

Les Phricodoceratidae Spath, 1938 (Mollusca, Cephalopoda): ontogenèse, évolution et paléobiogéographie

Christian MEISTER

Muséum d'Histoire naturelle de Genève,
Département de Géologie et de Paléontologie,
1 route de Malagnou, cp 6434, CH-1211 Genève 6 (Suisse)
christian.meister@ville-ge.ch

Meister C. 2007. — Les Phricodoceratidae Spath, 1938 (Mollusca, Cephalopoda): ontogenèse, évolution et paléobiogéographie. *Geodiversitas* 29 (1): 87-117.

RÉSUMÉ

Les Phricodoceratidae constituent une famille très originale et rare du Jurassique inférieur. Elle est représentée par le genre *Phricodoceras* Hyatt, 1900 qui contient 10 espèces: *P. taylori* (Sowerby, 1826), *P. lamellosum* (Orbigny, 1844), *P. urkuticum* (Geczy, 1959), *P. paronai* (Bettoni, 1900), *P. bettonii* Geczy, 1976, *P. venzoi* Fantini Sestini, 1978, *P. cornutum* (Simpson, 1843), *P. oistoides* Geczy, 1976, *P. imbricatum* (Bettoni, 1900) et *P. cantaluppii* Fantini Sestini, 1978. Son intervalle d'existence est d'environ 6 à 7 millions d'années depuis le Sinémurien supérieur (Zone à *Raricostatum*) jusqu'au Pliensbachien supérieur (sommet de la zone à *Margaritatus*-base de la zone à *Spinatum*). Un bilan exhaustif, basé sur la révision des différentes espèces avec leur synonymie complète et sur des arguments d'ordre morphologiques, stratigraphiques et paléogéographiques, permet de proposer une histoire évolutive des *Phricodoceras*. Une interprétation cladistique *sensu* Dommergues & Meister (1999) et une proposition de dimorphisme sexuel, où *P. taylori* \Rightarrow *P. bettonii* \Rightarrow *P. venzoi* représenteraient les formes microconches et *P. lamellosum* \Rightarrow *P. urkuticum* \Rightarrow *P. paronai* les macroconches, sont également présentées. Quatre hypothèses sont discutées concernant leur origine qui reste cependant énigmatique.

MOTS CLÉS

Mollusca,
Cephalopoda,
Ammonitina,
Phricodoceratidae,
évolution,
ontogenèse,
taxonomie,
biostratigraphie,
paléogéographie,
cladistique.

ABSTRACT

Phricodoceratidae Spath, 1938 (Mollusca, Cephalopoda): ontogeny, evolution et paleobiogeography.

Phricodoceratidae is an original and rare Lower Jurassic family represented by the genus *Phricodoceras* Hyatt, 1900 which contains 10 species: *P. taylori* (Sowerby, 1826), *P. lamellosum* (Orbigny, 1844), *P. urkuticum* (Geczy, 1959), *P. paronai* (Bettoni, 1900), *P. bettonii* Geczy, 1976, *P. venzoi* Fantini Sestini, 1978, *P. cornutum* (Simpson, 1843), *P. oistoides* Geczy, 1976, *P. imbricatum* (Bettoni, 1900) and *P. cantaluppii* Fantini Sestini, 1978. It ranges from the Upper Sinemurian (Raricostatum Zone) to the Upper Pliensbachian (uppermost Margaritatus Zone-lowermost Spinatum Zone) corresponding to a range of about 6 to 7 millions years. Exhaustive results, based on the revision of the different species with their complete synonymy and on morphological, stratigraphical and paleogeographical approaches, allow to propose an evolutive history of the *Phricodoceras*. A cladistic interpretation *sensu* Dommergues & Meister (1999) and a proposition of sexual dimorphism where *P. taylori* \Rightarrow *P. bettonii* \Rightarrow *P. venzoi* may represent the microconchs and *P. lamellosum* \Rightarrow *P. urkuticum* \Rightarrow *P. paronai* the macroconchs are also given. Moreover, four hypothesis relating to their origin which still stay enigmatic are discussed.

KEY WORDS

Mollusca,
Cephalopoda,
Ammonitina,
Phricodoceratidae,
evolution,
ontogeny,
taxonomy,
biostratigraphy,
paleogeography,
cladistic.

INTRODUCTION

Phricodoceras Hyatt, 1900 est un genre énigmatique tant par sa morphologie complexe et originale que par sa rareté au sein des faunes liasiques. Il fut établi par Haytt en 1900 en se basant sur *Ammonites taylori* Sowerby, 1826. L'origine de ce groupe reste obscure et sa disparition se fait au Lias moyen, sans descendant (connu). *Phricodoceras* est très probablement un groupe monophylétique. L'histoire de son mode de répartition géographique, également singulier, contraste avec celui de la plupart des ammonites du Sinémurien-Pliensbachien du nord-ouest de l'Europe et de la Téthys méditerranéenne. Original, ainsi, par bien des aspects, le genre *Phricodoceras* aura aussi longtemps joué un rôle déterminant pour le placement de la limite entre les étages du Sinémurien et du Pliensbachien.

Il nous a donc paru intéressant de faire le bilan des connaissances de la famille des Phricodoceratidae Spath, 1938, de la manière la plus exhaustive pos-

sible ; famille qui n'est en fait composée que du seul genre *Phricodoceras* (voir Dommergues & Meister 1999). Nous proposons ainsi de réviser les différentes espèces avec une synonymie complète, de préciser leurs distributions stratigraphiques, de disséquer l'histoire de leurs répartitions géographiques, de présenter une histoire évolutive et de montrer les différentes hypothèses sur leur origine.

SYSTÉMATIQUE

Classe CEPHALOPODA Cuvier, 1795
Sous-classe AMMONOIDEA Zittel, 1884
Ordre PSILOCERATIDA Housa, 1965
(emend. Dommergues 2002)
Famille PHRICODOCERATIDAE Spath, 1938

Genre *Phricodoceras* Hyatt, 1900

ESPÈCE TYPE. — *Ammonites taylori* Sowerby, 1826.

DESCRIPTION ET REMARQUES

Le genre *Phricodoceras* regroupe des formes dont les tours peu ou moyennement recouvrant montrent en général un fort taux de croissance. L'ornementation souvent remarquablement épineuse est associée à une costulation forte et espacée. Une rangée d'épines est située vers le tiers supérieur des flancs et une rangée périsiphonale très proéminente confère à la bande siphonale un aspect concave étroit. Mais en réalité (abstraction faite des épines), l'aire ventrale reste convexe et doucement arrondie. Une série de petits tubercules (souvent allongés) peut se développer dans la région périombilicale, mais elle demeure toujours plus discrète. Au cours de l'ontogenèse, la série de tubercules périsiphonale est la structure la plus stable et persiste le plus longtemps. La série latéro-ventrale disparaît plus précocement et tend à occuper une position proportionnellement plus latérale au cours du temps parallèlement à l'accroissement rapide des tours en hauteur.

Dans la morphologie adulte, l'aspect épineux tend à s'affaiblir, voire à disparaître et la costulation à s'affiner, à se resserrer et à devenir plus flexueuse.

Abstraction faite des épines, les tours internes présentent une section circulaire à arrondie déprimée qui tend à devenir plus comprimée et plus elliptique au cours de la croissance. Les tours à croissance rapide sont à peine recouvrant dans les stades internes (type « *Lytoceratidae* ») mais la coquille peut devenir platycône involute chez les adultes de très grande taille. Il n'y a pas de rebord ombilical différencié et les flancs sont régulièrement arrondis. La zone de recouvrement des tours se situe juste au-dessus de la série latérale des tubercules.

Un fort dimorphisme s'exprime au sein du genre avec des formes microconches dont le diamètre excède rarement 5 à 6 cm et des macroconches dont la taille dépasse 20 cm de diamètre.

Les premiers *Phricodoceras* sont signalés dans les régions euroboréales et les Pontides au cours du Sinémurien terminal (zone à *Raricostatum*) mais ils sont alors très rares. Ils deviennent plus courants dans le Pliensbachien, surtout lors d'un bref acmé qui correspond à un âge à situer vers la partie inférieure à moyenne de la sous-zone à *Taylori* (Pliensbachien inférieur). À cette époque on le trouve aussi bien en Europe du nord-ouest que dans

la Téthys ou que dans la Panthalassa (Amérique du nord-ouest et Indonésie). Dans les régions nord-ouest européennes et eurocaucasiennes (Pontides), ce genre va persister jusque dans le Carixien moyen (partie moyenne de la zone à *Ibex*). Sa présence en Amérique du nord ne dure que pendant la partie moyenne et (?) supérieure de la sous-zone à *Taylori*. Il disparaît alors complètement de ces régions et est uniquement représenté, par différentes espèces, dans le domaine téthysien jusqu'à son extinction dans le Domérien moyen (partie supérieure de la zone à *Margaritatus*), voire tout début du Domérien supérieur. La forme la plus récente connue à ce jour provient du Haut Atlas.

Phricodoceras taylori (Sowerby, 1826)

Ammonites Taylori Sowerby, 1826: pl. 514, fig. 1. — Orbigny 1844: pl. 102, figs 3, 4. — Hauer 1861: pl. 1, figs 20, 21. — Quenstedt 1884: pl. 27, figs 10, 13-16, 20-24, 28-30.

Ammonites Taylori nodosus Quenstedt, 1849: pl. 9, fig. 21.

Ammonites Taylori macerrimus Quenstedt, 1884: pl. 27, fig. 26.

Ammonites Taylori coronula Quenstedt, 1884: pl. 27, fig. 27.

non *Aegoceras Taylori* – Del Campana 1900: pl. 7, figs 45-47.

Phricodoceras quadricornutum – Buckman 1911: pl. 33, figs 1-3.

Aegoceras taylori – Höhne 1933: pl. 12, figs 1-7.

Phricodoceras taylori – Otkun 1942: pl. 4, figs 1-3. — Dean *et al.* 1961: pl. 68, fig. 5. — Schlatter 1977: pl. 1, fig. 2. — Dommergues 1978: pl. 1, figs 1, 3; 2003: pl. 1, figs 2, 4. — Hoffmann 1982: pl. 13, fig. 2, pl. 14, figs 1, 2. — Weitschaft & Hoffmann 1984: pl. 2, fig. 2. — Büchner *et al.* 1986: pl. 1, fig. 7. — Meister & Sciau 1988: pl. 1, fig. 1. — Dommergues *et al.* 1990: pl. 5, fig. 1; 1997: pl. 6, fig. 1. — Cope 1991: pl. 4, fig. 13. — Schlegelmilch 1992: pl. 54, fig. 4. — *in Fischer* 1994: pl. 22, figs 2, 3. — Rakus 1999: pl. 4, fig. 3. — Edmunds *et al.* 2003: fig. 20.5. — Meister *et al.* 2003: pl. 2, fig. 20. — Donovan & Surlyk 2003: pl. 4, figs 9, 10.

Phricodoceras Taylori – Stchepinsky 1946: pl. 8, fig. 5.

? *Phricodoceras* cf. *taylori* – Frebold 1970: pl. 2, figs 11, 12.

Phricodoceras coronula – Schlegelmilch 1976: pl. 28, fig. 2.

Phricodoceras nodosum – Schlegelmilch 1976: pl. 27, fig. 3. — Schlatter 1980: pl. 6, fig. 5.

Phricodoceras cf. *coronula* – Schlatter 1980: pl. 6, fig. 7.

Phricodoceras aff. *quadricornutum* – Hoffmann 1982: pl. 14, fig. 3.

Phricodoceras gr. *taylori* – Venturi 1982: 49, fig. 54. — Alkaya & Meister 1995: pl. 7, figs 3-4, 6, 7, non 2.

Phricodoceras cf. *taylori* – Smith *et al.* 1988: pl. 1, fig. 10. — Smith & Tipper 1996: pl. 15, fig. 2. — Dommergues *et al.* 2000: 347, fig. 9(2).

Phricodoceras sexinodosum Schlatter, 1990: 3, fig. 1a-f. — Schlegelmilch 1992: pl. 58, fig. 8.

Phricodoceras aff. *taylori* – Dommergues 1993: pl. 10, fig. 12. — Faraoni *et al.* 1996: pl. 13, figs 3, 4.

non *Phricodoceras* gr. *taylori* – Venturi & Ferri 2001: 138, fig. g.

DESCRIPTION ET REMARQUES

Cette espèce, définie par J. de C. Sowerby en 1826 à partir d'un spécimen provenant de Grande-Bretagne, présente une forte variabilité intraspécifique comme l'a illustré Quenstedt (1882-1885). La variabilité maximale de ces formes s'exprime vers la base de la sous-zone à *Taylori* lors de l'acmé du genre.

La protoconque (ammonitella) est globuleuse. La costulation précède de peu l'apparition de la tuberculation et l'ornementation est donc bien marquée dès les premiers stades ontogénétiques (Fig. 1).

La suite de l'ontogénèse présente une grande variation que se soit pour le développement des côtes, l'intensité de la tuberculation et la taille de l'ombilic.

– les côtes: elles sont plus ou moins épaisses et espacées (la différence de densité costale est manifeste pour les spécimens illustrés par Quenstedt 1882-1885: pl. 27, figs 15, 16), plus ou moins apparentes entre les séries de tubercules périombilicaux, latéro-ventraux et périsiphonaux, subradiaires à proverses et rigides à flexueuses. Elles sont générale-

ment simples parfois dédoublées entre les séries des tubercules latéro-ventraux et périsiphonaux. Elles ne constituent pas l'élément ornemental majeur chez *P. taylori*.

– les tubercules: ils sont plus ou moins intensément développés. La série périombilicale est souvent absente. Lorsqu'elle est présente, celle-ci n'est observable qu'entre 15 et 40 mm de diamètre. Les séries périsiphonales et latéro-ventrales par contre, se maintiennent au cours de l'ontogénèse. Même en tenant compte de la préservation des différents spécimens, on note une forte disparité dans l'expression des tubercules. Ainsi le spécimen figuré par Schlatter (1990) (forme à ornementation hypertrophiée) et nommée *P. sexinodosus* par l'auteur présente un petit renflement en position latéro-ombilicale. Cette structure est parfois plus intensément développée en tubercules chez les formes du groupe de *P. taylori* à tuberculation hyperdéveloppée (e.g., Dean *et al.* 1961: pl. 68, fig. 5; Weitschaft & Hoffmann 1984: pl. 2; Rakus 1999: text-fig. 36; Edmunds *et al.* 2003: fig. 20.5; Orbigny *in* Fischer 1994: pl. 22, fig. 2). En outre les tubercules de la rangée périombilicale apparaissent tantôt sous forme arrondie comme chez la variété «*sexinodosum*», tantôt sous la forme de bullae. En revanche, les tubercules des rangées latéro-ventrales et périsiphonales ont, sauf exception, une forme arrondie à leur base. Ils devaient servir de base à de longues épines creuses comme l'illustre la figure de Weitschaft & Hoffmann (1984: pl. 2);

– l'ombilic: l'ouverture de l'ombilic est changeante au cours de l'ontogénèse et varie à stade de croissance comparable et d'un individu à l'autre. Ainsi dans les tours internes, certains spécimens ont des ombilics ouverts (O/D = 0,4) alors que d'autres montrent un ombilic plus réduit (O/D = 0,35) (Fig. 1);

– les tours: la section est plus large que haute (tour déprimé E/H = 1,25) voire subcirculaire.

Âge

L'actuelle extension des *P. taylori* va de la limite des sous-zones à *Densinodulum-Raricostatum* (*in* Dommergues 1993, Bourgogne) jusqu'aux sous-zones à *Brevispina-Jamesoni* en Europe du nord-ouest, voire (?) plus tardivement jusqu'à la sous-zone à *Valdani* dans les Pontides.

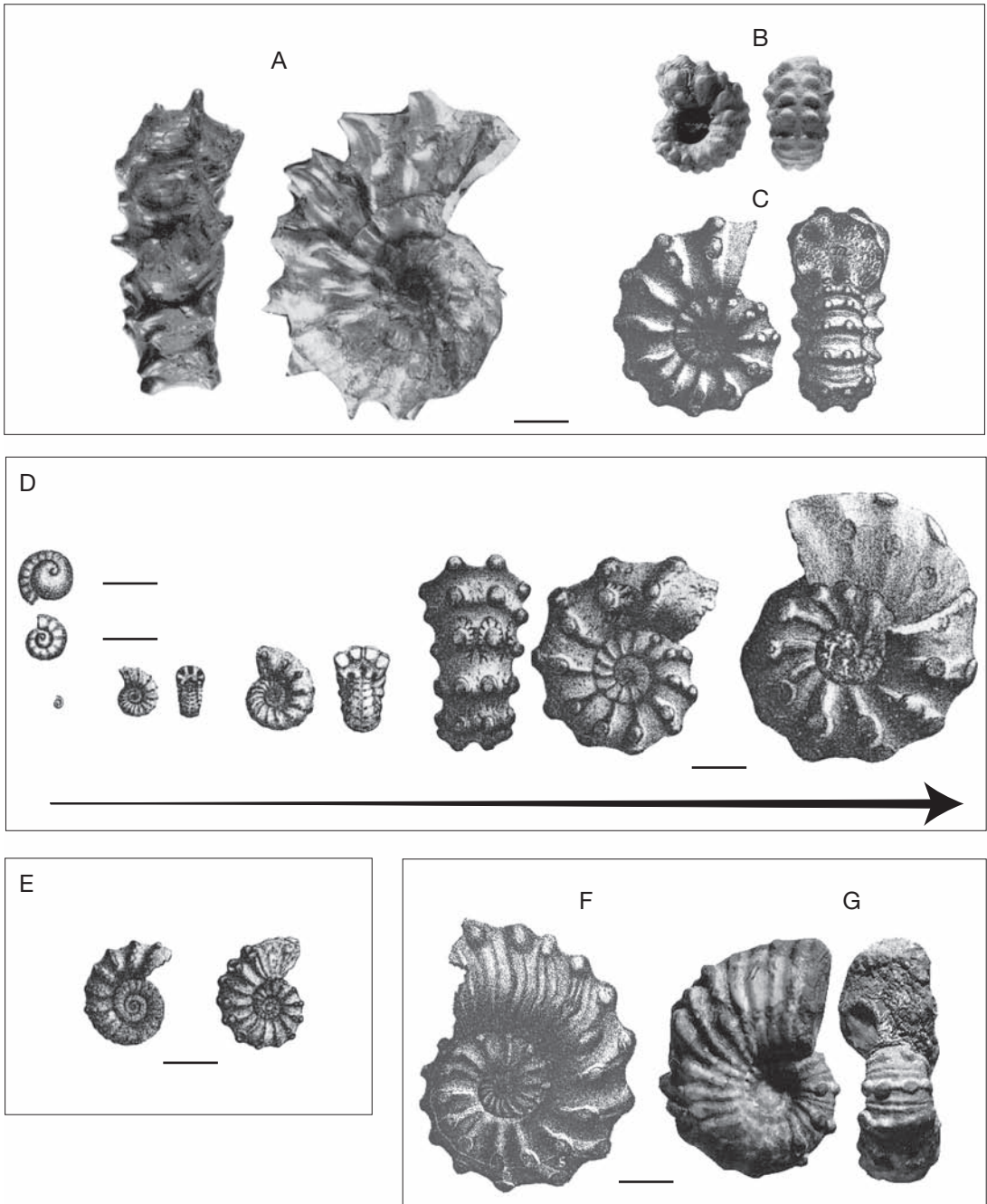


FIG. 1. — Variabilité et ontogenèse de *Phricodoceras* gr. *taylori* (Sowerby, 1826) : **A-C**, *P. taylori*, variabilité de la tuberculation ; **A**, d'après Hoffmann (1982) ; **B**, d'après Schlatter (1990) ; **C**, d'après Quenstedt (1882-1885) ; **D**, ontogenèse composite, d'après Quenstedt (1882-1885) ; **E**, variabilité de l'enroulement des tours internes, d'après Quenstedt (1882-1885) ; **F**, **G**, *P. gr. taylori* adultes ou tours internes du macroconche *P. lamellosum* (d'Orbigny, 1844) ? ; **F**, d'après Quenstedt (1882-1885) ; **G**, d'après Alkaya & Meister (1995). Échelles : A-C, E-G, 1 cm ; D, en haut à gauche, 0,12 cm, en bas à gauche, 0,25 cm, à droite, 1 cm.

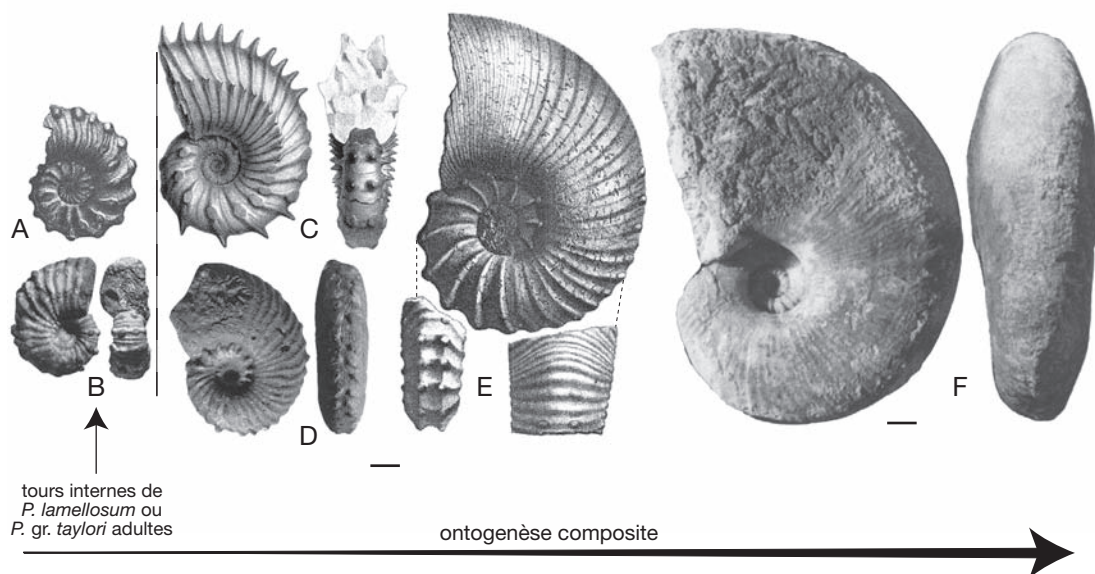


Fig. 2. — Variabilité et ontogenèse de *Phricodoceras lamellosum* (d'Orbigny, 1844): **A, E**, d'après Quenstedt (1882-1885); **B, D**, d'après Alkaya & Meister (1995); **C**, d'après d'Orbigny (1842-1851); **F**, d'après Edmunds *et al.* (2003). Échelles: A-E, 1 cm; F, 1,7 cm.

Dans la sous-zone à *Polymorphus* et la sous-zone à Valdani, les *Phricodoceras* sont rares et leur préservation souvent assez mauvaise, il en résulte des difficultés pour distinguer les espèces *P. taylori* et *P. bettonii* Geczy, 1976. Il existe donc une incertitude pour déterminer un âge précis de la disparition des *P. taylori* et de l'apparition des *P. bettonii*. Cette période ambiguë va de la partie supérieure de la zone à Taylori jusque dans la sous-zone à Valdani.

Phricodoceras lamellosum (Orbigny, 1844)

Ammonites lamellosus Orbigny, 1844: pl. 84, figs 1, 2.

Ammonites Taylori – Quenstedt 1884: pl. 27, figs 17-19.

Ammonites striatus bicornis Quenstedt, 1884: pl. 28, fig. 24.

Phricodoceras lamellosum – Buckman 1920: pl. 149, figs A, B. — *in* Fischer 1994: pl. 22, fig. 1. — Edmunds *et al.* 2003: fig. 12.1.

Aegoceras subtaylori Krumbeck, 1922: pl. 17, fig. 5.

Phricodoceras taylori – Schlegelmilch 1976: pl. 27, fig. 4. — Dommergues 1978: pl. 1, fig. 2; 2003: pl. 1, fig. 1. — Geczy 1998: pl. 13, figs 1-4.

? *Phricodoceras lamellosum* – Geczy 1976: pl. 15, fig. 2.

? *Phricodoceras nodosum* – Schlatter 1980: pl. 6, fig. 6.

Phricodoceras cf. bicornis – Hoffmann 1982: pl. 6, fig. 1, pl. 16, fig. 1.

Phricodoceras taylori forme *lamellosum* – Meister & Sciau 1988: pl. 1, fig. 2.

Phricodoceras aff. taylori – Dommergues & Meister 1990: pl. 2, fig. 3.

Phricodoceras gr. taylori – Alkaya & Meister 1995: pl. 7, fig. 1.

DESCRIPTION ET REMARQUES

Pour *P. lamellosum*, la description des tours internes est la même que celle de *P. taylori*. Dans les tours moyens et externes, les côtes portant les tubercules alternent avec une à deux côtes plus fines ou avec des stries dans les stades moyens; au cours de l'ontogenèse les côtes s'affinent, deviennent plus serrées et un peu plus flexueuses alors

que les tubercules s'affaiblissent, surtout la série latéro-ventrale.

La disparition de la tuberculation se fait donc d'abord latéralement; la tuberculation périssiphonale persiste plus longtemps conférant cet aspect déprimé à l'aire ventrale mais elle tend à disparaître chez les formes de très grande taille (Fig. 2).

La section tend à devenir comprimée subovale à subelliptique dans la morphologie adulte (E/H = 0,79 à 0,60) pour les plus grands macroconches avec une forte réduction de l'ombilic (O/D = 0,18).

Pour l'ensemble de ces formes, il n'y a pas de rebord ombilical bien différencié et la paroi ombilicale est plus ou moins arrondie. Chez l'adulte, la taille de l'ombilic se maintient autour de O/D = 0,32.

En se basant sur des considérations morphologiques et ontogénétiques, l'espèce indonésienne *P. subtaylori* (Krumbeck, 1922) est rapprochée du groupe de *P. lamellosum*.

Âge

Pour les *P. lamellosum*, l'intervalle d'existence reconnu va de la sous-zone à Macdonnelli jusqu'à la sous-zone à Masseanum. Ici aussi, la rareté du matériel et le changement progressif de la morphologie des formes macroconches dans la partie supérieure de la zone à Jamesoni jusque dans la partie moyenne de la zone à Ibex ne permet pas de séparer précisément les formes *P. lamellosum* de celles du groupe de *P. urkuticum* (Geczy, 1959).

Phricodoceras cornutum (Simpson, 1843)

? *Ammonites* sp. – Orbigny 1843: pl. 102, figs 5, 6.

Ammonites cornutus Simpson, 1843: 31; 1855: 71.

Ammonites Taylori costatus Quenstedt, 1849: pl. 9, fig. 20.

Aegoceras taylori – Wright 1880: pl. 31, figs 5-7.

Ammonites Taylori – Quenstedt 1884: pl. 27, figs 11, 12.

Ammonites taylori – Simpson 1884: 105. — Howarth 2002: 137, annotation.

Phricodoceras cornutum – Buckman 1911: pl. 32, figs 1-3 (holotype). — Schlegelmilch 1976: pl. 28, fig. 1. — Howarth 2002: pl. 7, fig. 2.

Phricodoceras costatum – Schlatter 1980: pl. 6, fig. 4; 1991: pl. 14, fig. 6.

Phricodoceras taylori – Dommergues 2003: pl. 1, fig. 3. — Donovan & Surlyk 2003: pl. 4, figs 11 (?), 12, 13 seules, pl. 6, figs 3-5.

DESCRIPTION ET REMARQUES

Ces *Phricodoceras* sont caractérisées par un enroulement de type « capricorne » rappelant certains *Aegoceras* s.l. (? voire certains *Tragolytoceras*) et par une costulation simple subradiaire plus évidente que la tuberculation (Fig. 3). En effet, les renforcements péri-ombilicaux sont absents et la série des tubercules latéro-ventraux est à peine esquissée voire absente. Seuls persistent les tubercules margino-siphonaux, plus ou moins affirmés selon les spécimens; ceux-ci tendent à diminuer en intensité vers l'ouverture. Les adultes ne dépassent pas un diamètre de 65 mm. Malgré l'extraombilication chez l'adulte avec un recouvrement des tours presque nul en fin de loge, leur ombilic est plus ouvert (O/D = 0,41 à 0,39) que ceux des autres espèces du genre où il est de l'ordre de 0,30 à 0,37 (O/D).

Ces formes capricornes s'intègrent, selon Quenstedt, dans la variabilité de *P. taylori*. Nous les avons cependant séparées car elles persistent, dans les régions euroboréales, après l'acmé des *P. taylori* s.s. et sont morphologiquement suffisamment originales et stratigraphiquement distinctes pour être traitées comme une espèce à part entière. Ainsi, d'après Howarth (2002: 137), *P. cornutum* occupe une position plus élevée dans la sous-zone à Taylori que *P. taylori* alors que la forme « *costatum* » (Quenstedt, 1849), mise ici en synonymie, a un âge un peu plus ancien, car elle est associée avec *P. taylori*.

Âge et répartition

Phricodoceras cornutum caractérise la sous-zone à Taylori et n'est connu que dans le domaine nord-ouest européen. Il semble aussi présent en Irlande du Nord (Simms comm. pers.).

Remarques

Notons que le développement de morphologies subcapricornes est l'une des tendances itératives les plus marquantes de l'évolution des ammonites

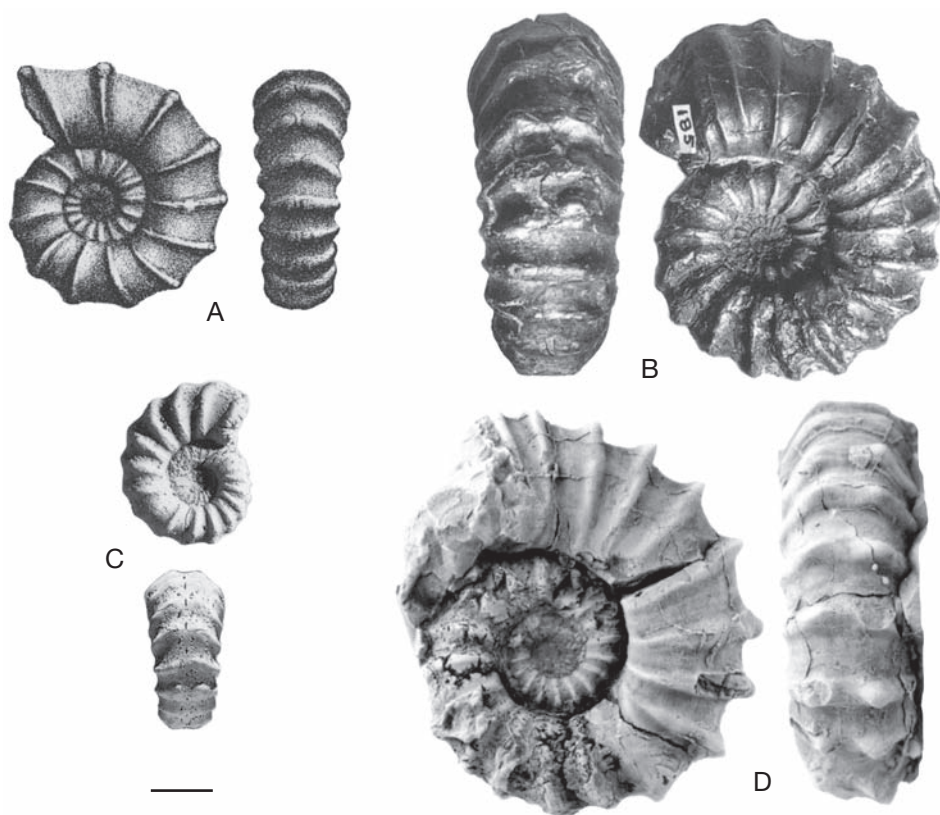


FIG. 3. — Variabilité de *Phricodoceras cornutum* (Simpson, 1843): **A**, d'après Quenstedt (1882-1885); **B**, d'après Buckman (1911); **C**, d'après Schlatter (1991); **D**, d'après Howarth (2002). Échelle: 1 cm.

euroboréales (Dommergues 2002) du Sinémurien et du Pliensbachien.

Phricodoceras bettonii Geczy, 1976

Aegoceras taylori – Bettoni 1900: pl. 8, figs 18, 19.

?*Phricodoceras* aff. *taylori* – Bremer 1965: pl. 15, fig. 5.

Phricodoceras bettonii Geczy, 1976: pl. 15, fig. 1. — El Hariri *et al.* 1996: pl. 69, figs 18, 19.

Phricodoceras cf. *bettonii* – Linares *et al.* 1979: pl. 1, fig. 1.

Phricodoceras gr. *taylori* – Alkaya & Meister 1995: pl. 7, fig. 2 (seule). — Venturi & Ferri 2001: 138, fig. g.

Phricodoceras aff. *taylori* – Faraoni *et al.* 1996: pl. 8, fig. 2.

Phricodoceras cf. *taylori* – Rakus & Guex 2002: pl. 20, fig. 4.

DESCRIPTION ET REMARQUES

Le type de *P. bettonii* qui provient de la zone à Davoei (sous-zone à Capricornus) est clairement différent de celui de *P. taylori* qui, lui, provient de la base de la sous-zone à Taylori (Fig. 4). Entre ces deux âges, la différenciation est difficile car ces deux taxons sont étroitement liés phylogénétiquement (transformation sans doute graduelle). La rareté et, souvent, la mauvaise préservation des spécimens accentue encore ce problème.

Phricodoceras bettonii s.s. est une forme de petite taille dont le diamètre ne dépasse pas 30-35 mm. Les tours sont épais, surbaissés avec une tendance à la formation de bullae latéro-ombilicaux. Le

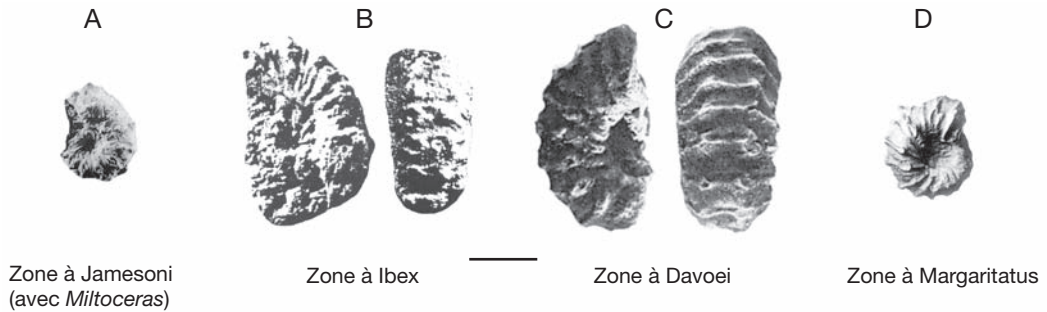


FIG. 4. — Variabilité de *Phricodoceras* gr. *bettonii* Geczy, 1976: **A**, d'après Rakus & Guex (2002); **B**, d'après Linares *et al.* (1979); **C**, d'après Geczy (1976); **D**, d'après Bettoni (1900). Échelle: 1 cm.

stade tuberculé (stade *taylori*) est plus court que chez *P. taylori*: il disparaît rapidement au profit du développement de côtes saillantes continues en forme de latte dont la mise en place est corrélée avec l'atténuation des tubercules latéro-ventraux.

Si les séries de tubercules peuvent être encore très prononcées, du moins dans les tours internes, le caractère qui distingue cette espèce de *P. taylori* est le développement assez précoce de côtes saillantes qui tendent à remplacer les tubercules. Cela est particulièrement visible sur le dernier quart de tour du type (? portion de la loge d'habitation). La différence avec *P. taylori* reste toutefois très ténue, au moins, pour les formes de transition provenant de l'intervalle de temps entre la partie supérieure de la sous-zone à Taylori et la base de la zone à Davoei, qui sont tantôt attribuées à *P. bettonii* (e.g., Apennins: Faraoni *et al.* 1996; Venturi & Ferri 2001) ou données sous le nom de *P. taylori* (Pontides: Bremer 1965; Alkaya & Meister 1995; Tunisie: Rakus & Guex 2002).

Le développement de ces côtes saillantes chez l'adulte parallèlement à l'effacement des tubercules annonce les groupes domériens de *P. venzoi* Fantini Sestini, 1978 et *P. imbricatum* Bettoni, 1900.

Le *Phricodoceras* aff. *taylori* (in Bremer 1965: pl. 15, fig. 5) montre un stade *taylori* qui se termine très tôt (vers 25 mm de diamètre) pour se poursuivre par un stade *lamellosum* très précoce associé à une légère compression du tour. Bremer ne mentionne pas s'il s'agit d'un adulte correspondant ainsi à un *Phricodoceras* du groupe de *P. bettonii* ou simplement

des tours internes d'une forme comme *P. lamellosum* ou *P. urkuticum* (Geczy, 1959).

Remarque

La difficulté pour déterminer les *Phricodoceras* de l'intervalle allant de la partie supérieure de la sous-zone à Taylori à la sous-zone à Capricornus est manifeste pour les formes des Pontides qui sont exceptionnellement assez nombreuses à cette période. Les *Phricodoceras* provenant de la zone à Ibex et décrits par Alkaya & Meister (1995: pl. 7, fig. 6) sous le nom de *P. gr. taylori* sont plutôt à rapprocher des *P. bettonii* en raison de l'affirmation des côtes (au détriment de la tuberculation) principalement sur l'aire ventrale.

Au contraire chez le spécimen étudié par Alkaya & Meister (1995: pl. 7, fig. 2), le stade tuberculé se renforce au cours de l'ontogenèse et l'habitus est de type *taylori*.

Notons que cette forme d'ontogenèse à tendance paedomorphique qui conduit à la persistance tardive du stade initial de type *taylori* semble aussi exister jusqu'au Domérien (e.g., *P. bettonii* in Bettoni 1900: pl. 8, fig. 18 pour la zone à Margaritatus).

Cette ambiguïté entre *P. bettonii* et *P. taylori* est aussi remarquable pour les formes de Tunisie de la partie moyenne et supérieure de la zone à Jamesoni et de la partie inférieure à moyenne de la zone à Ibex avec des habitus « plus » *taylori* ou au contraire « plus » *bettonii*. C'est également le problème pour les formes de la même période provenant des Apennins, du Bakony et de la Colombie Britannique.

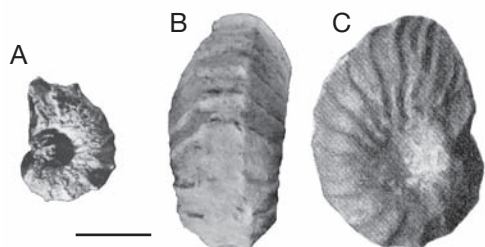


FIG. 5. — Variabilité de *Phricodoceras venzoi* Fantini Sestini, 1978 : **A, B**, d'après Fantini Sestini (1978) ; **C**, d'après Venzo (1952). Échelle : 1 cm.

En l'attente d'étude de variabilité (rareté du matériel), la solution la plus « simple » pour contourner cette difficulté serait, comme cela a été fait par nombreux auteurs, de conserver l'ensemble des *Phricodoceras* de cette période d'incertitude dans le groupe de *P. taylora*. Nous préférons néanmoins proposer ici un intervalle de recouvrement des espèces *P. taylora* et *P. bettonii* y voyant plutôt deux groupes qui se relayent dans le temps mais sans chercher à nier la difficulté de séparer morphologiquement ces deux espèces. Dans la partie supérieure de la zone à Jamesoni et dans la zone à Ibex la plupart des *Phricodoceras* n'ont d'ailleurs plus ni le cachet typique des *P. taylora* ni déjà celui des *P. bettonii*.

Âge

L'intervalle d'existence de *P. bettonii*, au sens ou nous l'avons défini va de la partie supérieure de la sous-zone à Taylora jusque dans la sous-zone à Stokesi voire base de la sous-zone à Subnodosus.

Phricodoceras venzoi Fantini Sestini, 1978

Phricodoceras lamellosum – Venzo 1952 : pl. A, fig. 6. — Fantini Sestini 1962 : pl. 38, fig. 11.

Phricodoceras venzoi Fantini Sestini, 1978 : pl. 28, fig. 3, 6. — Ferretti 1991 : pl. 3, fig. 4.

Phricodoceras aff. *venzoi* – El Hariri *et al.* 1996 : pl. 69, figs 14-17.

DESCRIPTION ET REMARQUES

Ce *Phricodoceras* de petite taille atteint 34 mm de diamètre (adulte) et est caractérisé par un phrag-

mocône à tours assez déprimés associés à une aire ventrale large (Fig. 5). Chez l'adulte et principalement au niveau de la loge d'habitation, les tours deviennent plus comprimés et élevés, des côtes sinueuses se développent sur les flancs. Elles atteignent le tubercule margino-ventral qui est fin et arrondi et elles traversent, plus ou moins émoussées, l'aire ventrale. En fait, l'habitus de la costulation adulte, en tenant compte du type et des faunes du Haut Atlas, a un aspect plus délicat que chez *P. bettonii*. Par ailleurs son stade *taylora* est plus réduit bien que certains spécimens conservent une tuberculation assez vigoureuse.

Phricodoceras venzoi se distingue aussi de *P. bettonii* par un aspect plus délié de la côte et par une taille adulte plus petite.

Âge

Cette espèce apparaît peut-être déjà dans la sous-zone à Subnodosus et est connue avec certitude dans la sous-zone à Gibbosus. Le représentant le plus jeune de cette espèce est connu dans le Haut Atlas. Il est associé à un *Lioceratoides* sp. juste au-dessus des niveaux à *Arietoceras*. Son âge indique le sommet de la sous-zone à Algovianum si l'on se réfère à Braga (1983), qui est l'équivalent probable de la base de la zone à Spinatum (Domérien supérieur) (Meister 1987). Il serait le plus jeune *Phricodoceras* connu.

Phricodoceras urkuticum (Geczy, 1959)

Liparoceras (*Hemiparinodiceras*) *urkuticum* Geczy, 1959 : 143, pl. 1.

Phricodoceras urkuticum praeparonai Geczy, 1976 : pl. 15, figs 5, 6, pl. 16, fig. 2.

Phricodoceras urkuticum – Geczy 1976 : pl. 15, figs 3, 4, pl. 16, fig. 1 (cf.).

DESCRIPTION ET REMARQUES

Comme pour les *Phricodoceras* du groupe de *P. lamellosum*, le stade tuberculé est relativement court, c'est déjà vers un diamètre d'environ 30 mm que la costulation commence à prendre le pas sur la tuberculation (Fig. 6). Les adultes acquièrent, au cours de la croissance, une section subovale avec un rebord ombilical abrupt.



FIG. 6. — Variabilité de *Phricodoceras urkuticum* (Geczy, 1959): **A**, d'après Geczy & Meister (sous presse); **B**, d'après Geczy (1976). Échelles: A, 1,25 cm; B, 1 cm.

L'originalité de ce taxon par comparaison avec *P. lamellosum* repose sur une certaine irrégularité de la costulation, sur l'apparition plus précoce du stade costulé au cours de la croissance et sur une taille adulte inférieure ($D \approx 130$ mm). De manière plus générale, il s'agit d'une tendance péramorphique (accélération) pour le développement de ce stade costulé par rapport à l'espèce *P. lamellosum*

comme c'est d'ailleurs aussi le cas pour *P. bettonii* par rapport à *P. taylori*.

Cette espèce comprend également la sous-espèce *P. urkuticum praeparonai* qui est indistinguable de *P. urkuticum* s.s. si ce n'est par une tendance à l'aplatissement de la partie externe.

À l'instar de *P. taylori* et *P. bettonii*, la distinction entre *P. lamellosum* et *P. urkuticum* reste difficile

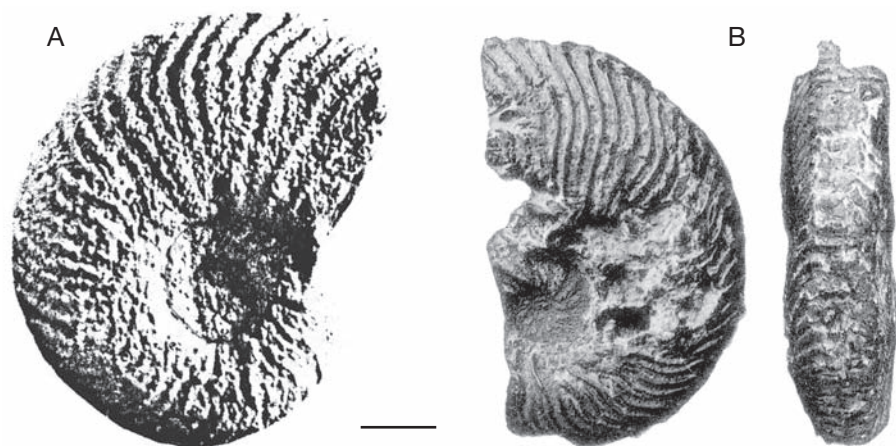


FIG. 7. — Variabilité de *Phricodoceras paronai* (Bettoni, 1900); A, d'après Linares *et al.* (1979); B, d'après Bettoni (1900). Échelle: 1 cm.

surtout pour la période allant de la sous-zone à Jamesoni à la partie supérieure de la zone à Ibex, en raison de la différenciation morphologique graduelle entre ces deux taxons.

De même la transition morphologique avec la forme plus récente *P. paronai* (Bettoni, 1900) (cf. *infra*) n'est pas claire et cette incertitude correspond à un intervalle de temps comprenant la partie supérieure de la zone à Davoei jusqu'à la base de la sous-zone à Stokesi.

Âge

Les formes hongroises (Geczy 1959, 1976) d'où est issu le type proviennent de la zone à Davoei. L'intervalle d'existence de *P. urkuticum* (forme très rare) pourrait correspondre à la partie supérieure de la zone à Ibex et à la partie moyenne à supérieure de la zone à Davoei.

Le *P. lamellosum* figuré par Geczy (1976: pl. 15, fig. 2) est un phragmocône qui peut être rapproché du groupe macroconche *lamellosum-urkuticum* et son âge correspond à la partie inférieure de la zone à Ibex.

Phricodoceras paronai (Bettoni, 1900)

Aegoceras paronai Bettoni, 1900: pl. 7, fig. 14.

non *Phricodoceras paronai* – Fucini 1908: pl. 1, figs 15, 16.

Phricodoceras paronai – Fantini Sestini 1978: pl. 28, fig. 1. — Braga 1983: pl. 16, figs 1, 2.

Phricodoceras urkuticum praeparonai – Fantini Sestini 1978: pl. 28, fig. 7.

Phricodoceras cf. *paronai* – Linares *et al.* 1979: pl. 1, fig. 2.

? *Phricodoceras taylori subtaylori* – Wiedenmayer 1980: pl. 2, figs 9, 10.

Phricodoceras aff. *paronai* – Geczy & Meister 1998: pl. 6, fig. 2.

? *Phricodoceras lamellosum* – Venturi & Ferri 2001: 131.

DESCRIPTION ET REMARQUES

Ce *Phricodoceras* se caractérise par une section rectangulaire comprimée à aire ventrale aplatie; cette morphologie de la partie externe s'exprime déjà chez *P. urkuticum*, spécialement chez le variant *P. urkuticum praeparonai* Geczy, 1976 (Fig. 7). Le stade tuberculé persiste chez le type jusque vers 25-30 mm de diamètre (voir Fantini Sestini 1978) et disparaît au profit d'une morphologie rappelant celle de *lamellosum-urkuticum* avec des côtes régulières, de densité assez élevée sans tubercule apparent. Les côtes subradiales rigides jusqu'au 1/3 supérieur des flancs s'inclinent doucement vers l'avant. L'ombilic est assez étroit et le diamètre du phragmocône atteint au mieux 60 mm de diamètre. La tendance évolutive qui va d'une morphologie *lamellosum*

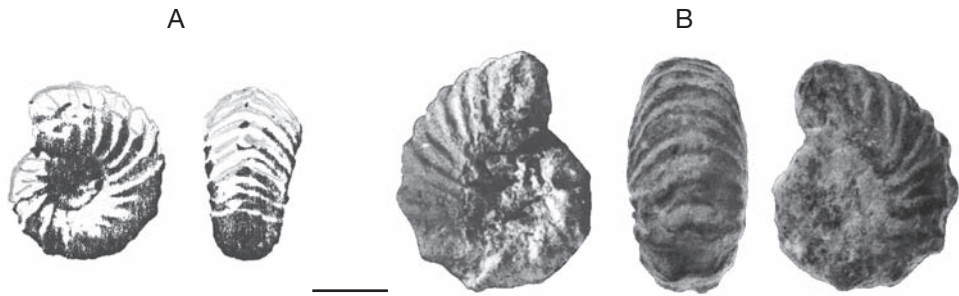


Fig. 8. — Variabilité de *Phricodoceras oistoides* Geczy, 1976: **A**, d'après Fucini (1908); **B**, d'après Fantini Sestini (1978). Échelle: 1 cm.

à une morphologie *paronai* est caractérisée par un stade *taylori* toujours plus court associé à une réduction de la taille particulièrement évidente chez *P. paronai*.

Âge

Présente dans la Téthys occidentale, cette espèce a une extension verticale qui correspond à une période allant du Carixien terminal au Domérien moyen (sous-zone à Gibbosus).

Phricodoceras oistoides Geczy, 1976

Phricodoceras lamellosum – Fucini 1908: pl. 1, fig. 8.

Phricodoceras oistoides Geczy, 1976: pl. 16, fig. 3.

Phricodoceras praeimbricatum Fantini Sestini, 1978: pl. 28, fig. 4.

Phricodoceras sp. indet. – Fantini Sestini 1978: pl. 28, fig. 8.

DESCRIPTION ET REMARQUES

Ces *Phricodoceras* (Fig. 8), assez globuleux de petite taille, leur diamètre n'excède pas 37 mm, sont très proches de *P. imbricatum* (Bettoni, 1900) (cf. *infra*). Ils s'en distinguent toutefois dans la morphologie adulte par un stade « *imbricatum* » (côtes saillantes dépourvues de tuberculation et plus ou moins nettement imbriquées les unes sur les autres comme des tuiles qui se chevauchent) moins achevé. Autrement dit, le groupe des *P. oistoides* possède encore un stade *taylori* (tuberculé) persistant assez longtemps pour

la taille (tendance paedomorphique par rapport à *P. imbricatum*) et perturbant la disposition des côtes sur la loge d'habitation alors que chez les *P. imbricatum*, il se montre discret sur la fin du phragmocône (dernier tour) et disparaît totalement sur la loge d'habitation. Par ailleurs la position stratigraphique *P. oistoides* est plus ancienne que celle de l'espèce de Bettoni c'est donc la position la plus ancienne de la lignée des *Phricodoceras* à côtes imbriquées. En plus de l'acquisition par péramorphose d'un stade costulé imbriqué, on assiste donc au cours du temps à une réduction de la taille de 35-37 à 25 mm associée à une légère fermeture de l'ombilic (de 0,30-0,32 à 0,25-0,23 pour O/D).

Âge

L'intervalle d'existence de ce taxon correspond au sommet de la zone à Davoei jusqu'à la sous-zone à Subnodosus.

Phricodoceras imbricatum (Bettoni, 1900)

Aegoceras imbricatum Bettoni, 1900: pl. 8, fig. 20, (cf. 21).

Phricodoceras imbricatum – Fucini 1908: pl. 1, figs 17-19. — Wiedenmayer 1980: pl. 2, figs 4-8.

Phricodoceras lamellosum – Fucini 1908: pl. 1, fig. 8.

? *Phricodoceras imbricatum* – Fantini Sestini & Paganoni 1953: pl. 7, fig. 4. — Fantini Sestini 1978: pl. 28, figs 2, 5.

Phricodoceras cf. *imbricatum* – Macchioni 2001: pl. 2, fig. 10.



FIG. 9. — Variabilité de *Phricodoceras imbricatum* (Bettoni, 1900), d'après Bettoni (1900). Échelle: 1 cm.

DESCRIPTION ET REMARQUES

À l'exception des tours internes où le stade morphologique *taylori* est apparent, ces *Phricodoceras* micromorphes (leur taille ne dépasse pas les 25 mm de diamètre) présentent sur les 3/4 du dernier tour une ornementation originale constituée de côtes sans tubercules, à relief épais à leur base et effilé sur leur terminaison externe formant une série d'éléments imbriqués comme des tuiles (Fig. 9). Ces « côtes » ont un tracé légèrement proverse et sont nettement inclinées vers l'avant sur la région ventro-latérale. Elles traversent le ventre sans interruption formant une sorte de chevron assez épais. La section du tour est très épaisse (E/H = 0,72 in Fantini Sestini 1978).

La comparaison avec *P. oistoides* est discutée plus haut. Elle résulte essentiellement d'un décalage péramorphique.

Âge et répartition

Cette espèce est présente dans la sous-zone à *Gibbosus* (Alpe Turati: Gaetani & Fantini Sestini [1978]; Subbétique: Macchioni [2001]; (?) Haut Atlas: Dubar & Mouterde [1978]), et peut-être déjà dans la partie supérieure de la sous-zone à *Subnodosus*. Sa présence dans la sous-zone à *Stokesi* (voir Wiedenmayer 1980) ne repose pas sur des données stratigraphiques précises.

Phricodoceras cantaluppii Fantini Sestini, 1978

Phricodoceras lamellosum – Fantini Sestini & Paganoni 1953: pl. 7, fig. 5. — Cantaluppi & Brambilla 1968: pl. 26, fig. 9.

Phricodoceras cf. lamellosum – Dubar & Mouterde 1978: pl. 3, fig. 3.

Phricodoceras cantaluppii Fantini Sestini, 1978: 340.

Phricodoceras sp. A – Linares *et al.* 1979: pl. 1, figs 3, (?) 4.

DESCRIPTION ET REMARQUES

Fantini Sestini (1978) considère ces formes micromorphes (leur taille adulte ne dépasse pas 34 mm de diamètre) comme un groupe original au sein des *Phricodoceras* en raison de leurs tours comprimés à petits diamètres et de leurs tubercules ventro-latéraux épineux déjetés vers l'avant (Fig. 10). Par ailleurs des tours peu élevés (E/H = 0,73), associés à des côtes latérales bien marquées et sinueuses présentant une certaine irrégularité et un ombilic très ouvert pour le genre, renforce cette originalité.

Même si, à petit diamètre, se développe, après le stade tuberculé de type *taylori*, un style ornemental proche de celui de la lignée de *P. lamellosum*-*P. urkaticum*-*P. paronai* voire de *P. cornutum*, la morphologie de ce dernier tour reste très différente et surtout l'ombilic est très ouvert.

La forme illustrée (holotype) par Cantaluppi & Brambilla (1968) possède un ombilic particulièrement ouvert (O/D = 0,38) (extraombilication ?) et porte encore une série de tubercules à mi-hauteur des flancs. Les formes espagnoles (Linares *et al.* 1979) ont une loge d'habitation d'environ un demi-tour avec une ouverture ombilicale similaire (O/D = 0,39).

Âge

L'espèce est connue sur une période allant du (?) Carixien supérieur au Domérien moyen (sous-zone à *Gibbosus*).

DISCUSSION

DIMORPHISME

Pour Quenstedt (1884), les petites formes tuberculées de type *P. taylori* sont considérées comme les tours internes ou des formes juvéniles des individus de grande taille de type *P. lamellosum*. Dommergues en 1978 a montré que parmi les petites formes, il y a des adultes (approximation de la suture, Dommergues 1978: 43). Il a donc proposé une interprétation en termes de microconche et de macroconche pour deux « espèces » de *Phricodoceras*: *P. taylori* (m) qui est une forme adulte de petite taille, fortement tuberculée et *P. lamellosum* (M) qui est une forme de grande taille dont l'habitus des tours internes est identique à celui du microconche jusque vers 30 mm de diamètre et celui des tours intermédiaires et adultes totalement différent. Le changement d'ornementation se fait rapidement sur environ un demi-tour en concomitance avec une modification de la géométrie de la coquille; en effet l'involution devient plus accusée. D'autres changements morphologiques comme des tours plus comprimés et une section plus elliptique élevée apparaissent également à ce stade. Chez les adultes macroconches les plus pérarmorphiques (hypermorphose) la tuberculation disparaît totalement et la costulation n'est plus composée que de fines costules.

Nous adhérons à cette idée de dimorphisme qui est surtout évidente lors du bref acmé du genre qui se situe dans la partie inférieure voire moyenne de la sous-zone à *Taylori*.

Pour *P. cornutum*, la similitude des côtes simples et fortes avec celles visibles sur une partie de l'ontogénèse de *P. lamellosum* (e.g., Quenstedt 1882-1885: pl. 27, figs 18, 19; pl. 28, figs 24, 28) peut conduire à interpréter *P. cornutum* comme étant également une forme microconche de *P. lamellosum*. Notons toutefois que l'ombilic de *P. cornutum* reste plus ouvert malgré l'extraombilication adulte.

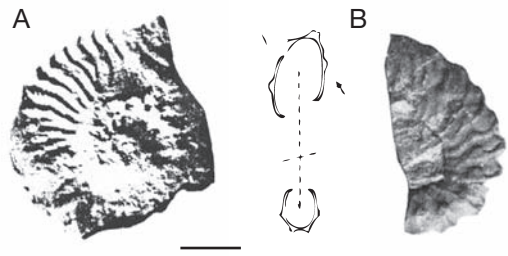


FIG. 10. — Variabilité de *Phricodoceras cantaluppii* Fantini Sestini, 1978: **A**, d'après Linares *et al.* (1979); **B**, d'après Cantaluppi & Brambilla (1968). Échelle: 1 cm.

À notre avis, ce dimorphisme se poursuit avec le groupe *P. bettonii* qui prend le relais de *P. taylori* et qui représente le microconche (m) d'un couple dimorphe dont le macroconche (M) serait représenté par *P. urkuticum*. Cette tendance se poursuivrait dans le Domérien avec *P. paronai* comme macroconche et *P. venzoi* voire *P. oistoides* et de *P. imbricatum*, voire de (?) *P. cantaluppii* comme représentants des microconches. Dans cette hypothèse, la variabilité des formes microconches (m) serait très étendue car elles ont des caractères plus affirmés et plus diversifiés alors que celle du macroconches (M) est nettement plus restreinte. En fait la morphologie des macroconches est pratiquement inchangée depuis le Sinémurien depuis *P. lamellosum* jusqu'à *P. paronai* en passant par *P. urkuticum*. Cette hypothèse est difficilement vérifiable en raison des données trop éparées et trop rares pour ces différents taxons. Cependant, au Bakony (données inédites), *P. urkuticum* (M) est associé à *P. bettonii* (m) dans le banc 4 de Hamuhaza. En outre l'évolution parallèle des deux lignées (m et M) avec une tendance simultanée à la réduction de la taille et au raccourcissement du stade « *taylori* » parle en faveur de cette hypothèse.

Pour des raisons stratigraphiques et pour conserver l'information morphologique véhiculée par les noms d'« espèces » nous avons conservé et traité ces différents groupes morphologiques de manière distincte même si l'on soupçonne fortement l'existence des couples dimorphes (m) et (M).

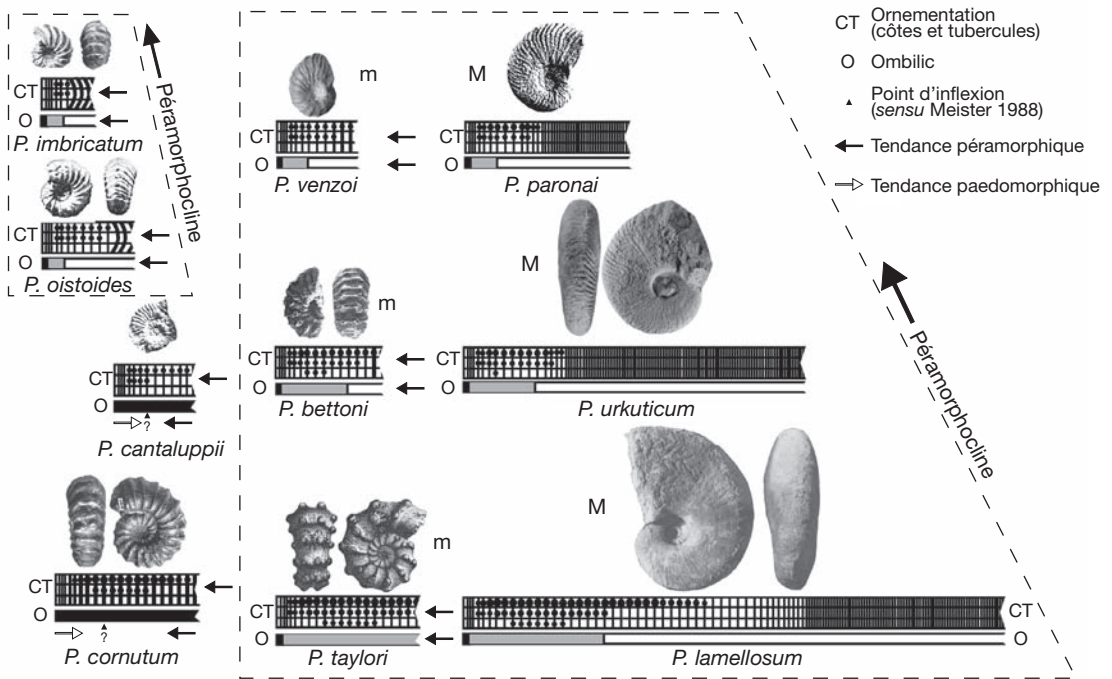


FIG. 11. — Ontogenèse de l'ornementation (tubercules et côtes) et de l'ombilic chez *Phricodoceras* avec une interprétation hétérochronique. Pour l'ornementation, le cartouche est subdivisé en trois parties: l'une pour la région ombilicale (partie inférieure), la deuxième pour la partie latérale (partie moyenne) et la troisième pour la partie ventro-latérale et ventrale (partie supérieure). Les cartouches sont proportionnels entre eux et indiquent les tailles maximales.

HÉTÉROCHRONIES (FIG. 11)

En termes d'hétérochronies, plusieurs observations peuvent être faites.

– Globalement, des formes les plus anciennes aux plus récentes on assiste à une réduction de la taille qui correspond soit à une hypomorphose (progenèse) si la relation âge-taille est préservée soit à un nanisme si la durée de vie varie peu malgré la réduction de taille. Il n'est pour l'instant pas possible de trancher entre ces deux possibilités. Tous les intermédiaires sont d'ailleurs possibles. Pour l'analyse des modalités hétérochroniques, c'est la forme classique *P. taylori* qui sert de morphologie de référence.

– Pour l'ornementation c'est un mode péramorphique qui domine avec le développement de côtes et de stries qui, d'abord restreint aux seuls stades adultes, gagnent au cours du temps des stades ontogénétiques de plus en plus précoces au détriment de la tuberculation qui se limite alors aux seuls tours internes.

Cette tendance péramorphique est particulièrement accentuée chez le groupe *P. oistoides* et *P. imbricatum* où l'on observe le développement chez l'adulte de côtes imbriquées (innovation tardive). Il en est de même pour *P. cantaluppii*, forme très originale par l'ornementation de sa loge d'habitation (cf. *supra*) (innovation tardive).

Chez *P. cornutum*, il y a présence de côtes bien individualisées à tous les stades de croissance, surtout sur le dernier tour. Ce net développement des côtes dans le stade adulte peut s'interpréter par un mode péramorphique. La perte du tubercule latéral par contre, peut soit se faire par péramorphose ou indépendamment de modalités hétérochroniques.

– Pour l'ouverture de l'ombilic, la tendance générale est péramorphique (accélération) avec une diminution plus ou moins nette de la taille de l'ombilic au cours du temps. Chez *P. cornutum* et (?) *P. cantaluppii*, l'ombilic reste ouvert tout au long de la croissance, renforcé encore par une nette

extraombilication chez l'adulte. Il semble y avoir pour l'expression de ce caractère, une juxtaposition avec une tendance paedomorphique dans les stades jeunes (e.g., Quenstedt 1884-1885: pl. 27, fig. 26) (? et intermédiaires) et le développement d'une tendance péramorphique chez l'adulte qui gagne des tours de plus en plus jeunes reflétant une trajectoire ontogénétique complexe (cf. Meister 1988: 812).

– Pour les couples dimorphes, si l'on admet l'hypothèse du dimorphisme, la différence entre le microconche et le macroconche se fait sur un mode péramorphique pour le développement de l'ornementation et de la taille (gigantisme accéléré s'il y a découplage âge-taille ou hypermorphose accélérée si les deux morphes ont une durée de vie très différente). Au sein des lignées dimorphes (lignée des microconches *P. taylori*-*P. bettonii*-*P. venzoi* et lignée des macroconches *P. lamellosum*-*P. urkuticum*-*P. paronai*) par contre on assiste à une réduction concomitante de la taille (mode paedomorphique ou nanisme). Cela est surtout manifeste chez la lignée des macroconches. Chez les microconches la réduction de taille est moins sensible surtout entre *P. bettonii* et *P. venzoi* où la différence de taille adulte est au plus de 1 cm. Par contre le développement de l'ornementation au sein de chaque lignée se fait sur un mode péramorphique (accélération).

Intuitivement et en se basant sur l'étude des *Liparoceras* capricornes (Dommergues 1988) qui montre qu'il existe fréquemment un découplage âge-taille, il semble que la tendance principale chez les *Phricodoceras* soit un « nanisme accéléré » et non une « hypermorphose accéléré » qui s'accorde mal avec un groupe très spécialisé et très rare, sans doute un stratège K.

BIOSTRATIGRAPHIE (FIG. 12)

La durée de vie connue du genre *Phricodoceras* couvre une période d'environ 6 à 7 ma. depuis le Sinémurien supérieur, plus précisément depuis la sous-zone à Densinodulum (≈ 1 ma.) jusqu'au Pliensbachien c'est-à-dire jusqu'à la fin de la sous-zone à Gibbosus début de la zone à Spinatum ($\approx 5-6$ ma.). Comme le montre la Figure 12, les intervalles d'existence des différentes espèces ne sont pas toujours clairs et sont souvent mal documentés.

Historiquement l'apparition de *P. taylori* dans les séries était considérée comme un bon marqueur stratigraphique de la base du Pliensbachien, mais actuellement en raison de la présence de l'espèce dans le Sinémurien supérieur (France, Allemagne du Sud-Ouest, Italie [Livigno, Austroalpin moyen] et en Turquie [Pontides]) il n'est plus possible de déterminer par sa seule présence la limite inférieure de la sous-zone à Taylori et par conséquent la limite entre les étages Sinémurien et Pliensbachien (Meister *et al.* 2003).

Toutefois sa rareté au cours du Sinémurien et sa large distribution géographique lors de l'acmé du genre permet d'avoir de bons indices pour déterminer la sous-zone à Taylori, au moins dans les régions du nord-ouest de l'Europe.

Les informations sur l'intervalle d'existence de *P. taylori* restent encore lacunaires et mal documentées. Cette espèce semble disparaître vers la partie supérieure de la sous-zone à Jamesoni voire dans la partie inférieure de la zone à Ibex.

Phricodoceras taylori et *P. bettonii* sont deux « espèces » qui se succèdent ou qui se relayent progressivement et qui sont difficiles à distinguer l'une de l'autre pendant une période allant de la sous-zone à Polymorphus à la sous-zone à Valdani. Cela, surtout en raison de la mauvaise qualité du matériel et de sa rareté. Ainsi des morphologies similaires à celle de *P. bettonii* (ou tout au moins plus proches de *P. bettonii* que de *P. taylori*) peuvent déjà être reconnues dans la partie supérieure de la sous-zone à Taylori. Rappelons que le type de *P. bettonii* provient de la zone à Davoei. Par contre la disparition de *P. bettonii* se fait dans la partie terminale de la sous-zone à Stokesi voire dans la sous-zone à Subnodosus. Cette espèce est remplacée par *P. venzoi*. C'est le dernier représentant de cette lignée et il est restreint aux sous-zones à Subnodosus et à Gibbosus, voire base à Apyrenum.

Parallèlement les formes macroconches (*P. lamellosum*-*P. urkuticum*-*P. paronai*) ont une extension stratigraphique également mal documentée, surtout pour *P. lamellosum* qui est connu depuis la sous-zone à Macdonnelli jusqu'à la sous-zone à Masseanum. *P. urkuticum* est connu au cours d'une période qui va de la sous-zone à Valdani jusqu'à la sous-zone à Figulinum. *Phricodoceras paronai* est cité de la partie

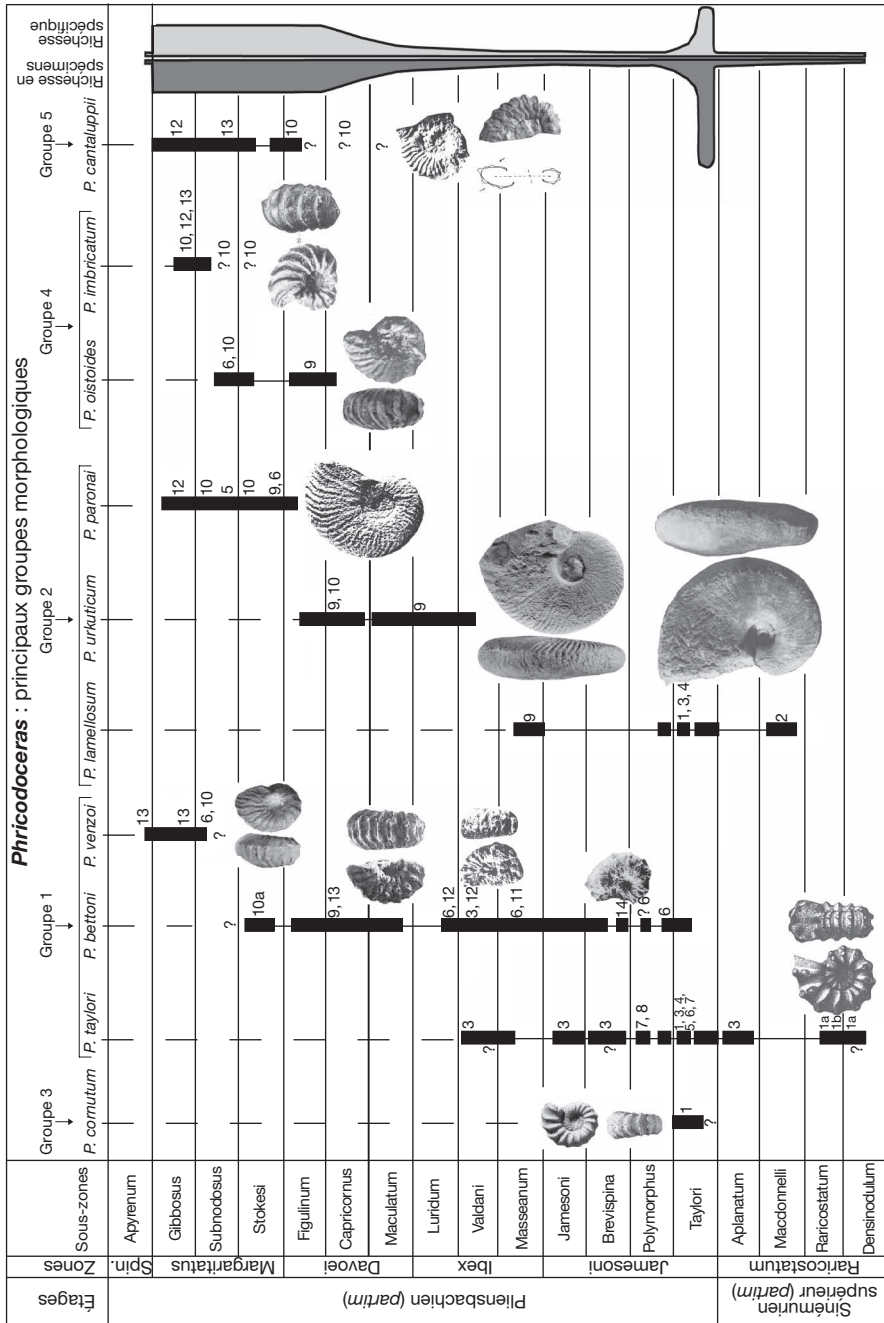


FIG. 12. — Intervalles d'existence des *Phricodoceras* (10 espèces) associés aux principales localités : 1, Europe du Nord-Ouest; 1a, Bourgogne; 1b, Allemagne du Sud-Ouest; 2, Livigno (Austroalpin moyen); 3, Pontides (Turquie); 4, Villany (Hongrie); 5, Autriche (Austroalpin supérieur); 6, Apennins; 7, Colombie britannique (Canada); 8, Oregon (USA); 9, Bakony (Hongrie); 10, Alpes calcaires du Sud; 10a, Mte Domaro; 11, Albanie (Zone ionienne); 12, Subbétiques; 13, Haut Atlas; 14, Tunisie.

terminale de la sous-zone à Figulinum jusqu'à la sous-zone à Gibbosus. Notons que les informations stratigraphiques couvrant l'intervalle de la zone à Ibex-sous-zone à Stokesi proviennent presque exclusivement de l'Austroalpin supérieur (Bakony) et des Alpes calcaires méridionales, deux régions paléogéographiquement très proches.

Le groupe capricorne *P. cornutum* est restreint à la partie moyenne et supérieure de la sous-zone à Taylori. D'après Howarth, *P. cornutum* s.s. est même limité à la seule partie supérieure de cette sous-zone.

Phricodoceras cantaluppii est connu dans le Domérien, mais il peut être déjà présent dès le Carixien supérieur.

La lignée menant du groupe de *P. oistoides* à *P. imbricatum* apparaît dans la sous-zone à Capricornus et persiste jusque dans la sous-zone à Gibbosus.

HYPOTHÈSE «ANCÊTRE» (FIG. 13)

Classiquement le genre *Phricodoceras* est placé dans la superfamille des Eoderoceratoidea (voir Spath 1938; Arkell *et al.* 1957; Donovan *et al.* 1981) sans plus de justification. Spath (1938: 16) indique que ce genre représente «an end-form of a distinct branch of the Eoderoceratids». Dans Arkell *et al.* (1957), la sous-famille des Phricodoceratinae comprend le genre *Phricodoceras* et avec doute les *Epideroceras* Spath, 1923. En 1981, Donovan *et al.* présentent le même concept en y ajoutant les *Villania* Till, 1911 et *Pseuduptionia* Bremer, 1965. Ce dernier genre ainsi que les *Epideroceras* Spath, 1923 sont désormais placés dans la famille des Epideroceratidae Dommergues & Meister, 1999 (Dommergues & Meister 1999: 277) et dans la superfamille des Eoderoceratoidea. Les *Villania* restent d'attribution douteuse au sein de cette superfamille.

Dommergues & Meister (1999: 284) montrent par une approche de type cladistique que le genre *Phricodoceras* ne peut être attribué sans beaucoup de réserves aux Eoderoceratoidea. L'origine de ce genre est en fait énigmatique car il apparaît brusquement dans les séries fossilifères du Sinémurien avec une morphologie d'emblée bien typée (très dérivée) constituée d'autapomorphies inexploitable pour étudier les relations de parenté. Pourrait-il s'agir d'un «punctuated evolutionary event»? Quoi qu'il

en soit, quatre hypothèses sont formulées dans la littérature sur l'origine des Phricodoceratidae. Celles-ci ont été récemment discutées par Dommergues (2003). Nous en présentons ici une synthèse avec quelques commentaires et précisions.

Origine parmi les *Lytoceratoidea* Neumayr, 1875 et particulièrement chez les *Pleuroacanthitidae* Hyatt, 1900

Spath (1938: 16) en proposant de rattacher les *Adnethiceras ferstli* (Hauer, 1854) aux Phricodoceratinae, espèce qui fait partie actuellement des *Pleuroacanthitidae* Hyatt, 1900 (voir Donovan 1955; Wiedmann 1970), sous-entend ainsi une parenté avec cette famille. Wiedmann (1970: 998, 1002) reprend cette idée et suggère que les *Phricodoceras* pourraient être rattachés aux *Lytoceratoidea* Neumayr, 1875 et en particulier aux *Adnethiceras* Wiedmann, 1970 principalement en raison de l'habitus de la ligne de suture. *Adnethiceras ferstli* représenterait une forme de transition entre *Adnethiceras* et *Phricodoceras*.

Dommergues (2003) suggère également une parenté au sein des *Pleuroacanthitidae* mais plutôt avec des formes comme les *Analytoceras articulatum* (Sowerby, 1831) (voir Wöhner 1882-1898: pl. 54, fig. 3ab) en raison de structures ornementales périsiphonales saillantes qui sont très rares chez les ammonites du Jurassique inférieur et qui pourraient être homologues des tubercules épineux périsiphonaux des *Phricodoceras*. Certains éléments du tracé sutural (e.g., 2^e selle latérale et U2 et L trifides) ne sont pas incompatibles entre les Phricodoceratidae et les *Pleuroacanthitidae*. Ces éléments parlent ainsi en faveur d'une origine des *Phricodoceras* chez les *Pleuroacanthitidae*.

Nous pouvons rajouter que leurs sections des tours sont assez différentes, les deux séries de tubercules que l'on trouve chez *A. haueri* Wiedmann, 1970 (Wiedmann 1970: fig. 30N, O) occupent des positions assez voisines chez les *Phricodoceras*, principalement la série des tubercules périsiphonaux qui donne cette apparente concavité à l'aire ventrale. La morphologie générale de ces *Adnethiceras*, en y associant l'espace costal chez *A. ferstli*, n'est pas sans rappeler celle de *Phricodoceras cornutum*. Remarquons encore l'enroulement lytoceratomorphe

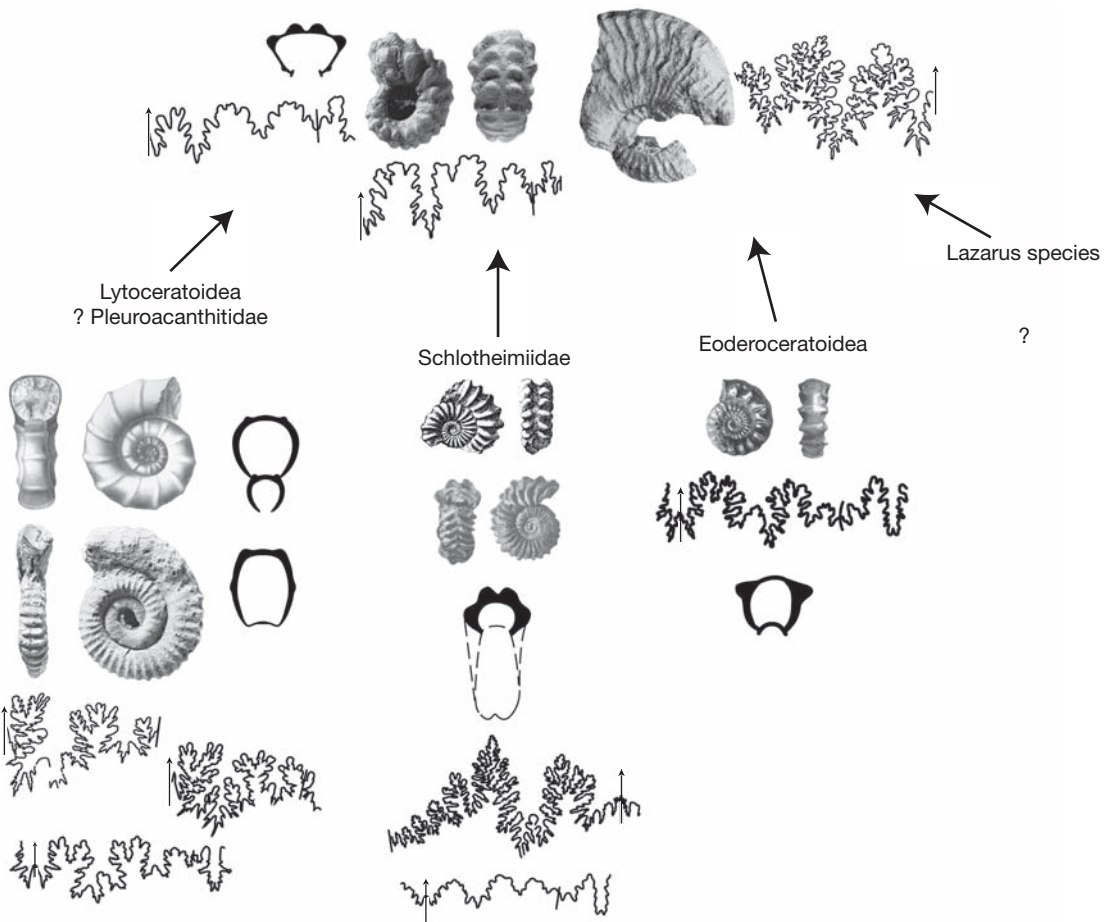


FIG. 13. — Différentes hypothèses sur l'origine des Phricodoceratidae. Les illustrations et les lignes de sutures proviennent de Hauer (1854a, b), Wähler (1882-1898), Lange (1951), Wiedmann (1970), Schlegelmilch (1976), Dommergues & Meister (1990), Dommergues (2003).

dans les tours internes de la quasi-totalité des *Phricodoceras* (Fig. 1). L'absence de rebord ombilical et une paroi ombilicale fuyante et arrondie sont aussi à souligner (convergences ?).

Il existe plusieurs arguments en défaveur de cette hypothèse. La ligne de suture présente une structure de la première selle latérale qui a une symétrie et un équilibre différent dans les deux groupes. Il y a également une lacune d'information entre les derniers Pleuroacanthidae et les premiers *Phricodoceras*. Cette lacune correspond, au minimum, aux zones à Turneri, à Obtusum et à Oxynotum. En effet, l'âge des *Adnethiceras* correspond à un intervalle

encore mal défini comprenant la zone à Bucklandi jusqu'à (?) la zone à Semicostatum.

Cette hypothèse paraît la plus plausible et surtout comme le souligne Dommergues (2003) la plus « économique » en terme de changements morphologiques et ontogénétiques. Toutefois elle reste encore à démontrer. Cela montrerait aussi l'importance majeure des Lytoceratoidea dans l'évolution. Les Phricodoceratidae pourraient être issus des Lytoceratoidea tout comme les Eoderoceratoidea (voir Arkell *et al.* 1957). Phricodoceratidae et Eoderoceratoidea pourraient être ainsi issus indépendamment des Lytoceratoidea.

Origine parmi les Schlotheimiidae Spath, 1923

Si l'on accepte cette hypothèse, cela implique des transformations très importantes de l'ontogénèse pour l'enroulement (recouvrement des tours très faibles chez *Phricodoceras*, au moins dans les formes jeunes), pour l'ornementation (passage de formes non tuberculées [Schlotheimiidae] à des formes multituberculées) et pour la ligne de suture (une structuration vers la partie dorsale, au-delà de U2, qui est totalement différente, il n'y pas de lobe suspensif et les lignes sont moins découpées chez *Phricodoceras*).

Cette hypothèse repose d'après Dommergues (2003) sur l'existence d'une dépression sur la bande siphonale due à l'interruption brusque de la costulation en bordure de cette zone (côtes saillantes chez les Schlotheimiidae et côtes tuberculées chez *Phricodoceras*).

Cette convergence morphologique est manifeste avec des Schlotheimiidae hettangiens (e.g., *Aegoce-ras* sp. indet. Schlotheim in Wähner 1882-1898: pl. 18, fig. 4) ou encore *Schlotheimia hoelderi* Lange, 1951. Par exemple, la section est voisine entre *S. hoelderi* et *P. taylori*. De même, il existe des similitudes dans le tracé sutural comme le lobe latéral triangulaire, étroit et effilé et une dissymétrie de la première selle latérale plus moins identique ainsi qu'une deuxième selle latérale assez semblable. Il y a aussi des convergences dans l'habitus ornemental des grands *Phricodoceras* (type *lamellosum*) et certain Schlotheimiidae tels que *Angulaticeras* Quenstedt, 1883 (en raison de leurs côtes plus ou moins flexueuses, fines, serrées et dépourvues de tubercules), mais attention, ce sont en général des côtes subdivisées latéralement (non simples) chez les *Angulaticeras*. Notons que ces morphologies sont encore présentes dans la zone à Obtusum (e.g., *A. baucaultianum* (Orbigny, 1844)) et que des *Angulaticeras* presque oxycônes persistent jusque dans le Sinémurien supérieur (zone à Raricostatum).

Origine parmi les Eoderoceratoidea Spath, 1929

Cette hypothèse implique l'acceptation de transformation très importante des modalités de l'ontogénèse, de l'ornementation et de la ligne de suture. Si elle est acceptée, il faut rechercher l'ancêtre parmi des

faunes dont l'âge est compris entre la zone à Turneri et la base de la zone à Raricostatum c'est-à-dire chez les *Microderoceras* Hyatt, 1871 et des taxons alliés comme *Xiphoceras* Buckman, 1911; *Bifericeras* Buckman, 1913, etc.). Les premiers *Epideroceras* sont plus tardifs que les premiers *Phricodoceras* et doivent être par conséquent écartés dans l'état actuelle des données stratigraphiques. D'après Dommergues (2003), l'analyse des structures ornementales des *Microderoceras* et des *Phricodoceras* montre que :

- les rangées de tubercules ne sont probablement pas homologues (e.g., la rangée des tubercules péri-siphonaux des *Phricodoceras* est inconnue chez *Microderoceras* s.l.);

- à l'inverse le développement de côtes secondaires à partir notamment des tubercules ventro-latéraux chez *Microderoceras* s.l. est inconnu chez *Phricodoceras*;

- chez *Phricodoceras*, la ligne de suture montre des lobes subtriangulaires, relativement étroits, des selles plus ou moins resserrées à leur base alors que chez *Microderoceras* s.l. les lobes, en particulier le lobe latéral, ont une base très élargie, sont plus ou moins bilobés et associés à un étranglement des bases des selles.

«Lazarus species»

Cette hypothèse verrait l'origine des *Phricodoceras* parmi des formes anciennes, inconnues mais supposées présentes vers la base du Sinémurien ou dans l'Hettangien, voire même dans le Trias; ce qui implique une période d'occultation de plus de 10 ma. dans le cas du Trias.

PHYLOGÉNIE DES PHRICODOCERATIDAE

Morphologie versus stratigraphie (Fig. 14)

L'hypothèse évolutive proposée dans la Figure 14 s'appuie sur les observations morphologiques et stratigraphiques. Elle repose sur l'axe évolutif d'un couple dimorphe (groupes morphologiques 1 et 2) *P. taylori*-*P. bettonii*-*P. venzoi* (m) et *P. lamellosum*-*P. urkaticum*-*P. paronai* (M) autour duquel se développe : *P. cornutum* (groupe morphologique 3) et des formes micromorphes *P. oistoides* et *P. imbricatum* (groupe morphologique 4) et *P. cantaluppii* (groupe morphologique 5). Dans cette hypothèse, les formes microconches potentielles sont plus nombreuses car

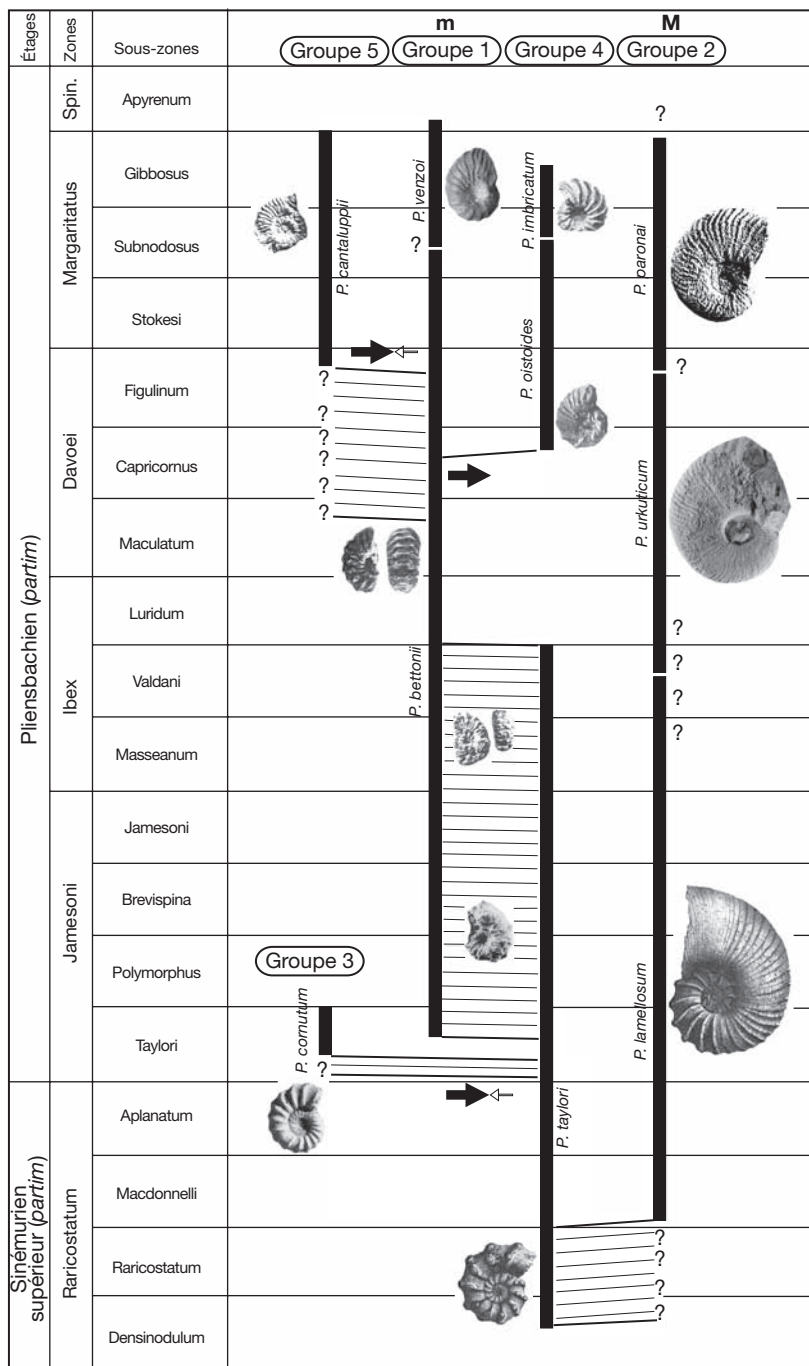


FIG. 14. — Histoire évolutive des *Phricodoceras* au cours du Sinémurien supérieur et du Pliensbachien (approche biostratigraphique) avec une interprétation en termes péramorphiques (flèche noire) et paedomorphiques (flèche blanche).

elles présentent des caractères plus affirmés et plus diversifiés que les macroconques.

Le groupe 3 apparaît au Carixien inférieur lors de l'acmé des *Phricodoceras* et est associé au pic de disparité du genre. Cela se fait sur un mode péramorphique pour l'enroulement de type capricorne et probablement pour la perte du tubercule latéral. Par contre pour l'ouverture de l'ombilic, le mode est plus complexe avec juxtaposition d'une tendance paedomorphique (flèche blanche) dans les stades jeunes et d'une péramorphose (flèche noire) dans les stades adultes (cf. *supra*).

Pour le groupe 4 qui apparaît au Carixien supérieur, le caractère imbriqué de la costulation apparaît sur la loge d'habitation et se fait donc sur un mode péramorphique (flèche noire).

Pour le groupe 5 qui apparaît également au Carixien supérieur, il semble, malgré la rareté et la mauvaise conservation du matériel, que les innovations se manifestent dans la morphologie adulte (mode péramorphique) : tours comprimés à flancs parallèles, ornementation plutôt originale pour le genre. Comme pour le groupe 3, l'interprétation pour l'ombilic qui est très ouvert est plus difficile à saisir (trajectoire hétérochronique complexe). *Phricodoceras cornutum* avec *P. cantaluppii* constituent les deux groupes évolutives et cette tendance apparaît à deux périodes différentes de l'histoire des *Phricodoceras*.

Interprétation cladistique (Fig. 15)

Ce sont des synapomorphies (caractères associés à la présence du stade « *taylori* ») qui attestent de la monophylie de la famille des Phricodoceratidae. L'analyse cladistique est délicate parce que : 1) les *Phricodoceras* présentent des morphologies très dérivées rendant difficile le choix de l'« extra group » (les formes ancestrales restent notamment très hypothétiques) et le codage des caractères ; et 2) le nombre de caractères analysables reste assez faible.

Remarque : Les formes macroconches sont associées aux microconches correspondants (cf. *supra*). Elles ne sont pas mises en évidence par cette méthode. Les couples traités sont donc *P. taylori* (m)-*P. lamellosum* (M) ; *P. bettonii* (m)-*P. urkaticum* (M) ; *P. venzoi* voire *P. oistoides* et *P. imbricatum* (m)-*P. paronai* (M). En fait, ce sont seulement les microconches

qui sont traités, ce qui permet d'inclure *Phricodoceras cornutum-costatum* et *P. cantaluppii* dont les macroconches sont certainement à rechercher dans les formes de type *lamellosum* ou *paronai*.

La démarche envisagée ici est la même que celle proposée par Dommergues & Meister (1999). Il s'agit donc plus d'une formalisation cladistique construite « manuellement » sur les caractères diagnostiques du genre et le clade proposé n'est pas forcément le plus parcimonieux : des choix ont été faits qui reflètent des états stratophénétiques connus. Il ne s'agit donc pas d'une véritable étude cladistique fondée sur la seule analyse de parcimonie des caractères.

Toutes ces formes ont en commun une croissance des tours rapide, un recouvrement des tours très faible, 1, 2 ou 3 rangées d'épines dont la présence d'une série latérale et d'une rangée périsiphonale toujours présente (c'est en outre la plus représentative). C'est la synapomorphie des *Phricodoceras* (a1).

a0 pas de stade *taylori*

a1 présence d'un stade *taylori*

Le stade *taylori* (stade épineux dominant) est bien exprimé au moins dans les tours internes et moyens (b0) et parfois atypique comme chez *Phricodoceras cornutum* avec renforcement et domination de la costulation à tous les stades (b1).

b0 stade *taylori* typique

b1 stade *taylori* atypique

On peut distinguer un stade *taylori* long (c0), moyen (c1) ou court (c2). Cet état du caractère où le diamètre de 25 mm joue un rôle charnière, se retrouve chez quatre taxons *P. venzoi*, *P. oistoides*, *P. imbricatum*, *P. cantaluppii* et a une signification de convergence.

c0 stade *taylori* long ≥ 40 mm

c1 stade *taylori* moyen de 40 à 25 mm

c2 stade *taylori* court < 25 mm à 10 mm

La costulation adulte est la plupart du temps régulière, plus ou moins ceintrée ou faiblement sigmoïde (d0), rarement sigmoïde et irrégulière (d1) comme chez *P. cantaluppii*.

d0 côte adulte plus ou moins ceintrée, faiblement sigmoïde et régulière

d1 côte adulte très sigmoïde et irrégulière

Les côtes peuvent être imbriquées (e2), peu imbriquées (e1) ou non (e0). Cet état du caractère (e1, e2) est présent chez *P. oistoides* et *P. imbricatum* où

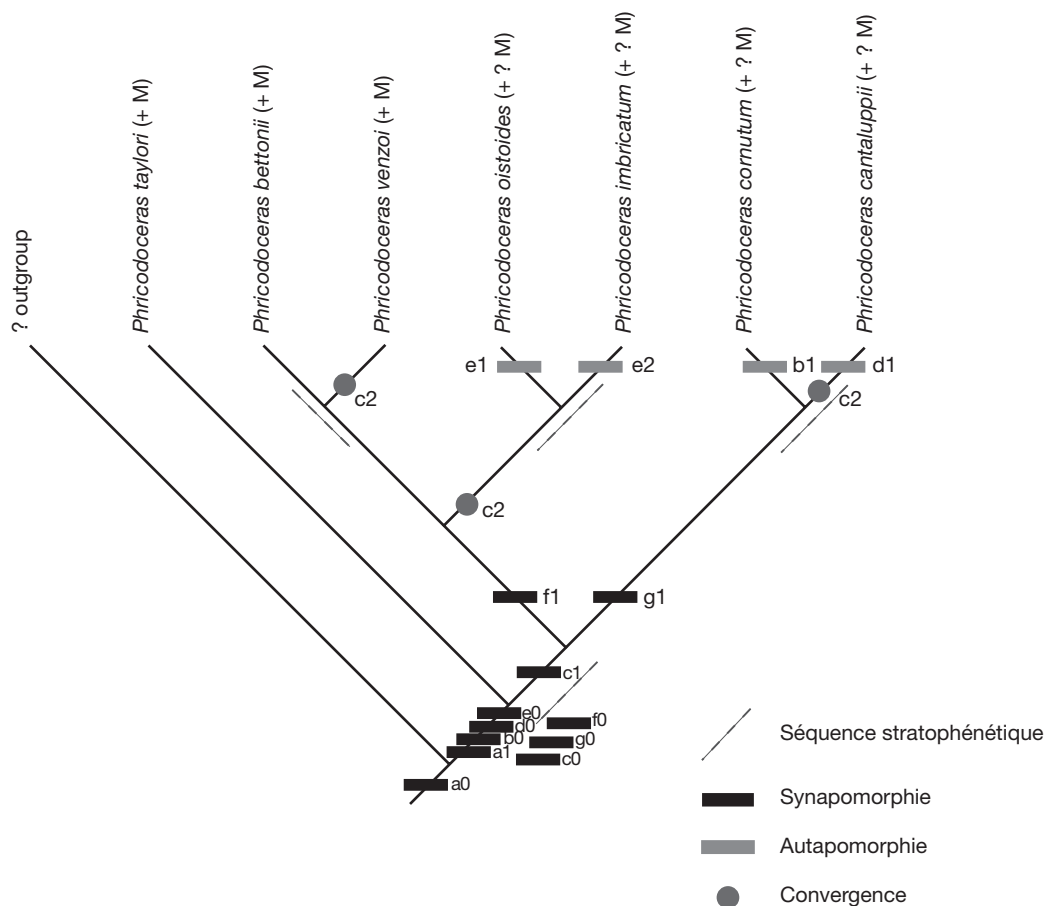


FIG. 15. — Phylogénèse des Phricodoceratidae. Caractères: 1: a0, pas de stade «*taylori*», a1, présence du stade «*taylori*» (= croissance des tours rapide + recouvrement très faible + 1, 2 ou 3 rangées d'épines: la rangée périsiphonale est toujours présente, c'est en outre la plus représentative) => synapomorphie des *Phricodoceras*; 2: b0, stade «*taylori*» typique (au moins un stade ontogénétique où le tubercule domine), b1, stade «*taylori*» atypique (renforcement et domination de la costulation à tous les stades); 3: c0, stade «*taylori*» long ≥ 40 mm, c1, stade «*taylori*» moyen (de 40 à 25 mm), c2, stade «*taylori*» court < 25 à 10 mm; 4: d0, côte «adulte» plus ou moins ceintrée ou faiblement sigmoïde, costulation régulière, d1, côte «adulte» très sigmoïde, costulation irrégulière; 5: e0, côte «adulte» non imbriquée, e1, côte «adulte» peu imbriquée, e2, côte «adulte» très imbriquée; 6: f0, pas de stade à côtes fortes et saillantes en fin de croissance chez le microconche, f1, présence de côtes fortes et saillantes en fin de croissance chez le microconche; 7: g0, ombilic moyen à ouvert dans les tours internes, plus fermé dans les tours externes, g1, ombilic très ouvert tout au long de la croissance.

les côtes adultes sont, respectivement, faiblement imbriquées (e1) ou nettement imbriquées (e2).

e0 côte adulte non imbriquée

e1 côte adulte peu imbriquée

e2 côte adulte très imbriquée

L'état du caractère (f0) correspond à l'absence de stade *lamellosum* (côte simple, fine et serrée avec atténuation de la tuberculation sur la loge d'habitation

et (f1) montre une tendance au développement de ce stade *lamellosum* (e.g., *P. venzoi*); il représente la synapomorphie de ce sous-groupe.

f0 pas de stade à côtes fortes et saillantes en fin de croissance chez les microconches

f1 présence de côtes fortes et saillantes en fin de croissance chez les microconches

L'état du caractère (g0) représente l'ouverture de

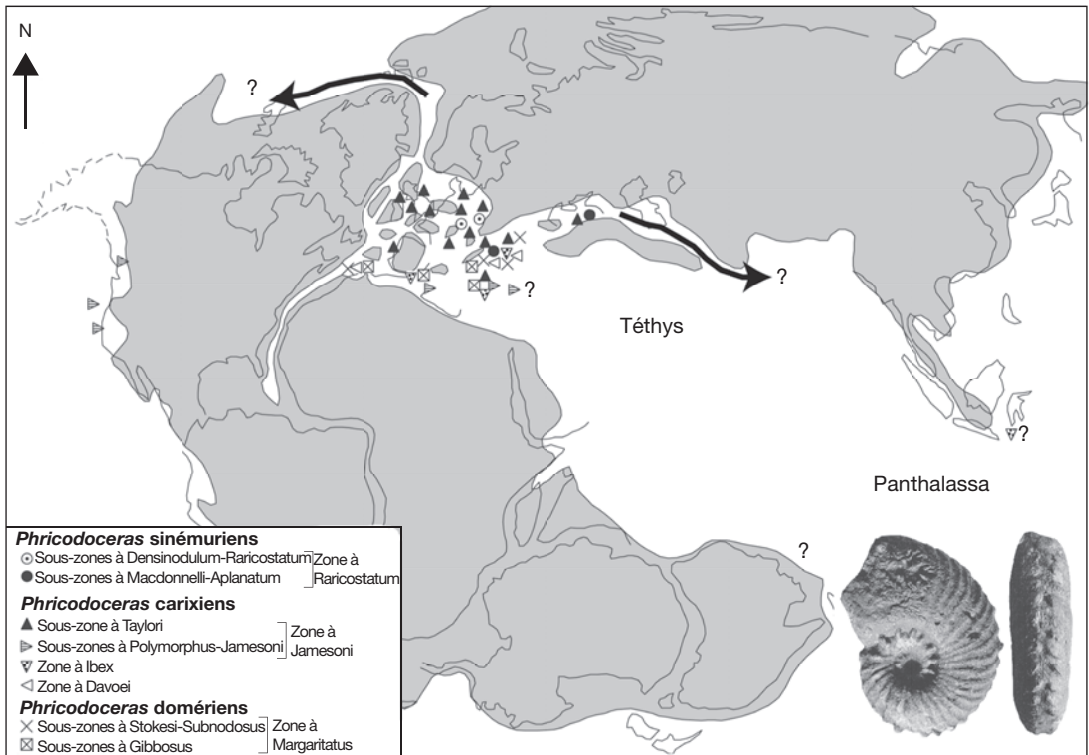


FIG. 16. — Répartition paléogéographique des *Phricodoceras* à l'échelle de la planète en fonction de leur âge, d'après Owen (1983) modifié.

l'ombilic moyen de type *taylori* et (g1) un ombilic très ouvert et il est interprété comme une convergence pour *Phricodoceras cornutum* et *P. cantaluppii*.

g0 ombilic moyen à ouvert dans les tours internes, plus fermé dans les tours externes

g1 ombilic très ouvert tout au long de la croissance

Cette présentation reflète ainsi la hiérarchie des caractères diagnostiques qui ont servi à la détermination des sept taxons; notons que ces états de caractères sont étroitement liés entre eux mis à part pour l'ouverture de l'ombilic. Elle reste évidemment très tributaire du choix des caractères; comme, par exemple, la ligne de suture (probablement non significative à cette échelle d'observation) n'a pas été prise en compte, de plus des séquences stratophénétiques ont été privilégiées, ce qui entraîne des contraintes pour le cladogramme. Ainsi le choix de construire le clade *P. bettonii*-*P. venzoi* est soutenu

par une contrainte stratophénétique qui exclut une polytomie avec *P. oistoides*-*P. imbricatum*.

PALÉOGÉOGRAPHIE ET MILIEUX (FIGS 16; 17)

Les plus anciens *Phricodoceras* sont signalés en Bourgogne et dans l'Allemagne du Sud-Ouest (sous-zones à Densinodulum-Raricostatum). Dans la période suivante (sous-zones à Macdonnelli-Aplanatum), ils sont connus sur la marge nord-téthysienne (à Livigno dans l'Austroalpin « moyen » et dans les Pontides). La base du Pliensbachien inférieur (Carixien) correspond à l'acmé du genre et sa répartition couvre l'ensemble de l'archipel nord-ouest européen et la marge nord-téthysienne. Il est également reconnu pour la première fois dans la Téthys méditerranéenne (Apennins).

Après l'extinction des Echioceratidae, on assiste à une explosion de la diversité chez les Eoderoceratidae et légèrement décalée dans le temps à celle-ci, toute

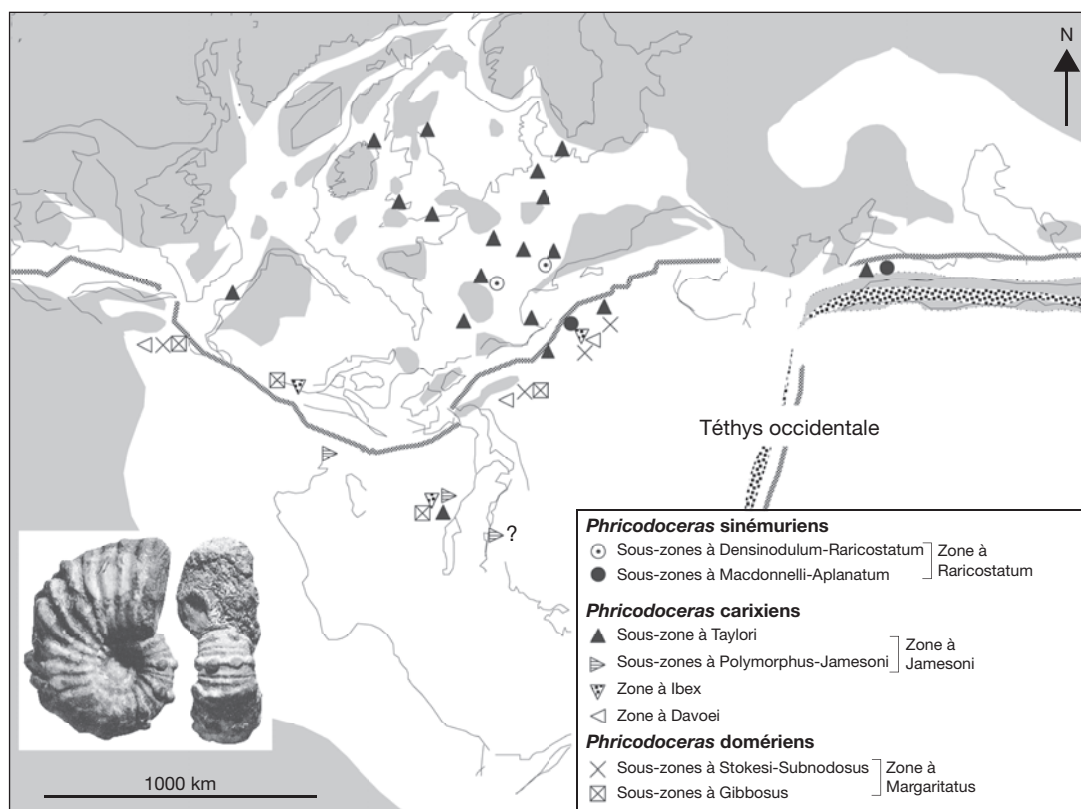


FIG. 17. — Détail de la répartition paléogéographique des *Phricodoceras* à l'échelle de la Téthys occidentale en fonction de leur âge. La ligne grise met en évidence les zones d'ouvertures océaniques *sensu* Meister & Stampfli (2000).

proportion gardée, des *Phricodoceras*. Ce genre peut atteindre alors jusqu'à 18 % de la composition de faunes d'ammonites (e.g., Bourgogne et Subbriannais *in* Meister & Stampfli 2000). Cet acmé pourrait correspondre à un maximum transgressif *sensu* Hardendol *et al.* (1998) (au moins dans le domaine nord-ouest européen). Le développement des Phricodoceratidae dans les mers de l'archipel nord-ouest européen se fait dans un contexte de montée du niveau marin (Haq *et al.* 1987). Alors que leur disparition s'inscrit dans un régime régressif général *sensu* Hardendol *et al.* (1998) (cf. Meister & Stampfli 2000: 259).

La période qui suit (sous-zone à Polymorphus à sous-zone à Jamesoni) voit la disparition totale des *Phricodoceras* dans le nord-ouest de l'Europe. Paradoxalement, au cours du Carixien (sous-zones

à Polymorphus-Jamesoni jusqu'à la zone à Davoei), les *Phricodoceras* voient leur répartition géographique s'élargir considérablement avec l'occupation de l'« ensemble » de la Téthys méditerranéenne jusque dans ses confins les plus occidentaux comme le Haut Atlas. La présence de *Phricodoceras* est également signalée en Asie (île de Roti) (zone à Ibex) et sur la côte Est-Pacifique (sous-zones à Polymorphus-Jamesoni).

Ainsi à l'exception de quelques localités de la côte Est-Pacifique (terrane de Wrangelia: Queen Charlotte Islands et Oregon et craton canadien: Colombie britannique) (Smith & Tipper 1996) et en Asie, l'île de Roti (Indonésie) qui faisait probablement partie du complexe tectonique de Timor, les Phricodoceratidae sont surtout présents dans la Téthys occidentale. Notons cependant que

l'absence de Phricodoceratidae en Amérique du Sud et en Amérique Centrale semblerait indiquer que le transit faunique en direction des régions pacifiques (Panthalassa occidentale) se faisait plutôt via les mers euroboréales (Corridor Viking) alors que vers l'Asie ce transit se poursuivait plutôt le long de la marge nord de la Téthys et de la Panthalassa et peut-être d'ailleurs jusqu'en Amérique du Nord.

Remarquons encore que les faunes provenant de Roti (Krumbeck 1922) font partie de blocs exotiques dont l'origine reste inconnue (ambiguë) ; sont-elles à placer plutôt sur la marge sud-téthysienne (encore liée à l'Australie) (Audley-Charles 1988 ; Metcalfe 1988, 1993, 1996 ; voir la discussion de Rowley 1992) ou faut-il plutôt les mettre dans une position plus septentrionale, comme nous l'avons proposé ici ?

Au Pliensbachien supérieur (Domérien), les *Phricodoceras* ne sont plus connus que dans la Téthys méditerranéenne. Ils vont disparaître à la fin de la zone à Margaritatus-début de la zone à Spinatum en ne laissant aucun descendant. C'est dans la partie la plus occidentale de la Téthys (Haut Atlas) que se trouve le « dernier » représentant connu de cette famille.

Tintant *et al.* (1982) et Westermann (1996) interprètent le type de morphologie des *Phricodoceras* s.l. (m) et (M) (morphologie de type [a] *sensu* Dommergues *et al.* 1996) comme appartenant à des formes vivant plutôt dans des milieux de mers ouvertes et assez profondes. Rappelons cependant qu'elles se trouvaient pendant environ 3 ma. dans les mers peu profondes des plates-formes du nord-ouest de l'Europe et ce n'est que vers la moitié de leur existence, après une période de dispersion géographique maximale, que leur distribution va se modifier et qu'elles vont occuper des milieux de mers plus ouvertes et plus profondes de la Téthys méditerranéenne (Meister & Stampfli 2000). Ce radical changement de milieu semble avoir eu plusieurs conséquences dont une nette diminution de la taille adulte aussi bien chez le microconche que chez le macroconche ainsi qu'une apparition de petites « espèces » sur des modes ontogénétiques complexes, nanisme accéléré probable pour *P. ois-toides* et *P. imbricatum* et pour *P. cantaluppii* qui

sont des formes rares probablement très spécialisées (stratège K).

CONCLUSION

Même si son « enregistrement fossile » est faible par rapport à celui des faunes d'ammonites associées et si les données restent encore lacunaires, la faune des Phricodoceratidae est suffisamment riche et variée pour que l'on puisse proposer une interprétation phylogénétique cohérente et une chronologie de sa répartition paléogéographique. Ce genre, sauf exception, très discret au sein des faunes est d'origine nord-ouest européenne, va dans un premier temps se répartir dans le nord-ouest de l'Europe et sur la marge nord-téthysienne. Pour une ou des raison(s) inconnue(s) (climat, température et salinité, compétition faunique, nouvelles niches écologiques dues à la dislocation des plates-formes carbonatées de la Téthys méditerranéenne liée au rifting de la Téthys occidentale, variations eustatiques, etc.), les spécimens du genre *Phricodoceras* vont ensuite complètement disparaître des régions nord-ouest européennes et se répartir au Carixien inférieur dans la Téthys méditerranéenne avec une ingression en Asie par l'est et dans les régions du nord-est du Pacifique peut-être par l'ouest. Les *Phricodoceras* représentent ainsi l'une des rares, si ce n'est la seule ingression faunique selon une direction nord-sud (nord-ouest Europe → Téthys) avec un devenir évolutif original au cours du Pliensbachien.

L'analyse phylogénétique montre surtout que le choix des caractères reste encore un problème chez ces mollusques et toute une réflexion doit être faite quant au choix et surtout au codage des caractères de l'ammonite. L'échelle d'observation choisie pour ces ammonites, l'espèce dans le cas présent, constitue-t-elle un handicap pour une analyse cladistique. Ne vaudrait-il pas mieux considérer ces mollusques au niveau des genres ou des familles ?

On doit également s'attendre à obtenir de nouvelles informations tant paléogéographiques que biostratigraphiques qui permettront peut-être de mieux cerner l'origine du groupe et de préciser sa position systématique au sein des Ammonoidea du Jurassique inférieur.

ADDENDUM

Récemment, un *Phricodoceras* sp. a été signalé dans le Pliensbachien inférieur d'Amérique du Sud (nord du Chili) par Hillebrandt (2006).

Un *Phricodoceras* gr. *taylori* provenant de Normandie (France) et occupant une position stratigraphique assez élevée et identique à celle observée dans les Pontides (zone à Ibex) confirmerait un intervalle d'existence assez long pour cette espèce (Dommergues comm. orale).

Remerciements

Nous tenons à remercier J.-L. Dommergues (Dijon) et L. Cavin (Genève) pour leurs précieux conseils. Que les deux rapporteurs I. Rouget (Paris) et P. Neige (Dijon) trouvent également ici toute notre reconnaissance.

RÉFÉRENCES

- ALKAYA F. & MEISTER C. 1995. — Liassic ammonites from the central and eastern Pontides (Ankara and Kelkit areas, Turkey). *Revue de Paléobiologie* 14 (1): 125-193.
- ARKELL W. J., KUMMEL B. & WRIGHT C. W. 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.
- AUDLEY-CHARLES M. G. 1988. — Evolution of the southern margin of Tethys (North Australian region) from early Permian to late Cretaceous, in AUDLEY-CHARLES M. G. & HALLAM A. (eds), *Gondwana and Tethys*. Geological Society Special Publication 37. Published for the Geological Society by Oxford University Press, Oxford: 79-100.
- BETTONI A. 1900. — Fossili Domeriani della Provincia di Brescia. *Mémoires de la Société paléontologique suisse* 28: 1-88.
- BRAGA J.-C. 1983. — *Ammonites del Domerense de la zona subbetica (Cordilleras beticas, Sur de España)*. Tesis doctoral, Universidad de Granada, Espagne, 410 p.
- BREMER H. 1965. — Zur Ammonitenfauna und Stratigraphie des unteren Lias (Sinemurium bis Carixium) in der Umgebung von Ankara (Türkei). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen* 122: 127-221.
- BÜCHNER M., HOFFMANN K. & JORDAN R. 1986. — Die Tongruben der Ziegeleien im Unter-Pliensbachium (Lias gamma) der weiteren Umgebung von Bielefeld, ihre Geologie und Betriebsgeschichte: Ein Beitrag für künftige Rohstoff-Erschliessungen. *Veröffentlichungen aus dem Naturkunde-Museum Bielefeld* 1: 1-57.
- BUCKMAN S. S. 1909-1930. — Yorkshire Type Ammonites; puis: Type Ammonites. Wheldon and Wesley, Londres 1-7: 909 pls (et voir Dean *et al.* 1961 pour une bibliographie détaillée).
- CANTALUPPI G. & BRAMBILLA G. 1968. — Le ammoniti del Ripiantini (Saltrio) e della Breggia (Canton Ticino). Reflessi biostratigrafici sul Domeriano ed il suo limite inferiore. *Atti della Società di Scienze naturali e del Museo civico di Storia naturale di Milano* 107 (3-4): 277-315.
- COPE J. 1991. — Ammonite faunas of the ammonitic rosso of the Pontide mountains, northern Anatolia. *Geologica Romana* 27: 303-325.
- DEAN W. T., DONOVAN D. T. & HOWARTH M. K. 1961. — The Liassic Ammonite Zones and Subzones of the North West European Province. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Geology* 4 (10): 435-505.
- DEL CAMPANA D. 1900. — I Cefalopodi del Medolo di Valtrompia. *Bollettino della Società Geologica Italiana* 19: 555-644.
- DOMMERGUES J.-L. 1978. — Un cas de dimorphisme sexuel chez une ammonite carixienne *Phricodoceras taylori* (J. de Sowerby, 1826). Eoderoceratidae Spath, 1929. *Bulletin scientifique de Bourgogne* 31 (1): 41-45.
- DOMMERGUES J.-L. 1988. — Can ribs and septa provide an alternative standard for age in ammonite ontogenetic studies? *Lethaia* 21: 143-256.
- DOMMERGUES J.-L. 1993. — Les ammonites du Sinémurien supérieur de Bourgogne (France) : biostratigraphie et remarques paléontologiques. *Revue de Paléobiologie* 12 (1): 67-173.
- DOMMERGUES 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 (1): 257-277.
- DOMMERGUES J.-L. 2003. — Nouvelles données sur les ammonites du Carixien basal (Jurassique inférieur) en Europe du Nord-Ouest: les faunes de Corbigny (Nièvre, Bourgogne, France). *Bulletin scientifique de Bourgogne* 51 (1): 12-36.
- DOMMERGUES J.-L. & MEISTER C. 1990. — Les faunes d'ammonites de l'Austroalpin Moyen dans les Alpes Rhétiques italiennes (région de Livigno); biostratigraphie et implications paléogéographiques. *Revue de Paléobiologie* 9 (2): 291-307.
- DOMMERGUES J.-L. & MEISTER C. 1999. — Cladistic formalisation of relationships within a superfamily of Lower Jurassic Ammonitina: Eoderocerataceae.

- Revue de Paléobiologie* 18 (1): 273-286.
- DOMMERMUES J.-L., MEISTER C., BONNEAU M., CADET P. & FILI I. 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 (3): 329-358.
- DOMMERMUES J.-L., MEISTER C. & METTRAUX M. 1990. — Succession des faunes d'ammonites du Sinémurien et du Pliensbachien dans les Préalpes médianes de Suisse romande (Vaud et Fribourg). *Geobios* 23 (3): 307-341.
- DOMMERMUES J.-L., LAURAIN B. & MEISTER C. 1996. — Evolution of ammonoid morphospace during the Early Jurassic radiation. *Paleobiology* 22 (2): 219-240.
- DOMMERMUES J.-L., MEISTER C. & MOUTERDE R. 1997. — Pliensbachien, in Groupe français du Jurassique, CARIOU E. & HANTZERGUE P. (eds), Biostratigraphie du Jurassique ouest-européen et méditerranéen: zonations parallèles et distribution des invertébrés et microfossiles. *Bulletin du Centre Recherche Elf, Exploration et Production (Mémoires)* 17: 15-23, 114-119.
- DONOVAN D. T. 1955. — Révision des espèces décrites dans la « Monographie des Ammonites » (Lias inférieur) de P. Reynes. *Mémoires de la Société géologique de France* (nouvelle série) 73: 1-45.
- DONOVAN D. T. & SURLYK F. 2003. — Lower Jurassic (Pliensbachian) ammonites from Bornholm, Baltic Sea, Denmark. *Geological Survey of Denmark and Greenland Bulletin* 1: 555-583.
- DONOVAN D. T., CALLOMON J. H. & HOWARTH M. K. 1981. — Classification of the Jurassic ammonites, in HOUSE M. R. & SENIOR J. R. (eds), *Systematic Association Special Volume* 18. Academic Press, Oxford: 101-155.
- DUBAR G. & MOUTERDE R. 1978. — Les formations à ammonites du Lias moyen dans le Haut Atlas de Midelt et du Tadla. *Notes et Mémoires du Service géologique du Maroc* 274: 1-112, 6 pls.
- EDMUNDS M., VARAH M. & BENTLEY A. 2003. — The ammonite 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.
- EL HARIRI K., DOMMERMUES J.-L., MEISTER C., SOUHEL A. & CHAFIKI D. 1996. — Les ammonites du Lias inférieur et moyen du Haut-Atlas de Béni-Méllal (Maroc): taxinomie et biostratigraphie à haute résolution. *Geobios* 29 (5): 537-576.
- FANTINI SESTINI N. 1962. — Contributo allo studio delle ammoniti del Domeriano di M. Domaro (Brescia). *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia* 68: 483-554.
- FANTINI SESTINI N. 1978. — Il genere *Phricodoceras* (Polymorphitidae, Ammonoidea) nel Pliensbachiano italiano. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia* 84: 327-348.
- FANTINI SESTINI N. & PAGANONI C. 1953. — Studi paleontologici sul Lias del Monte Albenza (Bergamo); Ammoniti del Lotharingiano e del Domeriano. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia* 59 (2): 65-90.
- FARAONI P., MARINI A., PALLINI G. & VENTURI F. 1996. — New Carixian ammonite assemblages of Central Apennines (Italy), and their impact on Mediterranean Jurassic biostratigraphy. *Paleopelagos* 6: 75-122.
- FERRETTI A. 1991. — Introduzione ad uno studio morfometrico degli Ammoniti pliensbachiani della catena del Catria (Appennino Marchigiano). *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia* 97: 49-98.
- FISCHER J.-C. 1994. — Révision critique de la *Paléontologie française* d'Alcide d'Orbigny, in ENAY R., FISCHER J. C., GAUTHIER H., MOUTERDE R., THIERRY J. & TINTANT H. (eds), Vol. 1: *Céphalopodes Jurassiques*. Masson; Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 340 p.
- FREBOLD H. 1970. — Pliensbachian ammonoids from British Columbia and southern Yukon. *Canadian Journal of Earth Sciences* 7 (2): 435-456.
- FUCINI A. 1908. — Synopsis delle Ammoniti del Medolo. *Annale della Università di Toscana* 28: 1-107.
- GAETANI M. & FANTINI SESTINI N. 1978. — La zona a *Margaritatus* (Domeriano) nella successione dell'Alpe Turati (Como). *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia* 84: 531-560.
- GECZY B. 1959. — *Liparoceras* (*Hemiparinodiceras*) *urkuticum* n. sg. n. sp. (Ceph.) provenant du Lias moyen de la montagne du Bakony. *Földtani Közlöny* 89: 143-147.
- GECZY B. 1976. — *Les ammonites du Carixien de la montagne du Bakony*. Akadémiai Kiado, Budapest, 220 p.
- GECZY B. 1998. — Lower Pliensbachian ammonites of Villany (Hungary). *Hantkeniana* 2: 5-47.
- GECZY B. & MEISTER C. 1998. — Les ammonites du Domérien de la montagne du Bakony (Hongrie). *Revue de Paléobiologie* 17 (1): 69-161.
- GECZY B. & MEISTER C. sous presse. — Les ammonites du Sinémurien et du Pliensbachien inférieur de la montagne du Bakony (Hongrie). *Revue de Paléobiologie*.
- HAQ B. U., HARDENBOL J. & VAIL P. R. 1987. — Chronology of fluctuating sea levels since the Triassic. *Science* 235: 1156-1157.
- HARDENDOL J., THIERRY J., FARLEY M. B., JACQUIN T., DE GRACIANSKY P.-C. & VAIL P. R. 1998. — Jurassic chronostratigraphy, Chart 6. *SEPM Special Publication* 60: 15-29.
- HAUER F. VON 1854a. — Beiträge zur Kenntniss der Heterophyllen der österreichischen Alpen. *Sitzungsberichte der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Classe der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, Wien* 12: 861-910.

- HAUER F. VON 1854b. — Beiträge zur Kenntnis der Capricornier der österreichischen Alpen. *Sitzungsberichte der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Classe der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, Wien* 13: 94-121.
- HAUER F. R. VON 1861. — Über die Ammoniten aus dem sogenannten Medolo der Berge Domaro und Guglielmo in val Trompia, provinciadi Brescia. *Sitzungsberichte der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Classe der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften* 44: 403-422.
- HILLEBRANDT A. VON 2006. — Ammoniten aus dem Pliensbachium (Carixium und Domerium) von Südamerika. *Revue de Paléobiologie* 25(1): 1-403.
- HOFFMANN K. 1982. — Die Stratigraphie, Paläogeographie und Ammonitenführung des Unter-Pliensbachium (Carixium, Lias gamma) in Nordwest-Deutschland. *Geologisches Jahrbuch Reihe A* 55: 1-442.
- HÖHNE R. 1933. — Beiträge zur Stratigraphie, Tektonik und Paläogeographie des südbaltischen Rhät-Lias, insbesondere auf Bornholm. *Abhandlungen des Geologisch-Paläontologischen Instituts der Universität Greifswald* 12: 1-105.
- HOWARTH M. K. 2002. — The Lower Lias of Robin Hood's Bay, Yorkshire, and the work of Leslie Bairstow. *Bulletin of the Natural History Museum* 58: 81-152.
- HYATT A. 1900. — Cephalopoda, in ZITTEL K. A. VON, *Text-Book of Palaeontology* (translated and edited by C. R. Eastman). McMillan, London: 502-604.
- KRUMBECK L. 1922. — Zur Kenntnis des Juras der Insel Rotti. *Jaarboek van het Mijnwezen in Nederlandsch Oost-Indië, Verhandelingen* 68: 107-219.
- LANGE W. 1951. — Die Schlotheimiinae aus dem Lias Alpha Norddeutschlands. *Palaeontographica A* 100: 1-128.
- LINARES A., MOUTERDE R. & RIVAS P. 1979. — Les *Phricodoceras* (Ammonitina) d'Andalousie. *Cuadernos de Geologia* 10: 259-265, 1 pl.
- MACCHIONI F. 2001. — *Ammonites of the Domerian-Early Toarcian in the Subbetic Zone and the Umbria-Marche Apennines. Taxonomy, Taphonomy, Biostratigraphy and Palaeobiogeography*. Tesi di dottorato, Università degli Studi di Perugia, Italie, 186 p.
- MEISTER C. 1987. — Comparaison des faunes d'ammonites au Domérien (Jurassique inférieur) entre le bassin des Causses et les Cordillères Bétiques; composition faunique et éléments de corrélation. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, II, 305: 425-428.
- MEISTER C. 1988. — Ontogenèse et évolution des Amaltheidae (Ammonoidea). *Eclogae Geologicae Helvetiae* 81: 763-841.
- MEISTER C. & SCIAU J. 1988. — Une faune inédite d'ammonites du Carixien inférieur des Causses (France). *Revue de Paléobiologie* 7 (1): 261-269.
- MEISTER C. & STAMPFLI G. M. 2000. — Les ammonites du Lias moyen (Pliensbachien) de la Néothétys et de ses confins; compositions fauniques, affinités paléogéographiques et biodiversité. *Revue de Paléobiologie* 19 (1): 227-292.
- MEISTER C., BLAU J., DOMMERMUES J.-L., FEIST-BURKHARDT S., HART M., HESSELBO S. P., HYLTON M., PAGE K. & PRICE G. 2003. — A proposal for the Global Boundary Stratotype Section and Point (GSSP) for the base of the Pliensbachian Stage (Lower Jurassic). *Eclogae Geologicae Helvetiae* 96: 275-297.
- METCALFE I. 1988. — Origin and assembly of south-east Asian continental terranes, in AUDLEY-CHARLES M. G. & HALLAM A. (eds), *Gondwana and Tethys*. Geological Society Special Publication 37. Published for the Geological Society by Oxford University Press, Oxford: 101-118.
- METCALFE I. 1993. — Southeast Asian terranes: Gondwanaland origins and evolution, in FINDLAY R. H., UNRUG R., BANKS M. R. & VEEVERS J. J. (eds), *Gondwana Eight*. Balkema, Rotterdam: 181-200.
- METCALFE I. 1996. — Gondwanaland dispersion, Asian accretion and evolution of eastern Tethys. *Australian Journal of Earth Sciences* 43: 605-623.
- ORBIGNY A. D' 1842-1851. — *Paléontologie française: Terrains jurassiques*, partie 1, *Céphalopodes*. Cosson; Masson, Paris, 642 p.
- OTKUN G. 1942. — Étude paléontologique de quelques gisements du Lias d'Anatolie. «*Metae*», *Publications de l'Institut d'Études et de Recherches minières de Turquie* (Série B: *Mémoires*) 8: 1-41.
- OWEN H. G. 1983. — Atlas of continental displacement, 200 million years to the present. *Cambridge Earth Sciences Series*: 1-30.
- QUENSTEDT F. A. 1945-1949. — *Petrefactenkunde Deutschlands; Die Cephalopoden*. L.F. Fues, Tübingen, 580 p.
- QUENSTEDT F. A. 1882-1885. — *Die Ammoniten des schwäbischen Jura*. I. *Der Schwarze Jura (Lias)* 1882: 1-48 (pls 1-6); 1883: 49-96 (pls 7-12); 1884: 97-240 (pls 13-30); 1885: 241-440 (pls 31-54). Schweizerbart, Stuttgart, 440 p.
- RAKUS M. 1999. — Some hitherto undescribed Liasic ammonites from the Adnet Formation in Austria. *Abhandlungen der geologischen Bundesanstalt* 56: 319-328.
- RAKUS M. & GUEX J. 2002. — Les ammonites du Jurassique inférieur et moyen de la dorsale tunisienne. *Mémoires de Géologie* 39: 1-217.
- ROWLEY D. B. 1992. — Part II: Circum-Pacific base map, 3, in WESTERMANN G. E. G. (ed.), *Reconstructions of the Circum-Pacific Region*. Cambridge University Press, Cambridge 2 (3): 15-419.
- SCHLATTER R. 1977. — The biostratigraphy of the lower Pliensbachian at the type locality (Pliensbach, Württemberg, SW-Germany). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde* (B: *Geologie und Paläontologie*) 27: 1-29.
- SCHLATTER R. 1980. — Biostratigraphie und Ammo-

- nitenfauna des Unter-Pliensbachium im Typusgebiet (Pliensbach, Holzmaden und Nürtingen, Württemberg, Südwestdeutschland). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde* (B: *Geologie und Paläontologie*) 65: 1-261.
- SCHLATTER R. 1990. — *Phricodoceras sexinodosum* n. sp. (Ammonoidea) aus dem Lotharingium (raricostatium-Zone) von Balingen (Baden-Württemberg, Südwest-Deutschland). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde* (B: *Geologie und Paläontologie*) 159: 1-9.
- SCHLATTER R. 1991. — Biostratigraphie und Ammonitenfauna des Ober-Lotharingium und Unter-Pliensbachium im Klettgau (Kanton Schaffhausen, Schweiz) und angrenzender Gebiete *Mémoires suisses de Paléontologie* 113: 1-133.
- SCHLEGELMILCH R. 1976. — *Die Ammoniten des süddeutschen Lias*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 212 p.
- SCHLEGELMILCH R. 1992. — *Die Ammoniten des süddeutschen Lias*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart 2, 241 p.
- SIMPSON M. 1843. — *A Monograph of the Ammonites of the Yorkshire Lias*. London, 60 p.
- SIMPSON M. 1855. — *The Fossils of the Yorkshire Lias; Described from Nature*. 1st ed. London; Whitby (Whittaker), 149 p.
- SIMPSON M. 1884. — *The Fossils of the Yorkshire Lias; Described from Nature*. 2nd ed. London; Whitby (Whittaker), XXIII + 256 p.
- SMITH P. L., TIPPER H. W., TAYLOR D. G. & GUEX J. 1988. — An ammonite zonation for the Lower Jurassic of Canada and the United States: the Pliensbachian. *Canadian Journal of Earth Sciences* 25: 1503-1523.
- SMITH P. L. & TIPPER H. W. 1996. — Pliensbachian (Lower Jurassic) Ammonites of the Queen Charlotte Islands, British Columbia. *Bulletins of American Paleontology* 108 (348): 1-122.
- SOWERBY J. DE C. 1823-1846. — *The Mineral Conchology of Great Britain (Continued)*. Meredith, London 4-7: 384-648 pls.
- SPATH L. F. 1938. — *A Catalogue of the Ammonites of the Liassic Family Liparoceratidae in the British Museum (Natural History)*. British Museum of Natural History, London, 191 p.
- STCHEPINSKY V. 1946. — Fossiles caractéristiques de Turquie. *Institut d'Études et de Recherches minières de Turquie, Matériaux de la Carte géologique* 1: 14-115.
- TILL A. 1911. — Die Ammonitenfauna des Kelloway von Villany (Ungarn). *Beiträge zur Palaeontologie und Geologie Österreich-Ungarns und des Orients* 24: 1-49.
- TINTANT H., MARCHAND D. & MOUTERDE R. 1982. — Relations entre les milieux marins et l'évolution des Ammonoïdés: les radiations adaptives du Lias. *Bulletin de la Société géologique de France* 24 (5-6): 951-961.
- VENTURI F. 1982. — *Ammoniti liassici dell'Appennino centrale*. Tibergraph, Città di Castello, 103 p.
- VENTURI F. & FERRI R. 2001. — *Ammoniti Liassici dell'Appennino Centrale*. III. Tibergraph, Città di Castello, 268 p.
- VENZO S. 1952. — Nuove faune ad ammoniti del Domeriano-Aleniano dell'Alpe Turati e dintorni (Alta Brianza). *Atti della Società di Scienze naturali di Milano* 91: 95-123.
- WÄHNER F. 1882-1898. — Beiträge zur Kenntnis der tieferen Zonen des unteren Lias in nord-östlichen Alpen. I-VIII. *Beiträge zur Palaeontologie und Geologie Österreich-Ungarns und des Orients* 2-11: 1-291.
- WEITSCHAFT W. & HOFFMANN K. 1984. — Lias und Dogger, in KLASSEN H. (ed.), *Geologie des Osnabrücker Berglandes* (Naturwissenschaftliches Museum Osnabrück): 335-385.
- WESTERMANN G. E. G. 1996. — Ammonoid life and habitat, in LANDMAN N., TANABE K. & DAVIS R. A. (eds), *Ammonoid Paleobiology*. *Geobiology* 13 (16): 607-707.
- WIEDENMAYER 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: 1-197.
- WIEDMANN J. 1970. — Ueber den Ursprung der Neoammonoïden — Das Problem einer Typogenese. *Eclogae Geologicae Helveticae* 63 (3): 923-1020.
- WRIGHT T. 1879-1886. — A monograph on the Lias ammonites of the British Islands. *Paleontographical Society of London Monographs* 2-5, 7: 49-480.

Soumis le 15 juin 2006;
 accepté le 18 octobre 2006.