caractéristiques de la chronozone à Spinatum. Il s'agit de formes qui indiquent la sous-chronozone à Apyrenum. Ce banc est immédiatement surmonté par les premières assises datées du Toarcien (niveau 127).

Sous-chronozone à Apyrenum

L'existence à la Roche Blain de la sous-chronozone à Apyrenum est prouvée par la présence d'assez nombreux *Pleuroceras solare* (PHILLIPS, 1829). Ces ammonites ont toutes été récoltées dans la partie terminale du «Banc de Roc» (niveau 125) dont la faune, très peu diversifiée, n'a

livré ici que l'espèce de PHILLIPS (1829). Cette forme a un intervalle d'existence assez bref, limité à la seule partie supérieure de la sous-chronozone (zonule à Solare). *Pleuroceras solare* (PHILLIPS, 1829) n'est toutefois pas la seule espèce de la sous-chronozone à Apyrenum connue à la Roche Blain puisque *Amaltheus margaritatus* MONTFORT, 1808, forme *salebrosum* (HYATT, 1867) a été anciennement récoltée dans cette localité. Contrairement à *Pleuroceras solare* (PHILLIPS, 1829) la forme de HYATT (1867) caractérise la base de la sous-chronozone à Apyrenum (zonule à Salebrosum).

Sous-chronozone à Hawskerense

Aucune des ammonites récoltées à la Roche Blain ne suggèrent l'existence de cette unité. La partie terminale du Pliensbachien semble donc absente à la Roche Blain.

TOARCIEIN INFÉRIEUR

Chronozone à Tenuicostatum

Cette première unité chronostratigraphique du Toarcien est présente à la Roche Blain où elle ne correspond qu'à un mince banc de calcaire micritique plus ou moins ferrugineux (niveau 127) qui repose directement sur les dernières assises bioclastiques très indurées du «Banc de Roc» (niveau 125). Le passage Pliensbachien-Toarcien est marqué par un fort contraste lithologique. Il souligne une lacune qui couvre les sous-chronozones à Hawskerense et à Paltum.

Sous-chronozone à Paltum

Aucune des ammonites caractéristiques de cette unité n'a été récoltée à la Roche Blain.

Sous-chronozone à Clevelandicum

La présence de la sous-chronozone à Clevelandicum est attestée par la présence de plusieurs formes attribuables à l'espèce polymorphe *Dactylioceras* (*Orthodactylites*) *clevelandicum* (HOWARTH, 1973). Ces ammonites proviennent du niveau 127 où elles sont accompagnées par un spécimen fragmentaire difficile à déterminer qui peut être rapproché du sous-genre *Dactylioceras* (*Eodactylites*).

Sous-chronozones à Tenuicostatum et à Semicelatum

Aucune des ammonites caractéristiques de ces deux unités n'a été récoltée lors du présent travail à la Roche Blain.

Les ammonites de la Roche Blain comparées aux faunes de Normandie

La plus grande partie des ammonites du Pliensbachien et du Toarcien basal de Normandie, citées par RIOULT (1968a), RICHARD *et al.* (1987) et VERNHET *et al.* (2002), peuvent être rattachés aux espèces retenues dans le cadre du présent travail, et ceci même si elles sont parfois dési-

gnées sous des dénominations spécifiques différentes de celles retenues ici. A titre d'exemple, les spécimens cités par RIOULT, (1968a), RICHARD *et al.* (1987) et VERNHET *et al.* (2002), sous les noms de *Liparoceras cheltiense* (MURCHISON, 1834), *Liparoceras elegans* SPATH, 1938, *Liparoceras rusticum* SPATH, 1938, *Liparoceras substriatum* SPATH, 1938 ou *Liparoceras tiara* TRUEMAN, 1919, appartient très probablement à une seule entité spécifique assez variable. Celle-ci est, pour des raisons d'antériorité de publication, désignée ici sous le nom de *Liparoceras heptangulare* (YOUNG & BIRD, 1828). Plus d'une vingtaine d'espèces nominales citées par RIOULT (1968a), RICHARD *et al.* (1987) et VERNHET *et al.* (2002) correspondent néanmoins à des formes qu'il est plus ou moins difficile ou même souvent impossible de rattacher — sans révision préalable des spécimens concernés — à l'une des espèces de la Roche Blain décrites dans le présent travail. Il s'agit de: *Radstockiceras* (*Metoxynoticeras*) *oppeli* (SCHLOENBACH, 1863), *Platypleuroceras brevispina* (J. de C. SOWERBY, 1827), *Androgynoceras maculatum* (YOUNG & BIRD, 1922), *Androgynoceras lataecosta* (J. de C. SOWERBY, 1827), *Androgynoceras lataecosta* var. *subcapricornus* SPATH, 1938, *Oistoceras figulinum* (SIMPSON, 1855), *Oistoceras orbigny* SPATH, 1938, *Amaltheus bifurcus* HOWARTH, 1958, *Amaltheus stokesi* (J. SOWERBY, 1918), *Amaltheus subnodosus* (YOUNG & BIRD, 1928), *Amaltheus* cf. *striatus* HOWARTH, 1955, *Amaltheus* (*Pseudoamaltheus*) *engelhardti* (ORBIGNY, 1844), *Pleuroceras transiens* FRENTZEN, 1937, *Pleuroceras solitarium* (SIMPSON, 1855), *Pleuroceras spinatum* (BRUGUIÈRE, 1789), *Pleuroceras spinarum* var. *buckmani* (MOXON, 1841), *Pleuroceras gigas* HOWARTH, 1958, *Pleuroceras yeovilense* HOWARTH, 1958, *Pleuroceras hawskerense* (YOUNG & BIRD, 1928), *Prodactylioceras davoei* (J. SOWERBY, 1822), *Protogrammoceras normanianum* (ORBIGNY, 1844), *Paltarpites* (*Argutarpites*) *argutus* (S.S. BUCKMAN, 1923), *Arietoceras* sp., *Canavaria* (= *Tauromeniceras*) *mazetieri* (DUBAR, 1927). La prise en compte de ces espèces est importante car elle permet de compléter les données locales obtenues à la Roche Blain et surtout de pouvoir les replacer dans des cadres stratigraphiques et paléobiogéographiques élargis à l'ensemble de la région (Cotentin, Bessin, Campagnes de Caen et de Falaise).

Sous réserve de révisions des déterminations proposées par les auteurs (RIOULT, 1968a; RICHARD *et al.*, 1987 et VERNHET *et al.*, 2002), les ammonites citées précédemment suggèrent que certaines sous-chronozones absentes ou douteuses à la Roche Blain peuvent être observées ailleurs en Normandie. Il s'agit des sous-chronozones à Brevispina, Figulinum, Stokesi, Subnodosus et Hawskerense. En se plaçant à l'échelle des zonules et/ou des biohorizons on peut citer les zonules à Brevispina, Maculatum, Lataecosta et le biohorizon à *Prodactylioceras davoei*, les zonules à Figulinum, Normanianum, Transiens et Hawskerense.

IMPLICATIONS PALÉOBIOGÉOGRAPHIQUES

Avant d'aborder ce chapitre, il convient de rappeler le contexte paléogéographique dans lequel se situe la carrière de la Roche Blain. Au cours du Jurassique inférieur, et notamment au cours du Pliensbachien, le secteur des actuelles Campagnes de Caen et de Falaise était caractérisé par l'existence de nombreux écueils (paléo-crêtes) et/ou de hauts-fonds, liés à des barres gréseuses de synclinaux paléozoïques d'orientation armoricaine (N110). Ces structures résiduelles, très résistantes à l'érosion et relativement hautes, étaient séparées par des sillons ou des cuvettes de largeur et de profondeur assez variables correspondant à des anticlinaux à cœur protéozoïque (Briovérien). Cette paléotopographie complexe générait une riche palette d'environnements qui dépendaient essentiellement de la profondeur, de la proximité des écueils et de la situation par rapport à la direction des courants et ou des vents dominants. Dans une telle région, les faunes marines pouvaient bénéficier d'une riche mosaïque de biotopes et disposer de nombreuses zones refuges protégées des tempêtes et/ou des courants. La proximité de hauts-fonds et/ou d'écueils est souvent garante d'une bonne oxygénation des eaux et d'une forte productivité biologique régionale. L'augmentation de l'abondance et de la diversité des faunes benthiques à l'approche des écueils a été soulignée par RIOULT (1968a) et CHIRAT (1997). D'un point de vue paléogéographique plus large, le secteur des Campagnes de Caen et de Falaise peut être vu comme un domaine marin accidenté, adossé vers le sud-ouest à la bordure orientale du Massif armoricain, mais cerné dans toutes les autres directions par des zones de plates-formes externes (Bessin, Baie de Seine, nord-ouest du Bassin de Paris) plus monotones, plus profondes et/ou vraisemblablement plus subsidentes (Fig. 2). Dans ce contexte et malgré sa forte identité, le secteur des Campagnes de Caen et de Falaise doit être vu comme faisant partie intégrante du Bassin anglo-parisien. Les communications fauniques étaient probablement aussi faciles avec le sud-ouest de l'Angleterre (e.g. Bassin du Dorset) qu'avec le nord-ouest du Bassin de Paris mais il est difficile d'intégrer le rôle sans doute très important des courants (force, profondeur et direction).

Les faunes d'ammonites du Pliensbachien et de la base du Toarcien de la carrière de la Roche Blain sont pour l'essentiel ($\approx 88\%$) constituées de taxons clairement représentatifs du domaine paléobiogéographique nord-ouest européen. De tels taxons sont, soit seulement connus dans le nord-ouest de l'Europe (e.g. *Tragophylloceras carinatum* HOWARTH & DONOVAN, 1964, *Acanthopleuroceras alisiense* (REYNÈS in HAUG, 1885)), soit surtout abondants dans cette région (e.g. *Uptonia lata* (QUENSTEDT, 1845), *Beaniceras crassum* S.S. BUCKMAN, 1919). Ces dernières formes peuvent être présentes à la fois dans le nord-ouest de l'Europe et dans le domaine austroalpin mais, sauf exceptions, elles manquent plus au sud en direction de la Téthys méditerranéenne (Fig. 6). Seuls deux

spécimens ($\approx 4\%$) peuvent être rapprochés de formes d'affinités téthysiennes franches. Il s'agit d'*Arieticeras* cf. *amalthei* (OPPEL, 1853) et de *Dactylioceras* (*Eodactylites*) sp. respectivement caractéristiques des sous-chronozones à *Gibbosus* et à *Semicelatum*. Enfin, quatre entités spécifiques ($\approx 8\%$), correspondant à une espèce nouvelle et à trois formes laissées en nomenclature ouverte, restent pour l'instant difficiles à interpréter en termes paléobiogéographiques mais il s'agit, comme pour la majorité de la faune, de formes d'affinités nord-ouest européennes. Ce sont *Catriceras* (?) *rioulti* nov. sp. DOMMERMES & MEISTER, *Acanthopleuroceras* sp. 1, *Acanthopleuroceras* (?) sp. 2 et *Acanthopleuroceras* (?) sp. 3. La prise en compte des données fournies par RIOULT, (1968a), RICHARD *et al.* (1987) et VERNHET *et al.* (2002) pour l'ensemble des faunes du Pliensbachien et de la base du Toarcien du Cotentin, du Bessin et des Campagnes de Caen et de Falaise confirme les interprétations fondées sur les seules faunes de la Roche Blain. Seuls deux taxons cités par ces auteurs sont des formes d'affinités clairement méditerranéennes. Il s'agit de *Paltarpites* (*Argutarpites*) *argutus* (S.S. BUCKMAN, 1923) et surtout de *Tauromeniceras mazetieri* (DUBAR, 1927). Cette dernière forme, classique dans le Pliensbachien terminal (Biozone à *Tauromeniceras elisa*) de la Téthys méditerranéenne a été curieusement décrite par DUBAR (1927) sur la base d'un unique spécimen, très bien conservé, provenant du « Banc de Roc » à Tilly-sur-Seuilles, dans le Bessin.

Pour résumer, les faunes d'ammonites du Pliensbachien et de la base du Toarcien de la carrière de la Roche Blain en particulier, et de la Normandie en général, sont franchement nord-ouest européennes et seuls quelques spécimens exceptionnels peuvent être rapprochés de — ou identifiés à — des taxons d'affinités méditerranéennes. Il s'agit d'*Arieticeras* cf. *amalthei* (OPPEL, 1853) (chronozone à *Margaritatus*), de *Paltarpites* (*Argutarpites*) *argutus* (S.S. BUCKMAN, 1923) (chronozone à *Margaritatus*), de *Tauromeniceras mazetieri* (DUBAR, 1927) (chronozone à *Spinatum*) et de *Dactylioceras* (*Eodactylites*) sp. (chronozone à *Tenuicostatium*). Ces rares apports méditerranéens sont relativement tardifs. Ils ne concernent pas le Pliensbachien inférieur. Il est impossible de préciser la ou les routes suivies par ces ammonites d'origines méridionales. Deux hypothèses malheureusement difficilement testables peuvent être envisagées. La première route correspondrait à un transit par le Bassin de Paris (Fig. 6). La seconde impliquerait un parcours plus complexe empruntant les bassins de l'Atlantique (e.g. Bassin lusitanien) et la Manche occidentale (Fig. 6). La relative proximité de la Normandie et du Dorset (sud-ouest de l'Angleterre) pose la question de l'existence d'échanges fauniques directs entre ces deux régions très fossilifères actuellement séparées par la Manche occidentale dont les séries liasiques sont encore très mal connues en termes paléontologiques (RIOULT, 1968a). Le seul moyen de prouver la réalité de tels échanges serait de pouvoir démontrer qu'il existe au moins un taxon présent à la fois

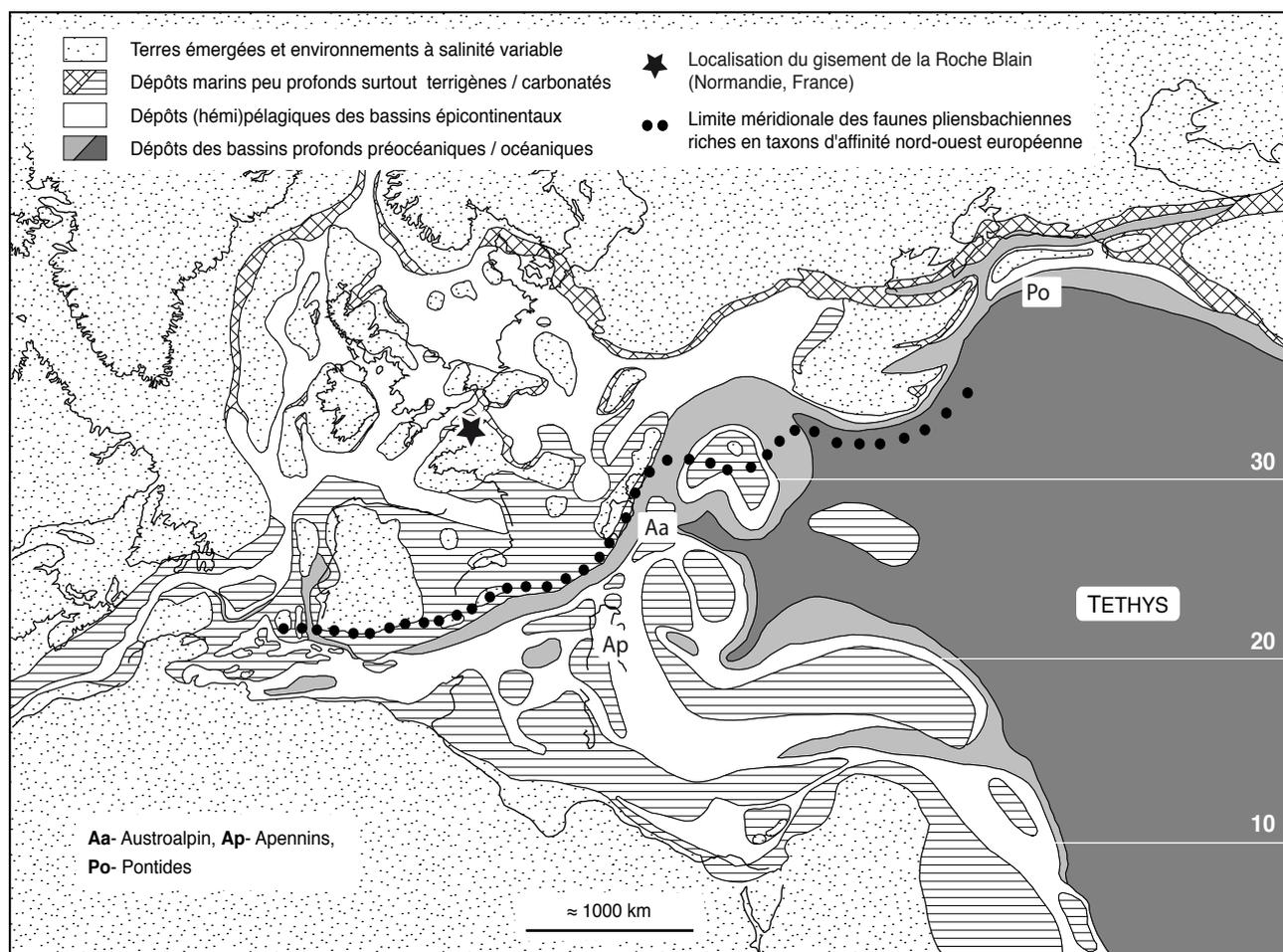


Fig. 6: Reconstitution paléogéographique de la Téthys occidentale et de ses confins (d'après THIERRY *et al.*, 2000, modifié) et localisation du gisement de la Roche Blain (Normandie, France). Cette reconstitution correspond au Sinémurien supérieur, mais elle reste globalement valable pour le Pliensbachien. La limite entre les régions dominées par les faunes d'affinités nord-ouest européennes (vers le nord) et les régions téthysiennes dominées par les faunes d'affinités « méditerranéennes » (vers le sud) est matérialisée par une chaîne de points noirs. Le contraste entre ces faunes est particulièrement marqué et constant au cours du Pliensbachien inférieur. Il l'est moins au cours de certaines périodes du Pliensbachien supérieur.

dans le Dorset et en Normandie, mais clairement absent du Bassin de Paris. Une telle démarche est difficile à mettre en œuvre car, s'il existe au cours du Pliensbachien un contraste très fort entre les faunes de la Téthys méditerranéenne et celles du nord-ouest de l'Europe, celles-ci sont dans leur ensemble très homogènes. La plupart des espèces nord-ouest européennes sont ainsi répandues, ou tout au moins présentes, dans la plus grande partie du domaine nord-ouest européen. La seule exception notable correspond aux taxons endémiques lusitaniens (DOMMERMES & MOUTERDE, 1987 ; DOMMERMES & EL HARRIRI, 2002). Ces formes ne sont connues que dans le Bassin lusitanien (Portugal) sauf l'une d'entre elle, *Dayiceras polymorphoides* SPATH, 1920 qui n'est pas rare dans la sous-chronozone à Valdani (zonule à Actaeon) du Dorset. La présence de cette espèce est donc à rechercher en Nor-

mandie car elle pourrait être un indice de communication avec le Dorset. Dans l'état actuel des connaissances, son absence des listes fauniques n'est toutefois pas significative car aucun des sites fossilifères de Normandie n'a livré d'ammonites caractéristiques de la zonule à Actaeon. Il existe peut-être une lacune stratigraphique pour cette période dans l'ensemble de la région.

CONCLUSIONS

La présente étude concerne un seul gisement au Sud de la Campagne de Caen. Elle fournit une image incomplète mais sans doute assez représentative des faunes du Pliensbachien de Normandie. Une cinquantaine d'espèces réparties dans une douzaine de niveaux fossilifères distincts, ont été récoltées. Bien que presque uniquement

constituées de taxons d'affinités nord-ouest européennes, ces faunes sont remarquablement riches pour une localité du Bassin anglo-normand. La découverte de deux espèces nouvelles à la Roche Blain est tout à fait remarquable. Les faunes du nord-ouest de l'Europe, dans leur ensemble relativement peu diversifiées, ont été activement étudiées depuis la fin du dix-huitième siècle. Elles sont à présent bien connues. S'il n'est par rare de découvrir encore actuellement des espèces nouvelles dans la Téthys méditerranéenne, qui est encore relativement peu explorée, de telles découvertes sont devenues exceptionnelles en Europe du nord-ouest. Les deux espèces nouvelles récoltées à la Roche Blain, *Catriceras* (?) *rioulti* nov. sp. DOMMARGUES & MEISTER et *Acanthopleuroceras gauthieri* nov. sp. DOMMARGUES & MEISTER, sont des formes morphologiquement très dérivées. L'attribution générique proposée à titre provisoire pour *Catriceras* (?) *rioulti* nov. sp. DOMMARGUES & MEISTER reste insatisfaisante. Il s'agit peut-être d'un genre nouveau. L'attribution au genre *Acanthopleuroceras* d'*A. gauthieri* nov. sp. DOMMARGUES & MEISTER est plus convaincante mais elle est essentiellement fondée sur l'observation des stades juvéniles. Ce curieux petit Tropicoceratidae « capricorne » serait difficile à interpréter sur la base des seuls tours moyens et externes.

La remarquable diversité des faunes pliensbachiennes de la Roche Blain, et plus généralement des Campagnes de Caen et de Falaise, résulte certainement de la combinaison de nombreux facteurs paléogéographiques et/ou paléocéologiques. Parmi ceux-ci, la proximité de nombreux écueils et de hauts-fonds devait jouer un rôle primordial en favorisant l'oxygénation des eaux de surfaces, en générant une mosaïque complexe de biotopes variés et/ou en assurant de nombreuses zones refuges face aux perturbations. Un autre facteur important pourrait être la position paléogéographique originale de la Normandie entre le Bassin de Paris et les bassins de la Manche occidentale ouverts sur les régions pré-atlantiques (e.g. Bassin lusitanien) connues pour la diversité et la tendance à l'endémisme de leurs faunes au cours du Sinémurien et du Pliensbachien inférieur.

Un autre intérêt des faunes de la Roche Blain est la très bonne qualité de la préservation des fossiles à certains niveaux de la série (e.g., niveaux 100 et 114). Il est ainsi possible d'obtenir des informations sur des caractères rarement observables tels que la morphologie de l'ouverture et/ou la structure fine de la surface de la coquille. A titre d'exemple, il a été possible de montrer que le test de *Cymbites* aff. *globosus* (ZIETEN, 1832) porte de nombreuses mégastries qui suggèrent une croissance rythmée du tube coquillier.

Pour conclure, l'étude des ammonites du Pliensbachien de la Roche Blain démontre l'originalité des faunes de Normandie au sein de la province paléobiogéographique nord-ouest européenne. Encore mal connues, ces faunes mériteraient certainement de faire l'objet d'une synthèse fondée sur la révision de l'ensemble du matériel actuelle-

ment disponible et, éventuellement, sur l'étude de nouvelles récoltes complémentaires.

REMERCIEMENTS

Nous tenons particulièrement à remercier la Société des Carrières de la Roche-Blain et plus particulièrement son directeur-adjoint Monsieur T. Cautru qui nous a chaleureusement accueilli et autorisé à travailler sur ce site fossilifère exceptionnel du Jurassique nord-ouest européen. Ce travail se rattache aux thèmes de recherche de l'équipe « Forme, Évolution, Diversité » de l'UMR CNRS 5561 (Biogéosciences Dijon).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ALKAYA, F. (1979) - Lower Jurassic Ammonites from northern Turkey. PhD Thesis, University of London: 320 p. (inédit).
- ARKELL, W. J., B. KUMMEL & C.W. WRIGHT (1957) - Mesozoic Ammonoidea. In: MOORE, R.C. (ed.). *Treatise on Invertebrate Paleontology, (L) Mollusca 4; Cephalopoda, Ammonoidea*. Geological Society of America & The University of Kansas Press, Boulder: 80-465.
- BIGOT, A. (1892) - Esquisse géologique de la Basse-Normandie. *Bulletin du Laboratoire de Géologie de la Faculté des Sciences de Caen*, 2^e année: 65-92.
- BIGOT, A. (1942) - *La Basse-Normandie. Esquisse géologique et morphologique*. Le Tendre, Caen: 125p.
- BONISSENT, M. (1870) - *Essai géologique sur le département de la Manche*. Cherbourg: 430p.
- BRASIL, L. (1893) - Sur le Lias supérieur du Calvados. *Bulletin de la Société linnéenne de Normandie*, 7: 42-44.
- BRASIL, L. (1895) - Notes sur la constitution du Toarcien supérieur en Normandie. *Bulletin de la Société linnéenne de Normandie*, 9: 147-151.
- BUCHER, H. & J. GÜEX (1990) - Rythmes de croissance chez les ammonites triasiques. *Bulletin de Géologie Lausanne*, 308: 191-209.
- BUCKMAN, J. (1845) - In: MURCHISON, R.I. (ed.). *Outline of the geology of the neighbourhood of Cheltenham*. J. Murray, London and H. Davis, Cheltenham: 1-109.
- BUCKMAN, S.S. (1909-1930) - Yorkshire Type Ammonites (2 volumes). Welsey and Son, London: 185 p., 163 pl., suivi de Type Ammonites (5 volumes), Wheldon and Welsey, London: 358 p., 883 pl.
- BUCKMAN, S.S. (1918) - Jurassic chronology: I-Lias. *Quarterly Journal of the Geological Society of London*, 73: 257-327.
- CALLOMON, J.H. (1963) - Sexual dimorphism in Jurassic ammonites. *Transactions of the Leicester Literary and Philosophical Society*, 57: 21-56.
- CALLOMON J.H. & E. GRADINARU (2005) - From the thesaurus of the museum collections. I. Liassic ammonites from Munteanea (Svinita zone, southern Carpathians, Romania). *Acta Palaeontologica Romaniaae* 5: 49-65.
- CHIRAT, R. (1997) - Les Nautilida post-triasique. Paléontologie, paléocéologie, paléobiogéographie et systématique à la lumière des données récemment acquises sur Nautilus. Thèse de Doctorat d'Etat, Université de Caen: 322p. (inédit).
- CAUMONT, A. de (1828) - Essai sur la topographie géognostique

- que du département du Calvados. *Mémoires de la Société linnéenne de Normandie*, 4: 459-366.
- DOMMERMUES, J.-L. (1978) - Un cas de dimorphisme sexuel chez une ammonite carixienne *Phricodoceras taylori* (J. de C. SOWERBY, 1826), Eoderoceratidae SPATH, 1929. *Bulletin scientifique de Bourgogne*, 31: 41-45.
- DOMMERMUES, J.-L. (1986) - Les Dactylioceratidae du Carixien et du Domérien basal, un groupe monophylétique. Les Reynesocoeloceratinae nov. subfam. *Bulletin scientifique de Bourgogne*, 39: 1-26.
- DOMMERMUES, J.-L. (1987) - L'évolution chez les Ammonitina du Lias moyen (Carixien, Domérien basal) en Europe occidentale. *Documents des Laboratoires de Géologie Lyon*, 98: 297p.
- DOMMERMUES, J.-L. (1993) - Les ammonites du Sinémurien supérieur de Bourgogne (France): Biostratigraphie et remarques paléontologiques. *Revue de Paléobiologie*, 12: 67-173.
- DOMMERMUES, J.-L. (1994) - The Jurassic ammonites *Coeloceras pettos* (Ammonitina); an atypical example of dimorphic progenesis elucidated by cladistic. *Lethaia* 27: 143-152.
- DOMMERMUES, J.-L. (2002) - Les premiers Lytoceratoidea du Nord-Ouest de l'Europe (Ammonoidea, Sinémurien inférieur, France). Exemple de convergence évolutive vers les morphologies «capricornes». *Revue de Paléobiologie*, 21: 257-277.
- DOMMERMUES, J.-L. & K. EL HARRIRI (2002) - Endemism as a palaeobiogeographic parameter of basin history illustrated by early- and mid-Liassic peri-Tethyan ammonite faunas. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 184: 407-418.
- DOMMERMUES, J.-L. & C. MEISTER (1999) - Cladistic formalisation of relationships within a superfamily of lower Jurassic Ammonitina: Eoderocerataceae Spath, 1929. *Revue de Paléobiologie*, 18: 273-286.
- DOMMERMUES, J.-L., C. MEISTER, M. BONNEAU, J.-P. CADET & I. FILI (2000) - Les ammonites du Sinémurien supérieur et du Carixien inférieur à moyen du gisement de Lefterochori (Albanie méridionale). Témoin exceptionnel des faunes de la Téthys méditerranéenne orientale. *Geobios*, 33: 329-358.
- DOMMERMUES, J.-L., C. MEISTER & R. MOUTERDE (1997) - Pliensbachien. In: CARIOU, E. & P. HATZPERGUE (eds.). *Biostratigraphie du Jurassique Ouest-européen et méditerranéen: zonation parallèles et distribution des invertébrés et microfossiles*. Bulletin du Centre Recherche Elf, Exploration et Production. Mémoires, 17: 15-23.
- DOMMERMUES, J.-L. & R. MOUTERDE (1978) - Les faunes d'ammonites du Carixien inférieur et moyen du gisement des Cottards (Cher). *Geobios*, 11: 345-365.
- DOMMERMUES, J.-L. & R. MOUTERDE (1981) - Les acanthopleurocératinés portugais et leurs relations avec les formes subboréales. *Ciências da Terra*, 6: 77-100.
- DOMMERMUES, J.-L. & R. MOUTERDE (1987) - The endemic trends of the liassic ammonite faunas of Portugal as the result of the opening up of a narrow epicontinental basin. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 58: 129-137.
- DORÉ, F., C. PAREYN, C. LARSONNEUR, M. RIOULT & P. JUNGNET (1987) - *Guide géologique Normandie, Maine. Guides géologiques régionaux, 2nd édition*. Masson, Paris: 216p.
- DONOVAN, D.T., J.H. CALLOMON & M.K. HOWARTH (1981) - Classification of the Jurassic Ammonitina. In: HOUSE, M.R. & J.R. SENIOR (eds.). *The Ammonoidea. The evolu-*

Planche I

- Fig. 1 -3: *Tragophylloceras ibex* (QUENSTEDT, 1843)
La Roche Blain, niv. 100 [UBGD 276546], [UBGD 276547], [UBGD 276548].
- Fig. 4a-c: *Tragophylloceras carinatum* HOWARTH & DONOVAN 1964
La Roche Blain, niv. 114 [UBGD 276549]. [4c ×2].
- Fig. 5: *Tragophylloceras loscombi* (J. SOWERBY, 1817)
La Roche Blain, niv. 100 [UBGD 276550].
- Fig. 6: *Tragophylloceras undulatum* (SMITH, 1817)
La Roche Blain, niv. 100 [UBGD 276551].
- Fig. 7: *Lytoceras fimbriatum* (J. SOWERBY, 1817)
La Roche Blain, niv. 114 [UBGD 276552]. [×0,5].
- Fig. 8a-d: *Cymbites globosus* (ZIETEN, 1832)
La Roche Blain, niv. 114 [UBGD 276553]. [8c-d ×2].
- Fig. 9a-d: *Cymbites* aff. *C. globosus* (ZIETEN, 1832)
La Roche Blain, niv. 114 [UBGD 276554]. [9c-d ×2].

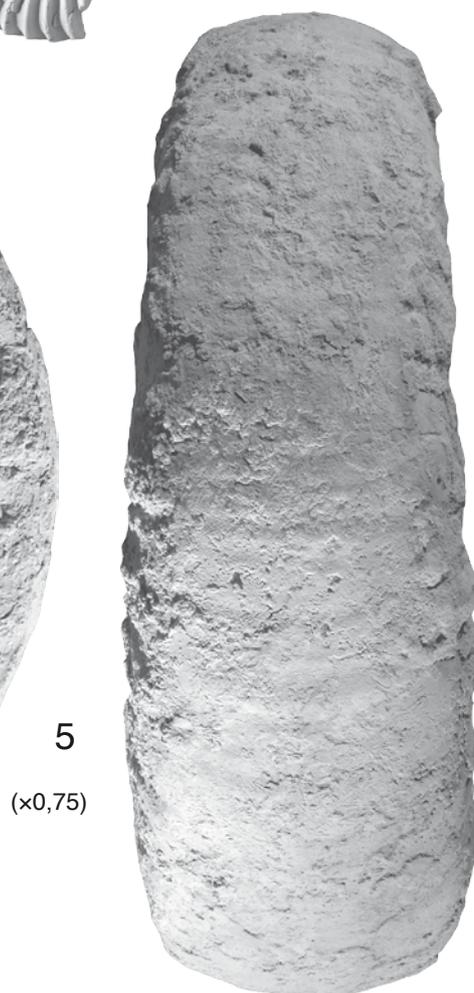
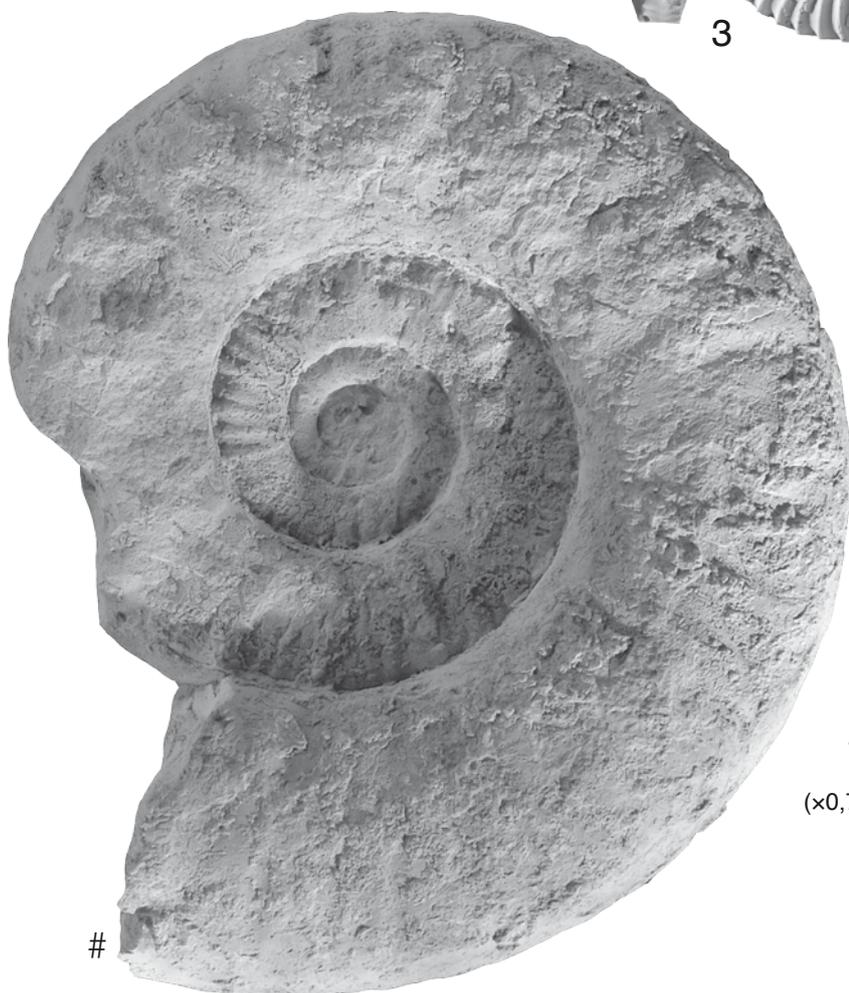
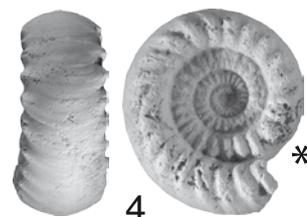
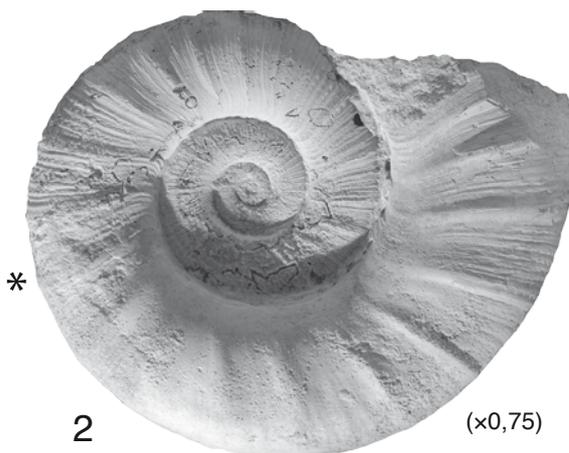
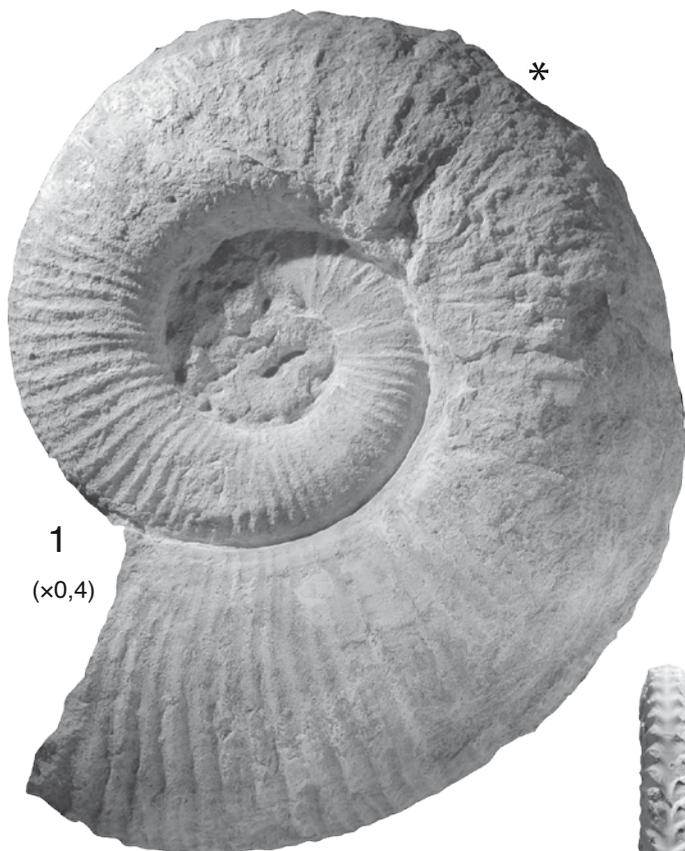
Les spécimens illustrés sur les Pl. I-X ont été blanchis avant la prise de vue (oxyde de magnésium ou chlorure d'ammonium). Ils sont déposés dans les collections du Centre des Sciences de la Terre de l'Université de Bourgogne (Dijon) (numéros des spécimens précédés par le code UBGD) ou dans celles du Domaine Sciences de la Terre du Muséum national d'Histoire naturelle (Paris) (numéros des spécimens précédés par le code MNHN). Sauf indication contraire, les spécimens sont illustrés en grandeur naturelle. Le symbole * indique la fin probable de la loge d'habitation. Le symbole # indique un phragmocône entièrement cloisonné.



- tion, classification, mode of life and geological usefulness of a major fossil group. Academic Press, London: 101-155.
- DONOVAN, D.T. & G. F. FORSEY (1973) - Systematics of Lower Liassic Ammonitina. *The University of Kansas Paleontological Contributions*, 64: 1-18.
- DONOVAN, D.T. & S. GUERRIN-FRANIATTE (1994) - *Radstockiceras buvignieri* (ORBIGNY, 1944). In: FISCHER, J.-C. (ed.). *Révision critique de la Paléontologie française d'Alcide d'Orbigny, Volume 1, Céphalopodes Jurassiques*. Masson & Muséum national d'Histoire naturelle, Paris: 67-68.
- DUBAR, G. (1927) - Sur une nouvelle ammonite charmouthienne de Normandie. *Bulletin de la Société linnéenne de Normandie*, 9 (1926): 30-34.
- DUGUE, O., G. FILY & M. RIOULT (1998) - Le Jurassique des Côtes du Calvados. Biostratigraphie, sédimentologie, paléoécologie, paléogéographie et stratigraphie séquentielle. *Bulletin trimestriel de la Société géologique de Normandie et des amis du Muséum du Havre*, 85: 1-132.
- EDMUNDS, M., M. VARAH & A. BENTLEY (2003) - The ammonites biostratigraphy of the lower Lias «Armatum Bed» (Upper Sinemurian-Lower Pliensbachian) at St Peter's Field, Radstock, Somerset. *Proceedings of the Geologists' Association*, 114: 65-96.
- EUDES-DESLONGCHAMPS, E. (1865) - Etudes sur les étages jurassiques inférieurs de la Normandie. *Mémoires de la Société linnéenne de Normandie*, 15 (1864): 296p.
- FAURÉ, P. (2002) - Le Lias de Pyrénées. *Strata*, 39: 761p.
- FISCHER, P. (1880-1887) - Manuel de conchyliologie et de paléontologie conchyliologique. Paris: 1369p.
- FISCHER, R. (1975) - Die deutschen Mittellias-Falciferen (Ammonoidea; *Protogrammoceras*, *Fuciniceras*, *Arietoceras*). *Palaeontographica*, 151: 47-101.
- FUTTERER, K. (1893) - Die ammoniten des mittleren Lias von Östringen. *Meitheilungen grossherzoglich Badischen geologische Landesanstalt*, 2: 277-343.
- GECZY, B. & C. MEISTER (2007) - Les ammonites du Sinémurien et du Pliensbachien inférieur de la montagne du Bakony (Hongrie). *Revue de Paléobiologie*, 26: 137-305.
- GERVILLE, G. DUHÉRISSIER de (1814) - Lettre de M. Duherissier de Gerville à M. Defrance sur les coquilles fossiles (27 octobre 1813). *Journal de Physique, de Chimie, d'Histoire Naturelle et des Arts*, 29: 16-30.
- GERVILLE, G. DUHÉRISSIER de (1817) - Seconde lettre de M. Duherissier de Gerville à M. de France sur les coquilles fossiles (1er juin 1816). *Journal de Physique, de Chimie, d'Histoire Naturelle et des Arts*, 34: 197-215.
- GEYER, G. (1884) - Über die liasischen Cephalopoden des Hierlatz bei Hallstatt. *Abhandlungen der Kaiserlich-königlichen geologischen Reichsanstalt*, 12: 213-286.
- GIEBEL, C.G.A. (1852) - *Fauna der Vorwelt. Band III, Die Cephalopoden*. Leipzig, 856p.
- GUÉX, J. (1987) - Sur la phylogénèse des ammonites du Lias inférieur. *Bulletin de Géologie Lausanne*, 292: 455-469.
- HAUG, E. (1884) - Note sur quelques espèces d'ammonites nouvelles ou peu connues du Lias supérieur. *Bulletin de la Société géologique de France*, 12: 347-357.
- HAUG, E. (1885) - Beiträge zu einer Monographie der Ammonitengattung *Harpoceras*. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie*, 3: 586-722.
- HOFFMANN, K. (1982) - Die stratigraphie, Paläogeographie und Ammonitenführung des Unter-Pliensbachium (Carixium, Lias gamma) in Nordwest-Deutschland. *Geologisches Jahrbuch*, (A) 55: 3-439.
- HOUSA, V. (1965) - Sexual dimorphism and the system of Jurassic and Cretaceous Ammonoidea (Preliminary note). *Casopis Národního Muzea*, 134: 33-35.
- HOWARTH, M.K. (1958) - A Monograph of the Ammonites of the Liassic Family Amaltheidae in Britain. *Palaeontographical Society*, (Part 1) 111 (=1957): 1-26, (Part 2), 112: 27-53.
- HOWARTH, M.K. (1973) - The stratigraphy and ammonite fauna of the upper liassic grey shales of the Yorkshire coast. *Bulletin of the British Museum (Natural History)*, 24: 237-277.
- HOWARTH, M.K. (2002) - The Lower Lias of Robin Hood's Bay, Yorkshire, and the work of Leslie Baird. *Bulletin of the Natural History Museum*, 58: 81-152.
- HOWARTH, M.K. & D.T. DONOVAN (1964) - Ammonites of the liassic family Juraphyllitidae in Britain. *Palaeontology*, 7: 286-305.
- HYATT, A. (1867) - The fossil Cephalopods of the Museum of Comparative Zoology. *Bulletin of the Museum of Comparative zoology*, 1: 71-102.
- JOLY, B. (1980) - Les Juraphyllitidae (Phyllocerataceae, Ammonoidea) du Berry (départements du Cher et de l'Indre) au Lias moyen. Comparaison avec d'autres faunes de France, d'Angleterre et de Souabe. *Bulletin de la Société géologique de France*, (7) 22: 311-319.
- JOLY, B. (2000) - Les Juraphyllitidae, Phylloceratidae, Neophylloceratidae (Pyllocerataceae, Phylloceratina, Ammo-

Planche II

- Fig. 1: *Lytoceras furcicrenatum* S.S. BUCKMAN, 1928
La Roche Blain, niv. 122 ou 124 [UBGD 276555]. [×0,4].
- Fig. 2: *Lytoceras* aff. *fimbriatum* (J. SOWERBY, 1817)
La Roche Blain, niv. 114 [UBGD 276556 - collection X. SAVARY]. [×0,75].
- Fig. 3: *Uptonia bronni* (ROEMER, 1836)
La Roche Blain, niv. 100 (bloc n° 070423-1) [UBGD 276557].
- Fig. 4: *Coeloceras pettos* (QUENSTEDT, 1846)
La Roche Blain, *ex situ* [MNHN 27501 - Collection D. Raynaud, n° 1043].
- Fig. 5: *Apodoceras aculeatum* (SIMPSON, 1843)
La Roche Blain, *ex situ*, vers la base de la coupe [UBGD 276558]. [×0,75].



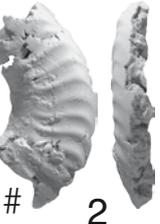
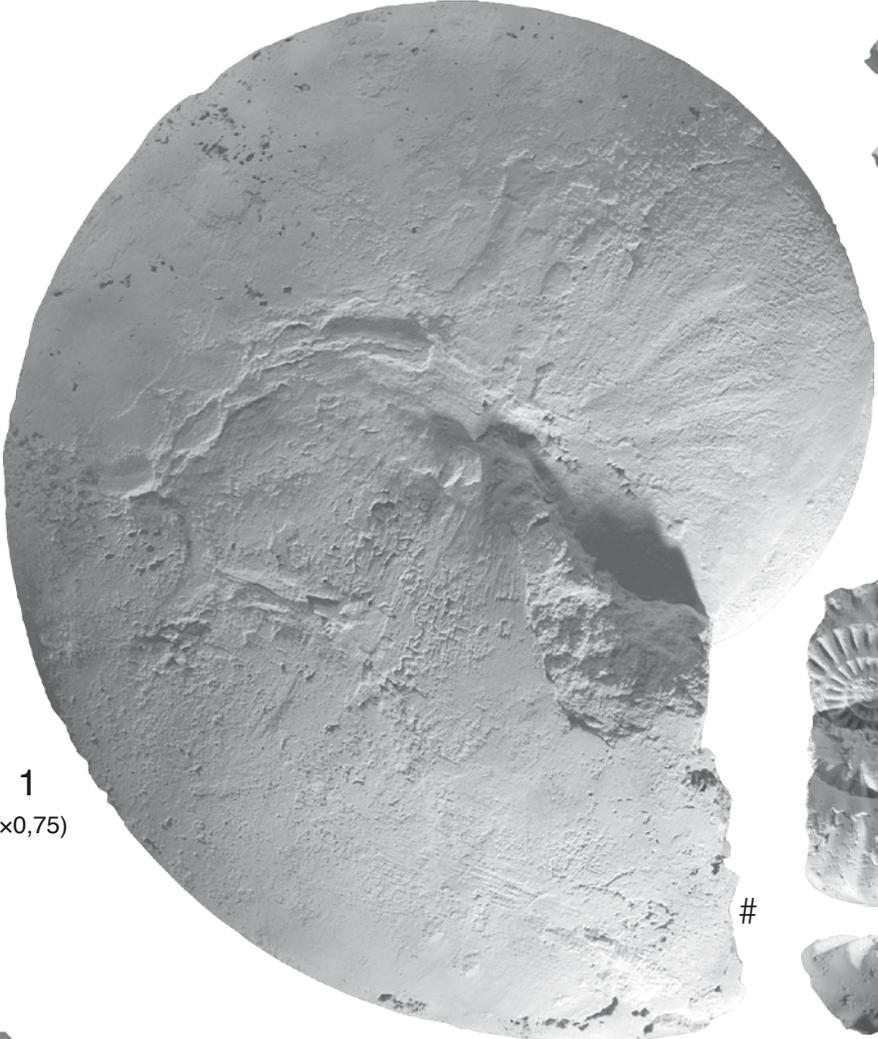
- noidea) de France au Jurassique et au Crétacé. *Geobios*, mémoire spécial 23 ou *Mémoire de la Société géologique de France*, nouvelle série, 174: 1-202.
- MATTEI, J. (1985) - Application de méthodes d'analyse globale à l'étude des Amaltheidae du bassin sédimentaire des Causses (Carixien supérieur et Domérien). *Cahiers de Paléontologie*: 146 p.
- MEISTER, C. (1986) - Les ammonites du Carixien des Causses (France). *Mémoires suisses de Paléontologie*, 109: 209p.
- MEISTER, C. (1988) - Ontogénèse et évolution des Amaltheidae (Ammonoidea). *Eclogae Geologicae Helveticae*, 81: 763-841.
- MEISTER, C. (1993) - L'évolution parallèle de Jurapyllitidae euroboréaux et téthysiens au Pliensbachien: le rôle des contraintes internes et externes. *Lethaia*, 26: 123-132.
- MEISTER, C. (2007) - Les Phricodoceratidae SPATH, 1938 (Mollusca, Cephalopoda): ontogénèse, évolution et paléobiogéographie. *Geodiversitas*, 29: 87-117.
- MEISTER, C., M. ABERHAN, J. BLAU, J.-L. DOMMARGUES, S. FEIST-BURKHARDT, E.A. HAILWOOD, M. HART, S.P. HESSELBO, M.H. HOUNSLOW, M. HYLTON, N. MORTON, K. PAGE & G. PRICE (2006) - The Global Boundary Stratotype Section and Point (GSSP) for the base of the Pliensbachian Stage (Lower Jurassic), Wine Haven, Yorkshire, UK. *Epi-sodes*, 29: 93-106.
- MEISTER, C., J. BLAU, J.-L. DOMMARGUES, S. FEIST-BURKHARDT, M. HART, S.P. HESSELBO, M. HYLTON, K. PAGE & G. PRICE (2003) - A proposal for the Global Boundary Stratotype Section and Point (GSSP) for the base of the Pliensbachian Stage (Lower Jurassic). *Eclogae Geologicae Helveticae*, 96: 275-297.
- MEISTER, C. & G. STAMPFLI (2000) - Les ammonites du Lias moyen (Pliensbachien) de la Néotéthys et de ses confins; compositions fauniques, affinités paléogéographiques et biodiversité. *Revue de Paléobiologie*, 19: 227-292.
- MELVILLE, R.V. (1973) - *Acanthopleuroceras* HYATT, 1900 (Cephalopoda, Ammonoidea): designation of a type-species under the plenary power (opinion 996). *Bulletin of the zoological Nomenclature*, 30: 23-24.
- MONTFORT, D. de (1808) - *Conchylologie systématique et classification méthodique des coquilles*, Paris: 410 p.
- MUNIER-CHALMAS, E. (1891) - Note sur le terrain jurassique de Normandie. *Bulletin de la Société géologique de France*, (3) 19: 108-110.
- MUNIER-CHALMAS, E. (1892) - Etude préliminaire des terrains jurassiques de Normandie. *Comptes-rendus sommaires de la Société géologique de France*, (3) 20: 161-170.
- OLORIZ, F., P. PALMQVIST & J. A. PÉREZ-CLAROS (2002) - Morphostructural constraints and phylogenetic overprint on sutural frilling in Late Jurassic ammonites. *Lethaia*, 35: 158-168.
- OPPEL, A. (1853) - Der Mittlere Lias Schwabens. *Württemberg Naturwissenschaft Jahreshefte*, 10: 1-92.
- OPPEL, A. (1856) - Die Juraformation Englands, Frankreichs und südwestlichen Deutschlands, nach ihren einzelnen Gliedern eingetheilt und verglichen. *Württemberg Naturwissenschaft Jahreshefte*, 12-14: 857p.
- OPPEL, A. (1862) - Über jurassische Cephalopoden. *Paläontologische Mitteilungen, Museum Königlich bayerischen staates*, 1: 127-162.
- ORBIGNY A. d' (1844) - Paléontologie française: Terrains jurassiques, I. Céphalopodes. Livres 17-27. Masson, Paris: 193-312.
- ORBIGNY, A. d' (1849- 1852) - *Cours élémentaire de Paléontologie et de Géologie stratigraphique, II*. Masson, Paris: 847p.
- PAGE, K. (2003) - The Lower Jurassic of Europe: its subdivision and correlation. *Geological Survey of Denmark and Greenland Bulletin*, 1: 23-59.
- PHELPS, M. (1985) - A refined ammonite biostratigraphy for the Middle and Upper Carixian (Ibex and Davoei zones, Lower Jurassic) in North-West Europe and stratigraphical details of the Carixian-Domerian boundary. *Geobios*, 18: 321-362.
- PHILLIPS, J. (1829) - *Illustrations of the Geology of Yorkshire. Part 1, The Yorkshire coast*. York: 192p.
- QUENSTEDT, F.A. (1843) - *Der Flözgebirge Württembergs*. Tübingen: 578p.
- QUENSTEDT, F.A. (1845-1849) - *Petrefactenkunde Deutschlands. I. Cephalopoden*. Fues, Tübingen: 580p.
- QUENSTEDT, F.A. (1856-1858) - *Der Jura*. Laupp, Tübingen:

Planche III

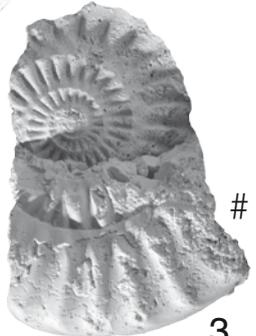
- Fig. 1: *Radstockiceras buvignieri* (ORBIGNY, 1844)
La Roche Blain, *ex situ* [MNHN A27502 - collection D. RAYNAUD, n° 2234]. [×0,75].
- Fig. 2: *Arietoceras cf. amalthei* (OPPEL, 1853)
La Roche Blain, niv. 124 [UBGD 276559].
- Fig. 3: *Tropidoceras stahli* (OPPEL, 1853)
La Roche Blain, probablement niv. 99 ou base du niv. 100 [UBGD 276560].
- Fig. 4: *Radstockiceras* sp.
La Roche Blain, probablement niv. 121 [UBGD 276561]. [×0,75].
- Fig. 5: *Phricodoceras taylori* (J. de C. SOWERBY, 1826)
La Roche Blain, *ex situ*, probablement niv. 100 [MNHN A27503 - collection M. TREVISAN].
- Fig. 6: *Phricodoceras aff. cornutum* (SIMPSON, 1843)
La Roche Blain, *ex situ*, probablement niv. 100 [UBGD 276563].
- Fig. 7: *Uptonia lata* (QUENSTEDT, 1845)
La Roche Blain, *ex situ*, probablement niv. 90 à 99 [UBGD 276564].



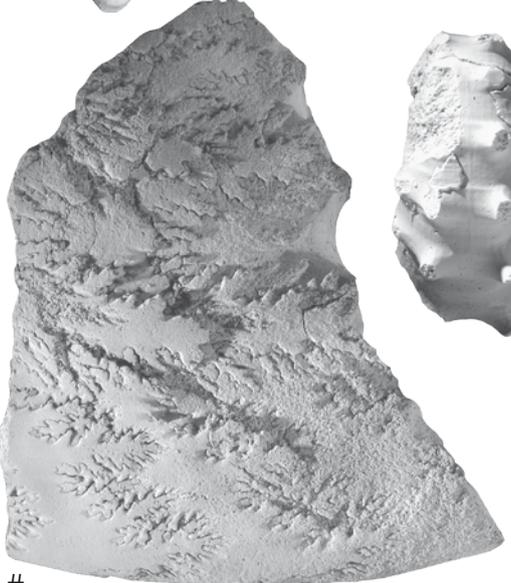
1
(x0,75)



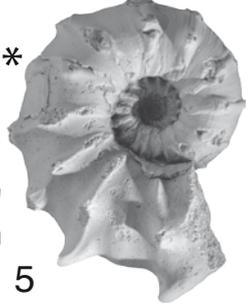
2



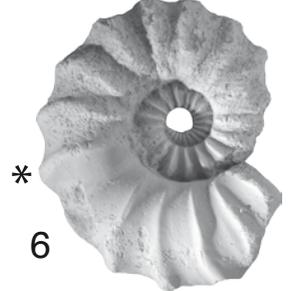
3



4
(x0,75)



5



6

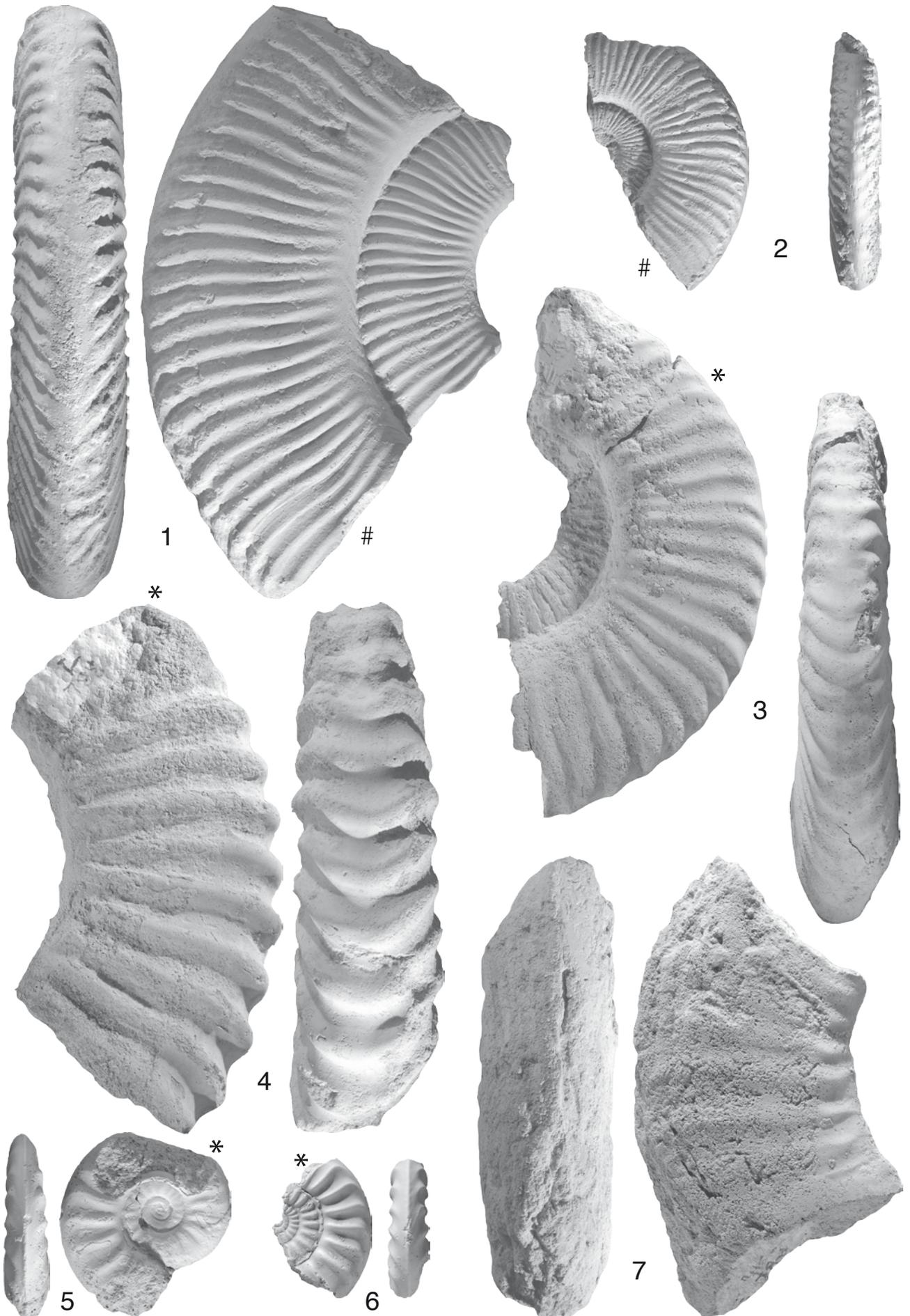


7

- 842p.
- QUENSTEDT, F.A. (1882-1885) - *Die Ammoniten des Schwäbischen Jura. I. Der Schwarze Jura (Lias)*. Schweizerbart, Stuttgart, 440p.
- RAKUS, M. & J. GUEX (2002) - Les ammonites du Jurassique inférieur et moyen de la dorsale tunisienne. *Mémoires de Géologie Lausanne*, 39: 217p.
- RICHARD, P., avec la collaboration de L. MAERTEL, J.-C. LELIÈVRE, C. TREHET & S. LAVARDE (1987) - *Carrière de la Roche Blain: Description d'un gisement fossilifère pliensbachien*. Club de Géologie de Bayeux. (inédit).
- RIOULT, M. (1957) - Le Lias moyen et les écueils de May (Calvados). DES (Diplôme d'Etudes Supérieures), Université de Caen: 285p. (inédit).
- RIOULT, M. (1968a) - Contribution à l'étude du Lias de la bordure occidentale du Bassin de Paris. 1^{re} thèse de Doctorat d'Etat, Université de Caen: 585p. (inédit).
- RIOULT, M. (1968b) - Sédiments et milieux du Jurassique normand. Essai de paléocologie et sédimentologie comparée. 2^{ème} thèse de Doctorat d'Etat, Université de Caen: 94p. (inédit).
- ROEMER, F.A. 1836 - *Die Versteinerungen des Norddeutschen Oolithen-Gebirges*, Hahn, Hannover: 218p.
- SAVARY, X. (1996) - Le Pliensbachien et le Toarcien de la carrière de la Roche-Blain (Normandie, France). Une coupe de référence pour la région Sud de Caen. Mémoire de maîtrise de géologie, Université de Caen: 55p. (inédit).
- SCHINDEWOLF, O.H. (1961) - Die ammoniten-gattung *Cymbites* im Deutschen Lias. *Palaeontographica*, 117: 193-232.
- SCHINDEWOLF, O.H. (1962) - « Neue Systematik ». *Paläontologische Zeitschrift*, 36: 59-78.
- SCHLATTER, R. (1980) - Biostratigraphie und Ammonitenfauna des Unter-Pliensbachium im Typusgebiet (Pliensbach, Holzmaden und Nürtingen; Würtemberg, SW-Deutschland). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde*, (B) 65: 1-261.
- SCHLATTER, R. (1990) - *Phricodoceras sexinodosum* n. sp. (Ammonoidea) aus dem Lotharingium (Raricostatum zone) von Balingen (Baden - Würtemberg, Südwest-Deutschland). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde*, (B) 159: 1-9.
- SCHLOTHEIM, E.F. (1820) - Die Petrefactenkunde auf ihrem jetzigen sandpunkte. Becker, Gotha: 437p.
- SIMPSON, M. (1843) - *A monograph of the ammonites of the Yorkshire Lias*. London: 60 p.
- SIMPSON, M. (1855) - *The fossils of the Yorkshire Lias*. London: 149p.
- SMITH, P.L. & H.W. TIPPER (1996) - Pliensbachian (Lower Jurassic) Ammonites of the Queen Charlotte Islands, British Columbia. *Bulletins of American Paleontology*, 108: 1-122.
- SMITH, W. (1816-1819) - *Strata Identified by Organized Fossils*. London: 32p.
- SOWERBY, J. (1812-1823) - *The mineral conchology of Great Britain; or coloured figures and descriptions of those remains of testaceous animals or shells, which have been preserved at various times and depths in the Earth*. London. 1-4 (début): 1-383pl.
- SOWERBY, J. de C. (1823-1846) - *The mineral conchology of Great Britain; or coloured figures and descriptions of those remains of testaceous animals or shells, which have been preserved at various times and depths in the Earth*. London. 4 (fin)-7: 384-648pl.
- SPATH, L.F. (1928) - On the ammonites from the Belemnite marls. *Quarterly Journal of the geological Society of London*, 84: 222-232.
- SPATH, L.F. (1936) - The ammonites of the Green Ammonites Beds of Dorset. *Quarterly Journal of the Geological Society of London*, 92: 438-455.
- SPATH, L.F. (1938) - *A catalogue of the ammonites of the Liassic family Liparoceratidae in the British Museum (Natural History)*. British Museum (Natural History), London: 191p.
- TAYLOR, D.G. (1998) - Late Hettangian-Early Sinemurian (Jurassic) ammonite biochronology of the Western Cordillera, United States. *Geobios*, 31: 467-497.
- TIETZE, E. (1872) - Geologische und Paläontologische Mitteilungen aus südlichen Theil des Banater Gebirgsstockes. *Jahrbuch der kaiserlich-königlichen geologischen Reichsanstalt*, 22: 35-142.
- THIERRY, J. et al. (40 co-authors) (2000) - Late Sinemurian (193-191 Ma). In: DERCOURT, J., M. GAETANI, B. VRIELINCK, E. BARRIER, B. BIJU-DUVAL, M.F. BRUNER, J.P. CADET, S. CRASQUIN & M. SANDULESCU (eds.). *Atlas Peri-Tethys, Palaeogeographical maps*. CCGM/CGMW,

Planche IV

- Fig. 1-2: *Uptonia* aff. *angusta* (QUENSTEDT, 1845)
La Roche Blain, *ex situ*, probablement niv. 90 à 99 [1-MNHN A27504 – collection H. GAUTHIER; 2— UBGD 276565]
- Fig. 3: *Uptonia lata* (QUENSTEDT, 1845)
La Roche Blain, *ex situ*, probablement niv. 99 [UBGD 276566].
- Fig. 4: *Uptonia* aff. *confusa* (QUENSTEDT, 1856)
La Roche Blain, *ex situ*, probablement niv. 90 à 99 [UBGD 276567].
- Fig. 5: *Tropidoceras* aff. *ellipticum* (J. SOWERBY, 1815) *sensu* SPATH (1925)
La Roche Blain, probablement niv. 99 ou base du niv. 100 [UBGD 276568].
- Fig. 6: *Tropidoceras* aff. *futtereri* (SPATH, 1928)
La Roche Blain, probablement niv. 99 ou base du niv. 100 [UBGD 276569].
- Fig. 7: *Tropidoceras* cf. *stahli* (OPPEL, 1853) *sensu* SCHLATTER (1980)
La Roche Blain, *ex situ*, probablement niv. 99 ou base du niv. 100 [UBGD 276570].



- Paris, map n° 7.
- TRUEMAN, A.E. (1918) - The evolution of the Liparoceratidae. *Abstract of Proceedings of the Geological Society of London*, 1022: 65-70.
- TRUEMAN, A.E. (1919) - The evolution of the Liparoceratidae. *Quarterly Journal of the Geological Society of London*, 74: 247-298.
- TUTCHER, J.W. & TRUEMAN, A.E. (1925) - The Liassic rocks of the Radstock district, Somerset. *Quarterly Journal of the Geological Society of London*, 81: 595-666.
- VERNHET Y., P. MAURIZOT, J. LE GALL, P. GIGOT, L. DUPRET, G. LEROUGE, J.C. BESOMBES, G. BARBIER & T. PAY, avec la collaboration de J. PELLERINI, O. DUGUÉ & G. FILY (2002) - *Notice explicative, Carte géologique de la France à 1/50 000, feuille Villiers-Bocage (145)*. BRGM (Bureau de Recherches Géologiques et Minières), Orléans: 229p.
- WIENMAYER, F. (1980) - Die Ammoniten der mediterranen Provinz im Pliensbachian und unteren Toarcian aufgrund neuer Untersuchungen im Generoso-Becken (Lombardische Alpen). *Mémoires de la Société helvétique de Sciences naturelles*, 93: 195p.
- WRIGHT, T. (1878-1886) - Monograph on the Lias Ammonites of the British Islands. *Palaeontographical Society*, London, 32-39: 503p.
- YOUNG, G.M. & J. BIRD (1828) - *A geological survey of the Yorkshire Coast: describing the strata and fossils occurring between the Humber and the Tees, from the German Ocean to the Plain of York*. 2nd edition enlarged, Whitby: 368p.
- ZIETEN, C.H. (1830-1834) - *Die Versteinerungen Württembergs*. Expedition des Werkes unsere Zeitschrift. Schweizerbart: 102p.

Accepté juin 2008

Planche V

- Fig. 1: *Tropidoceras masseanum* (ORBIGNY, 1844) *rotunda* (FUTTERER, 1893)
La Roche Blain, *ex situ*, probablement niv 99 ou base du niv. 100 [MNHN A27505 – collection H. GAUTHIER].
- Fig. 2: *Tropidoceras* sp. juv.
La Roche Blain, *ex situ*, probablement niv 99 ou base du niv. 100 [MNHN A27506 - collection D. RAYNAUD, n° 966].
- Fig. 3: *Acanthopleuroceras* aff. *inflatum* (QUENSTEDT, 1885)
La Roche Blain, probablement base du niv. 100 [UBGD 276571].
- Fig. 4, 6: *Acanthopleuroceras carinatum* (QUENSTEDT, 1885)
La Roche Blain, probablement base du niv. 100 [UBGD 276572], [UBGD 276573].
- Fig. 5: *Tropidoceras masseanum* (ORBIGNY, 1844)
La Roche Blain, *ex situ*, probablement niv 99 ou base du niv. 100 [UBGD 276574].

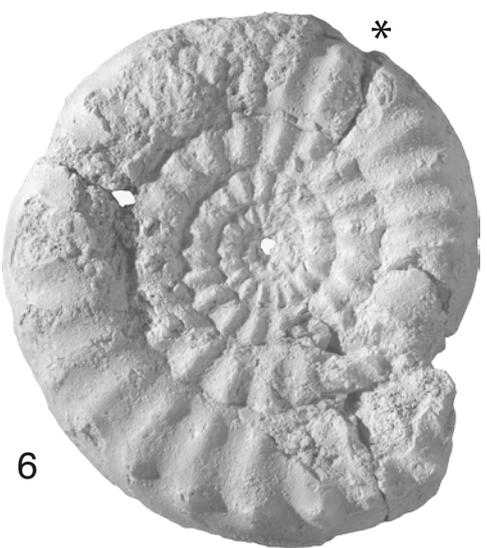
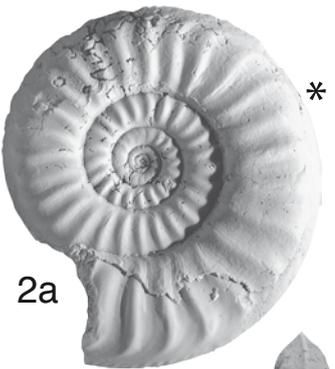


Planche VI

- Fig. 1: *Acanthopleuroceras* (?) sp. 3
La Roche Blain, niv. 111 sup [UBGD 276576].
- Fig. 2: *Acanthopleuroceras valdani* (ORBIGNY, 1844)
La Roche Blain, niv. 100 [UBGD 276577].
- Fig. 3: *Acanthopleuroceras solare* (QUENSTEDT, 1885)
La Roche Blain, niv. 100 [UBGD 276578].
- Fig. 4: *Acanthopleuroceras* cf. *solare* (QUENSTEDT, 1885)
La Roche Blain, niv. 100 [UBGD 276579].
- Fig. 5-7: *Acanthopleuroceras maugenesti* (ORBIGNY, 1844)
La Roche Blain, niv. 100. (6- bloc n° 070423-1) [UBGD 276580], [UBGD 276581], [UBGD 276582].

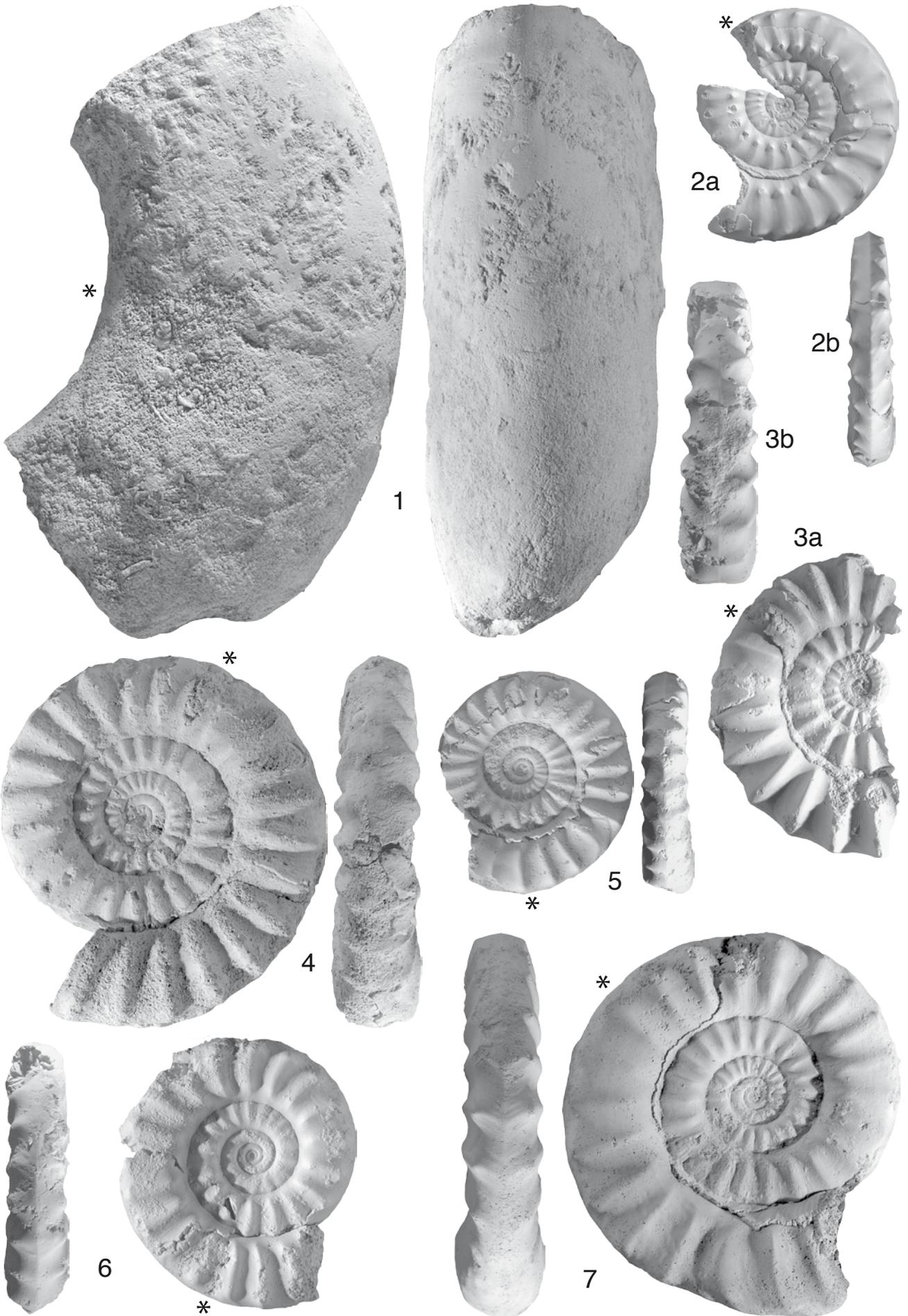


Planche VII

- Fig. 1, 2, 4, 9: *Acanthopleuroceras valdani* (ORBIGNY, 1844)
La Roche Blain, niv. 100 [UBGD 276583], [UBGD 276584], [UBGD 276585], [UBGD 276586].
- Fig. 3: *Catriceras* (?) *rioulti* nov. sp. DOMMERGUES & MEISTER (Holotype).
La Roche Blain, *ex situ*, probablement niv. 99 ou base du niv. 100 [MNHN A27507 – collection H. GAUTHIER].
- Fig. 5: *Acanthopleuroceras* aff. *gauthieri* nov. sp. DOMMERGUES & MEISTER
La Roche Blain, niv. 100. (bloc n° 070423-1) [UBGD 276587].
- Fig. 6: *Acanthopleuroceras* aff. *valdani* (ORBIGNY, 1844), forme A
La Roche Blain, niv. 100. (bloc n° 070423-1) [UBGD 276588].
- Fig. 7: *Catriceras* (?) *rioulti* nov. sp. DOMMERGUES & MEISTER (Paratype).
La Roche Blain, niv. 100 [MNHN A27508 - collection H. GAUTHIER].
- Fig. 8: *Acanthopleuroceras* sp. 1
La Roche Blain, environ 10 cm au-dessus du niv. 100 [UBGD 276590].

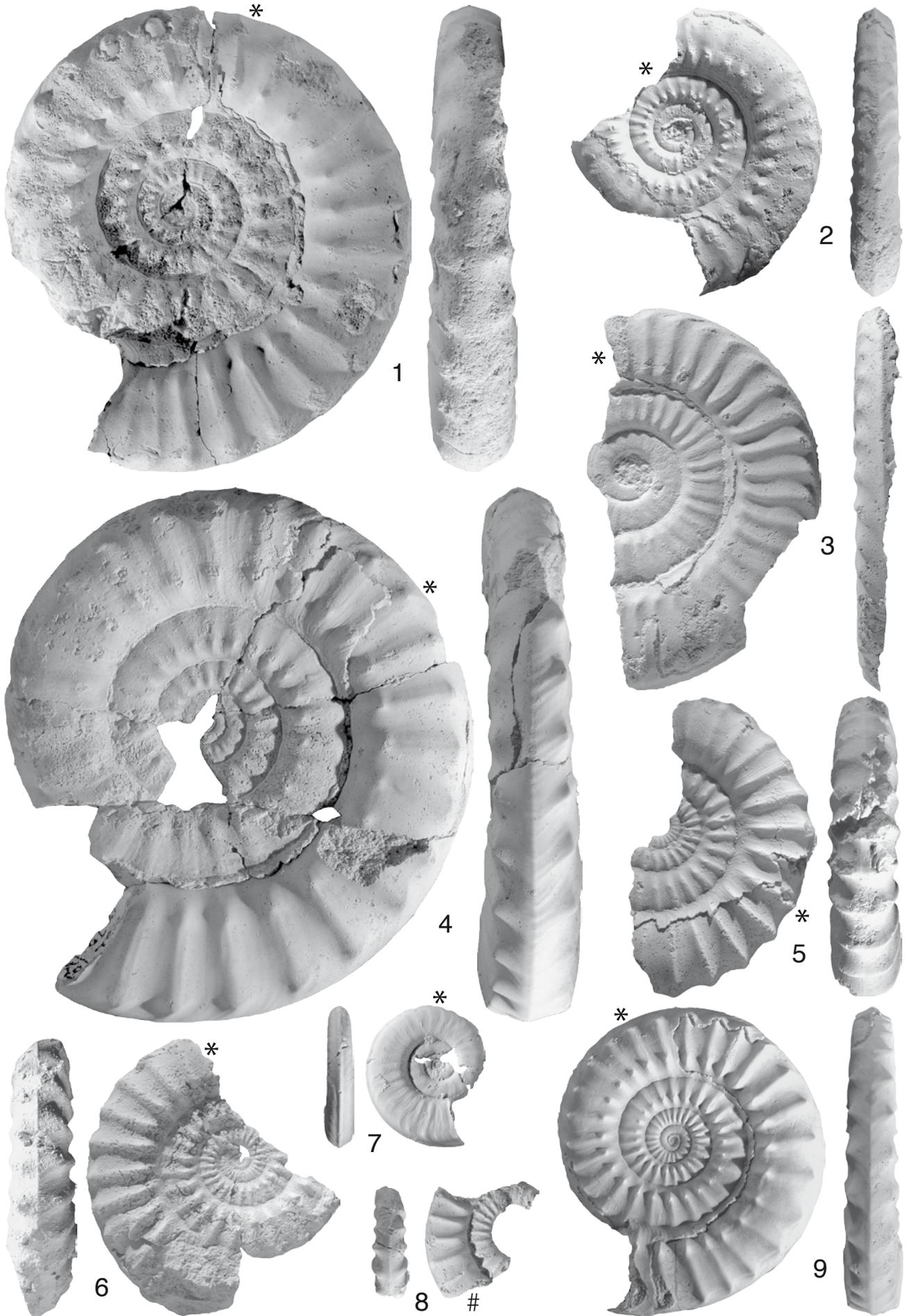


 Planche VIII

- Fig. 1: *Acanthopleuroceras valdani* (ORBIGNY, 1844)
La Roche Blain, niv. 100. (bloc n° 070423-1) [UBGD 276591].
- Fig. 2: *Acanthopleuroceras* aff. *valdani* (ORBIGNY, 1844), forme B
La Roche Blain, niv. 100 [UBGD 276592].
- Fig. 3-4: *Acanthopleuroceras gauthieri* nov. sp. DOMMERGUES & MEISTER (Holotype et paratype)
La Roche Blain, niv. 100. 3- holotype [MNHN A27509 - collection H. GAUTHIER] [3c-d ×3], 4- paratype [UBGD 276594 - collection L. RULLEAU].
- Fig. 5, 8 : *Liparoceras heptangulare* (YOUNG & BIRD, 1828)
La Roche Blain, niv. 114. 8- tours internes presque lisses. [UBGD 276595], [UBGD 276596].
- Fig. 6: *Acanthopleuroceras* (?) sp. 2
La Roche Blain, probablement niv. 116 [UBGD 276597].
- Fig. 7: *Acanthopleuroceras alisiense* (REYNÈS in HAUG, 1885)
La Roche Blain, niv. 111 sup. [UBGD 276598].
- Fig. 9: *Beaniceras centaurus* (ORBIGNY, 1844)
La Roche Blain, *ex situ*, probablement niv. 100 [UBGD 276599].
- Fig. 10, 11: *Beaniceras rotundum* S.S. BUCKMAN, 1918
La Roche Blain, niv. 114 [UBGD 276600], [UBGD 276601].
- Fig. 12: *Beaniceras rotundum* S.S. BUCKMAN, 1918, peut-être une forme transition vers *Beaniceras crassum* S.S. BUCKMAN, 1919,
La Roche Blain, niv. 114 [UBGD 276602].
- Fig. 13: *Beaniceras crassum* S.S. BUCKMAN, 1919, forme *geyeri* (SPATH, 1938)
La Roche Blain, niv. 114 [UBGD 276603].
- Fig. 14-16: *Beaniceras crassum* S.S. BUCKMAN, 1919
La Roche Blain, niv. 114 [UBGD 276604], [UBGD 276605], [UBGD 276606].

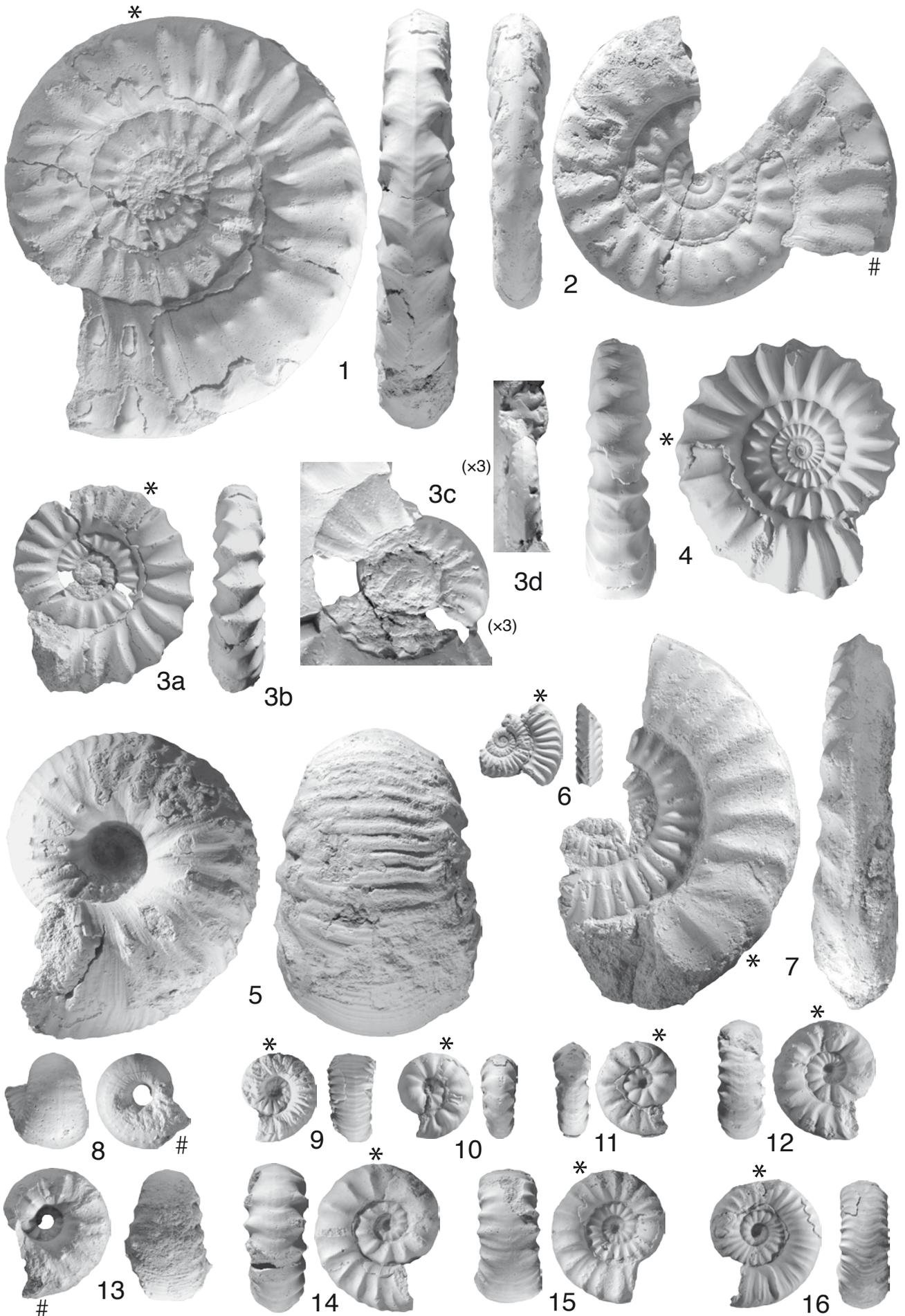


 Planche IX

- Fig. 1: *Liparoceras heptangulare* (YOUNG & BIRD, 1828)
La Roche Blain, niv. 114 [UBGD 276607].
- Fig. 2: *Beaniceras crassum* S.S. BUCKMAN, 1919, peut-être une forme transition vers *Beaniceras luridum* (SIMPSON, 1855).
La Roche Blain, niv. 114 [UBGD 276608].
- Fig. 3, 4, 6, 7, 9: *Beaniceras crassum* S.S. BUCKMAN, 1919
La Roche Blain, niv. 114 [UBGD 276609], [UBGD 276610], [UBGD 276611], [UBGD 276612], [UBGD 276613].
- Fig. 5: *Beheiceras* gr. *bechei* (J. SOWERBY, 1821) - *gallicum* (SPATH, 1936)
La Roche Blain, probablement niv. 121 sup. [UBGD 276614].
- Fig. 8: *Aegoceras sparsicosta* (TRUEMAN, 1919)
La Roche Blain, probablement niv. 115 base [UBGD 276615].
- Fig. 10: *Pleuroceras* aff. *solare* (PHILLIPS, 1829)
La Roche Blain, niv. 125 [UBGD 276616].
- Fig. 11: *Amauroceras* aff. *ferrugineum* (SIMPSON, 1884)
La Roche Blain, niv. 124b ou 124c [UBGD 276617].
- Fig. 12: *Aegoceras* aff. *sparsicosta* (TRUEMAN, 1919) *sensu* PHELPS (1985)
La Roche Blain, probablement niv. 115 [UBGD 276618].
- Fig. 13: *Aegoceras capricornus* (SCHLOTHEIM, 1820), forme « gamma » *sensu* DOMMERGUES (1987)
La Roche Blain, *ex situ* [UBGD 276619].
- Fig. 14: *Amaltheus margaritatus* MONTFORT, 1808, forme *gibbosus* (SCHLOTHEIM, 1820)
La Roche Blain, niv. 124 [UBGD 276620]. [×0,8].

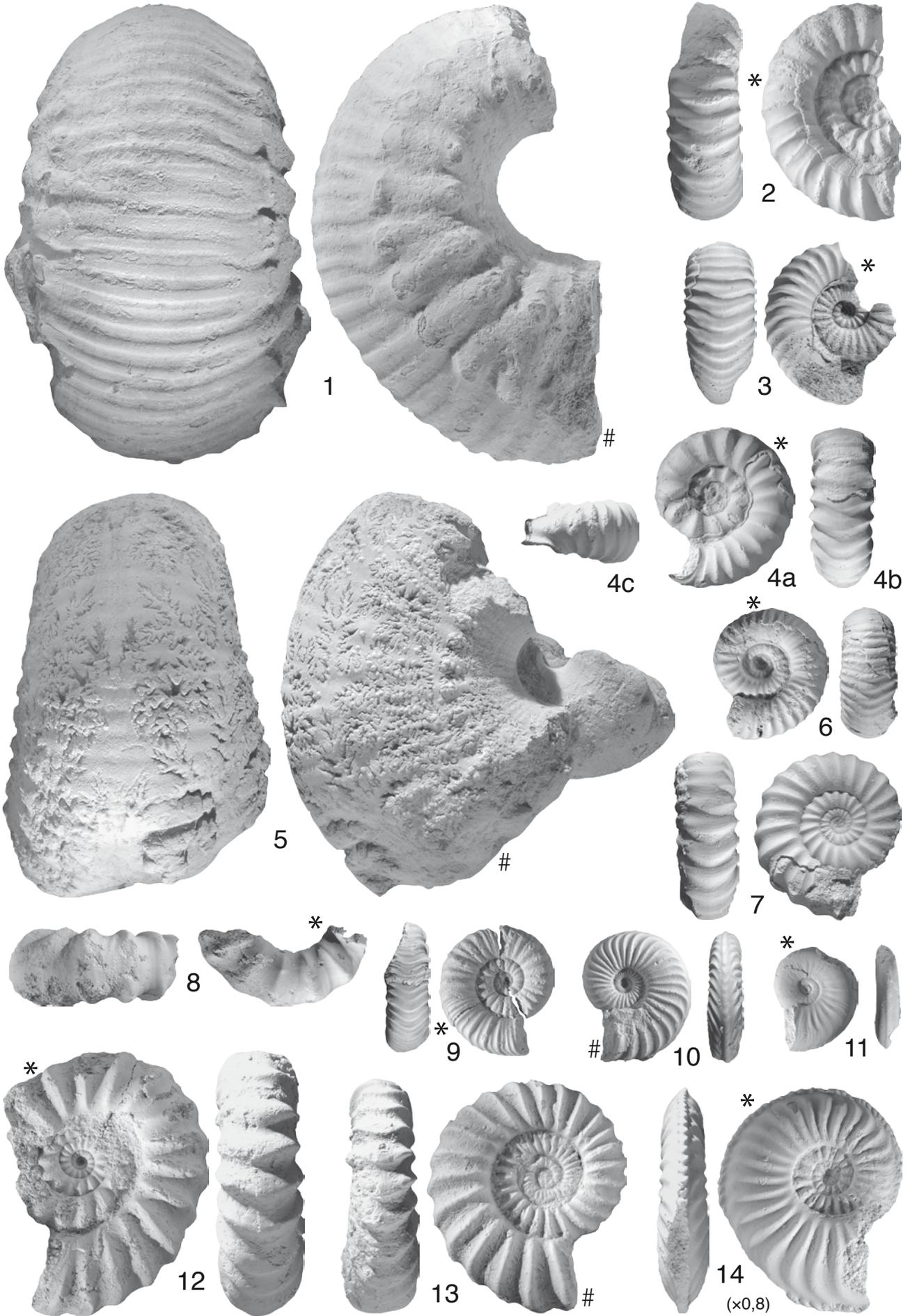


Planche X

- Fig. 1, 2: *Amaltheus margaritatus* MONTFORT, 1808, forme *gibbosus* (SCHLOTHEIM, 1820),
La Roche Blain, niv. 124 [UBGD 276621, UBGD 276622].
- Fig. 3: *Amaltheus margaritatus* MONTFORT, 1808, forme *salebrosus* (HYATT, 1867)
La Roche Blain, *ex situ* mais peut-être dans la partie supérieure du « Banc de Roc » [MNHN A27510 – collection
D. RAYNAUD].
- Fig. 4: *Amaltheus margaritatus* MONTFORT, 1808, forme *margaritatus* MONTFORT, 1808
La Roche Blain, niv. 124 [MNHN A27511 - collection D. RAYNAUD].
- Fig. 5-6: *Pleuroceras solare* (PHILLIPS, 1829)
La Roche Blain, niv. 125 [UBGD 276624], [UBGD 276625].

