

Zeitschrift: Eclogae Geologicae Helvetiae
Herausgeber: Schweizerische Geologische Gesellschaft
Band: 96 (2003)
Heft: 3

Artikel: Gregoryceras defayi sp. nov. et Gregoryceras tenuisculptum Gygi 1977
: deux espèces successives de la sous-famille des Peltoceratubae
Spath 1924 (Ammonitinae, Aspidoceratidae Zittel 1895) de l'Oxfordien
moyen

Autor: Bert, D. / Marchand, D. / Gygi, R.A.
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-169033>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 26.04.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Gregoryceras defayi sp. nov. et *Gregoryceras tenuisculptum* GYGI 1977: deux espèces successives de la sous-famille des Peltoceratinae SPATH 1924 (Ammonitinae, Aspidoceratidae ZITTEL 1895) de l'Oxfordien moyen

D. BERT^{1,2}, D. MARCHAND³, R. A. GYGI⁴ & G. DELANOY⁵

Mots clés: Ammonites, *Gregoryceras*, Oxfordien moyen, Sous-zone à *Cardioceras densiplicatum* [sensu Gygi], Horizon à *Perisphinctes arkelli*, Sud-Est de la France, Alpes-Maritimes.

Key words: Ammonites, *Gregoryceras*, Middle Oxfordian, *Cardioceras densiplicatum* Subzone [sensu Gygi], *Perisphinctes arkelli* Horizon, Southeastern France, Alpes-Maritimes.

RESUME

De récentes fouilles dans l'Oxfordien moyen de la région de Bézaudun-les-Alpes (Alpes-Maritimes, France) ont permis de récolter une importante faune d'ammonites dans un banc daté de l'horizon à *Perisphinctes arkelli* GŁOWNIAK (= *Perisphinctes rotoïdes* ARKELL non RONCHADZÉ), au sommet de la sous-zone à *Cardioceras densiplicatum* (sensu Gygi = sous-zone à *Cardioceras vertebrale* in Cariou et al. 1997) de l'Oxfordien moyen. La découverte d'une population homogène et abondante de *Gregoryceras tenuisculptum* GYGI 1977 nous permet d'en réaliser pour la première fois une étude paléobiologique. La variabilité de cette forme annoncerait trois pôles morphologiques qui s'individualiseront dans la sous-zone à *Perisphinctes antecedens*: pôle *riazi* (DE GROSSOUVRE 1917), pôle *romani* (DE GROSSOUVRE 1917) et pôle *transversarium* (QUENSTEDT 1847). De plus, un lot de *Gregoryceras* original de la base de la sous-zone à *Cardioceras densiplicatum* est décrit sous le nom de *Gregoryceras defayi* sp. nov.. Les données stratigraphiques et paléontologiques permettent de penser que cette nouvelle espèce est intermédiaire entre *Pseudogregoryceras iteni* JEANNET 1951 et *Gregoryceras tenuisculptum* GYGI. Le problème du dimorphisme sexuel au sein du genre *Gregoryceras* SPATH 1924 est abordé: il semble ne pas exister.

ABSTRACT

Recent excavations in the Middle Oxfordian of Bézaudun-les-Alpes area (Alpes-Maritimes, France) have yielded an important and isochronous ammonite fauna assigned to the *Perisphinctes arkelli* Horizon (= *Perisphinctes rotoïdes* ARKELL non RONCHADZÉ), at the top of the *Cardioceras densiplicatum* Subzone (sensu Gygi = *Cardioceras vertebrale* Subzone in Cariou et al. 1997), Middle Oxfordian. Discovery of an homogeneous and abundant assemblage of *Gregoryceras tenuisculptum* GYGI 1977 batch lead us, for the first time, to make a biometric study. This species anticipates three morphological poles which are known in the *Perisphinctes antecedens* Subzone: "*riazi*" (DE GROSSOUVRE 1917), "*romani*" (DE GROSSOUVRE 1917) and "*transversarium*" (QUENSTEDT 1847). A further assemblage of *Gregoryceras* at the base of the *Cardioceras densiplicatum* Subzone is described as *Gregoryceras defayi* sp. nov.. Its stratigraphical and palaeontological position places it as phyletic intermediate between *Pseudogregoryceras iteni* JEANNET 1951 below and *Gregoryceras tenuisculptum* GYGI above. The problem of sexual dimorphism within the genus *Gregoryceras* SPATH 1924 is considered: no dimorphism could be recognised.

I- Introduction

En 1977, Gygi a créé avec raison l'espèce *Gregoryceras tenuisculptum* à partir d'un seul individu récolté dans l'Oxfordien moyen (sommet de la sous-zone à *Cardioceras densiplicatum*) de Siblingen, Canton de Schaffhausen (Jura Suisse). Dans sa synonymie, Gygi cite trois individus décrits antérieurement sous d'autres noms. Depuis, cette espèce a été reconnue en Ita-

lie (Gygi 1990): il n'existe donc à ce jour que huit spécimens décrits ou figurés, appartenant à cette espèce.

L'exploitation d'un gisement près de Bézaudun-les-Alpes (Alpes-Maritimes, Sud-Est de la France) a permis de réunir une riche population d'ammonites (N=1018) dont 43 *Gregoryceras* SPATH. A ceux-ci s'ajoutent 16 individus provenant de plusieurs collections privées. Ces 59 spécimens, provenant d'un

¹ Grand rue, 04170 Saint-André-les-Alpes, France. E-mail: paleo@oreka.com.

² Centre Alpin de Recherches Paléontologiques, Barrême, France.

³ Université de Dijon, Institut des Sciences de la Terre, 6 bd. Gabriel, F-21100 Dijon, France. E-mail: didier.marchand@u-bourgogne.fr.

⁴ Naturhistorisches Museum, Geologische Abteilung, Augustinergasse 2, CH-4001 Basel, Schweiz.

⁵ Université de Nice-Sophia Antipolis, Département des Sciences de la Terre, Parc Valrose, 06018, Nice cedex 2, France.

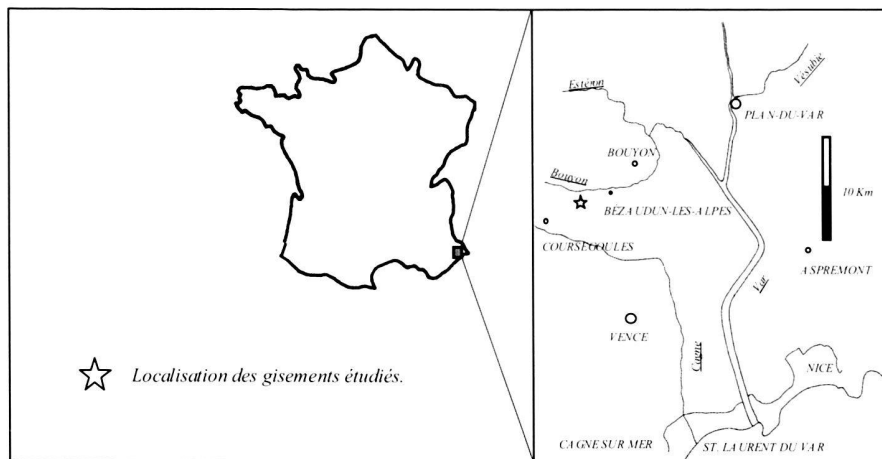


Fig. 1. Situation géographique.

même banc (100d), constituent une paléo-population. Neuf autres individus de localités différentes ont également été étudiés. Ils proviennent d'un même niveau stratigraphique (sommets de la sous-zone à *Cardioceras densiplicatum*), ce qui porte le nombre total de spécimens étudiés à 68.

Par ailleurs, onze spécimens originaux de *Gregoryceras* ont été récoltés dans la partie inférieure de la sous-zone à *Cardioceras densiplicatum*.

Le but de cet article est quadruple: (1) étudier les variabilités morphologiques et ornementales de cette population afin de tester son homogénéité, (2) comparer l'échantillon aux autres espèces connues provenant ou non de populations, (3) réaliser l'étude détaillée du lot de *Gregoryceras* récolté dans la partie inférieure de la sous-zone à *Cardioceras densiplicatum*, et (4) poser le problème du dimorphisme au sein du genre *Gregoryceras* SPATH.

Le cadre stratigraphique

Malgré d'importantes recherches dans l'Oxfordien moyen du Sud-Est de la France, il n'a pas été à ce jour possible, tout comme en Suisse (Gygi 2000b, p. 80), de mettre en évidence la présence de l'espèce index *Cardioceras vertebrale* (SOWERBY). L'un d'entre nous (R. G.) a préconisé l'utilisation de *Cardioceras densiplicatum* BODEN pour caractériser l'intervalle de temps situé entre le sommet de la sous-zone à *Cardioceras cordatum* et la base de la sous-zone à *Perisphinctes antecedens*.

En ce qui concerne le sommet de la sous-zone à *Cardioceras densiplicatum*, il est maintenant certain que *Perisphinctes* (*Arisphinctes*) *plicatilis* SOWERBY apparaît antérieurement à l'horizon qui porte son nom (Gygi 2000a; GŁOWNIĄK 2002), ce qui tend à rendre caduc son utilisation pour caractériser le sommet de la sous-zone à *Cardioceras densiplicatum*. L'utilisation de *Perisphinctes* (*Otosphinctes*) *arkelli* GŁOWNIĄK 2000 est préférable en raison de (1) son apparition à la base de cet intervalle de temps, (2) son abondance et (3) sa large répartition (France, Angleterre, Pologne).

Cette espèce a été utilisée comme indice de sous-zone par Głowniak (2000) en Pologne. Dans le cadre de la zonation utilisée ici, ce même intervalle est situé au sommet de la sous-zone à *Cardioceras densiplicatum*: nous parlerons donc de l'horizon à *Perisphinctes arkelli*.

II- Le gisement de Bézaudun-les-Alpes (Alpes-Maritimes, France)

Historique

Les environs de Bézaudun-les-Alpes (Alpes-Maritimes; Fig. 1) sont connus depuis longtemps pour fournir des fossiles de l'Oxfordien (Kilian & Guébbard 1905; Lanquine 1935). Plus récemment, Dardeau (1983) y a étudié un affleurement d'Oxfordien moyen. Il dit du premier niveau de sa séquence 6 (p. 169): «[...] calcaire rogneux plus ou moins conglomératique, très glauconieux, mélangé avec une dolomie jaunâtre, et renfermant de nombreuses ammonites de l'Oxfordien moyen [...]».

Lithologie, contenu faunique et biostratigraphie (Fig. 2)

Dans le banc décrit par Dardeau (100a), les fossiles sont en réalité très rares et bien souvent fragmentaires. La récolte d'un *Peltoceratoides* sp. près d'Aspremont (Alpes-Maritimes) dans un niveau similaire plaide en faveur d'un âge Oxfordien inférieur (zone à *Cardioceras cordatum*).

Au-dessus de ce banc, on a un lit d'argile à nodules et à fossiles trop mal conservés (100b) pour permettre une datation précise. Ce niveau est surmonté d'un petit banc de calcaire grumeleux, d'épaisseur inconstante (100c), souvent fossilifère où les céphalopodes dominent: *Gregoryceras defayi* sp. nov., *Perisphinctes* (*Otosphinctes*) cf. *paturattensis* DE LORIO 1901, *Hibolites hastatus* BLAINVILLE, etc., indiquent la partie inférieure de la sous-zone à *Cardioceras densiplicatum*.

Ce banc est surmonté d'un niveau argileux d'environ 10 cm d'épaisseur, souvent riche en faune (niveau 100d). Les ammo-

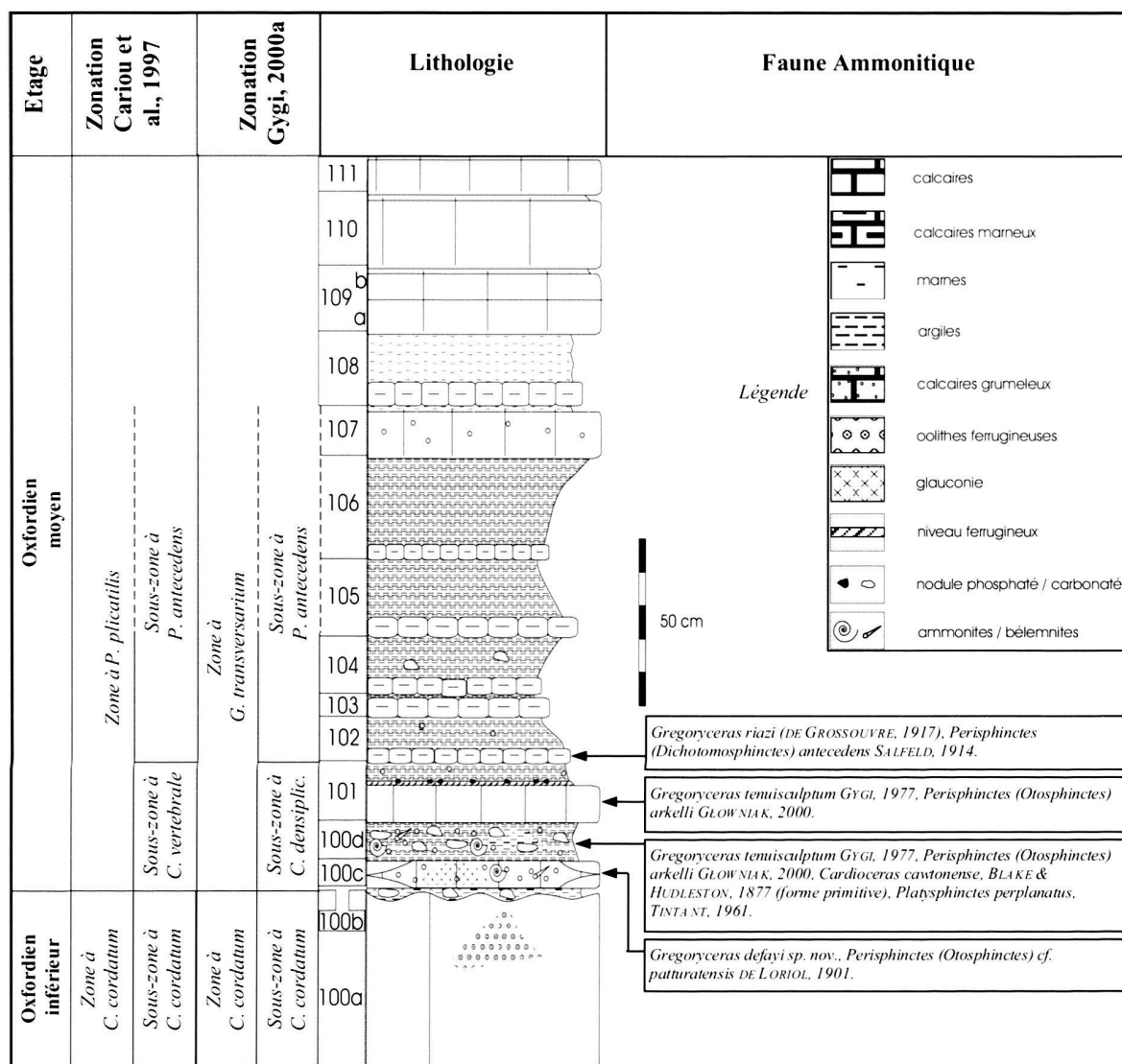


Fig. 2. Zonation et lithologie de l'Oxfordien de Bézaudun-les-Alpes (pars.).

nites sont associées à de grandes bélemnites du groupe *Hibolites hastatus* BLAINVILLE, à de rares nautilus (*Pseudaganides pulchellus* TINTANT et al. 2002) et à une faune benthique. Au sein des ammonites, on constate une très forte disparité puisque 20 genres, regroupés au sein de 9 familles, ont été identifiés (Fig. 3): Perisphinctidae (46,5%): *Perisphinctes* (*Otosphinctes*) *arkelli* GŁOWNIAK 2000, *P. (Arisphinctes) helena* DE RIAZ 1898, *P. (A.) plicatilis* (SOWERBY 1817), *P. (A.) cotovui* (SIMIONESCU 1907), *P. (A.) trifidus* (SOWERBY 1821), *Platysphinctes perplanatus* TINTANT 1961 et *Liosphinctes laevipickeringius* ARKELL 1937; Aspidoceratidae (8,6%): *Euaspidoceras* sp., *Miosphinctes* sp., *Paraspidoceras colloti* ZEISS 1966, *Gregoryceras tenuisculptum* GYGI 1977; Cardioceratidae (1,2%): forme primitive de *Cardioceras castonense* (BLAKE &

HUDLESTON 1877); Pachyceratidae (0,7%): *Tornquistes oxfordiense* (TORNQUIST 1894); Oppeliidae (28,5%): *Trimarginites*, *Campylites*, *Taramelliceras*, *Glochiceras*, *Creniceras*; Oecocythiidae (1,2%): *Protophites*; Haploceratidae (1,8%): *Lissocera-toides*; Phylloceratidae (11,1%): *Holocophylloceras*, *Phylloceras*, *Sowerbyceras*; Lytoceratidae (0,5%): *Lytoceras*. Les espèces récoltées dans ce niveau indiquent sans ambiguïté le sommet de la sous-zone à *Cardioceras densiplicatum* (Oxfordien moyen) et plus précisément l'horizon à *Perisphinctes arkelli*.

Sur ce niveau, on observe un banc calcaire d'environ 15 cm (101) peu fossilifère, qui fournit aussi *Gregoryceras tenuisculptum* GYGI et *Perisphinctes (Otosphinctes) arkelli* GŁOWNIAK.

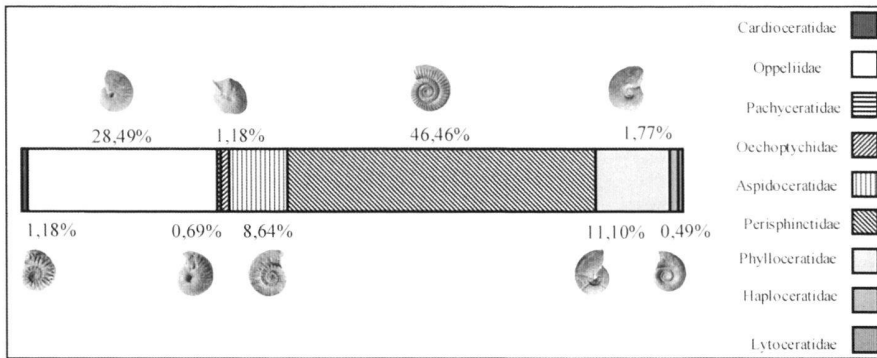


Fig. 3. Répartition des familles d'ammonites dans le niveau 100d.

Le niveau 102, plus argileux et peu fossilifère a livré *Gregoryceras riazii* (DE GROSSOUVRE 1917) et *Perisphinctes* (*Dichotomosphinctes*) *antecedens* SALFELD 1914. Il est donc attribué à la base de la zone à *Perisphinctes antecedens*.

L'ensemble de ces ammonitofaunes est en cours d'étude par l'un d'entre nous (D. B.).

III- Les *Gregoryceras* de Bézaudun-les-Alpes

Bien que le genre *Gregoryceras* SPATH ne représente que 3,2 % de la faune récoltée, on peut, par comparaison à d'autres gisements, le considérer comme fréquent. Tous les *Gregoryceras* du niveau 100d ont été *a priori* considérés comme appartenant à une seule paléo-population, sur laquelle nous avons effectué une analyse statistique de la variabilité des caractères dimensionnels et ornementaux afin de tester son homogénéité.

Matériel étudié (N=68)

Les spécimens provenant du banc 100d se répartissent comme suit: 43 individus de la collection Bert [DB], 2 de la collection Delanoy [GD], 5 de la collection Bersac, 3 de la collection Rubino, 3 de la collection Davoux et 3 de la collection Sélébran [JS]. Matériel additionnel: 2 spécimens du banc 101 de la collection Bert [DB], 1 de Bouyon (Alpes-Maritimes) et 1 de Vesagne (Alpes-Maritimes) [collection Dardeau], un spécimen non numéroté récolté en éboulis à Plan-du-Var (Alpes-Maritimes) de la collection Chiaramella [C], 1 de Naves en Ardèche (France) [collection Thomel, Muséum d'Histoire Naturelle de Nice], un spécimen non numéroté du Plateau des Gras (Ardèche) [collection Fortwengler], le n° FSL 160176 de la Sierra de Crevillente, Province d'Alicante (Espagne), déjà cité par Duong (1974, pl. 4, fig. 3) [collection Faculté des Sciences de Lyon] et le n° J 23064 (holotype de *Gregoryceras tenuisculptum* GYGI 1977) de Siblingen (Canton de Schaffhausen, Suisse) [collection Gygi, Muséum d'Histoire Naturelle de Bâle].

Caractères dimensionnels de la coquille (Fig. 4)

En plus des mesures classiques réalisées en fonction du diamètre D sur tous les individus (H, E, O) nous avons, pour

chaque spécimen adulte (voir le paragraphe sur le dimorphisme pour la définition des caractères adultes), repéré la limite phragmocône / loge d'habitation. Cela nous a permis de faire les mesures suivantes: (1) diamètre de la coquille adulte, pris immédiatement en arrière du péristome, quand celui-ci est visible; (2) diamètre du phragmocône adulte; (3) diamètre du stade juvénile lisse (diamètre visible + extrapolation due au recouvrement du tour précédent). Les spécimens n'étant jamais démontables, il nous a été impossible de suivre en détail l'évolution longitudinale de chaque individu. Nous avons tenté de contourner ce problème en effectuant plusieurs mesures sur le tour visible (plusieurs diamètres successifs), sans oublier de noter les écarts angulaires α (en degrés) entre chaque mesure. Nous avons ensuite effectué les rapports 100H/D, 100E/D, 100O/D, 100E/H puis le rapport 100O/H afin de détecter une éventuelle bimodalité associée à un couple macroconque / microconque. Enfin, nous avons étudié l'évolution des diverses dimensions en fonction du diamètre pour chaque individu, afin de détecter s'il existe un ou plusieurs types de courbes de croissance.

Variabilité morphologique

Les constructions graphiques $H=f(D)$, $O=f(D)$ et $E=f(D)$ présentent des nuages de points très homogènes, avec des coefficients de corrélations très élevés (de 0,89 à 0,97), ce qui montre que la croissance des coquilles est fortement corrélée. Les constructions attachées aux rapports 100H/D= $f(D)$, 100E/D= $f(D)$, 100O/D= $f(D)$, 100E/H= $f(D)$ et surtout 100O/H= $f(D)$, présentent des nuages de points autour de courbes binomiales de type $y=ax^2+bx+c$. L'importante dispersion des points autour de ces courbes est le fait d'une grande variabilité de détail en ce qui concerne les caractères morphologiques. Néanmoins, l'absence de concentration de points autour d'une aire particulière ainsi que l'homogénéité de cette dispersion ne permet pas de faire prévaloir une pluralité d'ordre dimensionnel, ce qui renforce l'hypothèse de la mono-spécificité de notre population. Toutes les constructions graphiques sont disponibles, sur demande, auprès des auteurs.

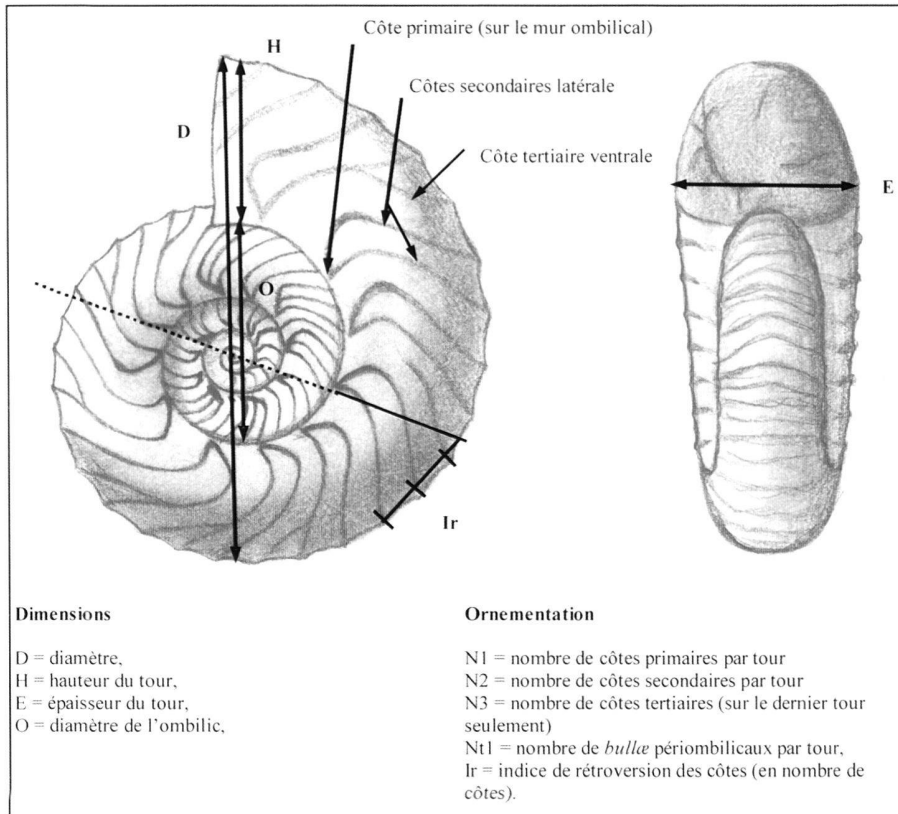


Fig. 4. Mesures effectuées sur les *Gregoryceras*.

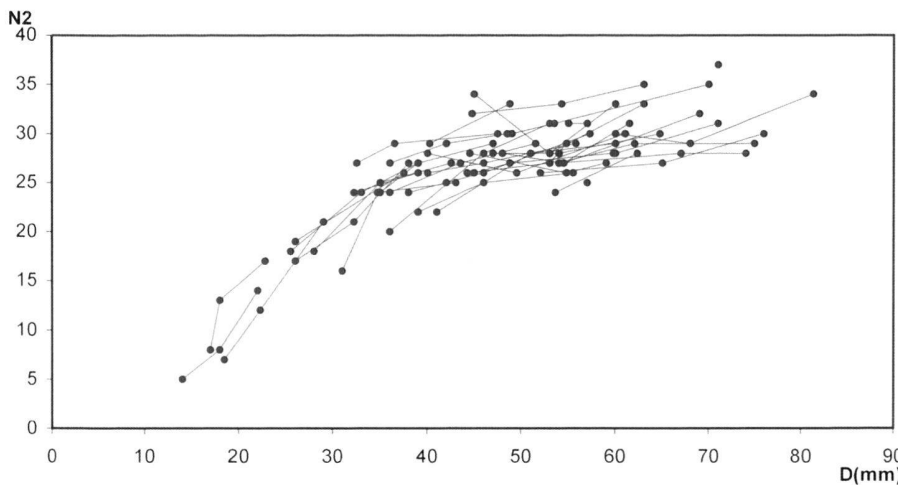


Fig. 5. Représentation de $N2=f(D)$ pour la population de l'horizon à *Perisphintes arkelli*.

Caractères ornementaux (Fig. 4)

Pour chaque spécimen, nous avons noté le nombre de côtes primaires ombilicales N1, secondaires latérales N2 et tertiaires ventrales N3 par tours et demi-tours, en fonction du diamètre. Enfin, nous avons utilisé l'indice de rétroversion des côtes Ir mesuré de la façon suivante: en partant d'une verticale passant par le centre de l'ombilic et une côte primaire donnée, nous

avons compté le nombre de côtes, sur le haut du flanc, situées en deçà de cette verticale. Enfin, nous avons étudié l'évolution de toutes ces données en fonction du diamètre.

Variabilité ornementale (Fig. 5)

La construction graphique $N2=f(D)$ est celle qui présente le plus d'intérêt du fait de l'importance des côtes latérales au sein

Tab. 1. Tableau de mesure de *Gregoryceras tenuisculptum* GYGI, 1977

N° spécimen D stade lisse	D complet D ph.	D	H	E	O	100H/D	100E/D	100O/D	100E/H	100O/H	N1- N1/2	N2- N2/2	N3- N3/2	Ir	α
J23064 holotype	c62,30? c17,40	62,30 53,60	22,28 18,00	27,72 21,78	25,36 22,40	35,76 33,58	44,49 40,63	40,71 41,79	124,42 121,00	113,82 124,44	/-/ /-8	28-16 24-14	/-c.22 /-22	45	70°
[C]	75,00 54,00 c12,75	75,00 62,00 54,00	23,00 22,00 19,25	c23,00 / /	34,25 27,00 24,00	30,67 35,48 35,65	30,67 / /	45,67 43,55 44,44	100,00 / /	148,91 122,73 124,67	22-15 16-10 11-7	29-15 29-16 27-16	51-25 / /	/	90° 90°
[GD]767 [B/100d]	c82,0 53,50 c12,00	70,00 53,50 49,00	22,00 20,00 16,75	/ 22,50 /	31,00 23,00 20,25	31,43 37,38 34,18	/ 42,06 /	44,29 42,99 41,33	/ 112,50 /	140,91 115,00 120,90	21-14 13-8 11-7	35-21 31-19 30-19	55-33 / /	4 4 4	120° 90°
[JS] MOS 432 [B/100d]	74,00 54,00 /	74,00 67,00 54,00	23,25 22,75 19,50	c26,00 c25,00 /	33,50 27,00 22,00	31,42 33,95 36,111	35,13 37,3 /	45,27 40,30 40,74	110,64 109,89 /	144,09 118,68 112,82	23-11 26-17 21-13	28-14 28-15 27-16	50-26 / /	2 3 3	90° 90°
[DB]AA20 [B/100d]	c58,00 37,50 c10,00	51,25 37,50 26,00	17,25 13,00 9,50	/ / /	21,25 15,00 9,00	33,66 34,67 36,54	/ / /	41,46 40,00 34,61	/ / /	123,19 115,38 94,74	12-7 10-7 4-4	/	49-26 / /	/	145° 180°
[DB]AA72 [B/100d]	81,25 60,00 c20,00	81,25 68,00 60,00	26,00 21,50 21,00	/ / /	35,75 30,00 25,00	32,00 31,62 35,00	/ / /	44,00 44,12 41,67	/ / /	137,50 139,53 119,05	19-11 17-11 14-9	34-18 29-15 30-18	41-23 / /	/	90° 90°
[DB]AJ76 [B/100d]	53,00 36,00 c16,25	53,00 46,00 36,00	19,25 16,50 c12,50	/ / /	22,25 17,75 15,00	36,32 35,87 34,72	/ / /	41,98 38,59 41,67	/ / /	115,58 107,58 120,00	14-91 5-8 14-8	31-19 28-17 20-14	52-30 / /	5 4 /	90° 90°
[DB]AL05 [B/100d]	c83,0 60,00 c17,50	72,00 60,00 53,00	22,00 19,50 18,25	25,00 22,25 21,00	34,00 28,00 22,75	30,56 32,50 34,43	34,72 37,08 39,62	47,22 46,67 42,92	113,64 114,10 115,07	154,55 143,59 124,66	11-7 8-5 7-4	/	46-28 / /	3 3 4	120° 90°
[DB]AL04 [B/100d]	55,75 40,00 c11,50	55,75 46,00 40,00	19,75 17,25 14,25	/ 20,50 17,25	23,00 18,00 15,25	35,43 37,50 35,62	/ 44,56 43,12	41,26 39,13 38,12	/ 117,84 121,05	116,46 104,35 107,02	13-9 8-5 7-4	29-19 27-16 26-15	46-24 / /	/	90° 90°
[DB]AL07 [B/100d]	c65,00 44,50 c13,00	51,50 43,50 36,00	17,25 15,00 12,75	21,00 / /	21,75 18,00 14,50	33,49 34,48 35,42	40,78 / /	42,23 41,38 40,28	121,74 / /	112,99 120,00 113,73	13-8 13-8 13-7	29-17 27-16 24-14	49-28 / /	4 4 4	90° 90°
[DB]AL48 [B/100d]	c60,00 45,00 c14,00	59,75 48,75 45,00	19,75 16,7 516,25	/ / /	25,00 20,75 18,50	33,05 34,36 36,11	/ / /	41,84 42,56 41,11	/ / /	126,58 123,88 113,85	11-7 10-6 9-6	28-15 27-15 26-16	43-22 / /	3 4 4	80° 70°
[DB]AL49 [B/100d]	c55,00 36,50 c11,25	47,50 36,50 32,50	15,50 13,25 12,00	18,25 16,00 14,25	21,00 15,00 12,25	32,63 36,30 36,92	38,42 43,84 43,85	44,21 41,10 37,69	117,74 120,75 118,75	135,48 113,21 102,08	9-6 7-4 7-4	30-18 29-17 27-14	44-25 / /	3 3 3	110° 90°
[DB]AP39 [B/100d]	71,00 50,00 16,00	69,00 54,50 48,00	23,00 19,00 16,50	27,00 21,50 19,50	31,00 23,00 21,00	33,33 34,86 34,38	39,13 39,45 40,63	44,93 42,20 43,75	117,39 113,16 118,18	134,78 121,05 127,27	15-9 12-8 11-6	32-19 27-16 28-16	43-25 / /	4 4 4	90° 90°
[DB]AP49 [B/100d]	71,00 60,00 /	71,00 60,00 51,00	26,00 19,00 18,50	25,00 / 16,00	28,00 25,00 20,00	36,62 31,67 36,27	35,21 / /	39,44 41,67 39,22	96,15 86,49 /	107,69 131,58 108,11	13-8 11-6 /-6	31-18 28-16 /-15	50-26 50-27 /	/	90° 90° 90°
[DB]AP51 [B/100d]	47,00 37,00 c15,00	47,00 37,00 c33,0	18,00 14,00 11,00	/ 15,00 14,00	18,50 15,50 12,00	38,30 37,84 33,33	/ 40,54 42,42	39,36 41,89 36,36	/ 107,14 127,27	102,78 110,71 127,27	/-25 / /	/-15 / /	/-25 / /	4 /	90° 90°
[DB]AP52 [B/100d]	42,50 35,00 12,00	42,50 35,00 28,00	15,50 13,50 11,50	17,00 14,00 10,00	17,00 13,50 10,50	36,47 38,57 41,07	40,40 35,71 /	40,00 38,57 37,5	109,68 103,70 86,96	109,68 107,69 91,30	8-5 7-4 5-3	27-16 25-14 18-14	46-26 /-22 /-/	4 4 5	90° 90°
[DB]AQ12 [B/101]	76,00 52,00 13,00	76,00 65,00 52,00	25,75 22,25 18,50	24,75 / /	32,00 26,75 21,00	33,88 34,23 35,58	32,57 / /	42,11 41,15 40,38	96,12 / /	124,27 120,23 113,51	15-9 13-8 11-7	30-17 27-17 26-15	43-24 / /	2 3 3	90° 90°

Tab. 2. Tableau de mesures de *Gregoryceras defayi* sp. nov.

N° spécimen	D comp. D ph. D s. lisse	H	E	O	100H/D	100E/D	100O/D	100E/H	100O/H	N1-N1/2	N2-N2/2	N3-N3/2	Ir	α
[DB]AQ77	72	22,5	26	31,3	31,25	36,11	43,47	115,56	139,11	17-11	26-13	45-25	5	90°
holotype	60,5	21,5	27	24,6	35,54	44,63	40,66	125,58	114,42	14-10	25-14	/	5	
	53	19	23,6	19,8	35,85	44,53	37,36	124,21	104,21	13-10	25-13	/	5	
FSL 175226 (paratype)	67	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	5	
FSL 175224 (paratype)	71,5	25	26,6	28,9	34,97	37,20	40,42	106,40	115,60	/	/	/	/	
FSL 175845 (paratype)	68,2	22,5	25,9	28,6	32,99	37,98	41,94	115,11	127,11	/-9	/-16	/-24	4	
[DB]AJ79	51	18,9	21,8	22,9	37,06	42,75	44,90	115,34	121,16	/	/	/	5	
[SB]	64,6	21,3	23	26,4	32,97	35,60	40,87	107,98	123,94	/	/	/	/	90°
	55,4	19,7	22,4	24	35,56	40,43	43,32	113,71	121,83	12-7	27-14	/-26	5	
[PQ]LGV 1	58,6	23,7	25	22,8	40,44	42,66	38,91	105,49	96,20	/	/	/	/	
[PQ]RB 15	47,5	16	/	18	33,68	/	37,89	/	112,50	/	/	/	5	
J28835	45,32	17,48	19,14	15,64	38,57	42,23	34,51	109,50	89,47	10-7	25-16	/-26	6	50°
	41,40	16,52	18,68	12,72	39,90	45,12	30,72	113,08	77,00	9-7	20-15	/-28	6	
	38,00	15,60	17,46	11,10	41,05	45,95	29,21	111,92	71,15	8-6	17-14	/-30	7	

du motif ornemental chez *Gregoryceras*. Elle montre une augmentation rapide du nombre de côtes jusqu'à 40 mm de diamètre; au delà, leur nombre se stabilise assez rapidement. Là encore, l'aire de répartition des courbes autour de la courbe moyenne montre une certaine variabilité, mais on n'observe pas de lots distincts. L'indice de rétroversion des côtes, de 3 à 4 en moyenne, diminue en fonction du diamètre: les côtes se dressent au cours de la croissance.

Conclusion

L'étude biométrique ne montre pas d'hétérogénéité statistique. Rien n'indique que la population de *Gregoryceras* du banc 100d ne soit pas monospécifique. De plus, les mesures effectuées sur les individus adultes en fin de croissance (N=11) n'ont montré que des différences de tailles minimales (de 62,3 à 83 mm), reliées entre elles par tous les intermédiaires.

Description de la population

Les *Gregoryceras* adultes sont de petite taille (moyenne: 74,7 mm) avec un phragmocône en moyenne de 55,2 mm. La loge d'habitation dépasse à peine un demi-tour de spire (190 degrés). La coquille, assez évoluée, a un ombilic moyen (100O/D=41,2) et une hauteur assez faible (100H/D=34,5). L'épaisseur est maximale au niveau du rebord ombilical (100E/D=40,0). Le mur ombilical est haut et légèrement oblique. Les flancs sont faiblement convexes dans les tours internes puis plans sur la loge d'habitation (rarement peu

concaves); associés à un ventre large et arrondi, ils déterminent l'aspect presque globuleux de la section (100E/H=117,7). L'ornementation est forte, rétroverse et flexueuse, sans jamais être tranchante. La densité des côtes sur le mur ombilical et sur les flancs augmente avec le diamètre, alors que sur le ventre elle varie peu. Trois stades successifs, évoluant avec l'aspect de la section, ont été reconnus:

- dans les tours internes, en moyenne jusqu'à 13,7 mm de diamètre, l'ornementation est absente (stade lisse). La section est très arrondie;
- sur le reste du phragmocône, le stade orné apparaît progressivement. Les côtes primaires larges et mousses naissent sur le mur ombilical. Elles y sont proverses et ont toujours tendance à se surélever jusqu'au rebord ombilical où elles peuvent former des *bullae* à tendance claviforme. La plupart d'entre-elles se bifurquent à ce point. On peut aussi observer quelques côtes intercalaires dont certaines peuvent être reliées aux *bullae* péri-ombilicaux, créant ainsi de rares trifurcations (plus fréquentes chez les spécimens à section arrondie). Elles peuvent se raccorder à une côte simple de l'autre flanc. Les côtes secondaires sont fortement rétroverses. Dans ce motif ornemental (Fig. 6), la secondaire la plus postérieure part le plus souvent du *bullae* péri-ombilical puis se courbe plus ou moins selon les individus. L'autre secondaire poursuit le tracé proverse de la côte primaire ombilicale, avant de se déjeter nettement en arrière au niveau du tiers inférieur des flancs. Un second point de dichotomie est souvent visible sur le tiers supé-

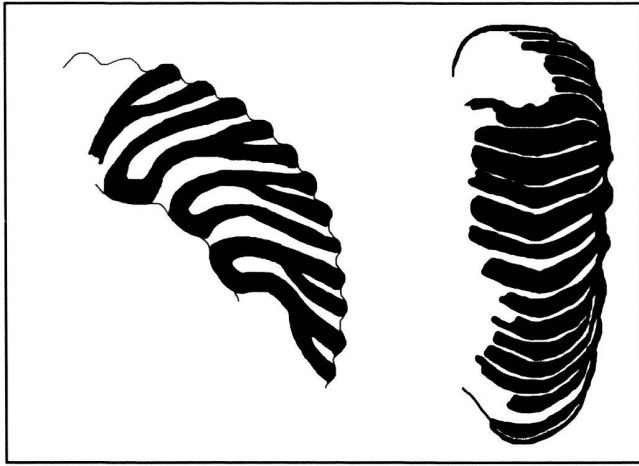


Fig. 6. Motif ornemental chez *Gregoryceras tenuisculptum* Gygi 1977, n° AK28 (vue latérale, x1.6) et n° AL07 (vue ventrale, x1.6).

rieur des flancs; les côtes ainsi formées se redressent un peu et confèrent au motif ornemental son aspect flexueux. Les côtes s'épaississent sur le ventre où elles forment souvent un chevron rétroverse. Le mur ombilical s'élève progressivement et devient presque vertical. Les flancs s'aplatissent rapidement pour parfois devenir concaves à la fin du phragmocône. Dans ce cas, le mur ombilical paraît plus haut que chez les autres spécimens et les *bullae* péri-ombilicales deviennent plus coniques.

- Au niveau de la loge d'habitation adulte, l'ornementation semble directement liée à la forme de la section. On distingue trois morphotypes extrêmes.

PÔLE MORPHOLOGIQUE 1: les spécimens de section plus arrondie (AP49, AL04 [Pl. 1, Fig. 4], AL05, MOS432 [Pl. 2, Fig. 4a-b]) ont un mur ombilical qui s'évase progressivement, ce qui donne l'impression d'un léger déroulement de la coquille. Dans ce cas, les flancs sont légèrement convexes, et le ventre plus large que sur le phragmocône. Cette modification de la section, plus ou moins discrète selon les spécimens, s'accompagne d'une diminution du nombre des bifurcations sur le rebord ombilical. A noter que les *bullae* s'affaiblissent progressivement du début de la loge d'habitation à l'ouverture. Sur les flancs, les côtes peuvent se redresser légèrement, tandis que sur le haut des flancs, les intercalaires sont assez nombreuses. Enfin, à l'approche du péristome, l'ornementation tend à s'estomper vers le milieu du flanc; à l'inverse, elles sont nettement plus accusées sur le ventre, ce qui confère à l'ammonite un profil crénelé, comme chez les espèces plus récentes.

PÔLE MORPHOLOGIQUE 2: les spécimens à section plus trapézoïdale (comme n° AA10, AA72 [Pl.1, Fig. 5], AP39) gardent, dans la continuité du phragmocône, des flancs plats. Le mur ombilical est moins évasé que sur le morphotype 1: l'impression de déroulement de la coquille est moindre. Le ventre s'élargit par rapport au phragmocône. Les côtes primaires sont

plus atténuées mais toujours légèrement dirigées vers l'avant. Les *bullae* péri-ombilicales peuvent conserver leur aspect claviforme (mais moins accusé que sur les tours précédents), ou s'étaler sur le mur ombilical jusqu'à absorber la côte primaire; les bifurcations sont fréquentes. Les côtes sont toujours rétroverses mais elles paraissent moins flexueuses car leur inflexion s'effectue un peu plus haut sur les flancs où elles s'atténuent légèrement, s'élargissent et deviennent mousses. La marge ventrale et le ventre sont comparables au pôle morphologique 1.

PÔLE MORPHOLOGIQUE 3: certains spécimens (AJ76 [Pl. 2, Fig. 2a-c], BZD8) ont une section plutôt concave. Ils diffèrent du pôle morphologique 2 par un renforcement plus important des côtes sur le ventre, un mur ombilical plus haut, des côtes ombilicales moins proverses et des *bullae* ombilicales moins claviformes.

Ces trois pôles sont bien sûr reliés par tous les intermédiaires.

Rapports et différences

Les *Gregoryceras* de Bézau-dun-les-Alpes se distinguent des *Pseudogregoryceras* du groupe *iteni* JEANNET par leur section plus sub-trapézoïdale, un stade ornemental lisse plus court, des côtes plus accusées et un peu moins flexueuses, un chevron ventral moins marqué et moins constant. En outre, les côtes ne présentent pas, sur le phragmocône, les renflements du second point de bifurcation, si caractéristiques des *Pseudogregoryceras* datés du sommet de la sous-zone à *Cardioceras cordatum*.

Nos spécimens se différencient des *Gregoryceras riasi* (DE GROSSOUVRE) de la base de la sous-zone à *Perisphinctes antecedens* par des côtes plus flexueuses, des renflements sub-tuberculiformes moins marqués sur les rebords ventraux de la loge d'habitation adulte, la présence d'une inflexion plus marquée des côtes sur le ventre et des côtes ombilicales toujours plus proverses sur le phragmocône. Les spécimens de Bézau-dun-les-Alpes sont différents des *Gregoryceras riasi* (DE GROSSOUVRE) du sommet de la zone à *Gregoryceras transversarium* (*sensu* Duong 1974, et Gygi 1977) par une taille très inférieure, des côtes plus flexueuses sur les flancs, toujours rétroverses sur le ventre, un stade lisse plus long et des *bullae* péri-ombilicales à tendance claviforme.

Par contre, certains individus sont très proches de *Gregoryceras romani* (DE GROSSOUVRE), bien que les spécimens classiquement rangés sous ce nom ne présentent jamais de chevron sur le ventre, malgré leurs côtes rétroverses. Les tours internes ne sont pas connus chez l'holotype qui représente un «morphe» extrêmement large et robuste. Comme de Grossouvre (1917), nous pensons que l'âge de l'holotype de *Gregoryceras romani* (DE GROSSOUVRE) est vraisemblablement le même que celui des formes anciennes de *Gregoryceras riasi* (DE GROSSOUVRE), à savoir la partie inférieure de la sous-zone à *Perisphinctes antecedens* (voir Enay 1966). Plusieurs individus de cette espèce ont également été cités dans la littérature en compagnie de formes de grandes tailles, plus récentes, décrites comme *Gregoryceras riasi* (DE GROSSOUVRE). La dis-

inction de ces formes anciennes et récentes semble maintenant indispensable (Bert & Enay, publication en cours). Comme l'évolution morphologique de *Gregoryceras romani* (DE GROSSOUVRE) semble être parallèle à celle de *Gregoryceras riasi* (DE GROSSOUVRE), cela nous conduit à penser que la forme *romani* (DE GROSSOUVRE) ne représente pas une entité spécifique à part entière, mais que les individus rangés sous cette appellation correspondent en réalité à la morphologie robuste des espèces contemporaines (pôle morphologique 1).

Gregoryceras marioni (DE GROSSOUVRE 1917) présente des similitudes avec les spécimens de Bézaudun-les-Alpes, mais cette forme a été assimilée à un *nucleus* de *Gregoryceras toucasianum* (D'ORBIGNY 1847) par Duong (1974) puis Gygi (1977) et ce malgré la mauvaise conservation du spécimen type choisi par de Grossouvre.

Notre population diffère de *Gregoryceras toucasianum* (D'ORBIGNY 1847) par une plus grande flexuosité des côtes et leur inflexion plus nette sur le ventre. Au niveau du phragmocône, nos spécimens présentent plus de bifurcations sur la marge péri-ombilicale; de plus il n'existe pas, sur la figure originale de d'Orbigny, de stade lisse dans les tours internes.

Il existe chez *Gregoryceras transversarium* (QUENSTEDT 1847) un stade ornemental que l'on ne trouve jamais chez les *Gregoryceras* de Bézaudun-les-Alpes. Chez l'espèce de Quenstedt, les côtes deviennent progressivement très larges et fortes mais sans jamais être tranchantes. Les côtes primaires sont presque droites, jusqu'à environ la moitié du flanc, où elles sont plus effacées que sur le reste de la coquille; elles se bifurquent à ce niveau. Les côtes deviennent rétroverses à partir du milieu du flanc, mais on ne peut pas parler d'ornementation flexueuse. Cette ornementation caractéristique est directement liée à la section et se développe exclusivement sur des coquilles trapézoïdales à flancs nettement concaves. Les rares spécimens de Bézaudun-les-Alpes possédant ce type de section ne présentent jamais des flancs aussi concaves que chez *Gregoryceras transversarium* (QUENSTEDT); ils conservent une ornementation flexueuse et un point de dichotomie dans la zone péri-ombilicale.

En revanche, la population de Bézaudun-les-Alpes est très proche de *Gregoryceras tenuisculptum* GYGI 1977. Le diamètre de l'holotype suisse est plus petit, mais rien ne prouve qu'il soit adulte (ni redressement, ni effacement des côtes sur les flancs). Le stade ornemental lisse semble plus court à Bézaudun-les-Alpes, mais comme l'holotype (Gygi 1977, pl. 1, fig. 5a-b) est mal conservé à ce niveau, il est probable que l'ornementation commence en réalité plus tôt. La section quadratique arrondie est également différente, mais on a vu que les caractéristiques de la section admettent une grande variabilité: l'holotype de *Gregoryceras tenuisculptum* GYGI est tout simplement intermédiaire aux pôles morphologiques 1 et 2. D'autres caractères plaident en faveur de l'attribution de la population de Bézaudun à l'espèce de Gygi: le renforcement des côtes sur le ventre à l'approche du stade adulte; l'inflexion des côtes, avec chevron, visible sur le ventre; la même répartition stratigraphique (Gygi 1977).

IV– Conclusion à l'étude des *Gregoryceras* de Bézaudun-les-Alpes

Les études statistiques sur la morphologie et l'ornementation du lot d'ammonites de Bézaudun-les-Alpes, indiquent que la variabilité morphologique est homogène. Les rapports et différences établis avec les autres *taxa* de la littérature nous ont conduit à le rapprocher de l'espèce *Gregoryceras tenuisculptum* GYGI.

Gregoryceras tenuisculptum GYGI 1977

(Pl. 1, Fig. 1–5, Pl. 2, Fig. 1–4)

- 1964– *Gregoryceras riasi* (DE GROSSOUVRE 1917):
Patruilis, pl. 9, fig. 8.
- v 1974– *Gregoryceras riasi* (DE GROSSOUVRE 1917): Duong, pl. 4, fig. 3.
- 1976– *Gregoryceras toucasi* (D'ORBIGNY 1847):
Malinowska, pl. 3, fig. 3.
- v 1977– *Gregoryceras tenuisculptum* sp. nov.:
Gygi, pl. 1, fig. 5a–b.
- non 1983– *Gregoryceras tenuisculptum* GYGI 1977:
Tarkovski, pl. 22, fig. 3a–b.
- v 1990– *Gregoryceras tenuisculptum* GYGI 1977:
Gygi, fig. 2a–c.
- v 2000– *Gregoryceras tenuisculptum* GYGI 1977:
Gygi, pl. 4, fig. 4.

Holotype. – N° J 23064, [collection Gygi].

Localité type. – Siblingen (canton de Schaffhausen, Suisse), coupe RG212.

Strate type. – Le niveau 7 de la coupe RG212 (voir Gygi 1977, pl. 11, colonne 7).

Répartition stratigraphique. – Tous les spécimens connus à ce jour proviennent de l'horizon à *Perisphinctes arkelli*, au sommet de la sous-zone à *Cardioceras densiplicatum*.

Diagnose. – Forme de petite taille (inférieure à 85 mm), assez évolue. Le stade juvénile est lisse (de 10 à 20 mm) et à section très arrondie. Le stade orné (phragmocône) a une section sub-trapézoïdale et des flancs plans, légèrement convexes voire faiblement concaves. L'ornementation est composée de côtes primaires proverses sur le mur ombilical, de *bullae* à tendance claviforme sur la marge ombilicale qui déterminent un point de dichotomie, de côtes latérales flexueuses, avec un second point de dichotomie dans le tiers supérieur des flancs. Elles se renforcent en traversant le ventre, au niveau duquel, elles s'infléchissent nettement vers l'arrière, avec présence fréquente d'un chevron. Sur la loge d'habitation, les côtes se redressent légèrement, s'effacent sur les flancs et se renforcent sur la marge ventrale et sur le ventre.

V– Les *Gregoryceras* de la base de la sous-zone à *Cardioceras densiplicatum* (Oxfordien moyen)

Les onze *Gregoryceras* étudiés ont été récoltés dans des niveaux datés de la partie inférieure de la sous-zone à *Cardioceras densiplicatum*. Ils proviennent de diverses localités et ne correspondent pas à une population au sens strict; mais leur

allure générale nous a incité, comme pour la population précédente, à les considérer *a priori* comme appartenant à un même échantillon.

Matériel étudié (N=11)

Un spécimen de la collection Bert [DB] et 3 des collections de la Faculté des Sciences de Lyon [FSL] de Beauvoisin (Drôme, France); 1 spécimen de la collection Bert et 1 spécimen de la collection Rubino du banc 100c de Bézaudun-les-Alpes; un spécimen de Bouyon (Alpes-Maritimes) collection Bersac [SB]; 3 spécimens du Poitou, collection Quereilhac [PQ] et un moulage du spécimen Polonais figuré par Tarkowski (1983, pl. 22, fig. 3) [conservé sous le n° J28835 au Muséum d'Histoire Naturelle de Bâle].

Description de l'échantillon

Les deux spécimens adultes sont de petite taille, avec un diamètre maximal de 72 mm. Le phragmocône a une taille d'environ 53 mm, et la loge d'habitation représente à peine plus d'un demi-tour de spire. La coquille est faiblement évoluée avec un ombilic moyen ($100O/D = 41,0$) et donc une faible hauteur des tours ($100H/D = 35,0$). L'épaisseur est maximale au niveau du rebord ombilical ($100E/D = 40,2$). Le mur ombilical est haut et presque vertical. Les flancs sont faiblement convexes à plans, et le ventre est large et très arrondi ($100E/H = 114,4$). L'ornementation est forte, très rétroverse et flexueuse, sans jamais être tranchante. Trois stades successifs ont été reconnus.

- Dans les tours internes, entre 12 et 20 mm, l'ornementation est absente (stade lisse), hormis des stries d'accroissement. La section est assez arrondie.
- Puis le stade orné apparaît progressivement. Les côtes primaires naissent près du rebord ombilical. Elles sont courtes, très proverses, et surélevées jusqu'à former des *bullae* à tendance claviforme. La plupart d'entre-elles se bifurquent à ce point. Les côtes secondaires sont très fortement rétroverses. Un second point de dichotomie est souvent visible vers le tiers supérieur des flancs où les côtes s'infléchissent légèrement dans l'autre sens et confèrent au motif ornemental son aspect flexueux. Les côtes traversent le ventre sans s'épaissir et, en s'infléchissant nettement vers l'arrière, forment quelquefois un chevron (n° FSL 175226). On observe fréquemment un léger effacement siphonal des côtes vers la fin du phragmocône. A ce niveau, les flancs sont plans à faiblement convexes et le ventre est toujours bien arrondi.
- Sur la loge d'habitation adulte, le mur ombilical s'évase progressivement, jusqu'à donner l'impression d'un léger déroulement de la coquille. La section est nettement plus arrondie que sur le phragmocône. Le nombre de bifurcations sur le rebord ombilical diminue, parallèlement à l'affaiblissement des *bullae* et cela dès le début de la loge d'habitation.

Rapports et différences

L'échantillon étudié se distingue des *Pseudogregoryceras* du groupe *iteni* JEANNET par une taille adulte plus grande, un stade ornemental lisse plus court, des côtes mieux marquées, un chevron ventral plus inconstant, et par la présence d'un effacement siphonal des côtes avant le début de la loge d'habitation. En plus, il ne présentent pas les renflements caractéristiques du second point de bifurcation comme sur le phragmocône des *Pseudogregoryceras*.

Ces spécimens sont proches de *Gregoryceras tenuisculptum* GYGI 1977, mais leur taille adulte est légèrement plus réduite et leur section toujours plus arrondie. De plus, au niveau de la loge d'habitation adulte, on n'observe ni le redressement des côtes, ni l'effacement de l'ornementation sur les flancs, ni le renforcement des côtes sur le ventre qui caractérise l'espèce de Gygi. Enfin, leur répartition stratigraphique est légèrement antérieure.

Ils sont très différents des *Gregoryceras riazii* (DE GROSSOUVRE) de la base de la sous-zone à *Perisphinctes antedens*, par des côtes très flexueuses et rétroverses, l'absence de renforcement des côtes sur la zone péri-ventrale et sur le ventre, leur inflexion plus marquée sur le ventre (avec souvent un chevron et un effacement siphonal sur la fin du phragmocône), une section plus arrondie et une taille plus réduite.

Conclusion

Cet échantillon, malgré le faible nombre d'individus, semble relativement homogène et les différences minimales n'ont été que le résultat d'une variabilité intraspécifique classique. Les différences établies avec les autres espèces de la littérature nous ont conduit à isoler ce lot de *Gregoryceras* des taxa déjà reconnus et ainsi à créer une nouvelle espèce: *Gregoryceras defayii* sp. nov.

Gregoryceras defayii sp. nov.

(Pl. 3, Fig. 1–2)

- v 1977– *Gregoryceras* aff. *romani* (DE GROSSOUVRE 1917): Bourseau, pl. 10, fig. 8.
- vm 1983– *Gregoryceras tenuisculptum* GYGI 1977: Tarkowski, pl. 22, fig. 3a–b.

Holotype. – N° AQ77, [Pl. 3, Fig. 1a–d, collection Bert, leg. Vermeulen].

Paratypes. – Les individus n° FSL 175224, FSL 175845, FSL 175226 du gisement de Beauvoisin (Drôme, France), [collection Faculté des Sciences de Lyon].

Origine du nom. – Espèce dédiée à Joëlle Defay, du Muséum d'Histoire Naturelle de Nice.

Coupe type. – Le gisement de Beauvoisin, dans les Barronies (Drôme, France).

Strate type. – L'holotype n'a pas été récolté en place, mais il provient de la coupe A, secteur g (voir Bourseau 1977). L'es-

pèce est également présente dans la coupe D, secteur f du même gisement.

Répartition stratigraphique. – Tous les spécimens proviennent de niveaux datés de la partie inférieure de la sous-zone à *Cardioceras densiplicatum*.

Diagnose. – Espèce de petite taille, faiblement évoluée. Le stade juvénile (20 mm de diamètre) est lisse et à section arrondie. Au niveau du phragmocône, les flancs peuvent être plats, mais sont le plus souvent légèrement convexes. Le ventre est large et arrondi. L'ornementation est composée de côtes primaires courtes, très proverses, restreintes sur le rebord ombilical, où elles sont renflées et forment des *bullae* à tendance claviforme. Elles se bifurquent à partir de ce point. Sur les flancs les côtes sont flexueuses et très rétroverses et un second point de dichotomie apparaît dans le tiers supérieur des flancs. Elles traversent le ventre sans se renforcer, mais en s'infléchissant nettement vers l'arrière, avec présence possible d'un chevron et d'un effacement siphonal vers la fin du phragmocône. Sur la loge d'habitation adulte la section est très arrondie et l'évasement du mur ombilical accompagne un léger déroulement.

VI– Positions phylétiques et évolutions

A la suite de Jeannet (1951), les auteurs admettent que le genre *Gregoryceras* SPATH 1924 s'enracine au sein du genre *Pseudogregoryceras* JEANNET 1951 (Oxfordien inférieur, zone à *Cardioceras cordatum*). *Pseudogregoryceras iteni* JEANNET donnerait à la base de la sous-zone à *Cardioceras densiplicatum* des individus typiques de *Gregoryceras defayi* sp. nov.. Cette évolution se fait par une légère augmentation de la taille adulte (hypermorphose), par le raccourcissement du stade lisse et un renforcement général de l'ornementation (accélération) et la disparition des renflements sub-tuberculiformes de la zone péri-ventrale à la fin du phragmocône.

Au sommet de la sous-zone à *Cardioceras densiplicatum*, *Gregoryceras defayi* sp. nov. donne l'espèce *Gregoryceras tenuisculptum* GYGI. Cette évolution se fait là encore par une légère hypermorphose mais surtout par l'apparition accélérée des caractères ornementaux adultes: 1) le stade lisse est plus court, 2) des côtes moins flexueuses apparaissent sur la loge d'habitation, 3) les côtes s'effacent sur le milieu des flancs de la loge d'habitation adulte, 4) les côtes ventrales se renforcent sur la loge adulte et 5) il apparaît des *bullae* moins claviformes en association avec une côte primaire un peu moins proverse vers la fin de la loge d'habitation.

A la base de la sous-zone à *Perisphinctes antecedens*, l'accélération des caractères ornementaux se poursuit et *Gregoryceras tenuisculptum* GYGI donne des individus typiques de *Gregoryceras riasi* (DE GROSSOUVRE) (Gygi 1977). On observe alors que 1) le stade lisse se réduit encore, 2) les côtes moins flexueuses apparaissent dès la fin du phragmocône, 3) l'effacement des côtes sur la loge d'habitation adulte est plus précoce, 4) les côtes ventrales se renforcent en fin de phragmocône et 5) les *bullae* moins claviformes sont plus précoces.

VII– Le problème du dimorphisme chez *Gregoryceras* SPATH 1924

La maturité des spécimens

Avant d'aborder le problème du dimorphisme, il convient de préciser les critères de l'état adulte chez les *Gregoryceras*. Curieusement, nous ne pouvons pas utiliser l'approximation des cloisons pour reconnaître les individus adultes. En effet, comme l'a déjà reconnu Duong (1974), les spécimens à l'évidence matures ne montrent que rarement le rapprochement des dernières cloisons. Il faut donc prendre en compte les caractères corrélés suivants:

- la modification de la section sur la loge adulte,
- le déroulement de la coquille associé à l'évasement du mur ombilical,
- le changement de l'ornementation,
- et, dans une moindre mesure, la présence de la loge d'habitation.

L'aspect du péristome chez Gregoryceras SPATH 1924

A Bézaudun-les-Alpes, le péristome n'est partiellement présent que sur le spécimen n°AQ12 [Pl. 2, Fig. 1]. Celui de Plan-du-Var [Pl. 1, Fig. 2a–b] est mieux préservé et semble complet. Chez ces spécimens, les deux dernières côtes ventrales sont renforcées, mais les côtes latérales correspondantes ont disparu au niveau du bref replat lisse qui précède le péristome sinueux et élargi dans sa partie moyenne. Malgré leur bonne conservation, ces deux individus ne montrent ni apophyses latérales ni apophyse ventrale. Le spécimen espagnol plus récent, figuré par Duong (1974, n° FSL 160178, pl. 2, fig. 8) et attribué par elle à *Gregoryceras toucasianum* (D'ORBIGNY), présente une structure analogue à l'individu récolté à Plan-du-Var. Le péristome est tout aussi élargi, mais semble un peu plus sinueux. L'holotype de *Gregoryceras defayi* sp. nov., des Terres-Noires de Beauvoisin [n° AQ77, Pl. 3, Fig. 1a–d], présente un péristome de morphologie originale. Là encore, les deux dernières côtes ventrales sont très épaissies, alors que les côtes latérales correspondantes ont disparu. A leur place existe une zone lisse qui s'élargit brutalement en donnant deux courtes expansions latérales dont rien n'indique que ce sont des apophyses latérales longues qui seraient cassées. Duong (1974) considère que le *Pseudogregoryceras iteni* figuré par Jeannet (1951, pl. 30, fig. 6) possède une vraie apophyse latérale. L'observation de l'holotype montre clairement qu'il n'en est rien; par contre la structure du péristome est très proche de celle observée sur l'holotype de *Gregoryceras defayi* sp. nov.. L'examen d'un autre spécimen complet de *Pseudogregoryceras iteni* JEANNET, récemment récolté en Slovénie par Schlögl, montre lui aussi ce type de structure.

Parmi tous les autres spécimens de *Gregoryceras* figurés antérieurement, il n'y a que deux individus qui semblaient posséder de vraies apophyses (Duong 1974, n° FSL 160176 et FSL

160175). Dans le cas du spécimen espagnol qui est complet (n° FSL 160176, Duong 1974, pl. 4 fig. 3), les rebords inférieur et ventral du péristome sont cassés, ce qui donne l'impression d'une apophyse. L'autre spécimen (n° FSL 160175, Duong 1974, pl. 5 fig. 4), également examiné, montre indiscutablement l'ouverture. Par contre, nous avons eu du mal à distinguer le léger replat de la roche juste en avant de l'ouverture (souligné sur la figure) et qui a été pris pour une ébauche de «*languette*» par Duong (p. 65). Jusqu'à preuve du contraire, le genre *Gregoryceras* SPATH semble dépourvu d'apophyses développées, ce que confirme l'holotype de *Gregoryceras defayi* sp. nov. exceptionnellement conservé.

Le dimorphisme

Duong a été la première à poser le problème suivant: doit-on considérer le genre *Gregoryceras* SPATH comme une forme macroconque ou une forme microconque? D'après son observation «*d'apophyses à oreillettes*» chez *Pseudogregoryceras iteni* JEANNET, elle admet que les *Pseudogregoryceras* sont des microconques. Elle suppose aussi que certains *Gregoryceras* de grande taille pourraient être des macroconques. Mais si la lignée *Pseudogregoryceras* / *Gregoryceras* est reconnue, il nous paraît peu probable que ces deux genres ne soient pas du même groupe dimorphe. Trois hypothèses taxinomiques sont possibles: le dimorphisme, s'il existe, est-il intraspécifique, interspécifique ou intergénérique?

Première hypothèse: un dimorphisme intraspécifique

Duong (1974) entrevoit, pour les spécimens de Chabrières, la possibilité d'un dimorphisme de taille, bien qu'il existe une «*aire de recouvrement*» du diamètre adulte entre les macroconques de petite taille et les microconques de grande taille. Les différences de taille minimales observées sur les spécimens adultes de Bézaudun-les-Alpes ne semblent pas relever d'un dimorphisme sexuel, puisqu'il n'y a pas de bimodalité. La seule taille des spécimens ne suffit donc pas pour démontrer un dimorphisme sexuel intraspécifique dans le genre *Gregoryceras* SPATH.

Seconde hypothèse: un dimorphisme interspécifique

Pour la population de Bézaudun-les-Alpes, l'analyse statistique a démontré l'homogénéité de l'échantillon récolté, ce qui nous oblige à écarter cette solution. Mais cette hypothèse a été explorée par Duong à Chabrières où *Gregoryceras* aff. *romani* (DE GROSSOUVRE) serait le représentant macroconque de *Gregoryceras riazii* (DE GROSSOUVRE) (de petite taille) et de *Gregoryceras romani* (DE GROSSOUVRE) morphe A. De même, *Gregoryceras transversarium* (QUENSTEDT) et *Gregoryceras riazii* (DE GROSSOUVRE) morphe B seraient les macroconques de *Gregoryceras romani* (DE GROSSOUVRE) morphe B. Si l'on considère la population de Chabrières comme plurispécifique, l'hypothèse de Duong présente un inconvénient majeur: il y a d'une part un seul macroconque pour deux mi-

croconques et d'autre part deux microconques pour un macroconque. Cela signifie que dans cette population il existerait six groupes morphologiques ce qui, sur le plan zoologique, est difficile à concevoir. Gygi (1977, p. 508) ne reconnaît, ni en Suisse ni en Allemagne du Sud, les dimorphes décrits par Duong. Mais si l'on considère la population de Chabrières, récoltée dans deux bancs seulement, comme une population homogène (Bert & Enay, publication en cours), le dimorphisme envisagé par Duong est là encore peu probable. En effet, il existe des spécimens de morphologie intermédiaire (polymorphisme intraspécifique): les *Gregoryceras* à section épaisse et ornementation robuste sont abondamment reliés aux formes plus graciles, ce qu'avait d'ailleurs reconnu Gygi pour les *Gregoryceras* récoltés en Suisse.

Il faut rappeler que Gygi, en 1977, avait envisagé la possibilité d'un dimorphisme entre *Pseudogregoryceras iteni* (JEANNET) et *Pseudogregoryceras tiechei* (JEANNET). Cette hypothèse est problématique surtout si *Pseudogregoryceras tiechei* (JEANNET) est un *Mirosphinctes* (Bonnot, communication orale et observations communes).

Troisième hypothèse: un dimorphisme intergénérique

Une hypothèse intéressante avait été avancée par Scoufflaire et al. (1997) à partir du matériel récolté dans la région de Dijon dans la sous-zone à *Cardioceras bukowskii* (Oxfordien inférieur, zone à *Cardioceras cordatum*). A partir de la ressemblance morphologique entre les tours internes des *Pseudogregoryceras* et des *Mirosphinctes* (considérés par Bonnot comme les microconques d'*Euaspidoceras*), ces auteurs ont suggéré un dimorphisme entre les genres *Pseudogregoryceras* JEANNET 1951 et *Paraspidoceras* SPATH 1925 de ce niveau. En effet, le spécimen de *Paraspidoceras* figuré présente certains traits morphologiques que l'on retrouve chez *Pseudogregoryceras*: les tous premiers tours sont lisses puis l'ornementation est flexueuse et très rétroverse dans les tours internes. Mais après ré-examen du «*Pseudogregoryceras*» récolté à Chaignay et la découverte d'autres formes similaires, il est apparu que cette hypothèse n'était plus soutenable.

Conclusion sur le dimorphisme

D'après ce qui précède et dans l'état actuel de nos connaissances, il ne semble pas possible de mettre en évidence un dimorphisme sexuel au sein du genre *Gregoryceras* SPATH au cours de l'Oxfordien inférieur et moyen. Si microconque et macroconque existent, ils ne présentent pas ou peu de différences morphologiques.

VIII- Conclusions générales

De part sa position stratigraphique et ses caractéristiques morphologiques, *Gregoryceras tenuisculptum* GYGI occupe une position centrale dans l'évolution du genre *Gregoryceras*. Cette espèce semble directement issu de *Gregoryceras defayi* sp. nov.

et sa variabilité intraspécifique annonce trois morphologies classiquement reconnues dans les niveaux plus récents: le pôle 1 «romani», le pôle 2 «riazi» et le pôle 3 «transversarium». Tout se passe comme si, au sein de la variabilité intraspécifique de *Gregoryceras tenuisculptum* GYGI 1977 se mettent en place les variants *riazi*, *romani* et plus discrètement *transversarium*. Par la suite, avec l'hypermorphose (augmentation de la taille) et l'accélération de la mise en place des caractères ornementaux, on assiste à une dérive générale de la variabilité vers la morphologie *transversarium*. Dans cette hypothèse, à chaque moment, le genre *Gregoryceras* SPATH serait donc monospécifique mais polymorphe et la succession phylétique suivante peut alors être proposée: *Pseudogregoryceras iteni* JEANNET, *Gregoryceras defayi* sp. nov., *Gregoryceras tenuisculptum* GYGI et *Gregoryceras riasi* (DE GROSSOUVRE) [formes anciennes de petite taille].

Remerciements

Nous tenons particulièrement à remercier toutes celles et ceux qui nous ont prêté une partie des spécimens qui ont permis de mener à bien cette étude: Mme. Chiamella, MM. Bersac, Dardeau, Davoux, Fortwengler, Quereilhac, Rubino, Sélébran et Schlögl.

M. Vermeulen a bien voulu nous confier son matériel et nous donner son avis au cours de notre travail: qu'il en soit remercié.

Nous remercions également Mme. Główniak qui a bien voulu confirmer nos déterminations des *Perisphinctes* (*Otosphinctes*) *arkelli* GŁOWNIAK 2000 présents à Bézaudun-les-Alpes.

Enfin nous tenons à remercier M. Prieur qui nous a donné un large accès aux collections de l'Université de Lyon dont il a la charge et M. Bidard, responsable des collections du Muséum d'Histoire Naturelle de Nice.

BIBLIOGRAPHIE

- ARKELL, W. J. 1934–1948: A Monograph on the Ammonites of the English Corallian Beds. Paleont. Soc., London, vol. LXXXVIII–XCI, XCIII–CII—part. I–XIV, LXXXIV.
- BERT, D. & ENAY, R. Publication en cours: Les *Gregoryceras* Ammonitinae, Oxfordien moyen) de la Cluse de Chabrières (sud-est de la France): Etude paléobiologique et nouvelles interprétations. Revue de Paléobiol., Genève.
- BOURSEAU, J.-P. 1977: L'Oxfordien moyen à nodules des «Terres Noires» de Beauvoisin (Drôme) (Ammonitina de la zone à Plicatilis, paléontologie et biostratigraphie: milieu de sédimentation et genèse des nodules carbonatés). Nouv. Arch. Mus. Hist. nat. Lyon 15, 116 p.
- CARIOU, E. & HANTZPERGUE, P. Coord. 1997: Biostratigraphie du jurassique Ouest-Européen et Méditerranéen. Zonations parallèles et distribution des invertébrés et microfossiles. Bulletin des Centres de Recherches Exploration-Production Elf-Aquitaine, Pau, 421 p.
- DARDEAU, G. 1983: Le Jurassique des Alpes-Maritimes (France). Stratigraphie, paléogéographie, évolution du contexte structural à la jonction des dispositifs dauphinois, Briançonnais et provençal. Thèse Doct. Sci. Univ. Nice, 391 p.
- DUONG, D.-M. 1974: L'Oxfordien moyen et supérieur à faciès grumeleux de la cluse de Chabrière (Basses-Alpes): milieu de sédimentation, biostratigraphie, paléontologie. Thèse 3e Cycle Univ. Claude-Bernard, Lyon, n° 384, 140 p.

- ENAY, R. 1966: L'Oxfordien dans la moitié sud du Jura français. Nouv. Arch. Mus. Hist. nat. Lyon VIII/1, 1–323.
- GŁOWNIAK, E. 2000: The *Platysphinctes* immigration event in the Middle Oxfordian of the Polish Jura Chain (Central Poland). Acta Geologica Polonica 50/1, 143–160.
- 2002: The ammonites of the family Perisphinctidae from the Plicatilis Zone (lower Middle Oxfordian) of the Polish Jura Chain (Central Poland): their taxonomy, phylogeny and biostratigraphy. Acta Geologica Polonica 52/3, 307–364.
- GROSSOUVRE, A. DE 1917: Etude sur le groupe des *Peltoceras toucasi* et *transversarium*. In: Note sur des fossiles nouveaux, rares, ou peu connus de l'Est de la France (Ed. by PETITCLERC P.). Vesoul, 53–65.
- GYGI, R. A. 1977: Revision der Ammonitengattung *Gregoryceras* (Aspidoceratidae) aus dem Oxfordian (Oberer Jura) der Nordschweiz und von Süddeutschland. Taxonomie, Phylogenie, Stratigraphie. Eclogae geol. Helvetiae 70/2, 435–542.
- 1990: The ammonoid genus *Gregoryceras* (Oxfordian, Late Jurassic) in the Monti Lessini, Province of Verona, Italy. Eclogae geol. Helv. 83/3, 799–812.
- 2000a: Integrated stratigraphy of the Oxfordian and Kimmeridgian (Late Jurassic) in northern Switzerland and adjacent southern Germany. Mémoire de l'Académie des Sciences Naturelles 104, 152 p.
- 2000b: Zone Boundaries and Subzones of the Transversarium Ammonite Zone (Oxfordian, Late Jurassic) in the Reference Section of the Zone, Northern Switzerland. GeoResearch Forum 6, 77–84.
- JEANNET, A. 1951: Stratigraphie und Paläontologie des oolithischen Eisenerzlagers von Herznach und seiner Umgebung. Beitr. z. Geol. der Schweiz, Geotech. Ser., Lief. XIII, Bd. 5, 240 p.
- KILIAN, W. & GUÉBARD A. 1905: Etude paléontologique et stratigraphique du Système jurassique dans les Préalpes maritimes. Bull. Soc. Géol. Fr. 4/II, 737–828.
- LANQUINE, A. 1935: Le Lias et le Jurassique des Chaînes provençales. Bull. Serv. Carte Géol. Fr., n° 191, t. XXXVIII.
- MALINOWSKA, L. 1976: Boreal faunal influences in the Lower and Middle Oxfordian of Poland. Biul. Inst. geol. (Warszawa) 291, 5–49.
- ORBIGNY, A. D' 1842–1851: Paléontologie française, Terrains jurassiques, I. Céphalopodes. Masson et C°, Paris, 642 p.
- PATRULIUS, D. 1964: Contribution à l'étude géologique de Padurea Craiului. C. R. Com. Geol. XL–XLI.
- RIAZ, A. DE 1898: Description des ammonites des couches à *Peltoceras transversarium* (Oxfordien supérieur) de Trept (Isère). Masson édit., Paris, 69 p.
- 1911: Sur un gisement des couches à *Peltoceras transversarium* dans les Alpes-Maritimes. Bull. Soc. Géol. Fr. 4/XI, 154–155.
- SCOULFAIRE, Q., MARCHAND, D., BONNOT, A., COURVILLE, PH., RAFFRAY, M. & HUAULT, V. 1997: Le contact Callovo-Oxfordien dans les environs de Chagnay: nouvelles données stratigraphiques et paléontologiques. Bull. sci. Bourg. 49, 45–63.
- SPATH, F. L. 1924: On the Blake collection of ammonites from Kachh, India. Mem. geol. Surv. India, Palaeontologia Indica 9/1, 29 p.
- TARKOWSKI, R. 1983: Biostratigraphie ammonitique de l'Oxfordien inférieur et moyen des environs de Cracovie. Geologia 9/2, 5–80.

Manuscrit reçu le 7 octobre, 2002

Révision acceptée le 10 juillet, 2003

PLANCHE 1

Une flèche indique la position de la dernière suture sur les spécimens dont une partie de la loge d'habitation est conservée. Toutes les figures **x1**.

Fig. 1–5: *Gregoryceras tenuisculptum* GYGI 1977. Oxfordien moyen, Sous-zone à *Cardioceras densiplicatum*, Horizon à *Perisphinctes arkelli*. Figs. 1, 3-5, Bézau-dun-les-Alpes, niveau 100d, 1, n° 767, coll. Delanoy, 3, n° AA20, 4, n° AL04, 5, AA72, coll. Bert. Fig. 2, Plan-du-Var, coll. Chiaramella.



1 a



2 a



b



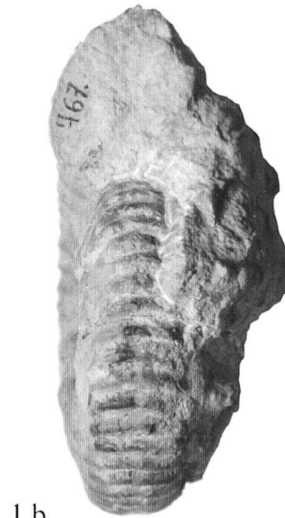
3



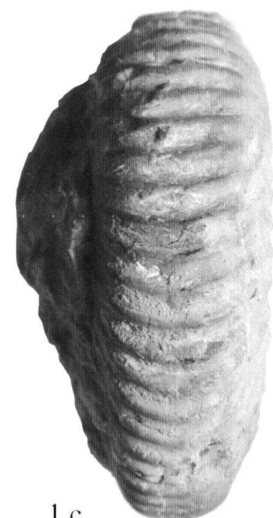
4



5



1 b



1 c

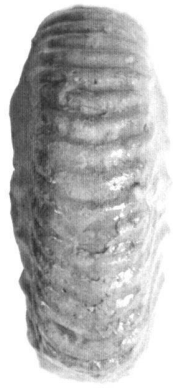
PLANCHE 2

Une flèche indique la position de la dernière suture sur les spécimens dont une partie de la loge d'habitation est conservée. Toutes les figures **x1**.

Fig. 1-4: *Gregoryceras tenuisculptum* GYGI 1977. Oxfordien moyen, Sous-zone à *Cardioceras densiplicatum*. Horizon à *Perisphinctes arkelli*. Fig. 1, Bézaudun-les-Alpes, banc 101, n° AQ12, coll. Bert, Fig. 2-4, Bézaudun-les-Alpes, niveau 100d, 2, n°AJ76, 3, n°AL07, coll. Bert, 4, n°MOS432, coll. Sélébran.



2 b



2 c



1



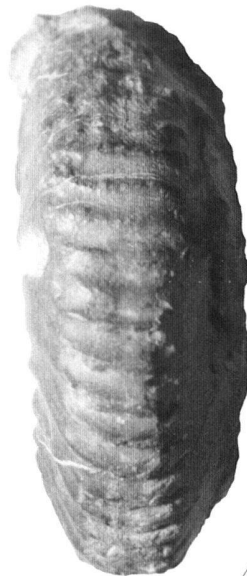
2 a



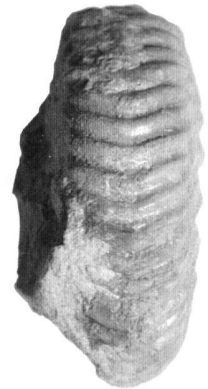
3 a



4 a



4 b



3 b

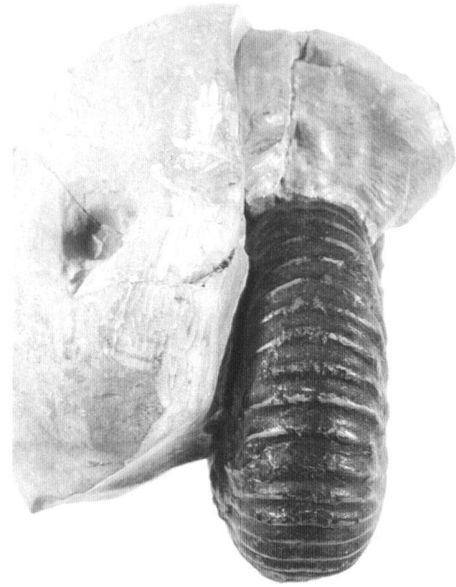
PLANCHE 3

Une flèche indique la position de la dernière suture sur les spécimens dont une partie de la loge d'habitation est conservée. Toutes les figures **x1**.

Fig. 1-2: *Gregoryceras defayi* sp. nov., *Holotype*, Oxfordien moyen, base de la Sous-zone à *Cardioceras densipicatum*. Fig. 1, Beauvoisin, coupe A, secteur g (*in* Bourseau 1977), Drôme, n°AQ77, coll. Bert (leg. Vermeulen), Fig. 2, Bouyon, Alpes-Maritimes, coll. Bersac.



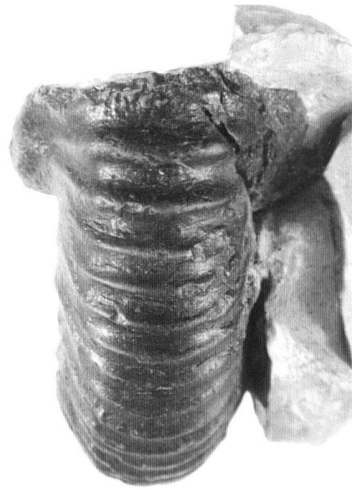
1 b



1 c



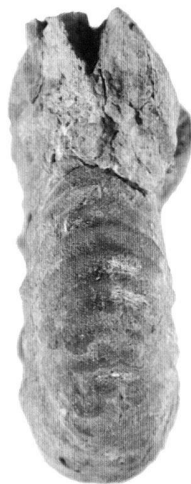
1 a



1 d



2 a



2 b



2 c

