

Révision de la sous-famille Mercaticeratinae Guex, 1973 (Ammonitina, Hildoceratidae) du Toarcien moyen de la province nord-ouest européenne

Louis RULLEAU¹ & Romain JATTIOT^{2,3}

¹ 169 chemin de l'Herbetan, F-69380 Chasselay, France. E-mail: louis.rulleau@wanadoo.fr

² Paläontologisches Institut und Museum, Universität Zürich, Karl-Schmid Strasse 4, CH-8006 Zürich, Switzerland. E-mail: romain.jattiot@pim.uzh.ch

³ UMR CNRS 6282 Biogéosciences, Univ. Bourgogne Franche-Comté, 6 Boulevard Gabriel, F-21000 Dijon, France

Résumé

La comparaison attentive des faunes de Mercaticeratinae du Toarcien moyen de la province nord-ouest européenne d'une part et de la province méditerranéenne d'autre part a révélé qu'elles diffèrent très sensiblement et qu'il serait plus judicieux de regrouper les premières dans un nouveau genre, *Pseudocrassicer*. Celui-ci, apparu en France et en Espagne du Nord à la base de la zone à Variabilis, a eu une durée de vie très brève puisqu'il a disparu sans descendance avant la fin de cette même zone. Si l'origine de ce nouveau taxon se trouve incontestablement dans les Mercaticeratinae méditerranéens, on ne connaît pas l'ancêtre immédiat de *Pseudocrassicer bayani* (Dumortier, 1874) n. gen., espèce la plus abondante et la plus souvent citée. Les Mercaticeratinae existent dans la zone à Bifrons aussi bien en Italie qu'en Espagne, et peuvent donc avoir pénétré en France en venant de ces deux secteurs.

Mots-clés

Ammonites, Toarcien, Mercaticeratinae, Systématique, Paléobiogéographie.

Abstract

Revision of the middle Toarcian subfamily Mercaticeratinae Guex, 1973 (Ammonitina, Hildoceratidae).- We here thoroughly compare the middle Toarcian Mercaticeratinae faunas from the NW European and the Mediterranean realms and show that these two faunas are significantly different. In turn, we erect a new genus for the Mercaticeratinae from the NW European realm, *Pseudocrassicer*. This latter, whose first occurrence is in France and northern Spain at the base of the Variabilis Zone, is a very short-ranging taxon, as it went extinct without descendants before the end of the same zone. Although this new taxon indubitably originates from the Mediterranean Mercaticeratinae, we presently cannot identify the direct ancestor of *Pseudocrassicer bayani* (Dumortier, 1874) n. gen., i.e., the most abundant and most cited species of the genus. The Mercaticeratinae occur in the Bifrons Zone both in Italy and Spain and therefore can have reached France from these two areas.

Keywords

Ammonites, Toarcian, Mercaticeratinae, Systematic, Paleobiogeography.

1. INTRODUCTION

Parmi les nombreuses ammonites toarciennes présentes en France et plus généralement dans la partie occidentale de la province nord-ouest européenne, certaines espèces d'affinités méditerranéennes sont relativement rares et inégalement réparties. Ce sont les Paroniceratinae et les Mercaticeratinae du Toarcien moyen, surtout connus dans la région lyonnaise et les Causses. Si les Paroniceratinae incluent un nombre de taxons relativement faible et ont été étudiés en détail (Rulleau *et al.*, 2003 ; Bécaud, 2006), les Mercaticeratinae, plus diversifiés, sont encore mal

connus et posent en particulier la question des modalités de leur arrivée dans la partie occidentale de la province nord-ouest européenne (Téthys occidentale). Le présent travail se propose, au-delà d'une révision taxinomique que justifient les différences morphologiques entre les faunes nord-ouest européenne et méditerranéenne, d'apporter une explication à l'origine de ces différences.

La sous-famille des Mercaticeratinae, essentiellement téthysienne, a été créée par Guex (1973), à partir des remarques de Venturi (1972) qui avait distingué une lignée *Mercaticeras*-*Pseudomercaticeras*-*Brodieia*, pour regrouper les genres méditerranéens *Mercaticeras*

Buckman, 1913, *Pseudomercaticeras* Merla, 1932 et *Brodieia sensu italico*, ce dernier groupe ayant été renommé *Merlaites* par Gabilly en 1974. Elmi *et al.* (1986) y ont inclus le genre *Crassicer* Merla, 1932, et Venturi (1981) le genre *Praemercaticeras* Venturi, 1981. Ce dernier regroupe les premiers représentants de la sous-famille des Mercaticeratinae qui dériveraient vraisemblablement des *Hildaïtes*, selon Venturi (1981). Même s'il descend des *Hildaïtes*, le rameau des Mercaticeratinae se démarque des Hildoceratinae par un ensemble de caractères communs à toutes les espèces qu'il regroupe : une absence de sillon latéral et des côtes souvent regroupées par deux dans les tours internes. Il se différencie des Phymatoceratinae du même niveau stratigraphique par une section bisulquée et l'absence de tubercules. L'espèce type du genre, *P. forzanense* Venturi, 1981, décrite à partir de spécimens des Apennins, se situe dans la zone à Levisoni (= zone à Serpentinum), récemment divisée en deux zones distinctes (zone à *Hildaïtes striatus* et zone à «*Hildaïtes*» undicosta par Sassaroli & Venturi (2010). Jusqu'alors, ce genre n'a été cité qu'en Italie.

Plus incertaine est la position systématique du genre sibérien *Arctomercaticeras* Repin, 1968 du Toarcien inférieur, et du genre *Whitbyceras* Buckman, 1913. Le genre *Arctomercaticeras* a été repris, à tort semble-t-il, par Guex (1972) pour des petites ammonites globuleuses que Monestier (1931) avait attribué au genre *Mercaticeras*, et qui se rapprochent effectivement de *M. dilatatum* (Meneghini, 1867). Howarth (2013) range ce genre *Arctomercaticeras* dans les Arietoceratinae.

Le genre monospécifique *Whitbyceras* a été créé par Buckman (1913) pour l'*Ammonites pinguis* Simpson, 1855. Cette ammonite dont la position stratigraphique est inconnue présente une grande ressemblance avec certains Mercaticeratinae. L'espèce n'a ensuite été citée que par Lehman (1968) qui l'attribue au Toarcien inférieur (sous-zone à *Elegantulum*) et par Howarth (1992) qui la rapproche à la fois des *Brodieia sensu* Gabilly (1974; microconques des *Haugia*), de *Crassicer* bayani (Dumortier, 1874) et de *Merlaites gradata* (Merla, 1932), concluant malgré tout à la probabilité de l'appartenance de *Whitbyceras pinguis* au genre *Brodieia*. Cependant, les auteurs italiens (Sassaroli & Venturi, 2010, 2012) maintiennent cette rare espèce dans les Mercaticeratinae. Enfin, le genre *Petronoceras* Venturi, 1994 du Toarcien inférieur, d'abord rattaché aux Mercaticeratinae (Venturi, 1994), a ensuite été rapproché des Protogrammoceratinae par Venturi *et al.* (2010).

Il est à noter que cette définition de la sous-famille des Mercaticeratinae qui, à la lumière de notre étude nous paraît évidente, n'est pourtant pas celle de Howarth, qui dans sa récente révision du Treatise (2013) persiste à ignorer cette sous-famille créée par Guex (1973). Ainsi rattache-t-il les *Mercaticeras* aux Hildoceratinae, alors qu'il range les *Pseudomercaticeras*, les *Crassicer* et les *Merlaites* dans les Phymatoceratinae. La récente analyse cladistique de Bardin *et al.* (2017)

place *Praemercaticeras*, *Mercaticeras*, *Merlaites* et *Pseudomercaticeras* dans un même clade positionné comme groupe frère des Hildoceratinae, validant plutôt la conception de Guex (1973).

2. PALÉONTOLOGIE SYSTÉMATIQUE

Ordre Ammonoidea Zittel, 1884
Sous-ordre Ammonitina Hyatt, 1889
Super-famille Hildocerataceae Hyatt, 1867
Famille Hildoceratidae Hyatt, 1867
Sous-famille Mercaticeratinae Guex, 1973
Genre *Mercaticeras* Buckman, 1913

Espèce type : *Ammonites mercati* Hauer, 1856 désignée par Buckman (1913). Une quinzaine d'espèces ont ensuite été décrites par les auteurs ayant étudié les faunes méditerranéennes (e.g., Fucini, 1919; Mitzopoulous, 1930; Merla, 1932; Nicotra, 1952).

Description : Ammonites moyennement évolutes, à section subquadratique et aire ventrale large munie de sillons profonds; fortes côtes simples, peu flexueuses, ayant tendance à s'effacer sur la moitié ombilicale des flancs de la chambre d'habitation.

Répartition biostratigraphique (Fig. 1) : Partie moyenne et supérieure de la zone à Bifrons (Venturi *et al.*, 2010). Les anciens auteurs distinguaient une zone à *Mercati* qui est plus ou moins équivalente à la zone à Bifrons. Kovacs (2015) répartit ses exemplaires dans toute la zone à Bifrons.

Sous-étage	Province méditerranéenne					Province nord-ouest européenne	
	Zone	<i>Praemercaticeras</i> <i>Mercaticeras</i> <i>Pseudomercaticeras</i> <i>Crassicer</i> <i>Merlaites</i>				<i>Pseudocrassicer</i> n. gen.	Zone
Toarcien supérieur	Bonarelli						Thouarsense
Toarcien moyen	Gradata						Variabilis
	Bifrons						Bifrons
Toarcien inférieur	Levisoni						Serpentinum

Fig. 1 : Position stratigraphique des Mercaticeratinae.

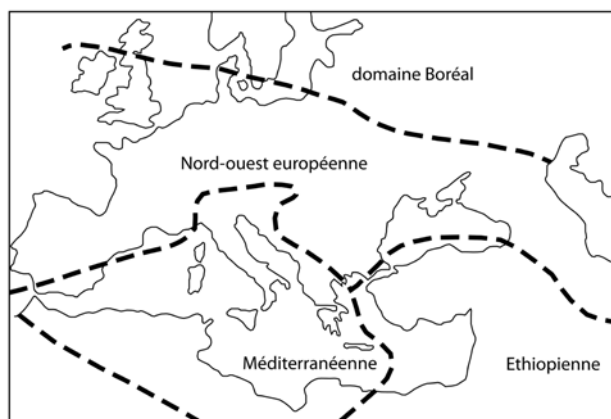


Fig. 2: Limites des provinces du Toarcien moyen en Europe, Afrique du Nord et Asie de l'Ouest (d'après Kovacs, 2015).

Répartition géographique: Province méditerranéenne exclusivement (e.g., Italie, Grèce, Espagne du Sud, Maroc, Hongrie; Fig. 2). Cependant, si la citation de Dumortier (1874) dans la région lyonnaise et probablement celle de Jakobs (1997) en Amérique du Nord sont erronées, quelques ammonites des Causses, figurées par Monestier (1931), Guex (1972) et Sciau (1993) semblent très proches de l'espèce *Mercaticeras dilatatum* (Meneghini, 1867), de même qu'un exemplaire allemand figuré par Riegraf *et al.* (1984) et qu'un exemplaire d'Espagne du Nord figuré par Goy (1974). C'est pourquoi nous décrivons plus particulièrement cette espèce ci-après. En revanche, les autres *Mercaticeras* figurés par Goy (1974) sont plus vraisemblablement des *Hildoceras* primitifs. Aucun *Mercaticeras* n'a été retrouvé dans la région lyonnaise. Selon Mouterde & Elmi (1991), les *Mercaticeras* s.s., absents de l'Europe moyenne et très rares dans les zones de transition, sont connus au Portugal, et plus fréquents dans les chaînes Bétiques; bien représentés au Maroc, ils sont abondants en Grèce, Italie et Turquie où ils présentent une large variabilité.

***Mercaticeras dilatatum* (Meneghini, 1867)**

Fig. 3

- ? p 1856. *Ammonites mercati* Hauer, pl. 23, figs 8-9 seules: type de *M. involutum* choisi par Buckman (1913).
- 1867-1881. *Hildoceras* (*Lillia*) *dilatatum* Meneghini, p. 368, pl. 21, fig. 1.
- ? 1913. *Mercaticeras involutum* Buckman, p. 7.
- ? 1931. *Hildoceras mercati* (Hauer).— Monestier, pl. 5, fig. 2.
- 1932. *Mercaticeras dilatatum* (Meneghini).— Merla, pl. 6, figs 17, 19-23.
- 1939. *Mercaticeras dilatatum* (Meneghini).— Ramaccioni, pl. 11, figs 16-17.
- 1952. *Mercaticeras dilatatum* (Meneghini) var. *vecchiai*.— Nicotra, p. 76, pl. 3, figs 2-3.
- 1963. *Mercaticeras dilatatum* (Meneghini).— Pinna, pl. 10, figs 24-25, 27, 29-34.

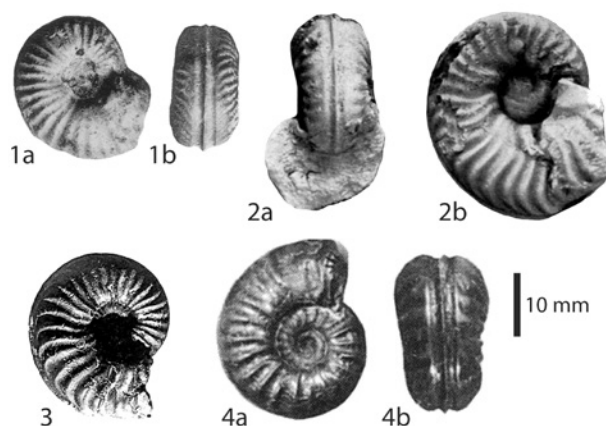


Fig. 3: *Mercaticeras dilatatum* (Meneghini, 1867) - 1a et b: Type de l'espèce figuré par Merla (1932, pl. 6, figs 17, 21); 2a et b: Exemplaire G 30, figuré par Guex (1972, pl. 4, fig. 7), sous le nom de «*Arctomercaticeras*» *dilatatum*, horizon à Semipolitum, Le Clapier (Aveyron), à D=30c; H=12c (0,40); E=17 (0,56); O=8 (0,26); 3: Exemplaire figuré par Monestier (1931, pl. 5, fig. 2), en tant qu'*Hildoceras mercati* Hauer, 1856, zone à Bifrons, Le Guilhaumard (Aveyron); 4a et b: Exemplaire figuré par Sciau (1993, pl. 13, fig. 7) en tant que *Mercaticeras* sp.

- ? 1966. *Mercaticeras dilatatum* (Meneghini).— Kotteck, pl. 6, fig. 5.
- 1967. *Mercaticeras involutum* (Buckman).— Geczy, pl. 9, figs 3,9.
- 1969. *Mercaticeras dilatatum* (Meneghini).— Gallitelli Wendt, pl. 4, figs 9-10.
- ? 1972. *Arctomercaticeras dilatatum* (Meneghini).— Guex, p. 626, pl. 4, fig. 7; pl. 5, fig. 1.
- 1972. *Mercaticeras dilatatum* (Meneghini).— Venturi, pl. 41, fig. 12; pl. 42, fig. 1.
- ? 1974. *Mercaticeras* aff. *dilatatum* (Meneghini).— Goy, pl. 37, figs 3, 6, 9.
- 1975. *Mercaticeras dilatatum* (Meneghini).— Dezi & Ridolfi, p. 21, figs 49-51.
- ? 1984. *Mercaticeras dilatatum* (Meneghini).— Riegraf *et al.*, p. 124, pl. 7, fig. 5.
- ? 1993. *Mercaticeras* sp. ind.— Sciau, pl. 13, fig. 7.
- ? 2011. *Mercaticeras dilatatum* (Meneghini).— Lacroix, p. 208, pl. 83, fig. 10.
- 2015. *Mercaticeras dilatatum* (Meneghini).— Kovacs, pl. 1, fig. 8.

Description: Petite ammonite globuleuse, à ombilic étroit et largeur du tour supérieure à sa hauteur, flancs arrondis, mais aire ventrale large et bisulquée. La densité de la costulation est variable suivant les figurations des auteurs.

Discussion: Il n'est pas exclu que les exemplaires français attribués à cette espèce appartiennent en fait au groupe des *Pseudocrassiceras* n. gen. défini ci-dessous.

Répartition biostratigraphique: Assez vague suivant les auteurs italiens, mais attribuée au sommet de la zone à Bifrons par Monestier (1931), Guex (1972; sous-zone

à Semipolitem), Sciau (1993), Riegraf *et al.* (1984) et Goy (1974); à la zone à Bifrons et à la base de la zone à Variabilis par Kovacs (2015).

Répartition géographique : Semblable à celle des autres *Mercaticeras* (province méditerranéenne), mais seule espèce peut-être présente également, quoique très rare, en France (Causses), en Allemagne et dans les chaînes ibériques.

Genre *Pseudomercaticeras* Merla, 1932

Espèce type : *Pseudomercaticeras parvilobum* Merla, 1932

Description : Ammonites moyennement évoluées, avec tours internes croissant plus rapidement en hauteur que les tours externes et section subrectangulaire, plus haute que large (Fig. 4). Aire ventrale tabulée, mais sillons absents ou peu marqués. Côtes flexueuses, souvent fasciculées.

Répartition biostratigraphique (Fig. 1) : Zone à Bifrons selon Venturi *et al.* (2010), zone à Bifrons et base

de la zone à Gradata pour Kovacs (2015), zone à Gradata seulement selon Mouterde & Elmi (1991; confusion avec *Merlaites* ?).

Répartition géographique : Mouterde & Elmi (1991) considèrent que ce genre (et le sous-genre *Crassiceras*) posent un intéressant problème de répartition du fait des nombreuses citations de *Pseudomercaticeras* (*C.*) *bayani* (Dumortier, 1874) en Italie et en Afrique du Nord. Mais d'après ces auteurs, la forme rhodanienne *P. (C.) bayani* diffère nettement des espèces méditerranéennes et semble circonscrite à la bordure sud de la province nord-ouest européenne, alors que les espèces franchement téthysiennes ne se retrouvent pas dans le sud de la France. Nous partageons ce point de vue : les seules espèces nord-ouest européennes rattachées précédemment à ce genre, i.e., *P. (C.) bayani*, *Pseudomercaticeras frantzi* (Reynès, 1868) et *P. praegruneri* (Monestier, 1931), n'étant à notre avis pas présentes en province méditerranéenne, sont attribuées dans le présent travail à un nouveau genre, *Pseudocrassiceras*.

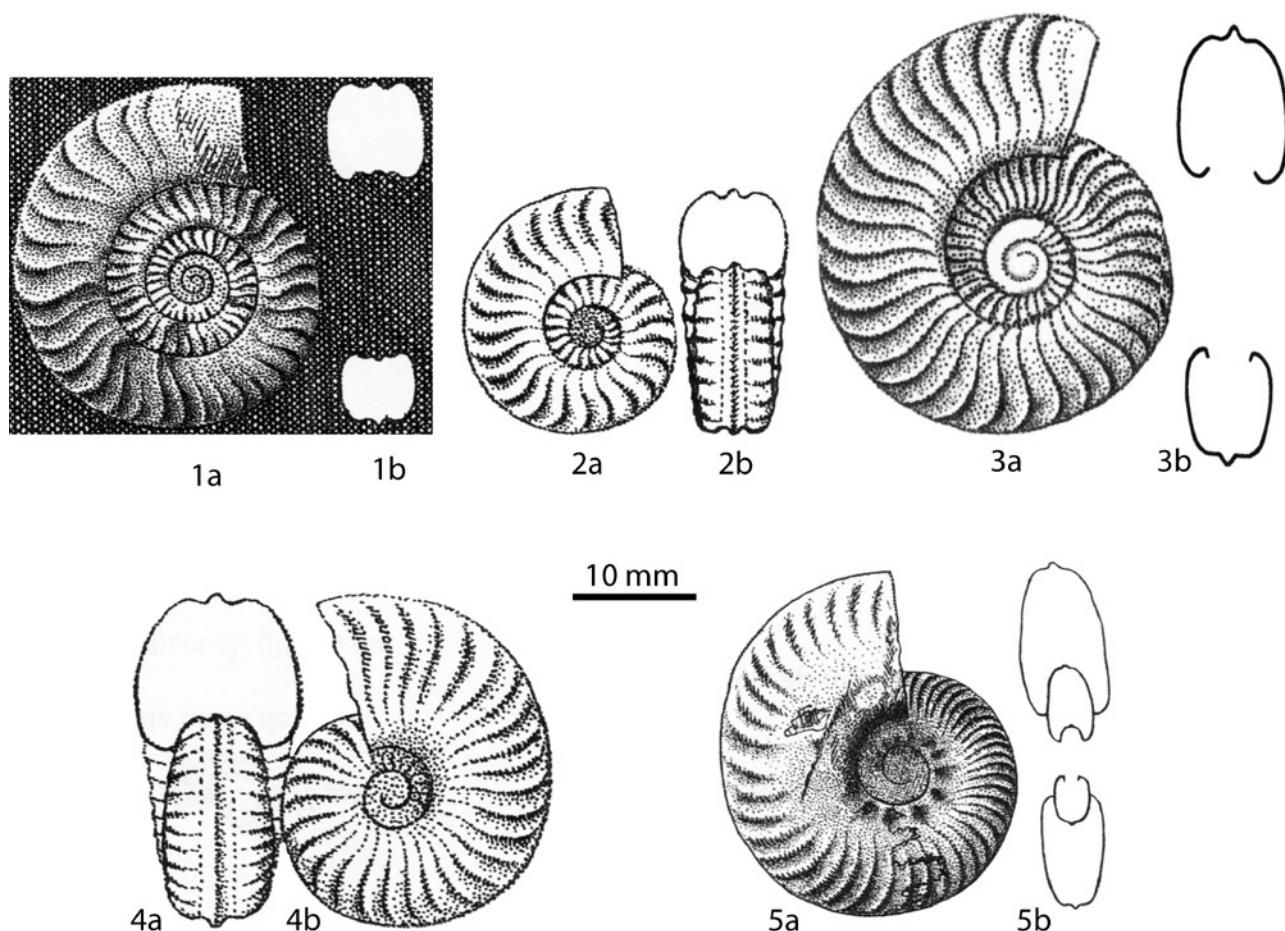


Fig. 4: Exemples de Mercaticeratinae méditerranéens (dessins de Venturi *et al.*, 2010) - 1a et b : *Praemercaticeras forzanense* Venturi, 1981; 2a et b : *Mercaticeras mercati* (Hauer, 1856); 3a et b : *Pseudomercaticeras rotaries* Merla, 1932; 4a et b : *Crassiceras latum* Merla, 1932; 5a et b : *Merlaites clausa* (Merla, 1932).

Genre *Crassiceras* Merla, 1932

Espèce type : *Crassiceras latum* Merla, 1932

Description et comparaisons : Le genre *Crassiceras* *sensu* Merla (1932), fréquent dans le Toarcien moyen et sans doute la base du Toarcien supérieur des régions méditerranéennes, regroupe des formes plus ou moins involutes, mais caractérisées par leurs côtes simples et plus robustes et leur plus forte épaisseur que chez les *Pseudomercaticeras* (Fig. 4). *Pseudocrassiceras bayani* (Dumortier, 1874) n. gen., rattachée à ce groupe par Elmi *et al.* (1986), s'en écarte nettement par la finesse et la fasciculation de ses côtes. Mais, d'autres rares exemplaires rhodaniens présentent de grandes affinités avec les *Crassiceras* du groupe de *C. canavarii* Merla, 1932.

Discussion : Initialement, Merla (1932) avait considéré que *Pseudomercaticeras* et *Crassiceras* étaient deux genres distincts, option conservée dans la version originale du Treatise (Arkell *et al.*, 1957). Gallitelli Wendt (1969) les regroupa dans le seul genre *Pseudomercaticeras* et Elmi *et al.* (1986) réutilisèrent le genre *Crassiceras*, en tant que sous-genre de *Pseudomercaticeras*. Enfin Venturi & Ferry (2001) et Venturi *et al.* (2010) reprirent l'usage des deux genres. C'est cette dernière option que nous avons adoptée dans ce travail.

Répartition biostratigraphique (Fig. 1) : Toarcien moyen et supérieur (zones à Gradata et à Bonarelli = zones à Variabilis et Thouarsense), dans les Apennins, selon Venturi *et al.* (2010).

Répartition géographique : Province méditerranéenne et zones de transition (Portugal).

Genre *Merlites* Gabilly, 1974

Synonymie : *Brodieia sensu italico*, i.e., au sens large attribué par les auteurs italiens (e.g., Pinna, 1963), avant que Gabilly (1976) ne restreigne celui-ci aux microconques des *Haugia*.

Espèce type : *Brodieia alticarinatus* Merla, 1932

Description : Ammonites à section plus ou moins comprimée, plus haute que large, moyennement involutes (Fig. 4). La région ventrale est étroite, faiblement bisulquée, les côtes peu flexueuses. Dans ce groupe assez morphologiquement variable, 12 espèces ont été décrites par les auteurs italiens (e.g., Meneghini, 1867; Merla, 1932; Ramaccioni, 1939; Pinna, 1963), auxquelles il faut ajouter une treizième décrite par Geczy (1967) en Hongrie.

Répartition biostratigraphique (Fig. 1) : Toarcien moyen et base du Toarcien supérieur. Les *Merlites*, plus répandus, sont avec les *Crassiceras*, moins courants, les derniers représentants des Mercaticeratinae. *M. gradata* (Merla, 1932), *M. alticarinata* (Merla, 1932) et *M. clausa* (Merla, 1932) sont respectivement utilisées comme indices de zone, de sous-zone et d'horizon dans la province méditerranéenne.

Répartition géographique : Province méditerranéenne (Italie, Grèce, Afrique du Nord, Espagne méridionale,

Hongrie). Les citations de spécimens de *Gruneria gruneri* (Dumortier, 1874) de la région lyonnaise attribués par Elmi *et al.* (1986) et Rulleau (1989) à l'espèce «*Gruneria*» *clausa* sont erronées, de même probablement que celles de Goy (1974) qui cite «*Brodieia*» *gradata* et «*B.*» *alticarinata* en Espagne du Nord.

Genre *Pseudocrassiceras* nov.

Espèce type : *Ammonites bayani* Dumortier, 1874

Origine du nom : La plupart des espèces attribuées à ce nouveau genre présentent de grandes affinités morphologiques avec le genre *Crassiceras*.

Liste des espèces : *P. bayani* (Dumortier, 1874) n. gen., *P. frantzi* (Reynès, 1868) n. gen., *P. praegruneri* (Monestier, 1931) n. gen., *P. arbaulti* n. gen. n. sp.

Diagnose : Mercaticeratinae de taille moyenne, étroitement ombiliqués dans les tours internes subglobuleux, plus évolutés ensuite. Section épaisse, avec une aire ventrale large et munie de sillons profonds. Les côtes sont simples, vigoureuses, raides et espacées.

Discussion : Ce nouveau taxon regroupe l'ensemble des Mercaticeratinae nord-ouest européens jusque-là attribués le plus souvent aux genres *Pseudomercaticeras* et *Crassiceras*. Ils présentent effectivement un grand nombre de ressemblances avec les Mercaticeratinae méditerranéens, mais une comparaison attentive de leurs caractères respectifs montre qu'ils peuvent difficilement leur être assimilés. Le genre *Pseudocrassiceras* nov. a une acception bien plus large que le genre *Crassiceras*, auquel seule *P. arbaulti* n. gen. n. sp. peut être comparée. *Pseudocrassiceras* nov. gen. diffère des *Pseudomercaticeras* par sa plus grande épaisseur, la présence constante de sillons ventraux bien marqués et la rareté des côtes fasciculées.

Répartition biostratigraphique (Fig. 1) : Sous-zone à Variabilis, bien plus restreinte que celle des genres *Pseudomercaticeras*, *Crassiceras* et *Merlites*.

Répartition géographique : Exclusivement la partie occidentale de la province nord-ouest européenne (région lyonnaise, Gard, Ardèche, Var, Pyrénées-Orientales, Deux-Sèvres, Aveyron, Lozère; Fig. 5), nord de l'Espagne.

***Pseudocrassiceras bayani* (Dumortier, 1874) n. gen.**

Pl. I, figs 1-11; Pl. II, figs 1-6; Pl. IV, fig. 7

1874. *Ammonites bayani* Dumortier, p. 69, pl. 16, figs 7-9.

1874. *Ammonites mercati* (Hauer).– Dumortier, p. 68, pl. 15, figs 3-4.

? 1898. *Harpoceras* (Lillia) cf. *bayani* (Dumortier).– Hug, pl. 2, fig. 5.

non 1900. *Lillia bayani* (Dumortier).– Bellini, p. 151, fig. 16.

non 1914. *Hildoceras bayani* (Dumortier).– Zuffardi, p. 610, pl. 2, fig. 10.

non 1919. *Brodiceras bayani* (Dumortier).– Fucini, p. 181, pl. 16, fig. 4.

1929. *Lillia bayani* (Dumortier), var. – Lanquine, pl. 6, fig. 3.

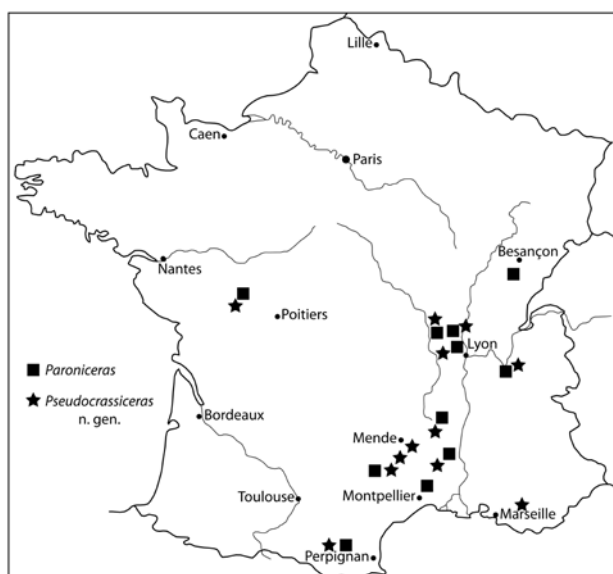


Fig. 5: Répartition des Mercaticeratinae et des Paroniceratinae en France.

- non 1930. *Hildoceras* (*Lillia*) *bayani* (Dumortier).– Mitzopoulos, p. 59, pl. 5, figs 6-8.
- ? 1930. *Hildoceras bayani* (Dumortier).– Monestier, pl. 1, fig. 10.
1931. *Hildoceras bayani* (Dumortier).– Monestier, p. 19-20, pl. 5, figs 19-21.
- non 1931. *Hildoceras comense* (von Buch), var. *praegrunei*.– Monestier, p. 17, pl. 5, figs 12, 19-21.
1932. *Lillia bayani* (Dumortier).– de Brun, pl. 3, fig. 6.
- non 1932. *Brodieia bayani* (Dumortier).– Merla, pl. 3, fig. 9; pl. 4, figs 2, 4-5.
1934. *Lillia bayani* (Dumortier).– de Brun & Marcellin, p. 432, pl. 2, fig. 1.
- non 1939. *Brodiceras bayani* (Dumortier).– Ramaccioni, p. 168, pl. 11, fig. 13.
- non 1952. *Brodiceras bayani* (Dumortier).– Nicotra, p. 11, pl. B, fig. 8.
- non 1963. *Brodieia bayani* (Dumortier).– Pinna, pl. 11, figs 14-16, 20.
- non 1966. *Brodieia bayani* (Dumortier).– Kotteck, pl. 2, fig. 4.
- ? 1966. *Brodieia bayani* (Dumortier).– Behmel & Geyer, pl. 1, figs 7-8.
- ? 1967. *Brodieia bayani* (Dumortier).– Geczy, pl. fig. 6.
- non 1969. *Brodieia bayani* (Dumortier).– Gallitelli Wendt, p. 44, fig. 9.
1972. *Pseudomercaticeras bayani* (Dumortier).– Guex, pl. 4, fig. 4.
- non 1975. *Brodieia* gr. *bayani* (Dumortier).– Venturi, pl. 29, fig. 1.
- non 1976. *Gruneria*? *bayani* (Dumortier).– Gabilly, p. 177, pl. 34, figs 2-3.
1979. *Brodieia bayani* (Dumortier).– Richter, p. 99, fig. 110.
1986. *Pseudomercaticeras* (*Crassicerases*) *bayani* (Dumortier).– Elmi *et al.*, p. 96, pl. 1, figs 1-6.
1993. *Pseudomercaticeras bayani* (Dumortier).– Elmi & Rulleau, pl. 1, figs 7-8.
1993. *Pseudomercaticeras* (*Crassicerases*) *bayani* (Dumortier).– Rulleau, pl. 34, figs 9-14.

1993. *Pseudomercaticeras bayani* (Dumortier).– Sciau, pl. 13, figs 4-5.
1998. *Pseudomercaticeras* (*Crassicerases*) *bayani* (Dumortier).– Rulleau *et al.*, p. 62, pl. 8, figs 2-4.
2001. *Pseudomercaticeras* (*Crassicerases*) *bayani* (Dumortier).– Rulleau *et al.*, pl. 10, fig. 6.
2002. *Pseudomercaticeras bayani* (Dumortier).– Fauré, p. 722, pl. 17, fig. 14.
2006. *Pseudomercaticeras* (*Crassicerases*) *bayani* (Dumortier).– Rulleau, p. 74, pl. 24, figs 4-7; pl. 25, fig. 1.
2011. *Crassicerases* gr. *bayani* (Dumortier).– Lacroix, p. 214, pl. 84, figs 2-4.
2017. *Crassicerases bayani* (Dumortier).– Jattiot *et al.*, p. 173, pl. I, fig. 5.

Type de l'espèce: Néotype (FSL 299685) désigné par Elmi *et al.* (1986, pl. 1, fig. 2).

Matériel étudié: Une quarantaine d'exemplaires provenant de la région lyonnaise (Mont d'Or, Beaujolais méridional, St Quentin-Fallavier-La Verpillière), ce qui, comparé aux milliers d'ammonites du Toarcien moyen récoltées dans les mêmes gisements, illustre bien la rareté de l'espèce. Une vingtaine d'autres spécimens, originaires d'autres régions de France et figurés par différents auteurs ou détenus dans des collections publiques ou privées, ont également été examinés.

Description: D'après Dumortier (1874), coquille comprimée, carénée, à ombilic médiocre, tours peu convexes sur les flancs, côtes peu flexueuses, groupées par deux ou trois à partir de tubercules allongés. Les côtes qui deviennent plus fortes en haut des flancs se portent alors fortement en avant en atteignant le contour extérieur déprimé, sur lequel la carène étroite est accompagnée de deux petits sillons.

Les deux figurations de Dumortier (1874) rendent bien compte du changement de morphologie de l'espèce au cours de l'ontogenèse. L'individu adulte, déterminé par cet auteur comme étant un *Mercaticeras mercati* montre, avec la tendance au déroulement du dernier tour, le changement de l'ornementation, les côtes devenant plus fortes et moins souvent réunies. L'épaisseur des tours s'accroît plus vite que leur hauteur et les sillons péricarénaux sont plus fortement marqués. La ligne de suture est très peu découpée (Fig. 6).

Discussion: *Pseudocrassicerases bayani* n. gen. est un taxon spécifiquement nord-ouest européen relativement morphologiquement variable. Selon Elmi *et al.* (1986), les *Crassicerases* maghrebo-italiens ont une section moins quadratique et moins profondément bisulquée ainsi qu'une ornementation encore moins flexueuse que leurs contemporains nord-ouest européens. Malgré une variabilité intraspécifique très marquée, aucun spécimen téthysien ne peut être indubitablement inclus dans l'espèce *P. bayani* n. gen. Ainsi, de nombreuses autres citations, qui se sont révélées infondées, sont le fait d'auteurs italiens (e.g., Bellini, 1900; Fucini, 1919; Mitzopoulos, 1930; Merla, 1932; Pinna, 1960; Venturi, 1975). Ces

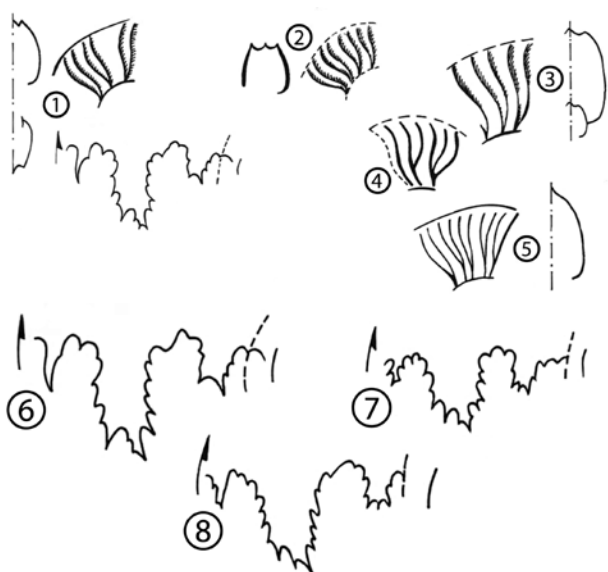


Fig. 6: Lignes de suture, section et ornementation des Mercaticeratinae (d'après Elmi *et al.*, 1986) - 1: *Pseudocrassicerus bayani* (Dumortier, 1874) n. gen., néotype; 2 et 8: *Pseudocrassicerus frantzi* (Reynès, 1868) n. gen.; 3 et 4: *Merlaites gradata* (Merla, 1932), Maroc; 5: *M. alticarinata* (Merla, 1932); 6: *P. bayani* n. gen.; 7: *P. bayani* n. gen., topotype.

citations concernent en fait pour la plupart des espèces appartenant au genre *Merlaites*.

Pseudocrassicerus praegrunei (Monestier, 1931) n. gen. diffère de *P. bayani* n. gen. par sa coquille plus involute et comprimée et ses côtes beaucoup moins flexueuses. *Pseudocrassicerus frantzi* (Reynès, 1868) n. gen., différemment interprétée suivant les auteurs, présente semble-t-il une coquille plus évoluée et comprimée et des côtes un peu moins flexueuses et moins fréquemment réunies, des formes intermédiaires étant cependant difficilement attribuables à l'une ou l'autre de ces espèces.

Pseudocrassicerus bayani n. gen. présente une remarquable convergence morphologique avec certaines *Gruneria*, genre appartenant à une autre sous-famille d'Hildoceratidae (Grammoceratinae) et à un autre niveau stratigraphique (Toarcien supérieur). Les différences entre ces deux groupes ont été analysées dans un article de Elmi *et al.* (1986).

Répartition biostratigraphique: Toarcien moyen, partie inférieure de la sous-zone à Variabilis [niveau bien repéré à Belmont (région lyonnaise) et à Airvault (Deux-Sèvres)], alors que Guex (1972) situe ses exemplaires dans la partie supérieure de cette même sous-zone.

Répartition géographique: *Pseudocrassicerus bayani* n. gen. est une espèce rare partout. La plupart des spécimens connus proviennent de la région lyonnaise (gisements du Mont d'Or, du Beaujolais méridional et Isère), recueillis en très petit nombre, parmi des milliers d'ammonites du même niveau. Il est d'ailleurs remarquable que la plupart des spécimens conservés dans les

collections anciennes proviennent de Saint-Romain-au-Mont-d'Or où furent exploitées des mines de fer. Dans les Causses, le pourcentage est encore plus faible et tous les autres sites ne peuvent faire état que d'un ou deux exemplaires, à commencer par Airvault (Deux-Sèvres), station la plus septentrionale connue, où un seul *P. bayani* n. gen. a été trouvé récemment (Jattiot *et al.*, 2017). Aucun exemplaire n'a été cité dans la moitié nord de la France, en Angleterre et de façon plus surprenante en Espagne du Nord.

***Pseudocrassicerus frantzi* (Reynès, 1868) n. gen.**

Pl. III, figs 1-6

- 1868. *Ammonites frantzi* Reynès, p. 103, pl. 5, fig. 6.
- non 1867-1881. *Ammonites comensis* (von Buch), forma VI.—Meneghini, p. 28, pl. 8, fig. 7.
- ? 1884. *Harpoceras frantzi* (Reynès).—Haug, p. 354.
- 1931. *Hildoceras frantzi* (Reynès).—Monestier, p. 18, pl. 5, fig. 10.
- 1931. *Hildoceras comense* (von Buch).—Monestier, p. 18, pl. 5, fig. 9.
- non 1931. *Hildoceras cf. mercati* (Hauer).—Monestier, p. 15, pl. 5, fig. 3.
- non 1932. *Pseudomercaticeras frantzi* (Reynès).—Merla, p. 39, pl. 5, fig. 12.
- non 1963. *Pseudomercaticeras frantzi* (Reynès).—Pinna, p. 84, pl. 11, figs 8, 10-11, 13.
- non 1966. *Pseudomercaticeras frantzi* (Reynès).—Kottek, pl. 7, fig. 6.
- non 1998. *Pseudomercaticeras frantzi* (Reynès).—Parisi *et al.*, pl. 3, fig. 7.
- 1972. *Pseudomercaticeras frantzi* (Reynès).—Guex, pl. 4, figs 5-6.
- non 1972. *Pseudomercaticeras cf. frantzi* (Reynès).—Venturi, pl. 42, fig. 8; pl. 41, fig. 20.
- ? 1974. *Pseudomercaticeras aff. frantzi* (Reynès).—Goy, pl. 84, fig. 4.
- ? 1986. *Pseudomercaticeras frantzi* (Reynès).—Elmi *et al.*, pl. 1, fig. 7.
- ? 1987. *Pseudomercaticeras aff. frantzi* (Reynès).—Elmi & Benshili, pl. 1, fig. 4.
- 1990. *Pseudomercaticeras frantzi* (Reynès).—Goy & Martinez, p. 25.
- p 1993. *Pseudomercaticeras frantzi* (Reynès).—Sciau, pl. 13, figs 2-3 seules.
- non 1993. *Pseudomercaticeras aff. frantzi* (Reynès).—Rulleau, pl. 35, figs 3-4.
- ? 1997. *Pseudomercaticeras frantzi* (Reynès).—Cassel, pl. 11, fig. 5.
- non 1997. *Pseudomercaticeras cf. frantzi* (Reynès).—Jakobs, pl. 13, figs 4-7.
- non 2006. *Pseudomercaticeras aff. frantzi* (Reynès).—Rulleau, pl. 24, fig. 6.
- ? 2011. *Pseudomercaticeras* sp. aff. *frantzi* (Reynès).—Enay, p. 96, fig. 7/2.
- ? 2011. *Pseudomercaticeras aff. frantzi* (Reynès).—Lacroix, p. 210, pl. 83, fig. 12.
- ? 2015. *Pseudomercaticeras frantzi* (Reynès).—Kovacs, pl. 2, fig. 7.

Holotype : Spécimen figuré dans Reynès (1868, pl. 5, fig. 6).

Matériel étudié : Parmi les Mercaticeratinae recueillis à Belmont ou ceux figurés d'autres régions, à peine une douzaine de spécimens peuvent être attribués vraisemblablement à cette espèce.

Description : Le type de Reynès (1868) n'a pu être retrouvé et nous ne disposons donc que de la figure originelle (Pl. III, fig. 1) qui représente une ammonite de petite taille, évolutive et relativement comprimée, aux tours de section subtrapézoïdale, un peu plus haute que large. L'aire ventrale relativement étroite est bisulquée. Les côtes fortes et légèrement flexueuses sont simples et les tubercules inexistantes. Il s'agit d'un exemplaire juvénile dont on ne connaît pas le développement ultérieur.

Discussion : Comparé aux topotypes de diamètre équivalent de *P. bayani* n. gen., *P. frantzi* n. gen. en diffère nettement par la croissance plus lente des premiers tours, et sa moindre épaisseur, l'absence de fasciculation des côtes et leur plus faible densité. Cependant, quelques exemplaires, un peu plus évolutives et comprimées que la moyenne des *P. bayani* n. gen., mais montrant quelques côtes réunies à partir de légers tubercules semblent intermédiaires entre les deux espèces. Finalement, bien peu de figurations ultérieures d'ammonites de cette taille semblent correspondre à l'espèce de Reynès (1868).

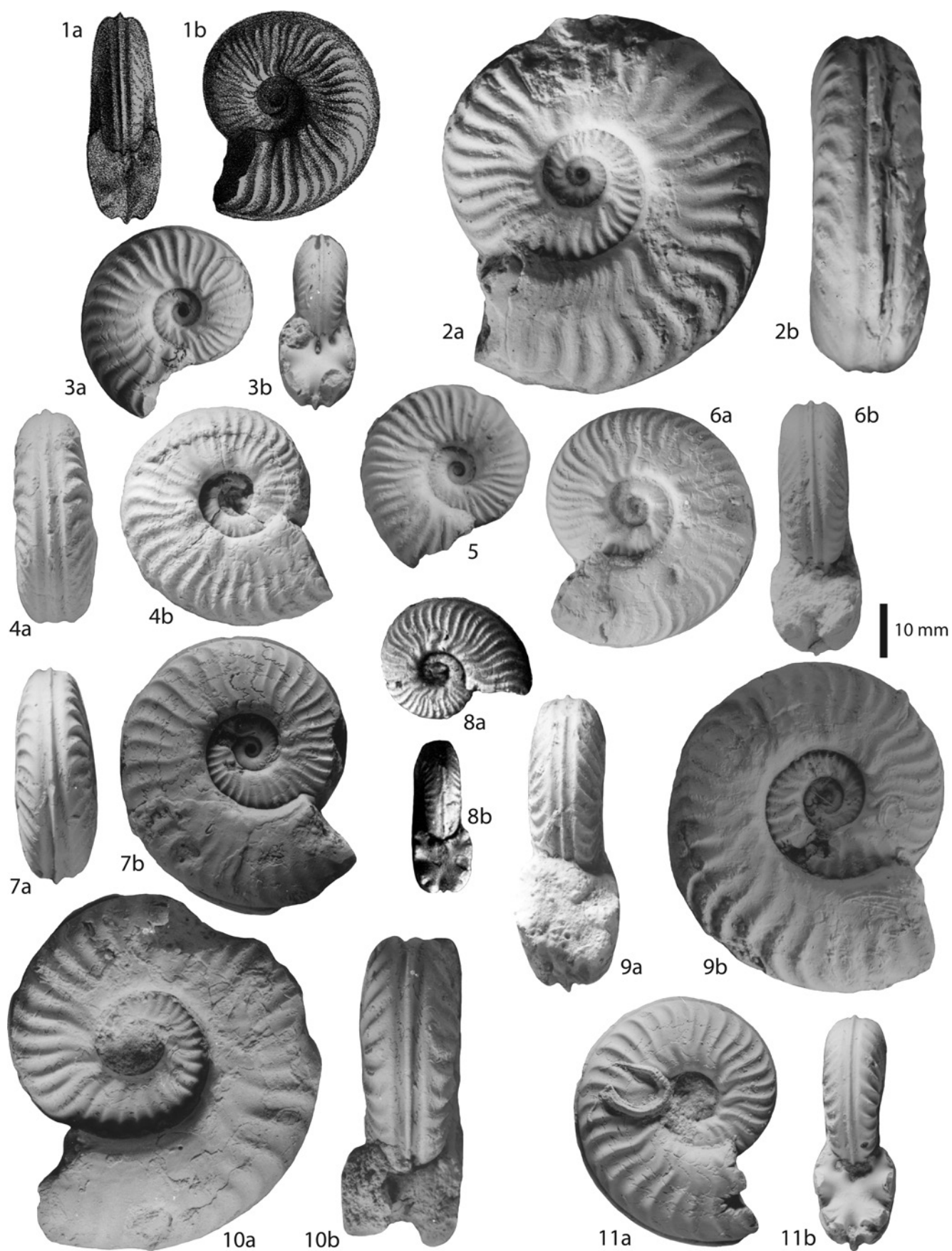
Assimilée par les auteurs italiens à l'une des interprétations de l'*Ammonites comensis* par Meneghini (1867-1881 ; dont Merla, 1932, pl. 5, fig. 12 a refiguré le type), l'espèce de Reynès (1868) en diffère nettement par

Les indications suivantes accompagnent les figures :

- N° du fossile dans la collection considérée : ML (Centre d'Etude et de conservation des collections du Musée des Confluences) ; FSL (Université Claude Bernard) ; PF (Musée de l'Espace Pierres Folles).
- Nom du collecteur, position stratigraphique et provenance géographique du fossile.
- Mensurations en mm : D (diamètre mesuré), H (hauteur du tour), E (épaisseur du tour), O (largeur de l'ombilic), N (nombre de côtes sur un demi tour).

Planche I

- Fig. 1a, b : *Pseudocrassiceras bayani* (Dumortier, 1874) n. gen. Figure originale de Dumortier (*Ammonites bayani* : 1874, pl. 16, figs 7-8). L'exemplaire correspondant (holotype), provenant de Saint-Romain-au-Mont-d'Or (Rhône), n'a pas été retrouvé. Dumortier (1874) en donne les dimensions suivantes :
à D=45 ; H=18,9 (0,42) ; E=16 (0,37) ; O= 12 (0,27) ; N=19.
- Fig. 2a, b : *Pseudocrassiceras bayani* (Dumortier, 1874) n. gen. Spécimen ML 2000 9018 A (coll. Dumortier), exemplaire adulte de Saint-Romain-au-Mont-d'Or (Rhône) figuré par Dumortier (1874, pl. 15, fig. 3-4) sous le nom de *Ammonites mercati* Hauer, 1856.
à D=75 ; H=27 (0,36) ; E=25 (0,33) ; O=25 (0,33) ; N=18
à D=58 ; H=25 (0,43) ; E=21 (0,36) ; O=17 (0,29) ; N=16
- Fig. 3a, b : *Pseudocrassiceras bayani* (Dumortier, 1874) n. gen. Psm 3 (coll. J. Igolen), zone à Variabilis, Belmont (Rhône).
à D=35 ; H= (0,42) ; E=13 (0,37) ; O=10 (0,28) ; N=16
- Fig. 4a, b : *Pseudocrassiceras bayani* (Dumortier, 1874) n. gen. ML 20008852 (coll. Dumortier), Saint-Romain-au-Mont-d'Or (Rhône), topotype.
à D=45 ; H=18 (0,40) ; E=15 (0,33) ; O=13 (0,28) ; N=18
- Fig. 5 : *Pseudocrassiceras bayani* (Dumortier, 1874) n. gen. ML 20008802 (coll. Dumortier), La Verpillière (Isère).
à D=45 ; H=15 (0,33) ; E=14 (0,31) ; O=10 (0,22) ; N=19
- Fig. 6a, b : *Pseudocrassiceras bayani* (Dumortier, 1874) n. gen. PF Toa 117 (coll. J. Igolen), zone à Variabilis, Belmont (Rhône).
à D=50 ; H=19(0,38) ; E=17 (0, 34) ; O= 17 (0,34) ; N=22
à D=39 ; H=15 (0,38) ; E=14 (0,35) ; O=12 (0,30) ; N=19
- Fig. 7a, b : *Pseudocrassiceras bayani* (Dumortier, 1874) n. gen. FSL 169351 (coll. Rebours), Saint-Romain-au-Mont-d'Or (Rhône).
à D=55 ; H=21 (0,38) ; E=17 (0,30) ; O=19 (0,34) ; N=18
à D=42 ; H=16 (0,38) ; E=15 (0,35) ; O=12 (0,28) ; N=17
- Fig. 8a, b : *Pseudocrassiceras bayani* (Dumortier, 1874) n. gen. G 27 (coll. J. Guex), zone à Variabilis, Le Clapier (Aveyron), figuré par Guex (1972, pl. 4, fig. 6).
à D=28 ; H=11,6 ; E=10,6 ; O=8,5 ; N=19
- Fig. 9a, b : *Pseudocrassiceras bayani* (Dumortier, 1874) n. gen. FSL 10817, zone à Variabilis, Saint-Romain-au-Mont-d'Or (Rhône).
à D=64 ; H=22 (0,34) ; E=21 (0,32) ; O=24 (0,37) ; N=17
à D=51 ; H=18 (0,35) ; E=17 (0,33) ; O=16 (0,31) ; N=18
- Fig. 10a, b : *Pseudocrassiceras bayani* (Dumortier, 1874) n. gen. PF Toa 114 (coll. Barjot), Zone à Variabilis, Belmont (Rhône). Exemplaire complet, montrant un net déroulement du dernier tour.
à D=65 ; H=24 (0,36) ; E=? ; O=24 (0,36) ; N= 17
à D=58 ; H=20 (0,34) ; E=22c (0,37) ; O=20 (0,34) ; N=18
- Fig. 11a, b : *Pseudocrassiceras bayani* (Dumortier, 1874) n. gen. Psm 25 (coll. B. Rousselle), zone à Variabilis, Belmont (Rhône).
à D=46 ; H=19 (0,41) ; E=15 (0,32) ; O=14 (0,30) ; N=16



l'absence de tubercules nettement marqués et la rareté des côtes fasciculées. Il en est de même pour les exemplaires figurés sous le nom de *Pseudomercaticeras frantzi* par Pinna (1963, pl. 11, figs 8, 10, 11, 13), Kottek (1966, pl. 7, fig. 6), Venturi (1972, pl. 41, fig. 20; pl. 42, fig. 8), Parisi *et al.* (1998, pl. 3, fig. 7). Paradoxalement, si le type de *Pseudocrassiceras frantzi* n. gen. s'éloigne des spécimens italiens figurés en *Pseudomercaticeras frantzi*, il semble plus proche des figurations d'autres *Pseudomercaticeras* méditerranéens (*P. rotaries* Merla, 1932, *P. parvilobum* Merla, 1932), ce qui confirme que l'origine des *Pseudocrassiceras* n. gen. est bien à rechercher parmi les *Pseudomercaticeras*.

En France, les seules figurations d'ammonites attribuées à cette espèce, assez rares, ont été données pour les Causses par Monestier (1931), Guex (1972) et Sciau (1993); pour la région lyonnaise, par Elmi *et al.* (1986), Rulleau (2006) et Lacroix (2011). L'interprétation de Guex pour des ammonites de petite taille (1972, pl. 4, figs 5, 6), retient surtout l'ouverture ombilicale un peu plus grande que chez *P. bayani* n. gen. et la costulation initiale bien moins dense. Si l'exemplaire figuré par Elmi *et al.* (1986, pl. 1, fig. 7) répond bien à ces critères, ce n'est pas le cas de l'un de ceux figurés par Rulleau en 2006 (pl. 24, fig. 6), dont la costulation des tours internes est bien plus dense, de même que chez celui figuré par Lacroix (2011, pl. 83, fig. 12).

Les exemplaires de plus grande taille attribués à *P. frantzi* n. gen. forment également un ensemble assez disparate. Il semble que l'on doive retenir uniquement les formes relativement comprimées et évolutées, bisulquées, différant du groupe de *P. bayani* n. gen. par l'absence de tubercules et de fasciculation des côtes. Cependant, les

exemplaires retenus comme *P. frantzi* n. gen. dans ce travail (Pl. III) sont d'aspect très différent de l'ammonite marocaine attribuée à la même espèce par Elmi & Benshili (1987) ou de celle figurée par Kovacs (2015).

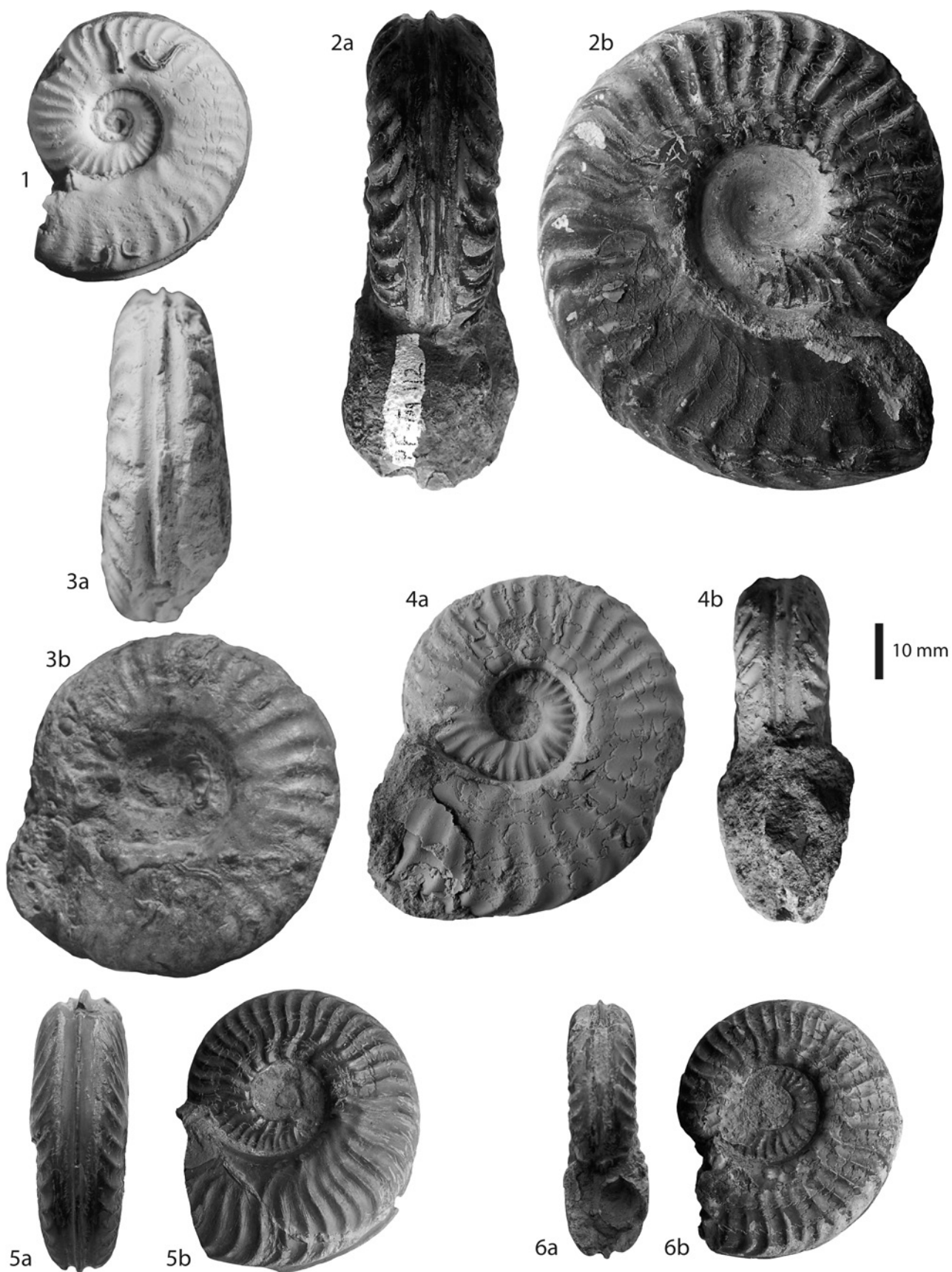
L'exemplaire de «*Hildoceras cf. mercati*» de Monestier (1931, pl. 5, fig. 3) a été interprété par Guex (1972) comme un *Pseudomercaticeras frantzi*, mais il s'écarte nettement des normes de l'espèce par sa costulation plus vigoureuse et sa plus forte involution qui nous a amenés à le rapprocher de *P. praegrunei* n. gen.

Répartition biostratigraphique: Alors que les *Pseudomercaticeras* du secteur méditerranéen sont cantonnés, d'après Venturi *et al.* (2010), dans la zone à Bifrons, les morphotypes attribués à *P. frantzi* n. gen. sont recueillis en France à la base de la zone à Variabilis, bien que Reynès (1868) place son espèce dans la zone à Bifrons et Goy (1974), en Espagne, au sommet de la sous-zone à Variabilis. Kovacs (2015) situe ses exemplaires dans l'horizon à Semipolitum et dans l'horizon à Clausa (base de la zone à Gradata).

Répartition géographique: Les exemplaires cités sous ce nom en Italie ou en Grèce n'appartiennent sans doute pas à l'espèce de Reynès (1868). L'exemplaire marocain figuré par Elmi & Benshili (1987) et l'exemplaire hongrois de Kovacs (2015) semblent être les seules exceptions fiables en province méditerranéenne, encore qu'ils proviennent de secteurs de transition où le mélange des faunes est avéré. En France, l'espèce est présente dans les Causses et la région lyonnaise où elle reste cependant rare. Elle a également été citée en Espagne du Nord (chaînes ibériques) par Goy (1974) et Goy & Martinez (1990).

Planche II

- Fig. 1: *Pseudocrassiceras bayani* (Dumortier, 1874) n. gen. Psm 4 (coll. J. Igolen), zone à Variabilis, Belmont (Rhône).
à D=50; H=18 (0,36); E=15 (0,30); O=17 (0,34); N=19
à D=36; H=15(0,41); E=?; O=11 (0,30); N=18
- Fig. 2a, b: *Pseudocrassiceras bayani* (Dumortier, 1874) n. gen. PF Toa 112 (coll. N. Andreoni), zone à Variabilis, Belmont (Rhône).
Exemplaire complet de très grande taille.
à D=95; H=40 (0,41); E=30c (0,32); O=28 (0,30); N=17
à D=72; H=30 (0,40); E=28 (0,38); O=22 (0,30); N=17
- Fig. 3a, b: *Pseudocrassiceras* aff. *bayani* (Dumortier, 1874) n. gen. PF Toa 893 (coll. L. Rulleau), La Roche, Saint-Didier-au-Mont-d'Or (Rhône). Exemplaire à costulation plus grossière, se rapprochant de *P. arbaulti*.
à D=60; H=22 (0,36); E=22 (0,36); O=20 (0,33); N=16
- Fig. 4a, b: *Pseudocrassiceras bayani* (Dumortier, 1874) n. gen. UBGD 279200 (coll. R. Jattiot), sous-zone à Variabilis, carrière d'Airvault (Deux-Sèvres).
à D=67,5; H=26,8 (0,40); E=24,2 (0,36); O=21,4 (0,32); N=16
- Fig. 5a, b: *Pseudocrassiceras bayani* (Dumortier, 1874) n. gen. PF Toa 944 (coll. M. Gouttenoire), zone à Variabilis, Belmont (Rhône), x 1
à D=56; H=23 (0,41); E=17 (0,30); O=19 (0,34); N=19
à D=44; H=20 (0,45); E=15 (0,34); O=13 (0,29); N=17
- Fig. 6a, b: *Pseudocrassiceras bayani* (Dumortier, 1874) n. gen. PF Toa 947 (collection J. Arbault), zone à Variabilis, Belmont (Rhône).
à D=53; H=19 (0,35); E=17 (0,32); O=15 (0,28); N=17
à D=42; H=17 (0,40); E=15 (0,35); O=13 (0,30); N=17



Pseudocrassicerias praegruneri* (Monestier, 1931)*n. gen.**

Pl. IV, figs 1-5

1931. *Hildoceras comense* (von Buch) var. *praegruneri* n. var. – Monestier, p. 17, pl. 5, fig. 12; pl. 9, fig. 1.
- ? 1931. *Hildoceras* cf. *mercati* (Hauer). – Monestier, pl. 5, fig. 3.
1972. *Pseudomercaticeras praegruneri* (Monestier). – Guex, p. 626.
- ? 1974. *Pseudomercaticeras* aff. *grunowi* (Dumortier). – Goy, pl. 84, fig. 6.
- ? p 1993. *Pseudomercaticeras frantzi* (Reynès). – Sciau, pl. 13, fig. 1.
2006. *Pseudomercaticeras* aff. *praegruneri* (Monestier). – Rulleau, pl. 25, fig. 2.
2011. *Pseudomercaticeras* aff. *praegruneri* (Monestier). – Lacroix, p. 211, pl. 83, fig. 13.

Holotype: Spécimen figuré dans Monestier (1931, pl. 5, fig. 12).

Matériel étudié: En dehors de l'holotype, seuls deux spécimens de la région lyonnaise, un des Causses et un exemplaire espagnol peuvent être rapprochés de cette rare espèce.

Description: Coquille relativement involute et comprimée, à tours plus hauts que larges, flancs légèrement bombés et aire ventrale tabulée, mais non nettement bisulquée. Côtes très légèrement flexueuses, subrectiradiées et groupées par deux ou trois près du rebord ombilical.

Discussion: Par sa morphologie très particulière, cette espèce est plus proche de certains *Pseudomercaticeras*, mais s'écarte de ce genre par sa position stratigraphique. *Pseudocrassicerias praegruneri* n. gen. diffère essentiellement de *P. frantzi* n. gen. ou *P. bayani* n. gen. par ses tours adultes croissant plus rapidement en hauteur qu'en

largeur et sa région ventrale faiblement ou pas du tout bisulquée. Cette espèce peut aussi évoquer les *Merlaites* qui sont cependant plus comprimées et plus largement ombiliquées.

Répartition biostratigraphique: Zone à Variabilis.

Répartition géographique: Connue uniquement dans les Causses et la région lyonnaise, et peut être en Espagne du Nord, cette rare espèce n'a pas été signalée dans la province méditerranéenne.

***Pseudocrassicerias arbaulti* n. gen. n. sp.**

Pl. V, figs 1-9

- ? 1931. *Hildoceras mercati* Hauer. – Monestier, pl. 5, fig. 3.
1974. *Crassicerias canavarii* Franceschi in Merla. – Goy, pl. 84, fig. 1.
- ? 1974. *Crassicerias canavarii* Franceschi in Merla. – Goy, pl. 84, fig. 3.
1993. *Pseudomercaticeras* gr. *canavarii-dimorphum* Merla. – Rulleau, pl. 35, figs 6-7.
2006. *Crassicerias* aff. *canavarii* Merla. – Rulleau, pl. 24, figs 8, 10.
2006. *Crassicerias* aff. *dimorphum* Merla. – Rulleau, pl. 24, fig. 9.
2011. *Crassicerias* aff. *canavarii* Merla. – Lacroix, p. 213, pl. 83, fig. 14.

Origine du nom: De Jean Arbault, secrétaire de la section Géo-Paléo Lafarge.

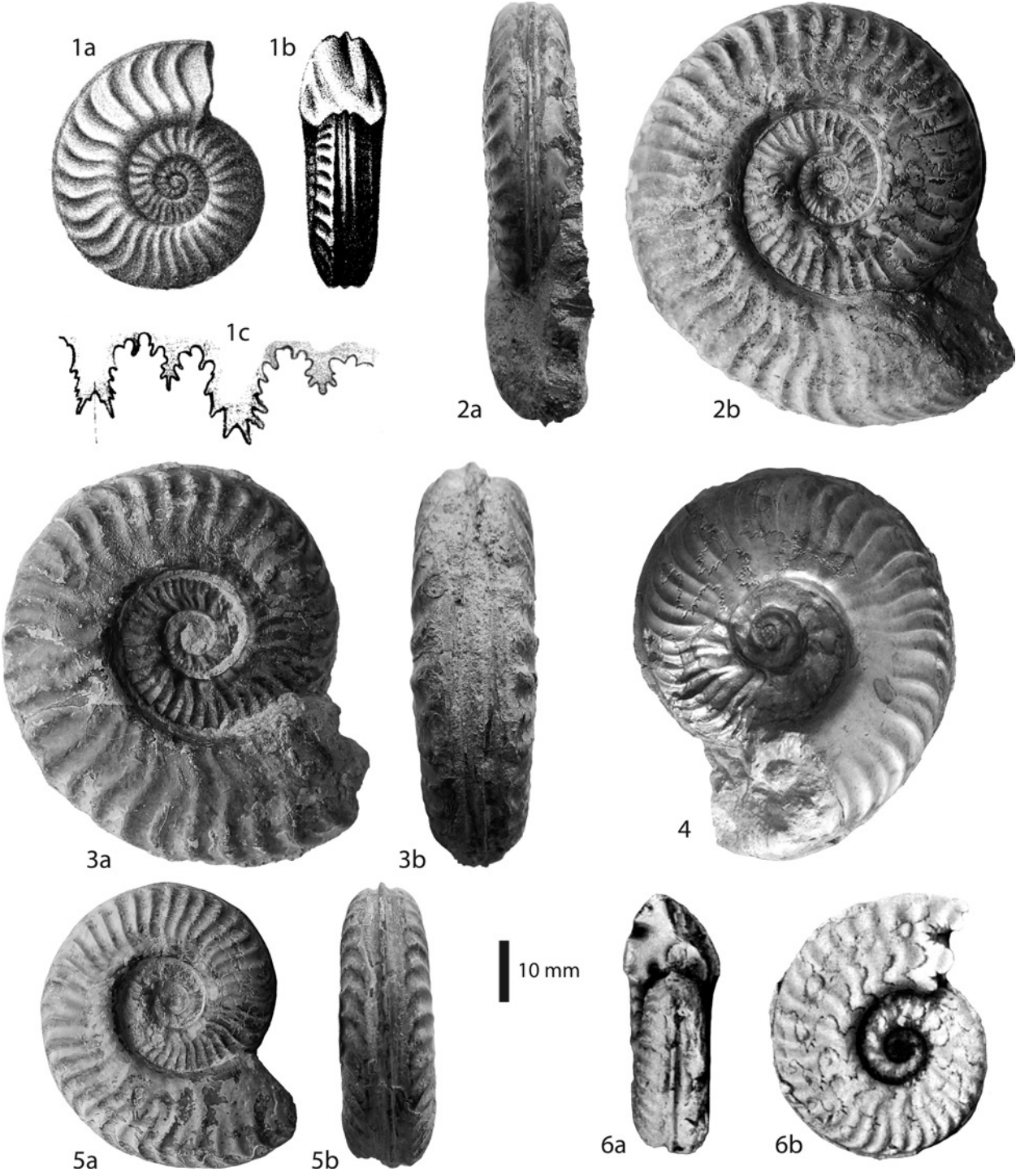
Holotype et paratype: PF Toa 946 (coll. Arbault), zone à Variabilis, Belmont (Rhône) – paratype: PF Toa 118.

Matériel étudié: Six exemplaires provenant de Belmont (Rhône), deux exemplaires espagnols figurés par Goy (1974) et un exemplaire des Causses figuré par Monestier (1931).

Diagnose: Ammonites épaisses et évolutives, à section

Planche III

- Fig. 1a-c: *Pseudocrassicerias frantzi* (Reynès, 1868) n. gen. Figure originale de Reynès (1868, pl. 5, fig. 6a-c). L'exemplaire correspondant (holotype) n'a pas été retrouvé.
à D=40; H=15 (0,37); E=14 (0,35); O=17 (0,42); N=14 (dimensions prises sur la figure)
- Fig. 2a, b: *Pseudocrassicerias frantzi* (Reynès, 1868) n. gen. PF Toa 115 (coll. D. Lagardette), zone à Variabilis, Belmont (Rhône).
à D=77; H=28 (0,39); E=19c (0,26); O=34 (0,48); N=21
à D=62; H=22 (0,35); E=16 (0,26); O=22 (0,35); N=21
- Fig. 3a, b: *Pseudocrassicerias frantzi* (Reynès, 1868) n. gen. PF Toa 887 (coll. L. Rulleau), zone à Variabilis, Belmont (Rhône).
à D=81; H=30 (0,37); E=23 (0,28); O=31 (0,38); N=17
à D=65; H=25 (0,38); E=20 (0,30); O=22 (0,34); N=18
- Fig. 4: *Pseudocrassicerias frantzi* (Reynès, 1868) n. gen. Psm 53 (coll. P. A. Dechavanne), zone à Variabilis, Pouilly-sous-Cahar-lieu (Loire).
à D=70; H=20 (0,28); E=17c (0,22); O=28 (0,40); N=20
à D=50; H=18 (0,36); E=13c (0,26); O=18 (0,36); N=19
- Fig. 5a, b: *Pseudocrassicerias frantzi* (Reynès, 1868) n. gen. PF Toa 943 (coll. M. Gouttenoire), zone à Variabilis, Belmont (Rhône).
à D=55; H=20 (0,36); E=18c (0,32); O=23 (0,42); N=19
à D=42; H=17 (0,40); E=16 (0,38); O=15 (0,35); N=17
- Fig. 6a, b: *Pseudocrassicerias frantzi* (Reynès, 1868) n. gen. G 28 (coll. J. Guex), zone à Variabilis, Le Clapier (Aveyron), figuré par Guex (1972, pl. 4, fig. 5).
à D=45; H=16 (0,35); E=?; O=15,8 (0,35); N=15



quadratique et région ventrale large et bisulquée, surtout remarquables par leurs côtes simples, vigoureuses et espacées, très peu flexueuses, sauf au stade juvénile.

Discussion : C'est avec les *Crassiceras* italiens décrits par Merla (1932) que cette nouvelle espèce présente le plus d'affinités, et en particulier avec *C. canavarii* (Merla, 1932, fig. 8a, b), espèce à laquelle nous avons d'abord attribué nos exemplaires. Cependant, *Pseudocrassiceras arbaulti* n. gen. n. sp. s'en sépare nettement par sa section plus quadratique et ses côtes plus fortes et non rétroversées.

Les exemplaires regroupés sous ce nouveau nom présentent une grande variabilité. Ainsi, le spécimen PF Toa 894 (Pl. V, fig. 1) avec un enroulement et une épaisseur conformes à l'holotype, s'en distingue par une costulation moins grossière proche de celle de *Pseudocrassiceras frantzi* n. gen., de même que l'exemplaire Psm 27 (Pl. V, fig. 2). Les ammonites Psm 54 et PF Toa 118 (Pl. V, figs 5, 6) présentent des côtes plus flexueuses, la seconde ayant d'abord été rapprochée (Rulleau, 2006) de *Crassiceras dimorphum* (Merla, 1932, figs 11, 12), mais présente une costulation moins dense et plus vigoureuse. L'ammonite figurée par Goy (1974, pl. 84, fig. 3) en est très proche, alors qu'un autre exemplaire (pl. 84, fig. 1) peut sans problème être assimilé à notre nouvelle espèce. Enfin, l'«*Hildoceras mercati*» de Monestier (1931, pl. 5, fig. 3) semble intermédiaire entre *P. arbaulti* n. gen. n. sp. et *P. frantzi* n. gen.

Répartition biostratigraphique : Sous-zone à Variabilis, mais semble-t-il au-dessus du groupe de *Pseudocrassiceras bayani* n. gen.

Répartition géographique : En France, *Pseudocrassiceras arbaulti* n. gen. n. sp. n'a été recueillie que dans la région lyonnaise. Mais deux ammonites figurées

par Goy (1974) en Espagne du Nord peuvent être rapprochées de cette espèce.

Pseudocrassiceras sp. indet.

Pl. IV, fig. 6.

2006. *Crassiceras* aff. *latum* Merla. – Rulleau, pl. 25, fig. 3.

Description et comparaisons : D'abord attribuée avec doute à *Crassiceras latum* Merla, 1932, cette ammonite épaisse et involute, trouvée en exemplaire unique, s'en distingue par ses flancs arrondis et ses côtes plus fines et plus nombreuses. Aucune autre figuration ne semble pouvoir en être rapprochée.

Répartition biostratigraphique : Zone à Variabilis.

Répartition géographique : Carrières Lafarge à Belmont (Rhône).

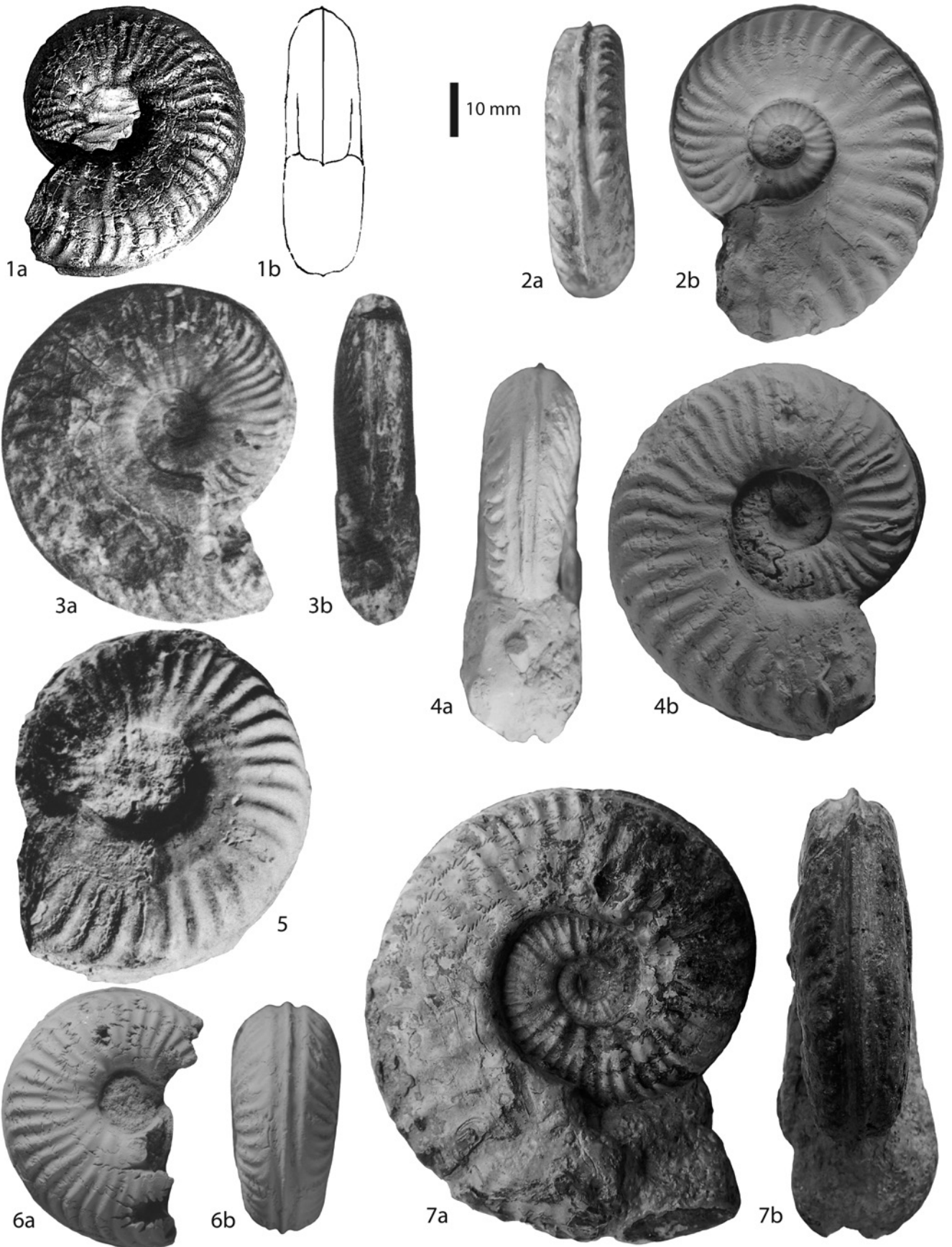
3. DISCUSSION

Origine et évolution des *Pseudocrassiceras* n. gen.

Le groupe des *Pseudocrassiceras* n. gen. ci-dessus défini apparaît brusquement à la base de la zone à Variabilis de la province nord-ouest européenne (Figs 1, 2) et se démarque nettement par ses caractères morphologiques des Mercaticeratinae méditerranéens contemporains (*Pseudomercaticeras*, *Crassiceras* et *Merlaites*), dont aucun représentant indubitable n'a été retrouvé en France. Puis les *Pseudocrassiceras* n. gen. disparaissent avant la sous-zone à Illustis, occupant donc un espace temporel bien plus réduit que leurs homologues méditerranéens. Si les espèces présentes dans la partie occidentale de la province nord-ouest européenne étaient les mêmes que

Planche IV

- Fig. 1a, b: *Pseudocrassiceras praegrunei* (Monestier, 1931) n. gen. Holotype figuré par Monestier (1931, pl. 5, fig. 12), sous le nom de *Hildoceras comense* var. *praegrunei*, « zone à Harpoceras bicarinatum » (= zone à Variabilis, *pro parte*), Le Guilhomard (Aveyron).
à D=52; H=24 (0,46); E=15 (0,28); O=13 (0,25); N=21 (dimensions données par Monestier, 1931)
- Fig. 2a, b: *Pseudocrassiceras praegrunei* (Monestier, 1931) n. gen. PF Toa 988 (coll. J.P. Prandini), zone à Variabilis, Belmont.
à D=60; H=27 (0,41); E=18 (0,30); O=16 (0,26); N=18
- Fig. 3a, b: *Pseudocrassiceras* aff. *praegrunei* (Monestier, 1931) n. gen. Exemplaire figuré par Sciau (1993, pl. 13, fig. 1) en tant que *Pseudomercaticeras frantzi* Reynès (1868), zone à Variabilis, Le Clapier (Aveyron). Morphotype à côtes fines.
à D=60; H=25 (0,41); E=15 (0,25); O=19 (0,31)
- Fig. 4a, b: *Pseudocrassiceras* aff. *praegrunei* (Monestier, 1931) n. gen. FSL 21 (coll. de Riaz), Saint-Romain-au-Mont-d'Or (Rhône).
à D=74; H=28 (0,37); E=21 (0,28); O=26 (0,35); N=19
à D=53; H=21 (0,39); E=18 (0,33); O=17 (0,32); N=18
- Fig. 5: *Pseudocrassiceras* aff. *praegrunei* (Monestier, 1931) n. gen. Exemplaire figuré par Goy (1974, pl. 84, fig. 6), zone à Variabilis?, attribué à *Pseudomercaticeras* aff. *grunowi* (Dumortier, 1874), Maranchon (Espagne).
à D=64; H=35 (0,55); E=?; O=25 (0,39); N=17
- Fig. 6a, b: *Pseudocrassiceras* n. gen. sp. indet. PF Toa 119 (coll. L. Rulleau), zone à Variabilis, Belmont (Rhône).
à D=42; H=20 (0,44); E=22 (0,48); O=10 (0,22); N=20
- Fig. 7a, b: *Pseudocrassiceras bayani* (Dumortier, 1874) n. gen. Psm 57 (coll. M. Gouttenoire), zone à Variabilis, Belmont (Rhône). Exemplaire complet de très grande taille.



celles recueillies dans la province méditerranéenne, on pourrait admettre une période de communication accrue, mais à sens unique (pas d'*Haugia* ni de *Catacoeloceras* en secteur méditerranéen) et les *Pseudocrassiceras* n. gen., dont la séparation générique n'aurait alors plus lieu d'être, seraient des migrants occasionnels. Mais cette hypothèse est infirmée par les différences existant entre les deux groupes, malgré des ressemblances morphologiques certaines. Il existe également des différences d'âge entre les deux groupes pour autant que l'on puisse en juger à cause de l'imprécision des données stratigraphiques concernant les espèces méditerranéennes. Par ailleurs, il est exclu de rechercher un ancêtre au groupe de *P. bayani* n. gen. parmi les genres ayant vécu dans la partie occidentale de la province nord-ouest européenne à la même époque ou légèrement avant : nous ne pourrions retenir ni les *Hildoceras*, ni les Harpoceratinae (*Pseudolioceras* ou *Osperleioceras*), ni évidemment les Dactylioceratinae. Et, entre les *Hildaites* de la zone à Serpentinum, également présents dans la partie occidentale de la province nord-ouest européenne, et les premiers *Pseudocrassiceras* n. gen. existe un hiatus que ne vient combler aucune forme intermédiaire.

Compte tenu des caractères originaux des *Pseudocrassiceras* n. gen., une deuxième possibilité nous semble plus crédible, celle d'un développement dans la province nord-ouest européenne d'un rameau autochtone indépendant, parallèle à une partie des genres méditerranéens. Cependant, la question reste posée de l'ancêtre, indubitablement méditerranéen de ce rameau, puisque dès son apparition en France le genre *Pseudocrassiceras*

nov. est représenté à la base de la sous-zone à Variabilis, voire même au sommet de la sous-zone à Semipolitum, par deux espèces n'existant vraisemblablement pas en Italie : *P. bayani* n. gen. et *P. frantzi* n. gen. Cette dernière espèce, encore proche des *Pseudomercaticeras*, et même si elle ne se trouve pas en secteur méditerranéen, désigne les *Pseudomercaticeras* comme les ancêtres directs du genre *Pseudocrassiceras* nov. Il est cependant étonnant qu'aucun membre du groupe des *Pseudomercaticeras* ne se retrouve en France, le changement de taxon se faisant de façon abrupte, sans doute sous l'influence d'un milieu différent et reproduisant la variabilité des *Crassiceras*. L'origine méditerranéenne des *Pseudocrassiceras* n. gen. étant admise, il reste donc à imaginer le scénario de leur passage dans la partie occidentale de la province nord-ouest européenne et en fait, bien que la première soit la plus probable, quatre hypothèses sont envisageables :

1. Migration à partir des Apennins, vers le sud-est de la France (Fig. 7), mais à quel niveau : zone à Bifrons ou zone à Variabilis ? Et à partir de quelle espèce ? Puis extension vers le sud du Massif Central, le Centre-ouest et les chaînes ibériques (mais apparemment synchronisme de l'apparition de *P. bayani* n. gen. dans ces différentes régions).
2. Migration à partir de l'Espagne du Sud (chaînes bétiques ; Fig. 7) où se retrouvent les faunes méditerranéennes de Mercaticeratinae, puis arrivée en France via l'Espagne du Nord où se seraient produits les changements morphologiques. Cependant l'espèce *P. bayani* n. gen. n'a pas été repérée dans cette dernière région.

Planche V

Fig. 1a, b : *Pseudocrassiceras arbaulti* n. gen. n. sp. PF Toa 894 (coll. L. Rulleau), zone à Variabilis, Belmont (Rhône).

à D=64 ; H=22 (0,37) ; E=22 (0,37) ; O=24 (0,37) ; N=17

à D=52 ; H=19 (0,36) ; E=18 (0,35) ; O=16 (0,30) ; N=15

Fig. 2a, b : *Pseudocrassiceras* aff. *arbaulti* n. gen. n. sp.

PF Toa 987 (coll. J. P. Prandini), zone à Variabilis, Belmont (Rhône)

à D=55 ; H=20 (0,36) ; E=20 (0,36) ; O=20 (0,36) ; N=18

Fig. 3a, b : *Pseudocrassiceras arbaulti* n. gen. n. sp. PF Toa 946 (coll. J. Arbault), holotype, zone à Variabilis, Belmont (Rhône).

à D=53 ; H=21 (0,39) ; E=20 (0,37) ; O=20 (0,37) ; N=12

à D=38 ; H=18 (0,47) ; E=17 (0,44) ; O=14 (0,37) ; N=12

Fig. 4a, b : *Pseudocrassiceras arbaulti* n. gen. n. sp. Psm 22 (coll. M. Gouttenoire), cotype, zone à Variabilis, Belmont (Rhône).

à D=53 ; H=20 (0,37) ; E=21 (0,39) ; O=20 (0,37) ; N=12

à D=43 ; H=16 (0,37) ; E=18 (0,41) ; O=16 (0,37) ; N=12

Fig. 5a, b : *Pseudocrassiceras* aff. *arbaulti* n. gen. n. sp. PF Toa 989 (coll. P. Bouault), sous-zone à Variabilis, Charnay (Rhône).

à D=40 ; H=15 (0,37) ; E=17 (0,42) ; O=13 (0,32) ; N=13

Fig. 6a, b : *Pseudocrassiceras* aff. *arbaulti* n. gen. n. sp. PF Toa 118 (coll. J. Igolen), zone à Variabilis, Belmont (Rhône).

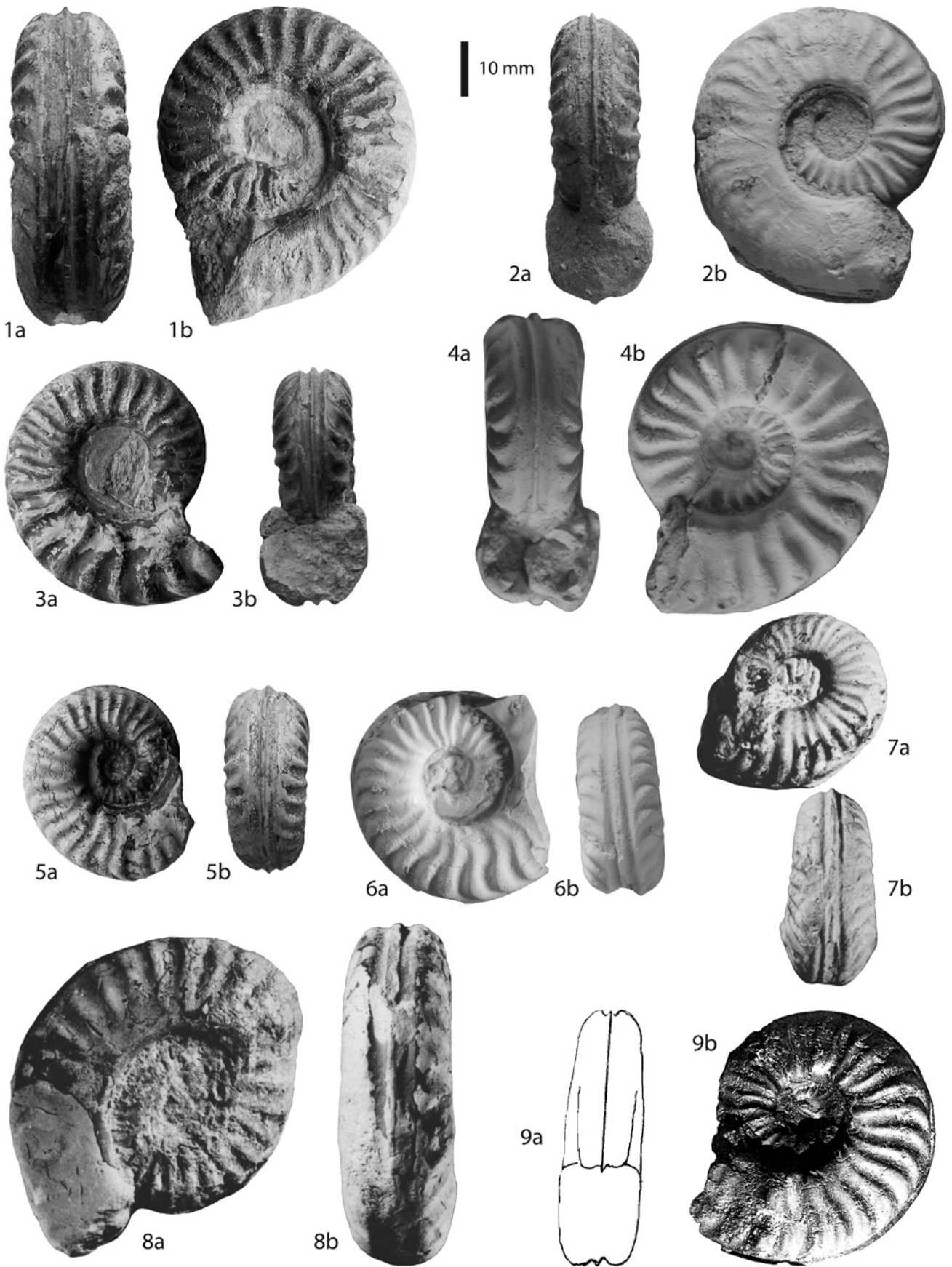
à D=38 ; H=14 (0,36) ; E=16 (0,42) ; O=14 (0,36) ; N=12

Fig. 7a, b : *Pseudocrassiceras* aff. *arbaulti* n. gen. n. sp. Exemplaire figuré par Goy (1974, pl. 84, fig. 3), sous le nom de *Crassiceras* aff. *dimorphum* Merla, zone à Variabilis, Turmiel (Espagne).

Fig. 8a, b : *Pseudocrassiceras arbaulti* n. gen. n. sp. Exemplaire figuré par Goy (1974, pl. 84, fig. 1), sous le nom de *Crassiceras canavarii* Merla, zone à Variabilis, Renales (Espagne).

Fig. 9a, b : *Pseudocrassiceras* aff. *arbaulti* n. gen. n. sp. Exemplaire figuré par Monestier (1931, pl. 5, fig. 3), sous le nom de *Hildoceras mercati* Hauer, 1856, zone à Bifrons, Le Guilhomard (Aveyron).

à D=50 ; H=19 (0,38) ; E=16 (0,32) ; O=17 (0,34) ; N=13 (dimensions données par Monestier)



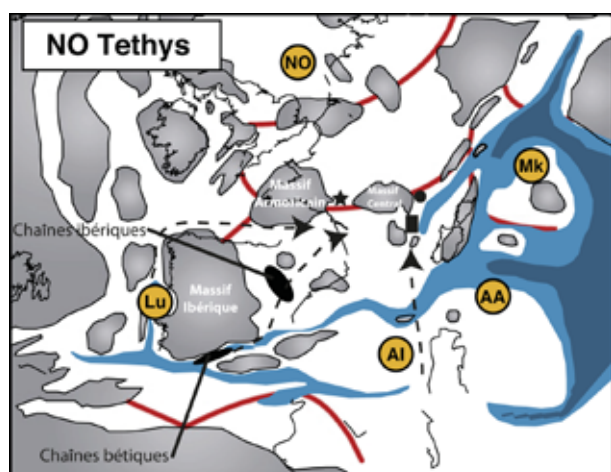


Fig. 7: Carte paléogéographique du domaine nord-ouest téthysien au Toarcien moyen (Dera *et al.*, 2011) avec localisation de la région de Thouars (étoile), de la région lyonnaise (rond) et de la région des Causses et du Languedoc (carré). Les flèches représentent les voies possibles de migration des Mercaticeratinae. Abréviations: NO, nord-ouest Europe; LU, bassin lusitanien; MK, Meksek (Hongrie); AA, régions autrichienne et alpine du sud; AI, Apennins et îles ioniennes.

3. Combinaison de ces deux approches, ce qui paraît cependant peu plausible.
4. Arrivée en France par la voie atlantique (hypothèse suggérée par P. Fauré, comm. pers.), le Portugal étant alors proche des côtes françaises (Fig. 7). Un argument biologique s'y oppose cependant. Si l'on compare les trois régions du sud de la France les plus richement fossilifères pour la zone à Variabilis, on s'aperçoit que parmi les milliers d'ammonites recueillies dans ces gisements le nombre d'exemplaires de Mercaticeratinae recueillis décroît d'est en ouest: près de 50 dans la région lyonnaise, bien moins dans les Causses et un seul dans la région du stratotype du Toarcien (carrière d'Airvault, Deux-Sèvres), ce nombre étant évalué d'après nos récoltes personnelles et la visite de nombreuses collections publiques ou privées.

Un autre exemple, presque analogue, de migration à sens unique est celui des *Paronicerases*, bien présents en Italie dès la fin de la zone en Bifrons et présents en France au sommet de la sous-zone à Variabilis (Rulleau *et al.* 2003; Bécaud *et al.*, 2005). Dans ce cas il s'agit des mêmes espèces, mais elles aussi non accompagnées d'autres ammonites méditerranéennes contemporaines. *P. sternale* est ainsi présente, avec une répartition paléogéographique très proche de celle des *Pseudocrassicerases* n. gen. non seulement dans la province méditerranéenne, mais aussi dans la province nord-ouest européenne.

REMERCIEMENTS

Nos remerciements s'adressent tout d'abord à ceux qui nous ont aidés à rassembler le matériel nécessaire à cette étude: David Besson du Centre d'Etudes et de conservation des collections du Musée des Confluences; Emmanuel Robert, conservateur des collections paléontologiques de l'Université Claude Bernard; et les membres de l'Association Géo-Paléo de la carrière Lafarge à Belmont: Michel Gouttenoire, Jean Arbault, Philippe Bouault, Dominique Lagardette, Jean-Pierre Prandini, Pierre-Albert Déchavanne.

Jacques Sciau de Millau nous a communiqué des photos des exemplaires caussenards et nous sommes redevables à Philippe Fauré de remarques constructives sur la paléogéographie du Toarcien. Nos remerciements s'adressent enfin à Pascal Neige et un rapporteur anonyme pour la relecture du manuscrit.

BIBLIOGRAPHIE

- Arkell W. J., Kummel B. & Wright C. W. 1957. Mesozoic Ammonoidea. Part L. Mollusca 4. Cephalopoda, Ammonoidea. 80-471. In: Moore R. C. (Ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Geological Society of America, Boulder, Colorado and University of Kansas Press, Lawrence, Kansas.
- Bardin J., Rouget I. & Cecca F. 2017. The phylogeny of Hildoceratidae (Cephalopoda, Ammonitida) resolved by an integrated coding scheme of the conch. *Cladistics*, 33: 21-40.
- Bécaud M. 2006. Les Harpoceratinae, Hildoceratinae et Paroniceratinae du Toarcien de la Vendée et des Deux-Sèvres (France). *Documents des Laboratoires de Géologie de Lyon*, 162: 1-149.
- Bécaud M., Rulleau L. & Elmi S. 2005. Le renouvellement des faunes d'ammonites à la limite Toarcien moyen-Toarcien supérieur. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 176: 23-25.
- Behmel H. & Geyer O. F. 1966. Beiträge zur Stratigraphie und Paläontologie des Jura von Ostspanien. III: Unter-jura von Albariacin (Teruel). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 124: 1-52.
- Bellini R. 1900. Les ammonites du calcaire rouge ammonitique (Toarcien) de l'Ombrie. *Journal de Conchyliologie*, 48: 122-164.
- Brun P. de. 1926-1932. Etude géologique et paléontologique des environs de Saint-Ambroix (Gard). 3^e partie. (Lias supérieur). *Bulletin de la Société d'Etude des Sciences naturelles de Nîmes*, 45-46: 1-84.
- Brun P. de & Marcellin P. 1934. Etude stratigraphique des Petits Causses des environs de Florac (Lozère). *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse*, 66: 377-491.
- Buckman S. S. 1909-1930. *Yorkshire Type Ammonite*, 1, 2, et *Type Ammonite*, 3, 7. Welsey and Son, Londres, I-XVI + 1-121.
- Cassel Y. 1997. Evolution géodynamique de la marge cévenole entre Saint-Ambroix et Anduze (Gard septentrional). *Documents des Laboratoires de Géologie de Lyon*, 144: 1-313.

- Dera G., Neige P., Dommergues J. L. & Brayard A. 2011. Ammonite paleobiogeography during the Pliensbachian-Toarcian crisis (Early Jurassic) reflecting paleoclimate, eustasy, and extinctions. *Global and Planetary Change*, 78: 92-105.
- Dezi R. & Ridolfi S. 1975. *Ammoniti Toarciane della «facies non rossa» del Romitorio S. Angelo Presso Cingoli (Mc)*. Litocompagnucci, Macerata, 51 pp.
- Dumortier E. 1874. *Etudes paléontologiques sur les dépôts jurassiques du bassin du Rhône. Quatrième partie: Lias supérieur*. F. Savy, Paris, 335 pp.
- Elmi S. & Benshili K. 1987. Relations entre la structuration tectonique, la composition des peuplements et l'évolution; exemple du Toarcien du Moyen-Atlas méridional (Maroc). *Bolletino della Società Paleontologica Italiana*, 26: 47-62.
- Elmi S. & Rulleau L. 1993. Le Jurassique du Beaujolais méridional, bordure orientale du Massif Central, France. 3^e symposium «Céphalopodes actuels et fossiles» (Lyon, 1990). *Géobios Mémoires Spéciaux*, 15: 139-155.
- Elmi S., Benshili K. & Rulleau L. 1986. Position stratigraphique et systématique des groupes de l'*Ammonites bayani* (*Crassicerat*) et de l'*Ammonites gruneri* (*Gruneria*) dans le Toarcien mésogéen. *Fossili, Evoluzione, Ambiente, Pergola 1984*, 93-103.
- Enay R. 2011. Toarcian and Bajocian ammonites from the Haushi-Huqf Massif of southwestern Oman and the Hawasina Nappes of the Oman Mountains: implications for paleoecology and paleobiogeography. *Geoarabia*, 16: 67-122.
- Fauré P. 2002. Le Lias des Pyrénées. Thèse, Toulouse. *Strata*, 39: 1-761.
- Fucini A. 1919. Il Lias superior di Taormina ei i suoi fossili. *Palaeontographica Italica*, 25: 173-192.
- Gabilly J. 1974. Paléobiogéographie et taxinomie des Hildocerataceae (Ammonitina) du Toarcien. *Comptes Rendus des Séances de l'Académie des Sciences*, 279: 1245-1248.
- Gabilly J. 1976. Evolution et systématique des Phymatoceratinae et des Grammoceratinae de la région de Thouars. *Mémoire de la Société Géologique de France*, 124: 1-196.
- Gallitelli Wendt M. F. 1969. Ammoniti e stratigrafia del Toarciano umbro-marchigiano (Appennino centrale). *Bolletino della Società Paleontologica Italiana*, 8: 11-62.
- Geczy B. 1966-67. Ammonites jurassiques de Czenye, Montagne Bakony, Hongrie. Part 1 et 2. *Geologica Hungarica*, 34: 1-276; 35: 1-413.
- Goy A. 1974. *El Lias de la Mitad Norte de la Rama Castellana de la Cordillera ibérica*. Thèse Universidad Computense de Madrid, inédit, 850 pp.
- Goy A. & Martinez G. 1990. Biozonación del Toarciense en el área de la Almunia de Doña Godina-Ricla (Sector Central de la Cordillera Ibérica). *Cuadernos de Geología Ibérica*, 14: 11-53.
- Guex J. 1972. Répartition biostratigraphique des ammonites du Toarcien moyen de la bordure sud des Causses et révision des ammonites décrites et figurées par Monestier, 1931. *Eclogae Geologicae Helvetiae*, 65: 611-645.
- Guex J. 1973. Observations sur la répartition biostratigraphique des ammonites du Toarcien supérieur de l'Aveyron (France). *Bulletin des Laboratoires de Géologie, Minéralogie, Géophysique et du Musée géologique de l'Université de Lausanne*, 207: 1-14.
- Hauer F. 1856. Über die Cephalopoden aus dem Lias der nordöstlichen Alpen. *Denkschriften der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Classe der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften*, 11: 1-86.
- Haug E. 1884. Notes sur quelques espèces nouvelles ou peu connues du Lias supérieur. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 12: 346-357.
- Howarth M. K. 1992. The ammonite family Hildoceratidae in the Lower Jurassic of Britain. *Monograph of the Palaeontographical Society*, London, Part 1, 145 (586): 1-106.
- Howarth M. K. 2013. Part L Revised, Volume 3B, Chapter 4: Psiloceratoidea, Eoderoceratoidea, Hildoceratoidea. *Treatise online*, Lawrence, Kansas, 57: 1-139.
- Hug O. 1898. Beiträge zur Kenntnis Lias und Dogger Ammoniten aus der Zone der Freiburger Alpen (I). *Mémoire de la Société Paléontologique Suisse*, 25: 1-29.
- Hyatt A. 1867. The fossil Cephalopoda of the Museum of comparative Zoology. *Bulletin of the Museum of comparative Zoology*, 5: 71-102.
- Hyatt A. 1889. Genesis of the Arietidae. *Smithsonian contributions to knowledge*, 673: i-xi + 1-239.
- Jakobs G. K. 1997. Toarcian Ammonoids from Western North America. *Geological Survey of Canada Bulletin*, 428: 1-137.
- Jattiot R., Rulleau L. & Latutrie B. 2017. Nouvelles données sur la paléobiogéographie des genres *Septimaniceras* Fauré, 2002 et *Crassicerat* Merla, 1932 (Ammonitina) du Toarcien moyen. *Revue de Paléobiologie*, 36: 169-177.
- Kottek A. 1966. Die Ammonitenabfolge des griechischen Toarcium. *Annales géologiques des pays helléniques*, 17: 1-157.
- Kovacs Z. 2015. Notes on the Lower Jurassic Mercaticeratinae fauna from the Gerecse Mts (Hungary). *Hantekeniana*, 10: 29-40.
- Lacroix P. 2011. *Les Hildoceratidae du Lias moyen et supérieur des domaines NW européen et téthysien, une histoire de famille*, 659 pp.
- Lanquaine A. 1929. Le Lias et le Jurassique des Chaînes Provençales. Recherches stratigraphiques et paléontologiques. 1, Le Lias et le Jurassique inférieur. *Bulletin du Service de la Carte géologique de France*, Paris, 32 (173): 1-385.
- Lehman U. 1968. Stratigraphie und Ammonitenführung der Ahrensburger Glazial-Geschiebe aus dem Lias epsilon. *Mitteilungen aus dem Geologischen Staatsinstitut in Hamburg*, 37: 41-68.
- Meneghini J. 1867-1881. Monographie des fossiles appartenant au calcaire rouge ammonitique de Lombardie et de l'Apennin de l'Italie centrale. In: Stoppani A. (Ed.). *Paléontologie lombarde*, 242 pp.
- Merla G. 1932. Ammoniti giuresi dell'Appennino Centrale. 1, Hildoceratidae. *Palaeontographica Italica*, 33: 1-54.
- Mitzopoulos M. K. 1930. Beiträge zur Cephalopoden des oberen Lias der Alta Brianza. *Pragmateiai tes Akademias*, Athenon, B (2): 1-117.
- Monestier J. 1930. Observations nouvelles sur les ammonites liasiques du Moyen Atlas marocain. *Service des mines et de la carte géologique du Maroc. Notes et mémoires*: 1-36.
- Monestier J. 1931. Ammonites rares ou peu connues et ammonites nouvelles du Toarcien moyen de la région sud-est de l'Aveyron. *Mémoires de la Société géologique de France*, 7(15): 1-79.
- Mouterde R. & Elmi S. 1991. Caractères différentiels des faunes

- d'ammonites du Toarcien des bordures de la Téthys. Signification Paléogéographique. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 162: 1185-1195.
- Nicotra F. 1952. Ammoniti toarciane del Monte Canto Alto (Bergamo). *Revista italiana di Paleontologia*, 58: 61-69.
- Parisi G., Venturi F. & Cresta S. 1998. Toarcian stratigraphy of the Colle d'Orlando section (Umbria, Northern Apennines). *Bolletino della Società Paleontologica Italiana*, 37: 3-39.
- Pinna G. 1963. Ammoniti del Lias superiore (Toarciano) dell'Alpe Turati (Erba, Como). Generi *Mercaticeras*, *Pseudomercaticeras* e *Brodieia*. *Memorie della Società Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano*, 13: 67-98.
- Ramaccioni G. 1939. Fauna giurassica e cretacea del Monti Cucco e Dintorni (Appennino Centrale). *Paleontographia italiana*, 39: 143-214.
- Repin Y.S. 1968. New ammonite genus from the Toarcian stage of North-East of USSR. *Paleontological Journal*, 3: 139-142.
- Reynès P. 1868. *Essai de géologie et de paléontologie aveyronnaises*. Baillière éditeur, Paris, 109 pp.
- Richter A. E. 1979. Sudfrankreich und seine Fossilien. *Kosmos Gesellschaft der Naturforschung*, Stuttgart.
- Riegraf W., Werner G. & Lorcher F. 1984. Der Posidonien-schiefer. Biostratigraphie, Fauna und Fazies der südwestdeutschen Untertoarciums. *Ferdinand Enke Verlag*, Stuttgart, 195 pp.
- Rulleau L. 1989. *Les Grammoceratinae du Toarcien supérieur de la région lyonnaise*. Thèse Doctorat, inédite, Lyon, 218 pp.
- Rulleau L. 1993. Ammonites du Toarcien inférieur et moyen de la région lyonnaise. *Section Géo-Paléo du C.E. Lafarge*, Lozanne, 12 pp.
- Rulleau L. 2006. *Biostratigraphie et paléontologie du Lias supérieur et du Dogger de la région lyonnaise*. Section Géologie et Paléontologie du Comité d'Entreprise Lafarge Ciments, Lozanne, 382 pp.
- Rulleau L., Alméras Y., Combémourel R., Elmi S. & Tintant H. 1998. Révision critique des céphalopodes et des brachiopodes décrits dans le tome IV (Toarcien, Aalénien) des «Etudes paléontologiques des dépôts jurassiques du bassin du Rhône», par Eugène Dumortier (1874). *Mémoires du Muséum d'Histoire Naturelle de Lyon*, 2: 1-208.
- Rulleau L., Elmi S. & Thévenard B. 2001. Géologie et paléontologie des dépôts ferrugineux du Toarcien et de l'Aalénien aux environs de Lyon. *Documents des laboratoires de Géologie de Lyon*, 154: 1-153.
- Rulleau L., Bécaud M. & Neige P. 2003. Les ammonites traditionnellement regroupées dans la sous-famille des Bouleiceratinae (Hildoceratidae, Toarcien): aspects phylogénétiques, biogéographiques et systématiques. *Geobios*, 36: 317-348.
- Sassaroli S. & Venturi F. 2010. *Cingolites*, n. gen., a new lower Toarcian Hildoceratinae (Ammonitina) from the Marchean Apennines (Cingoli, Macerata, Italy). *Bolletino della Società Paleontologica Italiana*, 49: 97-118.
- Sassaroli S. & Venturi F. 2012. Early Toarcian (post OAE) Hildoceratinae (Ammonitina) fauna from the Marchean Apennines (Italy). *Revue de Paléobiologie*, 31: 85-114.
- Sciau J. 1993. *Coup d'œil sur les fossiles des Causses II. Jurassique: du Toarcien au Kimmeridgien*. Association des amis du Musée de Millau, 95 pp.
- Simpson M. 1855. *The Fossils of the Yorkshire Lias; described from Nature*. Londres, 149 pp.
- Venturi F. 1972. Ammoniti toarciane del generi *Mercaticeras*, *Pseudomercaticeras*, *Crassicer*as e *Brodieia* di Monte Seranao (Umbria centrale) e monte Aspra (Umbria meridionale). *Bolletino della Società Paleontologica Italiana*, 11: 198-222.
- Venturi F. 1975. Rapporti filettici e stratigrafici dei generi Toarciani *Mercaticeras*, *Brodieia*, *Hildoceras*, *Phymatoceras*, *Chartronia* dell' Appennino Centrale. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, 81: 195-246.
- Venturi F. 1981. Le «Rosso Ammonitico» du Toarcien inférieur dans quelques localités de l'Appennin de Marche-Ombrie. Conséquences sur la stratigraphie et la taxonomie des Ammonitinae. *Rosso Ammonitico Symposium Proceedings*, 581-602.
- Venturi F. 1994. Origine e evoluzione de ammoniti Hammatoceratinae del Toarciano umbro-marchigiano. *Paleopelagos sp. publ.*, 1, Atti conv. Pergola «Fossili evoluzione ambiente», 343-355.
- Venturi F. & Ferri R. 2001. *Ammoniti liassici dell'Appennino Centrale*. Ed. Medisimi, Città di Castello, 268 pp.
- Venturi F., Rea G., Silvestrini G. & Bilotta M. 2010. *Ammoniti, un viaggio geologico nelle montagne appenniniche*. Ed. Porzi, Perugia, 367 pp.
- Zittel K. A. v. 1884. *Handbuch der Paläontologie*, 3. Lieferung, 2. Band, 1. Abtheilung. *Cephalopoda*. Verlag R. Oldenbourg, München und Leipzig, 329-522.
- Zuffardi P. 1914. Ammoniti liassiche del Aquilano. *Bolletino della Società geologica italiana*, 33: 565-618.