Présence en Bourgogne d'*Epideroceras hugi* Donovan, 1958, une ammonite rare du Sinémurien supérieur : ontogenèse, statut spécifique et parenté

Jean-Louis DOMMERGUES* et Noël BONNOT**

Résumé

Un spécimen remarquablement bien conservé d'*Epideroceras hugi* Donovan, 1958, a été récolté dans le Sinémurien supérieur (chronozone à Raricostatum, sous-chronozone à Macdonnelli) de Drevin (Sàone-et-Loire). *E. hugi* est un Eoderoceratoidea de grande taille qui n'était jusqu'à présent connu avec certitude que dans un seul gisement des Préalpes médianes suisses. *E. hugi* est une forme qui appartient au groupe d'*E. lorioli* (Hug, 1899), taxon assez commun aux abords immédiats de la marge septentrionale de la Téthys occidentale et dans quelques régions relativement peu éloignées de cette marge : le Caucase, le domaine austro-alpin, le sud-ouest de l'Allemagne, l'est de la France et le sud-ouest de l'Angleterre. L'analyse de l'ontogenèse complexe du spécimen bourguignon permet de justifier la validité spécifique du taxon de DONOVAN (1958). L'ornementation adulte d'*Epideroceras hugi* se distingue clairement de celle de toutes les autres formes du groupe d'*E. lorioli*. Parmi celles-ci, *E. steinmanni* est interprété comme appartenant à la variabilité intra-spécifique d'*E. lorioli*. Par contre, *E. hugi* est probablement une espèce endémique, proche mais bien distincte, d'*E. lorioli*.

Mots-clés : Ammonite, Eoderoceratoidea, Jurassique inférieur, biostratigraphie, paléobiogéographie, hétérochronies du développement, relations de parenté.

Abstract

An especially well preserved specimen of *Epideroceras hugi* Donovan, 1958 was recently collected in the Late Sinemurian (Raricostatum chronozone, Macdonelli subchronozone) near Drevin (Sâone-et-Loire, France). *E. hugi* is a large Eoderoceratoidea which was until now only known in a single fossiliferous locality of the Swiss Median Prealps (Thun area). *E. hugi* belongs to the group of *E. lorioli* (Hug, 1899) a taxon which is rather common close to the northern margin of the western Tethys but which is also known in some other areas as for example the austroalpine domain, the South-West Germany, the eastern part of the France, and the South-West England. The ontogeny of the new specimen from Burgundy is complex. Its analysis allows to confirm *E. hugi* as a credible valid species. Indeed, the adult ornamental pattern of *E. hugi* is clearly distinct of those of all the other forms related to the group of *E. lorioli*. Among these latter, *E. steinmanni* is, for example, considered as a possible morphotype within the intraspecific variability of *E. lorioli*. Conversely *E. hugi* is probably a distinct species with restricted ranges in space and time.

Key words : Ammonites, Eoderoceratoidea, early Jurassic, biostratigraphy, paleobiogeography, ontogenetic heterochronies, relationships.

* UMR CNRS 5561 Biogéosciences - Centre des Sciences de la Terre de l'Université de Bourgogne - 6 Boulevard Gabriel - 21000 DIJON - Jean-Louis.Dommergues@u-bourgogne.fr

** Champagne Haute - 2 rue Jean Baptiste Greuze - 21160 MARSANNAY-LA-CÔTE - noel-bonnot@club-internet.fr

Introduction

Les études consacrées à la structure de la biodiversité actuelle montrent clairement qu'à l'échelle des régions ou des domaines biogéographiques, les biotas sont constitués d'un petit nombre d'espèces abondantes largement réparties - ces formes constituent l'essentiel de la biomasse – et d'un grand nombre d'espèces rares voire très rares souvent très localisées. Ce type de structuration est particulièrement spectaculaire dans les régions tropicales (forêts équatoriales humides ou récifs coralliens). Il est encore évident dans les zones tempérées et persiste jusqu'aux hautes latitudes. Le phénomène est connu dans les aires continentales comme dans le domaine marin. La quantification des proportions entre espèces communes et rares au sein des biotas régionaux est devenu l'un des paramètres macroécologiques essentiels pour l'analyse de la biodiversité. Dans l'actuel, il est possible, grâce à des protocoles d'échantillonnage systématiques, d'aborder cette problématique avec une riqueur presque expérimentale. En paléontologie, les aléas de la fossilisation et l'inconstance des affleurements imposent une approche plus empirique. La prise en compte des espèces rares et localisées est entièrement soumise au hasard de récoltes exceptionnelles. Dans ce contexte, la quantification des principaux paramètres paléomacroécologiques ne peut se faire qu'indirectement sur la base de méta-analyses fondées sur la compilation de publications descriptives, illustrant des faunes et précisant les contextes géographiques, géologiques et stratigraphiques des récoltes. De l'existence de telles publications dépend la possibilité de développer une véritable approche scientifique de la paléobiodiversité.

Le présent travail, consacré à la description d'une forme rare remarquablement bien conservée et récemment récoltée par l'un des auteurs (N. BONNOT) à Drevin (Saône-et-Loire), s'inscrit dans cette optique. Il vise à compléter la connaissance des faunes d'ammonites du Sinénurien supérieur de Bourgogne. Cette découverte est d'autant plus intéressante que ces faunes sont par ailleurs bien connues grâce aux travaux de MOUTERDE (1953), MOUTERDE & TINTANT (1980) et DOMMERGUES (1993). Elle confirme qu'en paléontologie, la connaissance des formes rares est certainement très incomplète et que les découvrir reste très aléatoire.

Le spécimen étudié dans le présent travail correspond à une espèce dont les adultes atteignent de grands diamètres. Il est bien conservé et permet d'observer l'ontogenèse depuis les tours internes (\approx 35 mm de diamètre) jusqu'à la fin de la loge d'habitation. Cette fossilisation remarquable mérite d'être soulignée car elle est rare chez les ammonites de grande taille dont on ne connaît malheureusement souvent que certains stades de croissance. La loge d'habitation peut manquer, ou au contraire, les tours internes (et moyens) ne sont pas préservés. Dans le cas de formes qui, comme les *Epideroceras* en particulier et plus généralement comme beaucoup d'Eoderoceratoidea, montrent des stades de croissance très différents, la possibilité d'observer la quasi-totalité de l'ontogenèse est d'une grande importance pour la compréhension des relations de parenté et de l'évaluation des statuts spécifiques.

Cadre géographique et géologique

L'ammonite étudiée dans le présent travail a été récoltée dans une ancienne carrière située au lieu-dit « Bois de la Moute » à environ 1 km au SW du village de Drevin en Saône-et-Loire (Commune de Saint-Pierre-de-Varennes, région de Couches) (figures 1 et 2). Cette carrière est partiellement envahie par la végétation, mais elle permet toutefois d'observer, dans sa partie septentrionale, une coupe partielle du Sinémurien supérieur. Cette série assez fossilifère a fait l'objet d'un chapitre dans une monographie consacrée au Sinémurien supérieur de Bourgogne (DOM-MERG(JES, 1993). Sa description détaillée ne sera pas reprise ici, mais elle est rappelée sur la figure 3 qui illustre la succession lithologique (profil d'érosion) et le contenu faunique. La série de Drevin est très proche de celles observées à Nolay (Côte-d'Or) (figure 1) et dans les environs comme à Créot ou à Dezize-les-Maranges (Saône-et-Loire) (DOMMERGUES, 1993). Dans une moindre mesure, elle rappelle aussi les coupes de la côte chalonnaise située à l'ouest de Chagny et de Châlon-sur-Saône (Saône-et-Loire) (figure 1). Dans toute cette région située au sud de la Côte-d'or et au nord de la Saône-et-Loire, le Sinémurien supérieur est condensé et l'épaisseur totale des dépôts varie entre 2 et 3 m. Il s'agit essentiellement de bancs de calcaires ou de calcaires argileux plus ou moins bioclastiques, d'épaisseurs variables (quelques centimètres à plusieurs décimètres), souvent bioturbés et amalgamés. Ces bancs sont parfois séparés par des passées marneuses peu épaisses, mais en général assez régulières, qui facilitent la lecture de ces séries



Figure 1. Localisation du gisement de Drevin (Saône-et-Loire) par rapport au cadre géographique et géologique régional de la Bourgogne. Les affleurements du Jurassique inférieur sont figurés en gris.



Figure 2. Localisation précise du gisement de Drevin (symbolisé par une étoile) au sud-ouest de Couches (Saône-et-Loire).



Figure 3. Lithologie (profil d'érosion), contenu faunique (ammonites) et interprétation biostratigraphique (horizons) et chronostratigraphique (sous-chronozones et chronozones) de la coupe du Sinémurien à Drevin (Saône-et-Loire) (d'après DOMMERGUES, 1993, modifié et complété).

dont la stratification est souvent confuse (bancs amalgamés,...). La présence de phosphates est assez constante, notamment dans les épisodes les plus condensés où la plupart des fossiles sont, au moins partiellement, de nature phosphatée.

L'exemplaire d'*Epideroceras hugi* Donovan, 1958, étudié ici a été récolté dans un contexte stratigraphique précis au niveau d'un joint de sédimentation situé vers le milieu du niveau 104 (figure 3). Le bloc de calcaire bioclatique et oolithique qui forme la gangue correspond à la partie supérieure du niveau 104. Cette gangue inclut un spécimen de *Leptechioceras meigeni* (Hug, 1899) (figure 4). *Epideroceras hugi* Donovan est donc sans ambiguïté une forme de l'horizon 13 sensu DOMMER-GUES (1993) (= zonule à Meigeni, sous-chronozone à Macdonnelli, zone à Raricostatum).

Ľespèce

Systématique

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

Classe CEPHALOPODA Cuvier, 1798 Sous-classe AMMONOIDEA Zittel, 1884

Ordre PSILOCERATIDA Housa, 1965 (émendé DOMMERGUES, 2002)

Superfamille EODEROCERATOIDEA Spath, 1929

Famille EPIDEROCERATIDAE Dommergues & Meister, 1999

Genre Epideroceras Spath, 1923

Espèce type : Ammonites Roberti Hauer, 1854.

Epideroceras hugi Donovan, 1958

Fig. 5, 7-8.

1958. *Epideroceras hugi* — DONOVAN, Pl. 4, figures 1a-b (seules, non Text-Fig. 8).

Autre citation :

? 1989. *Epideroceras lorioli* forme *hugi* Donovan — DOMMERGUES & MEISTER, Pl. 6, Fig. 1.

Description

Epideroceras hugi Donovan est une forme d'assez grande taille pour la superfamille des Eoderoceratoidea. D'après le spécimen de Drevin et les données de DONOVAN, 1958, les grands individus adultes préservés avec une loge d'habitation quasi-complète atteignent des diamètres de l'ordre de 250 mm et il est probable que certains appochent 300 mm.

Comme beaucoup d'Eoderoceratoidae et plus particulièrement comme tous les représentants du genre Epideroceras, E. hugi Donovan présente d'importantes modifications de la forme de la coquille et de l'ornementation au cours de l'ontogenèse. Il est donc nécessaire de décrire séparément les principaux stades de la croissance en précisant que la région ventrale des tours internes et moyens ne peut pas être observée directement car seuls des individus de grande taille sont connus. L'exemplaire de Drevin, dont le phragmocône est largement recristallisé en calcite sparitique, ne peut pas être démonté.

Les premières étapes du développement, avant 35 mm de diamètre, ne sont pas conservées. À partir de cette taille et jusqu'aux environs de 70 mm de diamètre, on observe une coquille « juvénile » de type subplatycone-évolute (figure 5). Le taux de croissance de la hauteur des tours est assez élevé, mais le recouvrement des



Figure 4. Leptechioceras meigeni (Hug, 1899) (n° (JBGD 276109) (x 0,85). Spécimen inclu dans le même bloc que l'exemplaire (n° (JBGD 276108) d'*Epideroceras hugi* (Donovan, 1958) dont la fin du phragmocône est partiellement visible sur la partie droite de la photographie. Drevin, Saône-et-Loire, niveau 104, Sinémurien supérieur, chronozone à Raricostatum, sous-chronozone à Meigeni, horizon n°13. Ce spécimen appartient à la collection N. BONNOT. Il est déposé dans les collections du Centre des Sciences de la Terre de l'Université de Bourgogne (Dijon). Il a été blanchi au chlorure d'ammonium avant la prise de vue.

Tableau I. Mesures prises sur le tour externe du spécimen n° (JBGD 276108 (*Epideroceras hugi* Donovan, 1958, Drevin, Saône-et-Loire, sous-chronozone à Macdonnelli) (figure 5). D = diamètre, H = hauteur du tour, E = épaisseur du tour, R = rayon, O = ombilic, N/2 = nombre de côtes par demi-tour. Les dimensions linéaires (D, H, E, R et O) sont exprimées en millimètres. À l'exception du rapport E/H, les indices morphologiques (H/D, E/D, R/D et O/D) sont donnés en pourcentages du diamètre.

D	Н	H/D	Е	E/D	E/H	R	R/D	0	O/D	N/2
259	66	26%	-	-	-	145	56%	141	54%	14
242	62	26%	46	19%	0,74	135	56%	128	53%	13
207	56	27%	42	20%	0,75	117	57%	107	52%	15

tours successifs est faible et en conséquence l'ombilic, modérément profond, reste largement ouvert. L'épaisseur des tours est difficile à évaluer mais il est probable que la section soit, de 35 à 40 mm de diamètre, presque aussi large que haute, puis qu'elle devienne progressivement un peu comprimée. L'aire ombilicale est régulièrement cintrée. Entre les côtes, il n'y a pas de réelle séparation entre l'aire ombilicale et les flancs. Ces derniers sont à peine bombés et ils convergent légèrement en direction de l'extérieur du tour. L'aire ventrale du spécimen bourguignon ne peut pas être observée car elle est masquée par le recouvrement des tours. Il est toutefois probable qu'elle soit, comme chez les autres espèces du groupe d'*Epideroceras lorioli* s.l., surbaissée et à peine cintrée aux plus petits diamètres, puis qu'elle devienne assez vite plus élevée et plus nettement bombée comme BLAU (1998) l'a largement illustré pour *Epideroceras lorioli*. L'ornementation latérale juvénile de l'exemplaire de Drevin est très représentative des *Epideroceras* du groupe de *lorioli*. Elle est assez dense (e.g., 15 côtes par demi-tour vers 60 mm de diamètre, figures 5 et 6A) et est formée de côtes primaires radiales. Visibles dès la suture ombilicale, les côtes se renforcent progressivement sur l'aire ombilicale. Sur les flancs, elles sont franchement saillantes et d'aspect pincé. Chaque côte porte deux tubercules saillants, l'un latéro-ombilical, l'autre latéroventral. Ce dernier est localisé au niveau du recouvrement des tours. La position élevée, par rapport à la hauteur du tour, des tubercules latéro-ombilicaux est un caractère remarquable partagé avec les autres espèces du groupe. Par analogie avec les spécimens juvéniles d'*Epideroceras lorioli* illustrés dans la littérature, on peut supposer que l'aire ventrale porte, chez le jeune *E. hugi*, des côtes secondaires et intercalaires densément et régulièrement réparties.

Au cours de la phase suivante de la croissance, soit jusqu'à une quinzaine de centimètres de diamètre, on observe la poursuite de l'augmentation progressive du nombre de côtes par demitour (e.g., N/2 = 22 vers 140 mm de diamètre, figures 5 & 6A), et parallèlement, on constate l'affaiblissement du relief des côtes et des tubercules. Vers 140 mm de diamètre, les tubercules latéro-ombilicaux se réduisent par exemple à de très discrètes surélévations peu visibles mais encore perceptibles au toucher ou par lumière rasante. Au cours de cette phase de la croissance, la costulation secondaire ventrale tend aussi à s'effacer. À 150 mm de diamètre, elle a totalement disparu. Parallèlement à cet affaiblissement général des structures ornementales, on note une nette tendance à la compression de la section du tour qui acquiert une allure sub-ogivale un peu triangulaire car l'épaisseur maximale de la section est située assez bas par rapport à la hauteur du tour. Le passage entre les flancs et l'aire ventrale assez élevée et régulièrement cintrée, est surtout marqué par le faible relief des tubercules latéro-ventraux. L'achèvement de cette phase intermédiaire du développement précède de peu la fin du phragmocône dont le diamètre atteint environ 170 mm sur le spécimen de Drevin.

Sur le dernier tour de la coquille qui comporte la fin du phragmocone ($\approx 1/5$ de tour) et la loge d'habitation ($\approx 4/5$ de tour), on note de spectaculaires modifications qui affectent l'ornementation et la morphologie de la section. Ces changements progressifs sont toutefois assez rapides car les caractéristiques adultes sont pleinement exprimées dès une vingtaine de centimètres de diamètre. L'ornementation adulte se réduit essentiellement aux flancs. L'aire ombilicale est à peine affectée par les côtes et l'aire ventrale est lisse. La costulation est lâche (e.g., 13 côtes par demi-tour vers 250 mm de diamètre, figures 5 & 6 A) et grossière. Les côtes larges et vigoureuses ont un aspect empâté. Le tubercule latéro-ombilical a disparu, mais le relief des côtes s'exprime vigoureusement dès le rebord latéro-ombilical qui semble confusément surélevé. Par contre, les côtes portent des

tubercules latéro-ventraux bien individualisés et saillants. Ces structures remarquables sont, en fait, des clavi d'aspect pincé et nettement allongés parallèlement à la spire (figures 5 & 7). Le fort relief des côtes et des tubercules latéro-ventraux ainsi que la disposition sub-parallèle des flancs affectent l'aspect de la section du tour qui bien que toujours comprimée, perd l'allure sub-ogivale un peu triangulaire propre aux tours moyens.

Les modifications de l'ornementation au cours de l'ontogenèse semblent largement dépendre des variations de la densité costale. La figure 6 traduit ces variations de deux façons distinctes mais complémentaires. La partie supérieure (A) de cette figure exprime les fluctuations du nombre de côtes par demi-tour (N/2) en fonction du diamètre. Cette représentation est d'usage très courant dans la littérature concernant les ammonites car le paramètre N/2 est facile à mesurer et, au moins en apparence, dépourvue d'ambiguïté. Son interprétation est néanmoins complexe car le nombre de côtes par demi-tour dépend à la fois de la densité costale (espacement entre les côtes) et de la



Figure 5. Epideroceras hugi (Donovan, 1958) (n° (JBGD 276108) (x 0,5). Drevin, Saône-et-Loire, niveaux 104, Sinémurien supérieur, chronozone à Raricostatum, sous-chronozone à Meigeni, horizon n°13. Ce spécimen appartient à la collection N. BONNOT. Il est déposé dans les collections du Centre des Sciences de la Terre de l'Université de Bourgogne (Dijon). Il a été blanchi au chlorure d'ammonium avant la prise de vue.

taille (diamètre) du demi-tour correspondant à la prise de mesure. Pour éviter ce problème, il est possible de diviser N/2 par le diamètre associé. Le nouveau paramètre ainsi standardisé par la taille est une valeur représentative de la moyenne de l'ensemble des espaces inter-costaux (EIC) caractérisant le demi-tour considéré. Les variations de EIC en fonction du diamètre sont données sur la partie inférieure (B) de la figure 6. La confrontation des diagrammes A et B montre que l'aspect en cloche de la courbe A (N/2 en fonction de D) est un artefact qui n'est que la conséquence partielle et indirecte des variations de l'espace inter-costal (EIC en fonction de D).

Les deux premières phases de la croissance, qui s'étendent jusqu'aux environs de 140 mm de diamètre, sont caractérisées par de faibles valeurs de EIC. La tendance à l'augmentation de ce paramètre est à peine marquée. La très forte augmentation concomitante de N/2 dépend donc surtout de l'accroissement des diamètres de référence lors des prises de mesures successives.

Par contre, la troisième phase de la croissance, d'environ 150 mm de diamètre jusqu'à fin de la loge d'habitation, est caractérisée par une nette augmentation de l'espacement intercostal (EIC), constante et soutenue (figure 6B). Elle s'interrompt seulement un peu avant le péristome car les côtes ont tendance à se resserrer juste avant l'arrêt définitif de la fabrication du tube coquillier, ce qui est très fréquent chez les ammonites. Contrairement aux phases juvénile et intermédiaire du développement, les variations de N/2 qui affectent la fin du phragmocône et l'essentiel de la loge d'habitation sont largement corrélées à celles de l'espace intercostal (EIC). Dans ce cas, la diminution de N/2 est corrélée à l'augmentation de EIC.

Les lignes de suture sont très mal préservées sur le spécimen de Drevin car le phragmocône est pour l'essentiel recristallisé. Elles ne sont que partiellement visibles vers la fin du phragmocône où un secteur, correspondant peut-être à une partie externe du lobe latéral, a pu être dessiné (figure 8). L'obliquité par rapport à la spire de cet élément et la profondeur des incisions s'accorde assez bien avec les lignes de sutures illustrées par les auteurs pour le groupe d'*E. lorioli* (e.g. HAUER, 1854 ; BUCKMAN, 1923 ; DONOVAN, 1958 ; BLAU, 1998).

Âge et répartition

Le genre *Epideroceras* s.s. apparaît brusquement dans les successions fossilifères au cours du Sinémurien supérieur (sous chronozone à Macdonnelli, chronozone à Raricostatum) avec le groupe d'*E. lorioli* (Hug, 1899). Outre l'espèce dominante, ce groupe comprend également des formes rares: *E. hugi* Donovan, 1958 et *E. steinmanni* (Hug, 1899). L'enracinement du genre *Epideroceras* au sein de la superfamille des Eoderoceratoidea reste encore mal compris, mais il est probable, ou tout au moins plausible, que les sous-genres ou genres plus tardifs (Pliensbachien inférieur) *E. (Pseuduptonia), E. (Coeloderoceras*), *Pseudophricodoceras* et *Capreoliceras* soient des descendants plus ou moins directs des *Epideroceras* du groupe de *lorioli* (Hug, 1899) (DOMMERGUES & MEISTER, 1999).

Epideroceras hugi Donovan, 1958, est une espèce qui est associée à *E. lorioli* (Hug, 1899), et aussi localement à *E. steinmanni* (Hug, 1899), dans des assises dont l'âge correspond à la zonule à Meigeni sensu PAGE 2003 (sous-chronozone à Macdonnelli). La présence d'*Epideroceras* du groupe de *lorioli* (i.e. *E. lorioli* et/ou *E. steinmanni*, mais non *E. hugi*) dans des niveaux plus récents datés de la zonule à Tardecrescens (sous-chronozone à Aplanatum) est également attestée par SCHLATTER (1991), BLAU (1998) et EDMUNDS *et al.* (2003). *E. hugi* serait donc peut-être une forme restreinte à la seule base de l'intervalle d'existence du groupe d'*E. lorioli*



Figure 6. A : Diagramme illustrant les variations du nombre de côtes par demi-tour (N/2) en fonction du diamètre (D) pour le spécimen d'*Epideroceras hugi* (Donovan, 1958) (n° (JBGD 276108) récolté à Drevin. B : Variations de l'espacement inter-costal moyen par demi-tour (EIC) en fonction du diamètre (D) pour le même spécimen.

Présence en Bourgogne d'Epideroceras hugi, une ammonite rare du Sinémurien supérieur

s.l. A Drevin, *Epideroceras hugi* est clairement associé à *Leptechioceras meigeni* (Hug, 1899) dans la zonule à Meigeni (sous-chronozone à Macdonnelli). En effet, un exemplaire de *L. meigeni* (figure 4) est inclus dans le bloc qui a livré le spécimen d'*E. hugi* étudié ici.

Epideroceras lorioli est de loin la forme la plus abondante et la plus largement répartie des *Epideroceras* du Sinémurien supérieur. Il s'agit d'une espèce dont la répartition est surtout inféodée à la marge septentrionale de la Téthys occidentale. Elle est également connue dans quelques secteurs relativement peu éloignés de cette marge comme le Domaine austro-alpin (Italie, Autriche, Hongrie) qui correspond à la partie la plus septentrionale du bloc apulien (= micro-plaque Adria) ou encore le sud de l'Allemagne, l'est de la France et le sud-ouest de l'Angleterre sur les plateformes de l'Europe occidentale. Au nord de la déchirure téthysienne et en allant d'est en ouest, *E. lorioli* est ainsi connu dans le Caucase (Géorgie), dans les chaînes pontiques (Turquie septentrionale), dans les Monts Persani (Carpates de Roumanie), dans le sud du Württemberg (Allemagne méridionale), dans le Klettgau (Suisse septentrionale), dans les Préalpes médianes (France et Suisse), dans le massif de l'Oisans (Alpes françaises), en Bourgogne (est de la France) et dans le Somerset (sud-ouest de l'Angleterre). Au sud de la déchirure téthysienne, *E. lorioli* n'est connu que dans le domaine austroalpin. L'espèce y est notamment citée dans les secteurs de Villany (Hongrie), de Lienz et de Salzbourg (Autriche), dans les Alpes bavaroises (Allemagne méridionale) et dans le Vorarlberg (Autriche occidentale).

Epideroceras steinmanni est une forme beaucoup plus rare. Elle n'est pas connue dans le domaine austro-alpin, mais sa présence est attestée depuis le Caucase vers l'est, jusqu'au Somerset vers l'ouest. Il semble que sa distribution couvre l'essentiel de celle d'*E. lorioli* dont elle n'est peut-être qu'un morphotype remarquable. *E. hugi* est une forme encore plus rare dont la distribution semble beaucoup plus restreinte. L'espèce n'est pour l'instant connue avec certitude qu'au Langeneggrat dans les Préalpes médianes suisses près de Thun (DONOVAN, 1958) et à Drevin (Saône-et-Loire). Comparés à la vaste répartition d'*E. lorioli* et même en tenant compte de l'allochtonie des nappes préalpines, ces deux gisements paraissent proches et il est possible d'interpréter *E. hugi* comme une espèce endémique propre aux confins franco-helvétiques de la Téthys liguro-piémontaise. Ce secteur serait alors un centre de forte diversité pour le genre *Epideroceras* au cours du Sinémurien supérieur.

Conclusion

Le groupe d'*Epideroceras lorioli* (Hug, 1899) constitue un ensemble homogène. Les formes qui le composent, *E. loroli* (incl. ? *Ammonites roberti* Hauer, 1854 ; ? *A. frischmanni* QUENSTEDT, 1882-85, *E. deflexum* BUCKMAN, 1823 ; *E. exhaeredatum* Buckman, 1923 ; *E. grande* Donovan, 1958, *E. tchedimicum* Topchichvili, 1990), *E. steinmanni* (Hug, 1899) et *E. hugi* Donovan, 1958, partagent nombre de similitudes. Certaines sont de nature intrinsèque comme les tailles adultes semblables ou la ressem-

blance des stades juvéni-



Figure 7. Détail des tubercules (= clavi) latéro-ventraux (x 1) situés sur la loge d'habitation du spécimen d'*Epideroceras hugi* (Donovan, 1958) (n° UBGD 276108) récolté à Drevin.

Figure 8. Partie externe du lobe latéral d'une ligne de suture (x 1) située vers la fin du phragmocône du spécimen d'*Epideroceras hugi* (Donovan, 1958) (n° (JBGD 276108) récolté à Drevin.

les et des lignes de sutures. D'autres sont de nature extrinsèque comme les extensions stratigraphiques et les distributions paléogéographiques qui sont identiques ou tout au moins emboîtées. Par exemple, la distribution d'*E. hugi* est incluse dans celle d'*E. steimnanni* qui est elle-même incluse dans celle d'*E. Lorioli*.

Dans ce contexte et malgré des différences morphologiques et ornementales évidentes, notamment si l'on considère les stades intermédiaires et/ou adultes, il peut être tentant d'interpréter tout ou partie de ces formes comme appartenant à la variabilité d'une seule et même espèce. Il n'existe actuellement aucun consensus à cet égard et si certains auteurs traitent beaucoup d'espèces nominales comme valides (e.g., SCHLATTER, 1991; GECZY, 1998) d'autres proposent des regroupements d'ampleur et de nature diverses (e.g., DOMMERGUES, 1993; BLAU, 1998; EDMUNDS *et al.*, 2003). *E. hugi* est ainsi considéré explicitement comme synonyme d'*E. lorioli* par DOMMERGUES (1993) et par BLAU (1998).

Disposer d'un matériel abondant et bien conservé pour pouvoir analyser de façon quantitative les variations morphologiques et ornementales au sein du groupe d'*E. lorioli* serait l'idéal pour chercher à résoudre le problème de l'espèce, mais il s'agit malheureusement d'ammonites de grandes tailles qui ne sont pas suffisamment abondantes pour permettre une telle démarche. À défaut, la comparaison de l'ontogenèse de spécimens caractéristiques et bien conservés peut, au moins, permettre de mieux cerner les problèmes.

En raison de son abondance, de sa vaste répartition et de ses caractères intermédiaires entre les rares E. hugi et E. steinmanni, il semble pertinent d'utiliser E. lorioli comme forme « moyenne » de comparaison. L'ontogenèse d'E. lorioli est illustrée et schématisée sur la figure 9B. Le développement débute par un stade relativement évolute caractérisé par des tours peu comprimés qui portent une ornementation vigoureuse et complexe formée de côtes latérales bituberculées et de côtes secondaires et/ou intercalaires sur l'aire ventrale. Ce stade précoce est symbolisé en gris foncé sur les cartouches de la figure 9. La phase qui lui succède, et qui prend son plein développement dans les tours moyens, est caractérisée par une coquille plus involute, par des tours devenus franchement comprimés à section sub-ogivale un peu triangulaire et surtout par la simplification et l'affaiblissement de l'ornementation. Cette tendance se manifeste nettement par la disparition des tubercules latéraux et de la costulation ventrale. L'ornementation se réduit à des côtes latérales faibles dont le relief s'atténue rapidement en allant de la base des flancs vers l'extérieur du tour. La partie supérieure des flancs et l'aire ventrale sont totalement lisses. Cette phase intermédiaire est symbolisée en gris clair sur les cartouches de la figure 9. Au-delà, on voit se développer assez rapidement le stade ultime de la croissance qui acquiert sa pleine expression sur la loge d'habitation. Les tours deviennent progressivement moins recouvrants et l'ombilic est très ouvert à l'approche du péristome. Simultanément, la section devient un peu moins comprimée. Avec des flancs sub-parallèles peu bombés et une aire ventrale régulièrement arrondie, elle perd l'aspect un peu triangulaire propre au stade précédent de la croissance. L'ornementation se modifie également. Les côtes latérales reprennent de la vigueur et elles ne montrent plus ou presque plus de tendance à l'affaiblissement en direction de l'extérieur du tour. Elles s'interrompent même parfois assez brusquement à l'approche de l'aire ventrale où il se forme, en conséquence, une sorte de relief mais il n'y a jamais individualisation d'un véritable tubercule latéro-ventral. Cette phase finale de la croissance est symbolisée par des hachures obliques sur les cartouches de la figure 9. Le spécimen adulte illustré par EDMUNDS et al. (2003, text-fig. 14.4) offre une illustration très complète de l'ontogenèse d'E. lorioli.

L'ontogenèse d'*E. steinmanni* est résumée sur la figure 9C. Bien qu'il existe un stade de croissance supplémentaire, symbolisé en blanc et qui correspond à une coquille franchement involute à section très comprimée et totalement lisse, l'ontogenèse d'*E. steinmanni* peut facilement être interprétée comme une simple exagération des tendances ontogénétiques décrites précédemment pour *E. lorioli*. Le stade lisse et involute d'*E. steinmanni* s'insert au sein du stade « gris clair » dont il n'est probablement qu'une expression outrée. Les tendances à l'affaiblissement de l'ornementation et à l'augmentation de l'involution et de la compression des tours se manifestent simplement plus précocement et elles sont poussées plus loin. Elles aboutissent, dans les tours moyens, à l'effacement complet des côtes et à la mise en place d'une coquille à l'aspect un peu oxycône. Excepté ces différences, on retrouve sans différences notables, les stades juvéniles (gris sombre) et adulte (hachures obliques). Leurs emprises sont simplement réduites et respectivement restreintes aux seuls tours les plus internes et à la fin de la loge d'habitation. Dans ce contexte, il semble possible d'interpréter l'espèce de DONOVAN (1958) comme un simple variant ou morphotype « péramorphique » (= hétérochronie du développement par accélération) au sein de l'espèce *E. lorioli*.

D'un point de vue simplifié, *E. hugi* peut être compris comme l'expression du phénomène opposé. Par comparaison avec *E. lorioli*, les tendances à l'affaiblissement de l'ornementation et à l'augmentation de l'involution et de la compression des tours se manifestent plus tardivement et plus faiblement.



±



E. steinmanni

Le stade intermédiaire (gris clair) sans tubercules latéro-ombilicaux et latéro-ventraux peut même ne jamais véritablement se développer comme c'est le cas sur le spécimen de Drevin. La coquille reste franchement évolute tout au long de la croissance. S'il existe, le stade intermédiaire reste éphémère et mal individualisé. Comme chez E. lorioli et dans une moindre mesure comme chez E. steinmanni. le stade adulte (hachures croisées, figure 9A) qui se développe sur la loge d'habitation d'E. hugi, porte une ornementation simplifiée, dépourvue de toute trace de costulation sur l'aire ventrale et dont les côtes latérales fortes sont les éléments dominants. Le stade adulte d'E. hugi montre néanmoins des particularités remarquables comme l'aspect exceptionnellement grossier de la costulation et surtout la présence, jusqu'aux abords immédiats du péristome, de forts clavi latéro-ventraux. Le stade adulte d'E. hugi n'est donc pas véritablement homologue de celui d'E. lorioli et d'E. steinmanni et il n'est pas possible d'interpréter simplement l'espèce de DONOVAN comme l'expression d'une simple tendance hétérochronique « paedomorphique » (= retardement du développement). E. hugi n'est donc probablement pas la forme « symétrique » d'E. steinnmani au sein de la variabilité d'E. lorioli. Par contre, il s'agit probablement d'une espèce indépendante et peut-être endémique dont il faudra tenir compte dans les analyses de la paléobiodiversité du Sinémurien supérieur.

Remerciements

Ce travail se rattache aux thèmes de recherche de l'équipe « Forme, Évolution et Diversité » de l'UMR CNRS 5561 (Biogéosciences, Dijon).

Bibliographie

- BLAU, J. 1998. Monographie der Ammoniten des Obersinemuriums (Lotharingium, Lias) der Lienzer Dolomiten (Österreich) : Biostratigraphie, Systematik und Paläobiogeographie. *Revue de Paléobiologie* 17: 177-285.
- BUCKMAN, S.S. 1909-1930. Yorkshire Type Ammonites (volumes 1-2), Type Ammonites (volumes 3-7). Wheldon and Wesley, London.
- DOMMERGUES, J.L. 1993. Les ammonites du Sinémurien supérieur de Bourgogne (France): biostratigraphie et remarques paléontologiques. *Revue de Paléobiologie* 12: 67-173.
- DOMMERGÜES, J.L. 2002. Les premiers Lytoceratoidea du Nord-Ouest de l'Europe (Ammonoidea, Sinémurien inférieur, France). Exemple de convergence évolutive vers les morphologies « capricornes ». Revue de Paléobiologie 21: 257-277.
- DOMMERGUES, J.L. & C. MEISTER 1989. Succession des faunes d'ammonites du Sinémurien supérieur dans le Chablais méridional et les klippes de Savoie (Préalpes médianes, Haute-Savoie, France). Geobios 22: 455-483.
- DOMMERGUES, J.L. & C. MEISTER 1999. Cladistic formalisation of relationships within a superfamily of lower Jurassic Ammonitina: Eoderocerataceae Spath, 1929. Revue de Paléobiologie 18: 273-286.
- DONOVAN, D.T. 1958. The lower Liassic ammonite fauna from the fossil Bed at Langeneckgrat, near Thun (Median Prealps). Schweizerische Palaeontologische Abhandlungen 74: 1-58.
- EDMUINDS, M., VARAH M. & A. BENTLEY. 2003. The ammonites biostratigraphy of the lower Lias 'Armatum Bed' (Upper Sinemurian-Lower Pliensbachian) at St Peter's Field, Radstock, Sommerset. Proceedings of the Geologists' Association 114: 65-96.
- GECZY, B. 1998. Lower Pliensbachian ammonites of Villany (Hungary). Hantkeniana 2: 5-47.
- GUEX, J. 1987. Sur la phylogenèse des ammonites du Lias inférieur. Bulletin de Géologie Lausanne 292: 455-469.
- HAUER, F.R. von. 1854. Beiträge zur Kenntnis der Heterophyllen der österreichischen Alpen. Sitzungsberichte der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Classe der Kaiserlichen Akademie der Weissenchaften, 12: 3-52.
- MOUTERDE, R. 1953. Études sur le Lias et le Bajocien des bordures nord et nord-est du Massif central français. Bulletin du Service de la Carte géologique de France **50**=1952(236): 521 p.
- MOUTERDE, R. & H. TINTANT. 1980. Sinémurien. In: Les étages français et leurs stratotypes. Mémoires du Bureau de Recherches Géologiques et Minières (B.R.G.M.) 109: 50-58.
- PAGE, K. 2003. The Lower Jurassic of Europe: its subdivision and correlation. *Geological Survey* of Denmark and Greenland Bulletin 1: 23-59.
- SCHLATTER, R. 1991. Biostratigraphie und Ammonitenfauna des Ober-Pliensbachium im Klettgau (Kanton Schaffhausen, Schweiz) und angrenzender Gebiete. Schweizerische Palaeontologische Abhandlungen 113: 1-133.
- TAYLOR, D.G. 1998. Late Hettangian-Early Sinemurian (Jurassic) ammonite biochronology of the Western Cordillera, United States. *Geobios* 31: 467-497.

Figure 9. Comparaison schématique des habitus et des ontogenèses des trois principales formes du groupe d'*E. lorioli* (Hug., 1899). A : *E. hugi* (Donovan, 1958); B : *E. lorioli* (Hug., 1899); C : *E. steinmanni* (Hug., 1899). Les déroulements des ontogenèses sont schématisés par des cartouches placés sous chacune des espèces. Le déroulement de l'ontogenèse doit être lu de la gauche vers la droite. Les principaux stades ontogénétiques sont symbolisés par des figurés distincts: gris foncé = stade juvénile évolute à costulation complexe bituberculée ; gris clair = stade intermédiaire plus involute à ornementation simplifiée et affaiblie ; blanc = stade intermédiaire franchement involute et totalement dépouvu d'ornementation; hachures obliques = stade adulte é costulation latérale forte mais sans tubercules ; hachures croisées = stade adulte évolute à costulation latérale grossière sans tubercules latéro-ombilicaux mais avec clavi latéro-ventraux.