

Découverte en Bourgogne de deux ammonites sinémuriennes remarquables du genre *Angulaticeras*, (Schlotheimiidae). Implications taxonomiques et paléobiogéographiques.

Jean-Louis DOMMERGUES* et Noël BONNOT**

Résumé

Deux ammonites, *Angulaticeras greenoughi* (J. Sowerby, 1816) et *A. sp. nov. aff. angustisulcatum* (Geyer, 1886) récemment découvertes dans des dépôts du Sinémurien de Bourgogne sont décrites. La seconde de ces formes correspond probablement à une espèce nouvelle. Ces deux ammonites appartiennent à la famille des Schlotheimiidae et plus particulièrement au genre *Angulaticeras*. La découverte de ces formes rares permet, i) de décrire les modalités, mal connues, de l'ontogenèse, d'un très grand Schlotheimiidae du Sinémurien inférieur, ii) d'affiner la compréhension des relations phylétiques au sein du genre *Angulaticeras* et iii) de mieux comprendre la signification paléobiogéographique des Schlotheimiidae au sein des faunes du Sinémurien NW européen.

Mots-clés : Céphalopodes, Jurassique inférieur, Sinémurien, Ontogenèse, Phylogénie.

Abstract

Two ammonites, *Angulaticeras greenoughi* (J. Sowerby, 1816) and *A. sp. nov. aff. angustisulcatum* (Geyer, 1886), recently collected in the Sinemurian series of Burgundy are described. The latter is probably a new species. These two ammonites belong to the Schlotheimiidae family and to the genus *Angulaticeras* particularly. The discovery of these two rare ammonites allows, i) to describe the poorly known ontogenetic pattern of a very large Schlotheimiidae of the Early Sinemurian, ii) to precise the phyletic relationships within the genus *Angulaticeras* and iii) to improve the understanding of the Schlotheimiidae palaeobiogeographic significance within the NW European Sinemurian faunas.

Keywords : Cephalopods, Early Jurassic, Sinemurian, Ontogeny, Phylogeny.

* Université de Bourgogne, Centre des Sciences de la Terre et de l'Environnement – Biogéosciences, UMR CNRS 5561 - 6 Boulevard Gabriel - 21000 DIJON – FRANCE. E-mail: Jean-Louis.Dommergues@u-bourgogne.fr

** Champagne Haute - 2 rue Jean Baptiste Greuze - 21160 MARSANNAY-LA-COTE – FRANCE. E-mail: noel-bonnot@club-internet.fr

Introduction

L'étage Sinémurien a été défini par d'ORBIGNY (1849-52) en se basant sur un riche ensemble de fossiles, notamment de nombreuses ammonites, provenant des environs de Semur-en-Auxois (Côte-d'Or). Les localisations précises des sites fossilifères exploités à l'époque de d'ORBIGNY ne sont pas connues. Les affleurements situés à l'Ouest de Semur-en-Auxois, le long de la tranchée du chemin de fer qui mène à Avallon (Yonne) sont actuellement considérés comme constituant le stratotype de l'étage sinémurien (MOUTERDE & TINTANT, 1961, 1964, 1980a-b; CORNA & MOUTERDE, 1988). L'une des ammonites étudiées dans le présent travail provient d'un gisement (Vic-de-Chassenay) situé à proximité immédiate des coupes du stratotype.

Bien que l'étage Sinémurien ait été décrit à partir d'une localité située en Bourgogne et que les dépôts d'âge sinémurien soient assez souvent richement fossilifères dans cette région, la connaissance du Sinémurien bourguignon et de ses faunes, y compris les ammonites, reste encore très incomplète. Au cours du dix-neuvième siècle, les travaux de d'ORBIGNY (1849-52) ont été poursuivis par DUMORTIER (1867) puis par COLLENOT (1873, 1879). La monographie de DUMORTIER (1867) est d'ailleurs restée jusqu'à la publication de GUERRIN-FRANNIATE (1966) le seul ouvrage offrant une iconographie conséquente – mais malheureusement dépourvue d'indications stratigraphiques précises – des faunes d'ammonites du Sinémurien de Bourgogne. Il faut également citer les publications de MOUTERDE (1953), MOUTERDE & TINTANT (1961, 1964, 1980a-b), TINTANT & MOUTERDE (1984) puis plus récemment celles de CORNA & MOUTERDE (1988), GUERRIN-FRANIATTE (1990), CORNA & DOMMERGUES (1993) et DOMMERGUES (1993) pour trouver des travaux dédiés, plus ou moins partiellement, au Sinémurien de Bourgogne et à ses faunes d'ammonites. À l'exception de la publication de GUERRIN-FRANIATTE (1990) qui traite d'un certain nombre d'ammonites du Sinémurien de Bourgogne, de celle de CORNA & DOMMERGUES (1993) qui décrit les faunes d'ammonites du Sinémurien de Mandelot (Côte-d'Or) et de celle de DOMMERGUES (1993) consacrée à l'ensemble des faunes d'ammonites du Sinémurien supérieur de Bourgogne, ces travaux sont surtout des études stratigraphiques, sédimentologiques et/ou paléogéographiques. Ce ne sont pas à proprement parlé des études paléontologiques. En fait, seule la partie supérieure de l'étage a fait l'objet d'une synthèse monographique fondée à la fois sur un cadre taxonomique révisé de l'ensemble des faunes d'ammonites et sur un contexte stratigraphique

précisé à l'échelle de la zonule et/ou du biohorizon (DOMMERGUES 1993). Une telle synthèse manque pour le Sinémurien inférieur.

Dans ce contexte, et si l'on tient compte de l'importante diversité et de la complexité phylétique des faunes sinémuriennes de l'Europe du NW, il n'est pas surprenant de découvrir épisodiquement – souvent à l'occasion de chantiers temporaires – des ammonites rares ou nouvelles dans les dépôts du Sinémurien de Bourgogne. Le présent travail est dédié à la description de deux de ces ammonites remarquables. Elles appartiennent à la famille des Schlotheimiidae et ont été récemment découvertes dans deux gisements distincts. Bien que les localisations stratigraphiques précises de ces ammonites récoltées *ex situ* soit incertaines, leurs découvertes complètent significativement notre connaissance des faunes du Sinémurien de Bourgogne et permettent de préciser plusieurs points importants en termes d'ontogenèse, de taxonomie et/ou de paléobiogéographie.

La première de ces ammonites, *Angulaticeras (Sulciferites) greenoughi* (J. Sowerby, 1816) est une forme de très grande taille, bien conservée. L'essentiel de la loge d'habitation est préservé. Elle a été récoltée dans les Calcaires à Gryphées du Sinémurien basal mis à jour lors des travaux de terrassement du Centre d'enfouissement des déchets de Vic-de-Chassenay près de Semur-en-Auxois (Côte-d'Or) (Figure 1). *A. (S.) greenoughi* (J. Sowerby, 1816) est une forme rare uniquement connue dans quelques gisements du NW de l'Europe. Le spécimen bourguignon permet de préciser les modalités de l'ontogenèse de l'espèce, de mieux comprendre sa position taxonomique et de proposer une interprétation paléobiologique.

La deuxième ammonite décrite ici est phylétiquement proche du groupe téthysien d'*Angulaticeras (Boucaulticeras) angustisulcatum* (Geyer, 1886). Il s'agit cependant très probablement d'une espèce nouvelle issue d'une souche originaire de la Téthys méditerranéenne qui se serait secondairement différenciée au sein des faunes NW européennes. Cette forme nouvelle a été récoltée sur la commune de Sainte-Hélène en Saône-et-Loire à la faveur de travaux d'aménagements de la route nationale 80 (Figure 1), dans les dépôts condensés de calcaires plus ou moins phosphatés du Sinémurien supérieur.

Systématique

Classe CEPHALOPODA Cuvier, 1798

Sous-classe AMMONOIDEA Zittel, 1884

Ordre PSILOCERATIDA Housa, 1965 (*sensu* DOMMERGUES, 2002)

Superfamille PSILOCERATOIDEA Hyatt, 1867 (*sensu* GUDEX, 1995)

Famille SCHLOTHEIMIIDAE Spath, 1923

Genre **Angulaticeras** Quenstedt, 1883

Espèce type : *Ammonites lacunatus* J. Buckman, 1844, par désignation subséquente, LANGE, 1924 (ICZN Opinion 324).

Remarque

Le genre *Angulaticeras* est compris ici au sens de BLOOS (1979, 1988) qui a clairement démontré que la plupart des Schlotheimiidae de l'Hettangien terminal et du Sinémurien désignés dans la littérature sous les noms de genres *Argoceras* Steinmann, 1925) *Sulciferites* Spath, 1922, *Charmasseiceras*, Spath, 1924, *Boucaulticeras* Spath, 1924, *Pseudoschlotheimia* Spath, 1924, *Encycloceras* Blind, 1963, *Hongkongites* Grabau, 1928 et *Gydanoceras* Repin, 1972 in POLUBOTKO & REPIN (1972) partagent plusieurs caractères diagnostiques essentiels qui sont absents chez les autres Schlotheimiidae. Ces caractères sont interprétés ici comme des apomorphies propres au genre *Angulaticeras sensu* BLOOS (1979, 1988) qui est donc compris comme un groupe probablement monophylétique ou clade. Selon les espèces, ces caractères diagnostiques sont surtout ou seulement exprimés dans les stades précoces de l'ontogenèse. Le plus évident de ces caractères correspond à la présence d'un sillon ventral visible sur le moule interne des stades juvéniles, en général à moins de 20mm de diamètre. Ce sillon est causé par un épaississement de la coquille au niveau du ventre BLOOS (1988, fig. 4). Le vrai sillon ventral des *Angulaticeras* ne doit donc pas être confondu avec le simple affaiblissement ou l'interruption ventrale de la costulation qui est un caractère largement répandu chez les Schlotheimiidae primitifs (e.g., *Schlotheimia*). Une autre caractéristique importante du genre *Angulaticeras* concerne la ligne de suture: la selle ventrale médiane atteint les $\frac{3}{4}$ de la hauteur de la première selle latérale BLOOS (1988, fig. 4). Par comparaison, la selle ventrale médiane est nettement plus basse dans le genre *Schlotheimia*. BLOOS (1988) souligne également que la bifurcation des côtes et/ou la présence de côtes intercalaires est un phénomène précoce chez *Angulaticeras*. De plus, les côtes ne se projettent pas vers l'avant dans les stades juvéniles comme c'est par contre le cas chez le genre *Schlotheimia*.

S'il est compris au sens de BLOOS (1979, 1988), le genre *Angulaticeras* recouvre une importante disparité morphologique qui affecte notamment, la taille adulte, l'amplitude de l'ombilic, la forme de la section des tours, la densité de la costulation et/ou les modalités de division des côtes. Parmi ces caractères, la densité de costulation et le type de division des

côtes — souvent regardés comme les différences principales entre *Sulciferites* (= *Charmaceiceras*, *Encycloceras*, *Hongkongites*), *Boucaulticeras* (= *Pseudoschlotheimia*) et/ou *Angulaticeras* s.s. — ne sont pas considérés ici comme des traits de valeur générique mais ils sont utilisés, au moins à titre provisoire, pour caractériser des sous-genres. Si le genre *Angulaticeras sensu* BLOOS (1979, 1988) forme un groupe monophylétique assez convainquant, supporté par un ensemble cohérent de caractères, les relations de parentés, en son sein, sont plus incertaines. L'utilisation de sous-genres (rang taxonomique facultatif) permet de suggérer l'existence d'une complexité interne, plus ou moins bien comprise, au sein du genre *Angulaticeras* s.l.

L'espèce type du genre *Angulaticeras* (i.e., *Ammonites lacunatus* J. Buckman, 1844), est fondée sur de petits spécimens à ombilic assez ouvert (sans doute des nucléus). Ils expriment clairement les caractères diagnostiques du genre (i.e., un vrai sillon ventral) mais ils sont, en raison de leur petite taille et de l'absence d'information sur l'ontogenèse, difficiles à interpréter plus avant. L'espèce *Angulaticeras lacunatus* (J. Buckman, 1844) reste donc assez mal comprise. Il est donc assez délicat de l'utiliser comme référence pour définir un sous-genre *Angulaticeras* (pris au sens strict) au sein du genre *Angulaticeras* (pris au sens large). À la suite de DUBAR (1961), il est cependant devenu fréquent de réserver l'usage du nom *Angulaticeras*, pour désigner (genre et/ou sous-genre) les seules formes, du Sinémurien supérieur, à costulation particulièrement fine et dense [e.g., *Angulaticeras deletum* (Canavari, 1882), *A. angustisulcatum* (Geyer, 1886), *A. coquandi* (de Stefani, 1886)]. Cette option taxonomique n'est pas retenue ici car trop subjective. Par contre, et au moins à titre provisoire, une distinction sub-générique simple est envisagée entre, i) un sous-genre *Sulciferites* correspondant à des formes anciennes (essentiellement Sinémurien inférieur) à ombilic assez ouvert, à costulation relativement lâche, parfois franchement grossière, et assez peu divisée (les côtes primaires sont, au moins dans les tours internes, nombreuses et fortes) et ii) un sous-genre *Boucaulticeras* correspondant à des formes plus récentes (en partie Sinémurien inférieur et surtout Sinémurien supérieur) à ombilic comparativement plus fermé (au moins vers la fin de la croissance) et présentant une costulation plus fine, parfois très dense, et souvent fortement divisée (les côtes primaires tendent à perdre de l'importance par rapport aux côtes secondaires et intercalaires). De plus, le point de division des côtes tend à être situé sensiblement plus haut sur les flancs chez le sous-genre *Sulciferites* que chez le sous-genre *Boucaulticeras* où il est parfois très proche du rebord ombilical. Ainsi conçus, les sous-genres *Sulciferites* et *Boucaulticeras* sont des dénominations d'usage assez commode pour grossièrement tenir compte de la tendance évolutive dominante au sein du genre

Angulaticeras. Il existe cependant de nombreuses ambiguïtés et les formes intermédiaires, difficiles à classer, ne sont pas rares. Les formes de la chronozone à Obtusum sont par exemple souvent assez équivoques.

Certains auteurs (MEISTER *et al.*, sous presse) — en se basant essentiellement sur l'ombilic assez ouvert de l'espèce type *Angulaticeras lacunatus* (J. Buckman, 1844) — proposent même l'usage d'un sous-genre *Angulaticeras*, considéré alors d'une façon restrictive, pour désigner des formes qui présentent des caractères intermédiaires entre *Sulciferites* s.s. et *Boucaulticeras* s.s.

L'existence d'un dimorphisme sexuel plus ou moins clairement exprimé chez le genre *Angulaticeras* est une hypothèse qui mérite d'être explorée car la taille adulte semble varier considérablement au sein du genre. L'hypothèse de l'existence d'un tel dimorphisme aurait certainement, si elle était confirmée, un impact important sur la systématique du genre.

Dans le cas des deux ammonites bourguignonnes étudiées ici, leurs attributions respectives aux sous-genres *Sulciferites* et *Boucaulticeras* ne pose pas de problème car il s'agit de formes très éloignées au sein du genre *Angulaticeras* et leurs habitus (e.g., géométrie de la coquille, ornementation) sont clairement distincts.

Sous-genre ***Sulciferites*** Spath, 1922

Espèce type : *Schlotheimia sulcifera* S. S. Buckman, 1911 (= *Ammonites sulcatus* J. Buckman, 1844, non SIMPSON 1843), par désignation originale.

Angulaticeras (Sulciferites) greenoughi (J. Sowerby, 1816)

Figures 2-3

Ammonites greenoughi SOWERBY, 1816: Pl. 132.

Schlotheimia greenoughi — SPATH, 1915: Pl. 4 (= Lectotype).

D	H	H/D	E	E/D	E/H	R	R/D	O	O/D	N/2
44,5	18,5	42%	?	?	?	25,5	57%	12,7	29%	?
39,5	16,3	41%	9,5	24%	0,58	23	58%	11,5	29%	?

Tableau II. Mesures prises sur le tour externe du spécimen n° UBGD 277355, *Angulaticeras (Sulciferites) greenoughi* (J. Sowerby, 1816), Vic-de-Chassenay, Côte-d'Or, Sinémurien inférieur, Chronozone à Bucklandi (Figure 1). D = diamètre, H = hauteur du tour, E = épaisseur du tour (la valeur est seulement estimée), 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.

Description

Il s'agit d'un spécimen de grande taille, en calcaire gris bleuté compact finement bioclastique dont le diamètre adulte est de l'ordre de 50 centimètres. Le test est en grande partie conservé, mais il est recristallisé en calcite spathique et a perdu sa structure originelle. La loge d'habitation d'une longueur d'environ 2/3 de tour est pour l'essentiel préservée. La géométrie de la coquille et surtout l'ornementation varie de façon assez progressive mais spectaculaire au cours de l'ontogenèse. Les tours internes et la loge d'habitation doivent donc être décrits indépendamment. Le recouvrement assez important des tours successifs ne permet cependant ni d'observer la partie supérieure des flancs ni l'aire ventrale des tours internes et moyens (Figures 2-3)

Tours internes — En début de croissance et au moins jusque vers une dizaine de centimètres de diamètre, l'enroulement est peu involute et la croissance en hauteur des tours relativement lente. L'ombilic moyennement profond est assez largement ouvert. Le rebord ombilical est régulièrement cintré. Le passage entre l'aire ombilicale (oblique et légèrement bombée) et les flancs est progressif. La base des flancs est en conséquence assez difficile à localiser. Dans leur partie inférieure – la seule qui peut être observée – les flancs sont légèrement bombés et un peu divergents. Les tours internes d'*Angulaticeras (Sulciferites) greenoughi* (J. Sowerby, 1816) sont caractérisés par une ornementation vigoureuse et d'aspect grossier. Les côtes débutent sur l'aire ombilicale où elles restent relativement discrètes. Au delà du rebord ombilical, leur relief augmente par contre rapidement. Les côtes deviennent vigoureuses et franchement saillantes sur la partie inférieure des flancs. Leur relief maximum est approximativement situé à mi-distance entre le rebord ombilical et la zone recouverte par le tour suivant. Au-delà du point de relief maximum, la vigueur des côtes diminue progressivement et l'on note une tendance discrète à la division de la costulation – apparition de côtes secondaires et/ou intercalaires. Les tours internes présentent donc clairement une morphologie et une ornementation de type *Sulciferites* et/ou *Charmasseiceras*. Plus

particulièrement et dans le cas du spécimen étudié ici, l'aspect remarquablement grossier de l'ornementation des tours internes rappelle *Angulaticeras (Sulciferites) rugosum* (Guerrin-Franiatte, 1990) — une ammonite dont l'holotype provient de Bourgogne — qui peut être interprétée comme une forme à ornementation particulièrement grossière alliée au groupe de *A. (S.) charmassei* (Orbigny, 1844) pris au sens large.

Tour externe — Le dernier tour correspond à la fin du phragmocône et à la loge d'habitation. Comparée aux tours internes, la coquille est sensiblement plus involute. La section des tours devient subovale élevée et franchement comprimée. Le taux de recouvrement des tours est important, mais on note, vers la fin de la loge d'habitation, une tendance à l'ouverture de l'ombilic. Ce caractère clairement associé à la fin de la croissance, est très nettement exprimé chez *A. (S.) gigas* (Guerrin-Franiatte, 1990) (GUERRIN-FRANIATTE 1990, Pl. 25, fig. 2) qui est une forme d'assez grande taille, sans doute proche de l'ammonite étudiée ici. Celle-ci présente une aire ombilicale cintrée qui se confond avec la base des flancs. Il n'y a pas de rebord ombilical différencié. Les flancs régulièrement bombés passent très progressivement et sans aucune discontinuité à l'aire ventrale qui est ogivale. La costulation vigoureuse, caractéristique des tours internes, s'efface progressivement au cours de la croissance et elle n'est pratiquement plus perceptible sur la fin du phragmocone. À l'exception de quelques stries de croissance, visibles en lumière rasante, la coquille devient alors pratiquement lisse. Cependant, peu après le début de la loge d'habitation, on observe la mise en place d'une ornementation latérale adulte très différente de celle des stades juvéniles. Cette ornementation tardive, lâche et relativement peu évidente, est constituée de bourrelets qui forment d'amples ondulations surtout visibles vers la partie médiane des flancs. On note environ quatre ondulations de ce type par quart de tour.

Remarques

Les *Angulaticeras* du sous-genre *Sulciferites* sont des ammonites assez abondantes dans le Sinémurien inférieur. Ils sont surtout cités dans la chronozone à Bucklandi. Ces Schlotheimiidae sont essentiellement connus par des individus de taille petite ou moyenne. Ils sont alors souvent désignés sous les noms de genres *Sulciferites* (surtout les formes de petite taille) et *Charmaceiseras* (surtout des formes de taille moyenne). Dans la plupart des cas, il est difficile de savoir s'il s'agit de spécimens juvéniles ou d'adultes plus ou moins complets. Certains exemplaires de petite taille sont toutefois très probablement, soit des morphes microconches, soit des individus appartenant à des espèces qui n'atteignent jamais de grandes tailles adultes.

Les formes de grande ou de très grande taille, conservées avec au moins une partie de la loge d'habitation, comme l'ammonite étudiée ici, sont par contre beaucoup plus rares. Elles ne sont qu'exceptionnellement décrites et/ou illustrées dans la littérature. On peut tout au plus citer *A. (S.) gigas* (Guerrin-Franiatte, 1990) qui provient des environs des Semur-en-Auxois (GUERRIN-FRANIATTE, 1990) et quelques spécimens d'*A. (S.) greenoughi* (J. Sowerby, 1816) provenant d'Angleterre (SOWERBY 1816, WRIGHT 1881, SPATH 1915) et d'Allemagne septentrionale (LANGE 1951). Ces grandes formes caractérisées par des changements ontogénétiques spectaculaires – la loge d'habitation est très différente des stades plus précoces de l'ontogenèse – sont difficiles à interpréter en termes paléobiologiques. Il peut s'agir de macroconches associés à des formes de plus petite taille mais encore non identifiés en tant que possible microconches ou de spécimens appartenant à des espèces de grande taille sans dimorphisme sexuel notable. Leur rareté dans le registre fossile peut révéler une véritable rareté intrinsèque au sein des faunes ou au contraire résulter d'un biais de préservation comme, par exemple, l'absence de conservation des loges d'habitation. Beaucoup de formes de taille petite et moyenne sont en fait des phragmocônes plus ou moins incomplets difficiles à interpréter en raison de l'absence de la loge d'habitation. À titre d'exemple, on peut citer *A. (S.) rugosum* (Guerrin-Franiatte, 1990), espèce nominale fondée sur un spécimen de relativement petite taille qui pourrait correspondre aux seuls tours internes d'une grande forme de type *A. (S.) greenoughi* (J. Sowerby, 1816).

Il faut enfin signaler qu'en raison d'une certaine ressemblance (convergence évolutive) entre les coquilles adultes des *Angulaticeras* du groupe d'*A. (S.) greenoughi* (J. Sowerby, 1816) et celles de quelques grands Oxynoticeratidae du Sinémurien supérieur, certains auteurs ont pu rapprocher l'espèce de SOWERBY (1816) des genres *Oxynoticeras* ou *Gleviceras*. Comme l'a clairement démontré SPATH (1915), cette interprétation taxonomique est erronée.

Age et répartition

Le spécimen d'*Angulaticeras (Sulciferites) greenoughi* (J. Sowerby, 1816) étudié ici provient des travaux de terrassement du Centre d'enfouissement des déchets de Vic-de-Chassenay près de Semur-en-Auxois (Côte-d'Or). Il a été récolté dans des bancs disloqués et ne peut pas être localisé précisément dans la coupe. Le faciès indique toutefois clairement le Sinémurien inférieur et un âge correspondant à la chronozone à Bucklandi est probable. En Angleterre, l'espèce semble localisée dans la sous-chronozone à Rotiforme (SPATH 1915, DONOVAN 1954)

En termes paléobiogéographiques, le groupe d'*Angulaticeras* (*Sulciferites*) *greenoughi* (J. Sowerby, 1816) [incluant *A. (S.) gigas* (Guerrin_Franiatte, 1990)] correspond à des formes strictement NW européennes connues en Angleterre (Somerset), en Allemagne du Nord et en Bourgogne. Ce groupe n'a pas d'équivalent, actuellement connu, dans les régions téthysiennes.

Sous-genre *Boucaulticeras* Spath, 1924

Espèce type : *Ammonites boucaultianus* Orbigny, 1844, par désignation originale.

Angulaticeras (*Boucaulticeras*) sp. nov. aff. *angustisulcatum* (Geyer, 1886)

Figure 4A-C

aff. *Schlotheimia angustisulcatum* sp. nov. GEYER, 1886: pl.3, figs. 24-25.

aff. *Angulaticeras angustisulcatum* — DUBAR, 1961: pl.10, fig. 8.

D	H	H/D	E	E/D	E/H	R	R/D	O	O/D	N/2
80	47	59 %	19,6	21 %	0,42	51,4	64%	8,1	10 %	?
54	30,2	56 %	13,4	25 %	0,44	34,6	64 %	7,9	15 %	≈52

Tableau I. Mesures prises sur le tour externe du spécimen n° UBGD 277356 *Angulaticeras* (s.s.) *angustisulcatum* (Geyer, 1886), Sainte-Hélène, Saône-et-Loire, Sinémurien supérieur, Chronozone à Oxynotum? (Figure 1). 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 pourcentage du diamètre.

Description

Ce spécimen en calcaire argileux d'un diamètre d'environ 80 mm, partiellement corrodé et encroûté, est presque entièrement cloisonné. La loge d'habitation manque pour l'essentiel. Il s'agit d'une forme de taille plutôt modeste pour un *Angulaticeras*. La coquille est de type oxycone avec un important recouvrement des tours successifs et un ombilic de petit diamètre. La section des tours franchement comprimée, est étroitement ogivale d'allure presque lancéolée. l'épaisseur maximum est située vers le tiers inférieur des flancs. L'ombilic

est relativement profond pour une forme oxycone. La transition entre le mur ombilical, peu élevé, et la base des flancs est assurée par un rebord ombilical non anguleux mais brusquement cintré. Subparallèles à légèrement divergents dans leur tiers inférieur, les flancs convergent ensuite vers le ventre, d'abord faiblement sur le tiers médian puis plus rapidement sur le tiers externe. Les flancs, dans leur ensemble faiblement bombés, paraissent presque plats dans leur partie extérieure où la section semble pincée. L'aire ventrale porte un étroit sillon, bordé par la terminaison des côtes. Ce sillon est perceptible jusque vers 50 à 60 mm de diamètre. Au delà, le ventre devient étroitement arrondi.

Les côtes sont nettement dessinées et régulièrement marquées depuis le rebord ombilical jusqu'à la bordure du sillon ventral. Elles sont très nombreuses (i.e., une cinquantaine par demi-tour en bordure du ventre vers cinquante millimètres de diamètre). Elles sont clairement séparées les unes des autres par de fins espaces inter-costaux d'aspect presque filiforme mais relativement profonds. Les côtes peuvent subir plusieurs divisions successives entre le rebord ombilical et l'aire ventrale. Elles sont globalement sub-radiales et légèrement flexueuses. Le tracé est perceptiblement biconcave avec une faible cambrure vers l'avant, localisée vers le tiers inférieur des flancs.

La ligne de suture corrodée est très mal conservée.

Remarques

L'ammonite bourguignonne étudiée ici peut être rattachée sans ambiguïté au groupe pris au sens large d'*Angulaticeras* (*Boucaulticeras*) *angustisulcatum* (Geyer, 1886), en raison de l'allure franchement oxycone de la coquille associée à une costulation fine et délicate nettement divisée, formée de côtes sensiblement sigmoïdes et légèrement proverses. La densité de costulation semble stable sur le dernier tour visible. L'assimilation avec l'espèce de GEYER (1886) prise au sens strict est par contre impossible car les syntypes d'*Angulaticeras* (s.s.) *angustisulcatum* (Geyer, 1886, pl.3, fig. 24-25) sont des spécimens de petite taille (sans doute des nucleus) dont l'ontogenèse complète n'est pas connue. Il est difficile de les comparer — sans devoir faire appel à une extrapolation de l'ontogenèse toujours plus ou moins hasardeuse — avec le spécimen bourguignon dont la taille est sensiblement plus grande et dont les tours successifs franchement recouvrant ne permettent qu'une observation partielle des stades juvéniles. Malgré ces difficultés structurelles d'observations, quelques différences apparaissent et méritent d'être soulignées. On notera que les tours internes du spécimen bourguignon semblent sensiblement moins involutes que ceux des syntypes de GEYER (1886) dont les ombilics sont exceptionnellement fermés. A diamètres comparables, la densité

de costulation, au niveau du rebord ombilical, est légèrement mais perceptiblement plus dense chez les ammonites autrichiennes que chez la forme bourguignonne. En outre, l'aspect pincé de la partie externe de la section des tours est un caractère bien visible sur le dernier demi-tour de l'ammonite bourguignonne. Un tel caractère n'est pas évident sur le spécimen illustré par GEYER (1886, pl. 3, fig 25b). Les différences notées entre l'ammonite bourguignonne et les syntypes d'*Angulaticeras* (s.s.) *angustisulcatum* (Geyer, 1886, pl.3, fig. 24-25) peuvent paraître peu importantes et difficiles à interpréter sans une connaissance préalable des variabilités intraspécifiques. Elles sont cependant suffisamment significatives pour interdire toute assimilation sans réserve à l'espèce de GEYER (1886).

Le spécimen bourguignon est une forme assez originale au sein du groupe d'*Angulaticeras* (*Boucaulticeras*) *angustisulcatum* (Geyer, 1886) *sensu lato*. Il est difficile de le comparer avec d'autres spécimens de ce groupe illustrés dans la littérature. La forme la plus semblable est un exemplaire malheureusement assez mal conservé provenant de la zone subbriançonnaise (Perron des Encombres) des Alpes occidentales et illustré sous le nom d'*A. aff. angustisulcatum* (Geyer, 1886) par DOMMERGUES *et al.* (2005: pl. 1, fig. 1). Toutes les autres ammonites appartenant sans ambiguïté au groupe d'*A. angustisulcatum* (Geyer, 1886) sont des formes téthysiennes (Téthys méditerranéenne et Amérique du Sud). Elles sont toutes plus proches des syntypes de GEYER (1886) que de l'ammonite bourguignonne.

Parmi les *Angulaticeras* (*Boucaulticeras*) connus dans la Téthys méditerranéenne et au moins superficiellement assez proches de la forme bourguignonne, on pourrait citer *Schlotheimia boucaultiana* (d'Orbigny) *sensu* BONARELLI (1899, pl. 8, fig. 1), *Angulaticeras etrusca* (Fucini, 1903) et *A. ausonia* (Fucini, 1903). Les tours internes de ces formes sont très proches de ceux d'*A. angustisulcatum* (Geyer, 1886) mais la densité de leur costulation décroît assez sensiblement au cours de la croissance et le tracé costal, plutôt tendu, est à peine sigmoïde.

Si l'on considère les faunes bourguignonnes et plus généralement celles du NE de la France et du bassin de Paris, *Angulaticeras* (*Boucaulticeras*) sp. nov. aff. *angustisulcatum* (Geyer, 1886) ne peut être comparée qu'avec *Angulaticeras* (*Boucaulticeras*) *rumpens* (Oppel, 1862) et *A. (B.) deletum* (Canavari, 1982) deux espèces essentiellement connues par de petits spécimens dans le Sinémurien supérieur (chronozones à Obtusum et/ou Oxynotum) (DOMMERGUES, 1993; GUERIN-FRANIATTE, 1990). Ces deux espèces montrent, à diamètres similaires (tours internes?), des densités de costulation élevées, comparables à la densité costale des tours internes d'*Angulaticeras* (*Boucaulticeras*) sp. nov. aff. *angustisulcatum* (Geyer, 1886). Elles se distinguent toutefois aisément de la nouvelle forme par des sections de tours sensiblement moins comprimées et d'allures subovales voire même

légèrement subtrapezoïdale chez *A. (B.) rumpens* (Oppel, 1862). Dans tous les cas, les flancs d'*A. (B.) rumpens* (Oppel, 1862) et *A. (B.) deletum* (Canavari, 1982) sont arrondis dans leur partie supérieure et la région ventrale ne présente jamais l'aspect "pincée" qui caractérise sans ambiguïté *A. (B.)* sp. nov. aff. *angustisulcatum* (Geyer, 1886).

Age et répartition

Le spécimen d'*Angulaticeras (Boucaulticeras)* sp. nov. aff. *angustisulcatum* (Geyer, 1886) étudié ici a été récolté par l'un des auteurs (N. Bonnot) lors de travaux effectués aux abords de la route nationale 80 sur la commune de Sainte-Hélène (Saône-et-Loire) près du hameau de "Maisons-Rouges" dans des dépôts condensés du Sinémurien supérieur. La localisation stratigraphique précise reste incertaine, mais il est plausible qu'*A. (B.)* sp. nov. aff. *angustisulcatum* (Geyer, 1886) provienne de la Chronozone à Oxynotum. Cette hypothèse est suggérée par le faciès de la gangue et par la présence de quelques *Oxynotoceras* sp. plus ou moins clairement associés à *A. (B.)* sp. nov. aff. *angustisulcatum* (Geyer, 1886). La nouvelle espèce aurait donc un âge proche, voir identique à celui de la majorité des *A. (B.) deletum* (Canavari, 1982) connus en Bourgogne. La chronozone à oxynotum correspond aussi à l'âge du spécimen d'*A.* aff. *angustisulcatum* (Geyer, 1886) récolté en Savoie dans la zone subbriançonnaise (Perron des Encombres).

Plus généralement, l'espèce *A. (B.) angustisulcatum* (Geyer, 1886) est une forme Téthysienne surtout connue dans la chronozone à Oxynotum de la Téthys méditerranéenne [e.g., Autriche (unités austroalpines), Hongrie (Bakony), Italie (Apennins), Maroc (Haut Atlas), Tunisie (Dorsale septentrionale), Algérie (Kabylie)]. L'espèce est également citée en Amérique du Sud.

Dans ce contexte, *A. (B.)* sp. nov. aff. *angustisulcatum* (Geyer, 1886) peut donc être compris comme l'expression d'une différenciation paléobiogéographique NW européenne directement issue des peuplements méditerranéens d'*A. (B.) angustisulcatum* (Geyer, 1886). Il ne s'agit donc pas d'une forme étroitement apparentée à *Angulaticeras (Boucaulticeras) deletum* (Canavari, 1982).

Conclusion

Les découvertes récentes, dans des dépôts du Sinémurien de Côte-d'Or et de Saône-et-Loire, de deux ammonites rares et encore inconnues dans le NE de la France démontrent clairement l'imperfection des connaissances relatives aux faunes d'ammonites du Sinémurien en Bourgogne et plus généralement du NW de l'Europe. L'une de ces formes proche du

groupe d'*Angulaticeras* (*Boucaulticeras*) *angustisulcatum* (Geyer, 1886) correspond même très probablement à une espèce nouvelle.

Bien qu'appartenant l'une et l'autre à la famille des Schlotheiimeidae et même plus particulièrement au genre *Angulaticeras sensu* BLOOS (1979, 1988) les deux ammonites traitées ici sont, pour leurs tailles adultes, pour la géométrie de leurs coquilles et pour leurs ornements, des formes d'allures très différentes. Elles illustrent l'importante disparité et la dynamique évolutive qui caractérisent la famille des Schlotheiimeidae. *Angulaticeras* (*Boucaulticeras*) sp. nov. aff. *angustisulcatum* (Geyer, 1886) – espèce tardive du Sinémurien supérieur – présente, par exemple, un habitus presque parfaitement oxycône remarquable pour la famille. *Angulaticeras* (*Sulciferites*) *greenoughi* (J. Sowerby, 1816) – espèce plus ancienne du Sinémurien inférieur – est au contraire une forme sub-platycône à tendance involute morphologiquement plus banale mais elle se signale par une très grande taille adulte associée à des changements spectaculaires de l'ornementation au cours de l'ontogénèse.

En termes paleobiogéographiques, la famille des Schlotheiimeidae et le genre *Angulaticeras*, en particulier, ont des répartitions quasi ubiquistes. Ils sont connus par exemple dans beaucoup de régions circum-pacifiques (e.g., cordillères d'Amérique du Nord, chaînes andines, NE de la Sibérie), dans beaucoup de secteurs de la Téthys méditerranéenne et dans l'ensemble des régions NW européennes. Au niveau de l'espèce ou du groupe d'espèces, les distributions sont par contre souvent plus restreintes. C'est le cas notamment des deux formes bourguignonnes décrites ici. Le groupe d'*Angulaticeras* (*Sulciferites*) *greenoughi* (J. Sowerby, 1816) n'est jusqu'à présent connu que dans un secteur restreint du NW de l'Europe qui ne comprend que le sud de l'Angleterre, l'Allemagne du nord et la Bourgogne (Figure 5). *Angulaticeras* (*Boucaulticeras*) sp. nov. aff. *angustisulcatum* (Geyer, 1886) présente une distribution plus méridionale mais également très limitée. Cette espèce, probablement nouvelle, est en effet affiliée au groupe méditerranéen d'*A. (B.) angustisulcatum* (Geyer, 1886) mais elle n'est pour l'instant connue que dans la zone subbriançonnaise des Alpes occidentales (Savoie) et en Bourgogne (Saône-et-Loire) (Figure 5). Les nouvelles découvertes précisent l'originalité paléobiogéographique des faunes NW européennes au cours du Sinémurien. Elles permettent de mieux comprendre les dynamiques évolutives impliquées dans la mise en place du provincialisme NW européen au cours d'une période, le Sinémurien, réputée pour son faible provincialisme.

Remerciements

Ce travail se rattache aux thèmes de recherche de l'équipe FED "Forme, Evolution et Diversité" de l'UMR CNRS 5561 (Biogéosciences Dijon). Nous tenons à remercier Mathieu RUÉ qui, dans le cadre des fouilles archéologiques du site de Vic-de-Chassenay, nous a aidé à récolter le grand spécimen d'*Angulaticeras (Sulciferites) greenoughi* (J. Sowerby, 1816).

Bibliographie

- BLOOS, G. 1979. Über *Ammonites ventricosus* Sow. und ähnliche Schlotheimiiden im tieferen Sinemurium Unterer Lias. *Paläontologische Zeitschrift* **53**: 142-162.
- BLOOS, G. 1988. *Ammonites marmoreus* Oppel (Schlotheimiidae) im unteren Lias (angulata-Zone, depressa-Subzone) von Württemberg (Südwestdeutschland). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B (Geologie und Paläontologie)* **141**: 1-47.
- BONARELLI, G. 1899. Le ammoniti del "Rosso Ammonitico" descritte e figurate da Guiseppe Meneghini. *Bolletino de la Società Malacologica italiana* **20** (1895): 198-219.
- CORNA, M & MOUTERDE, R. 1988. Le Sinémurien de Semur (France): essai de biozonation pour le Sinémurien inférieur et le Lotharingien inférieur du stratotype et du Jura méridional. In: ROCHA, R.B., SOARES, A.F. (eds.), 2nd international Symposium on Jurassic Stratigraphy, Lisboa: 155-178.
- COLLENOT, J.-J. 1873. Description géologique de l'Auxois. Semur-en Auxois, 660pp.
- COLLENOT, J.-J. 1879. Description sommaire des terrains sédimentaires de l'Auxois. *Bulletin de la Société géologique de France (Série 3)* **7**: 781-804.
- DOMMERGUES J.-L. 1993. Les ammonites du Sinémurien supérieur de Bourgogne (France): Biostratigraphie et remarques paléontologiques. *Revue de Paléobiologie* **12**: 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**: 257-277.
- DOMMERGUES J.-L., FOREST-BIZE N., GELY J.-P. & LOREAU J.-P. 2005. Les faunes d'ammonites du Sinémurien (Jurassique inférieur) du Perron des Encombres (Alpes occidentales françaises, Zone subbriançonnaise entre Arc et Isère). *Revue de Paléobiologie* **24**: 673-693.
- DONOVAN, D. T. 1954. Synoptic supplement to T. Wright's "Monograph on the Lias Ammonites of the British Islands" (1878-1886). *Palaeontographical Society, London* **107**: 1-54.

- DUBAR, G. 1961. Sur quelques ammonites du Lias inférieur du Haut-Atlas marocain. *Bulletin de la Société géologique de France* (Série 7) **3**: 320-323.
- DUMORTIER, E. 1867. Études paléontologiques sur les dépôts jurassiques du Bassin du Rhône. Deuxième partie, Lias inférieur, Savy, Paris: 256pp.
- GEYER, G. 1886. Über die liasichen Cephalopoden des Hierlatz bei Hallstatt. *Abhandlungen der Kaiserlich-königlichen geologischen Reichsanstalt* **12**: 213-286.
- GUERRIN-FRANIATTE, S. 1966. Ammonites du lias inférieur de France. Psilocerataceae: Arietitidae. Éditions du Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS), Paris: 455pp.
- GUÉRIN-FRANIATTE, S. 1990. Ammonites du Lias inférieur de France (II): Psiloceratidae, Schlotheimiidae et premier Arietitidae. — *Mémoire du Centre d'étude et de recherches géologiques et hydrologiques* **29**: 1-207.
- GUÉX, J. 1995. Ammonites hettangiennes de la Gabbs Valley Range (Nevada, USA). *Mémoires de Géologie Lausanne* **27**: 1-131.
- LANGE, W. 1924. Über die Psilonotenstufe und die Ammonitenfauna des unteresten Lias Norddeutschlands. *Jahrbuch Preussischen Geologischen Landesanstalt* **44**: 177-207.
- LANGE, W. 1951. Die Schlotheimiinae aus dem Lias alpha Norddeutschlands. *Palaeontographica* (Abteilung A) **100**: 1-128.
- MEISTER, C., SCHLÖGL, J. & RAKUS M. (sous presse). Sinemurian ammonites from Male Karpaty Mts., Western Carpathians, Slovakia. Part 1: Phylloceratoidea, Lytoceratoidea, Schlotheimiidae. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*.
- MOUTERDE, R. 1953. Etudes 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): 521pp.
- MOUTERDE, R. & TINTANT, H. 1961. Le Sinémurien de Semur. In: Colloque sur le Lias français (Chambery 1961). Editions Technip et *Mémoires du Bureau de Recherche Géologique et Minière (BRGM)* **4**: 287-295.
- MOUTERDE, R. & TINTANT, H. 1964. Variations du Sinémurien dans la région du stratotype (Précisions sur la notion d'étage). Colloque du Jurassique (Luxembourg 1962). *Publications de l'Institut Grand-Ducal de Luxembourg, Section des Sciences naturelles, physique et mathématique*: 119-126.
- MOUTERDE, R. & TINTANT, H. 1980a. Lias. In: MEGNIEN C. (ed.), Synthèse géologique du Bassin de Paris. *Mémoires du Bureau de Recherche Géologique et Minière (B.R.G.M.)* **101**: 75-123.

- MOUTERDE, R. & H. TINTANT 1980b. Sinémurien. *In: Les étages français et leurs stratotypes. Mémoires du Bureau de Recherches Géologiques et Minières (B.R.G.M.)* **109**: 50-58.
- ORBIGNY, A. d' 1844. Paléontologie française. Terrains Jurassiques. Volume 1. Céphalopodes. Masson, Paris: 193-312, 234 pls.
- POLUBOTKO, I.V. & REPIN, Y.S. 1972. Ammonites and zonal subdivision of the Lower Lias of the North-East USSR. *Materials on Geology and Mineral Resources of the North-East USSR*, 20: 97-116 (en russe).
- SIMPSON M., 1843. A monograph of the ammonites of the Yorkshire Lias. London, 60 pp.
- SOWERBY J. 1816. The Mineral Conchiology of Great Britain or Coloured Figures and Descriptions of those Remains of Testaceous Animals or Shells which have been Preserved at Various Times and Depths in the Earth. London, 2 (pars.): 71-72, pl. 132.
- SPATH, L.F. 1915. On *Schlotheimia Greenoughi* J. Sowerby, sp. *The Geological Magazine* (Decade 6) **2**: 7-102.
- THIERRY, J. et. al. (40 co-authors) 2000. Late Sinemurian (193-191 Ma). *In: DERCOURT, J., GAETANI, M., VRIELYNCK, B., BARRIER, E., BIJU-DUVAL, B., BRUNER, M.F., CADET, J.P., CRASQUIN, S., SANDULESCU, M. (Eds.), Atlas Peri-Tethys, Palaeogeographical Maps. CCGM/CGMW, Paris, map 7.*
- WRIGHT, T. 1881. A monograph on the Lias ammonites of the British Islands. Part 4. *Palaeontographical Society, London*: 265-328.

Légendes des figures

Figure 1. Localisation des gisements sinémuriens de Vic-de-Chassenay (Côte-d'Or) et de Saint-Hélène (Saône-et-Loire) par rapport au cadre géographique et géologique régional de la Bourgogne. Les affleurements du Jurassique inférieur (Lias) sont grisés.

Figure 2. *Angulaticeras (Sulciferites) greenoughi* (J. Sowerby, 1816) (n° UBGD 277355). Vic-de-Chassenay, (Côte-d'Or), travaux du Centre d'enfouissement des déchets géré par la société "Ecopoles Services" au lieu-dit « La Terre au Seigneur ». Sinémurien inférieur, Chronozone à Bucklandi. La flèche indique la fin du phragmocône. Ce spécimen a été blanchi à la gouache avant la prise de vue.

Figure 3. *Angulaticeras (Sulciferites) greenoughi* (J. Sowerby, 1816) (n° UBGD 277355). Vic-de Chassenay, (Côte-d'Or). Détail des tours internes du spécimen illustré sur la figure 2.

Figure 4. *Angulaticeras (Boucaulticeras)* sp. nov. aff. *angustisulcatum* (Geyer, 1886) (n° UBGD 277356). Sainte-Hélène, (Saône-et-Loire), travaux d'aménagement de la route nationale n°80. Sinémurien supérieur, probablement chronozone à Oxynotum. La flèche indique la fin du phragmocône. Ce spécimen a été blanchi au chlorure d'ammonium avant la prise de vue.

Figure 5. Reconstitution paléogéographique de la Téthys occidentale et de ses confins au cours du Sinémurien supérieur (d'après THIERRY *et al.*, 2000, modifié) et indications des distributions paléobiogéographiques des *Angulaticeras (Sulciferites)* du groupe de *greenoughi* (J. Sowerby, 1816) et des *Angulaticeras (Boucaulticeras)* du groupe d'*angustisulcatum* (Geyer, 1886). La limite entre les régions dominées par les faunes d'affinités NW européennes (vers le Nord) et les régions téthysiennes dominées par les faunes d'affinités « méditerranéennes » (vers le Sud) est matérialisée par une chaîne de points noirs. Le contraste maximum entre ces deux types de faunes est atteint au cours du Pliensbachien inférieur.









