

REVUE DE

VOLUME 36(1) – 2017

# PALÉOBIOLOGIE

**m**séum  
genève

Une institution  
Ville de Genève

[www.museum-geneve.ch](http://www.museum-geneve.ch)





## Nouvelles données sur la paléobiogéographie des genres *Septimaniceras* Fauré, 2002 et *Crassiceras* Merla, 1932 (Ammonitina) du Toarcien moyen

Romain JATTIOT<sup>1,2</sup>, Louis RULLEAU<sup>3</sup> & Benjamin LATUTRIE<sup>4</sup>

<sup>1</sup> Paläontologisches Institut und Museum, Universität Zürich, Karl-Schmid Strasse 4, CH-8006 Zürich, Switzerland. E-mail: romain.jattiot@pim.uzh.ch

<sup>2</sup> UMR CNRS 6282 Biogéosciences, Univ. Bourgogne Franche-Comté, 6 Boulevard Gabriel, F-21000 Dijon, France.

<sup>3</sup> 169 chemin de l'Herbetan, F-69380 Chasselay, France. E-mail: louis.rulleau@wanadoo.fr

<sup>4</sup> Institut National de la Recherche Scientifique, Centre Eau Terre Environnement, 490 Rue de la Couronne, G1K 9A9 Québec, Canada. E-Mail: Benjamin.Latutrie@ete.inrs.ca

### Résumé

Depuis sa première description, le genre *Septimaniceras* Fauré, 2002 a été systématiquement considéré comme un genre endémique, avec une répartition géographique limitée à la région des Causses et du Languedoc (France, province nord-ouest européenne). De même, l'espèce *Crassiceras bayani* (Dumortier, 1874), d'affinités méditerranéennes, était interprétée comme une forme spécifiquement nord-ouest européenne cantonnée au sud-est de la France, et ne dépassant pas la région lyonnaise en latitude nord. Nous décrivons ici les présences inédites des espèces *Septimaniceras pseudoyoungi* (Guex, 1972) et *Crassiceras bayani* dans la sous-zone à Variabilis (Toarcien moyen) de la région de Thouars (ouest de la France). En conséquence, nous étendons considérablement la répartition géographique de ces taxons. Au vu de ces nouvelles données, il est probable que le genre *Septimaniceras* ait été endémique du sud-est de la France dans la partie supérieure de la sous-zone à Bifrons puis ait étendu son aire de distribution jusqu'à la région de Thouars à la base de la zone à Variabilis. La dispersion longitudinale de cette espèce endémique coïncide avec le renouvellement faunique et la chute de diversité observés entre les zones à Bifrons et Variabilis (extinction Bifrons-Variabilis) dans la province NO européenne.

### Mots-clés

Toarcien, Ammonites, *Septimaniceras*, *Crassiceras*, Paléobiogéographie.

### Abstract

**New paleobiogeographical data on the middle Toarcian genera *Septimaniceras* Fauré, 2002 and *Crassiceras* Merla, 1932 (Ammonitina).** - Since its erection, the genus *Septimaniceras* Fauré, 2002 was systematically seen as an endemic genus, with a geographical distribution restricted to the Causses and Languedoc areas (France, NW European realm). In the same way, *Crassiceras bayani* (Dumortier, 1874), of Mediterranean affinities, was seen as a species occurring only in southeastern France and that was never reported from latitude above the Lyon area. We here report on the first occurrences of *Septimaniceras pseudoyoungi* (Guex, 1972) and *Crassiceras bayani* (Dumortier, 1874) from the *Variabilis* Subzone (middle Toarcian) of the Thouars area (western France). In turn, we considerably extend the paleogeographical distribution of these taxa. In the light of our new data, we hypothesize that the genus *Septimaniceras* was endemic to southeastern France in the upper part of the *Bifrons* Subzone and reached the Thouars area at the base of the *Variabilis* Zone. Remarkably, the longitudinal dispersion of this endemic species coincides with the faunal renewal and the loss of diversity observed between the *Bifrons* and *Variabilis* Zones in NW Europe during the Bifrons-Variabilis extinction.

### Keywords

Toarcian, Ammonites, *Septimaniceras*, *Crassiceras*, Paleobiogeography.

## 1. INTRODUCTION

Parmi les ammonites toarciennes, la sous-famille Dactylioceratinae Hyatt, 1867 est incontestablement la sous-famille contenant le plus grand nombre de taxons, avec

43 genres et 230 espèces mentionnés dans la littérature. Rulleau *et al.* (2013) ont récemment révisé la taxonomie et la systématique de cette sous-famille et ont retenu 170 espèces valides appartenant à 22 genres ou sous-genres. Parmi eux, le genre *Septimaniceras* Fauré, 2002 se dis-

tingue par son endémisme à la région des Causses et du Languedoc (Fauré, 2002 ; Rulleau *et al.*, 2013 ; Fig. 1). La sous-famille des Mercaticeratinae a été créée par Guex (1973) pour regrouper les genres méditerranéens *Mercaticeras* Buckman, 1913, *Pseudomercaticeras* Merla, 1932 et *Brodieia sensu italico*, ce dernier groupe ayant été renommé *Merlaites* par Gabilly (1974). Elmi *et al.* (1986) y ont inclus le genre *Crassiceras* Merla, 1932 et Venturi (1981) le genre *Praemercaticeras*. Plus incertaine est la position du genre sibérien *Arctomercaticeras*

Repin, 1968, du Toarcien inférieur. Il est important de noter que Howarth (2013) ignore cette sous-famille des Mercaticeratinae. Ainsi rattache-t-il les *Mercaticeras* aux Hildoceratinae, alors qu'il range les *Pseudomercaticeras*, les *Crassiceras* et les *Merlaites* dans les Phymatoceratinae. La récente analyse cladistique de Bardin *et al.* (2017) valide plutôt la conception de Guex (1973), plaçant *Praemercaticeras*, *Mercaticeras*, *Merlaites* et *Pseudomercaticeras* dans un même clade positionné comme groupe frère des Hildoceratinae.



Fig. 1 : Carte des affleurements du Jurassique inférieur en France (réalisée à partir de la carte géologique de la France au 1/1000000 du Bureau de Recherches Géologiques et Minières ; Chantraine *et al.*, 2003).

Sous-étage	Province Nord-Ouest européenne			
	Zone	Sous-zone	Horizon	
Toarcien moyen	Variabilis	Vitiosa	Vitiosa	
		Illustris	Phillipsi	
		Variabilis	Illustris	
	Bifrons	Bifrons	Semipolitum	Semipolitum
			Bifrons	Bifrons
			Apertum	Apertum
		Sublevisoni	Lusitanicum	Lusitanicum
			Tethysi	Tethysi
			Sublevisoni	Sublevisoni
Toarcien inférieur	Serpentinum	Falciferum	Douvillei	
		Pseudoserpentinum	Pseudoserpentinum	
	Elegantulum	Strangewaysi	Strangewaysi	
		Elegantulum	Elegantulum	
	Tenuicostatum	Semicelatum	Semicelatum	Semicelatum
			Tenuicostatum	Tenuicostatum
		Crosbeyi	Crosbeyi	
		Paltus	Paltus	
		?		
Pliensbachien supérieur				

Fig. 2: Zonation par les ammonites du Toarcien inférieur et moyen dans la province nord-ouest européenne (modifié d'après Rulleau *et al.*, 2013).

Le genre *Crassiceras* est fréquent dans le Toarcien moyen et sans doute la base du Toarcien supérieur des régions méditerranéennes, alors que l'on rencontre bien plus rarement des formes qui peuvent lui être assimilées dans la province nord-ouest européenne (sud-est de la France, nord de l'Espagne). Un bon exemple de ces formes est *C. bayani* (Dumortier, 1874) dont l'aire de répartition connue jusqu'alors avait la région lyonnaise comme limite septentrionale.

Nous documentons ici deux spécimens de *Septimaniceras pseudoyoungi* (Guex, 1972) et un spécimen de *Crassiceras bayani* (Dumortier, 1874) de la sous-zone à Variabilis de la région de Thouars (Figs 1, 2), étendant ainsi considérablement la répartition géographique de ces deux espèces.

## 2. CADRE GÉOGRAPHIQUE ET GÉOLOGIQUE

Les spécimens décrits et illustrés dans ce travail proviennent de la carrière d'Airvault, près de Thouars (Fig. 1). Au Toarcien, ce site appartenait à la province

nord-ouest européenne (Bécaud, 2006; Rulleau *et al.*, 2015) et se trouvait dans une zone de haut-fond (Gabilly, 1976; Bécaud, 2006). Les deux spécimens de *Septimaniceras pseudoyoungi* (Pl. I, figs 3, 4) et le spécimen de *Crassiceras bayani* (Pl. I, fig. 5) ont été découverts dans la sous-zone à Variabilis (Toarcien moyen), correspondant à Airvault à une bioaccumulation de bivalves appartenant au genre *Plagiostoma*. Ce niveau, ainsi que tous les autres niveaux du Toarcien moyen, sont désormais envoyés. Nous invitons le lecteur à se référer à Jattiot *et al.* (2016) pour une description détaillée de la stratigraphie et du contexte sédimentologique du Toarcien moyen de la carrière d'Airvault.

## 3. PALÉONTOLOGIE SYSTÉMATIQUE

Famille Dactylioceratidae Hyatt, 1867

(emend. Buckman, 1909)

Sous-famille Dactylioceratinae Hyatt, 1867

Genre *Septimaniceras* Fauré, 2002

**Espèce type:** *Ammonites zitteli* Oppel, 1862

**Diagnose originale (Fauré, 2002):** Coquille évoluée, comprimée, entièrement tuberculée, généralement de petite taille. Tours peu recouvrants, à section cadicône dans le stade juvénile devenant quadratique chez l'adulte. Côtes primaires alternativement fibulées, bifurquées ou simples. Ornementation secondaire légèrement proverse.

**Discussion:** Guex (1972, 1973) avait regroupé dans le genre *Collina* un grand nombre de spécimens de Dactylioceratidae des Causses, la plupart rattachés par la suite au genre *Septimaniceras* par Fauré (2002). D'après Rulleau *et al.* (2013), le genre *Septimaniceras* occupe une position stratigraphique plus ancienne que les vraies *Collina* de la sous-zone à Gemma, et se distingue par son ornementation ventrale non gemmoïde et l'absence de crête ventrale (sauf chez *S. spinatum* et *S. pseudoyoungi*; voir aussi Fauré, 2002). De plus, aucune *Collina* incontestable n'a été documentée dans la province NO européenne.

Comme suggéré par Guex (1973), Fauré (2002) n'exclut pas que certains *Septimaniceras* soient les microconques de *Nodicoeloceras*. Cependant, Fauré (2002) met en évidence l'existence de formes microconques et macroconques dans l'espèce *S. zitteli* (Oppel, 1862). De plus, la répartition biostratigraphique et géographique de *Nodicoeloceras* est beaucoup plus vaste que celle des *Septimaniceras* (Rulleau *et al.*, 2013). Il existe aussi quelques ressemblances entre *Septimaniceras* et certains morphotypes de *Mucrodactylites* du sommet de la sous-zone à Variabilis.

**Répartition biostratigraphique:** Partie supérieure de la sous-zone à Bifrons et base de la zone à Variabilis (Rulleau *et al.*, 2013).

***Septimaniceras pseudoyoungi* (Guex, 1972)**

Pl. I, figs 1-4, Tab. 1

1931. *Caeloceras* (*Peronoceras*) *youngi* (Reynès).– Monestier, p. 42, pl. 1, figs 2-5.  
 1931. *Caeloceras* (*Peronoceras*) *millavense* n. sp. var. *zitteli* (Oppel).– Monestier, p. 40, pl. 1, figs 6, 22.  
 ? 1931. *Caeloceras* (*Peronoceras*) *fibulatum* (Sowerby).– Monestier, pl. 2, fig. 44.  
 1972. *Collina pseudoyoungi* Guex, p. 635, pl. 10, figs 6, 11, pl. 12, fig. 3.  
 2002. *Septimaniceras pseudoyoungi* (Guex).– Fauré, p. 712, pl. 9, fig. 23.  
 2013. *Septimaniceras pseudoyoungi* (Guex).– Rulleau *et al.*, pl. 46, figs 12-15.

**Diagnose originale (Guex, 1972):** Coquille évolutive, comprimée. Tours subquadratiques, légèrement plus épais que hauts. Côtes latérales fines, tranchantes, serrées, arquées vers l'arrière, radiales à proverses. Côtes secondaires polyfurquées, très fines, très serrées, incurvées vers l'ouverture. Loge d'habitation adulte ornée d'une faible crête.

**Matériel étudié:** 2 spécimens d'Airvault numérotés UBGD 279201 et UBGD 279202 de la collection Latutrie, déposés dans les collections de l'Université de Bourgogne, Géologie Dijon.

**Description:** Comme toutes les autres espèces du genre, *Septimaniceras pseudoyoungi* est ornée de tubercules ventro-latéraux. Sur le spécimen UBGD 279202, ces tubercules s'interrompent peu après le début de la loge d'habitation. Ce même spécimen est mature et muni de son ouverture plane partiellement préservée. La maturité est marquée par une constriction, diminuant significativement l'épaisseur et la hauteur du tour (voir Tableau 1). Des changements similaires dans la forme du dernier tour sont également visibles chez d'autres Dactyloceratidae (e.g., *Catacoeloceras* et *Mucrodactylites*; voir Rulleau *et*

*al.*, 2013). La constriction débute environ 0,5 mm avant l'ouverture et s'accompagne d'un effacement de l'ornementation.

**Discussion:** Ces deux spécimens répondent en tous points aux critères diagnostiques de *S. pseudoyoungi*, la présence d'une faible crête ventrale étant le caractère majeur. On peut cependant noter des côtes particulièrement distantes chez le spécimen UBGD 279202 dans les tours internes, alors que les spécimens types de *S. pseudoyoungi* montrent des côtes serrées (Pl. I, figs 1, 2). Cette légère différence est néanmoins interprétée comme reflétant la variabilité intraspécifique des juvéniles de l'espèce. Cette espèce se distingue de *S. nicklesi* (Guex, 1972), *S. zitteli* (Oppel, 1862) et *S. lauxi* (Monestier, 1931) principalement par son aire ventrale nettement convexe pourvue d'une amorce de crête médiane (Fauré, 2002). *S. spinata* (Guex, 1972) montre une crête médiane plus développée. Il est à noter que le spécimen UBGD 279202 est, à notre connaissance, le premier spécimen mature figuré de cette espèce.

**Répartition biostratigraphique:** Partie supérieure de la sous-zone à Bifrons et base de la zone à Variabilis (Rulleau *et al.*, 2013).

Famille Hildoceratidae Hyatt, 1867  
 Sous-famille Mercaticeratinae Guex, 1973  
 Genre *Crassiceras* Merla, 1932

**Espèce type:** *Crassiceras latum* Merla, 1932

**Discussion:** Merla (1932) considère que *Pseudomercaticeras* et *Crassiceras* sont deux genres distincts. Alors que Gallitelli Wendt (1969) regroupe ces formes sous le seul genre *Pseudomercaticeras*, plusieurs auteurs (e.g., Rulleau, 2006) choisissent de scinder le genre *Pseudomercaticeras* en deux sous-genres: *Pseudomercaticeras* et *Crassiceras*. Plus récemment, sur la base de différences

Tableau 1 : Dimensions (en mm) de spécimens de *Pseudomercaticeras* aff. *praegrumeri* (Monestier), *Pseudomercaticeras* aff. *frantzi* (Reynès), *Crassiceras bayani* et *Septimaniceras pseudoyoungi* (Guex).

D : diamètre; H : hauteur du tour; E : épaisseur du tour; O : diamètre ombilical

Genre	Espèce	Spécimen	D	H	E	O	H/D	E/D	O/D	Remarques
<i>Pseudomercaticeras</i>	aff. <i>praegrumeri</i>	P28; Lacroix (2011, pl. 83, fig. 13)	60	25	18	16	0.41	0.30	0.26	
<i>Pseudomercaticeras</i>	aff. <i>frantzi</i>	Lacroix (2011, pl. 83, fig. 12)	55	18	17	24	0.33	0.31	0.44	
<i>Crassiceras</i>	gr. <i>bayani</i>	F310a; Lacroix (2011, pl. 84, fig. 4)	49	18	17	19	0.37	0.35	0.39	
<i>Crassiceras</i>	gr. <i>bayani</i>	Lacroix (2011, pl. 84, fig. 2)	53	18	18	16	0.34	0.34	0.30	
<i>Crassiceras</i>	gr. <i>bayani</i>	Lacroix (2011, pl. 84, fig. 3)	56	22	19	17	0.39	0.34	0.30	
<i>Crassiceras</i>	<i>bayani</i>	UBGD 279200	67.5	26.8	24.2	21.4	0.40	0.36	0.32	
<i>Septimaniceras</i>	<i>pseudoyoungi</i>	Rulleau <i>et al.</i> (2013, pl. 46, fig. 13)	14.2	4.4	-	7	0.31	-	0.49	Paratype
<i>Septimaniceras</i>	<i>pseudoyoungi</i>	G 106; Rulleau <i>et al.</i> (2013, pl. 46, fig. 12)	16	7	7	7.6	0.44	0.44	0.48	Holotype
<i>Septimaniceras</i>	<i>pseudoyoungi</i>	UBGD 279201	13	4.5	5.3	5.3	0.35	0.41	0.41	
<i>Septimaniceras</i>	<i>pseudoyoungi</i>	UBGD 279202	19	6	7.2	8.7	0.32	0.38	0.46	
<i>Septimaniceras</i>	<i>pseudoyoungi</i>	UBGD 279202	23.6	5.8	6.5	11.6	0.25	0.28	0.49	



morphologiques (*Pseudomercaticeras* différant de *Crassiceras* par son épaisseur plus faible et sa section de tour ogivale) et biostratigraphiques, Venturi & Ferri (2001), Venturi *et al.* (2010), Lacroix (2011) et Howarth (2013) gardent *Pseudomercaticeras* et *Crassiceras* en tant que genres distincts. C'est l'option que nous retiendrons ici, bien que la séparation de ces deux taxons soit discutable et que l'attribution de certains morphotypes à l'un ou à l'autre paraisse difficile.

**Répartition biostratigraphique:** Genre cantonné au Toarcien médio-supérieur (Lacroix, 2011).

#### *Crassiceras bayani* (Dumortier, 1874)

Pl. I, fig. 5, Tab. 1

1874. *Ammonites bayani* Dumortier, p. 69, pl. 16, figs 7-9.  
 1874. *Ammonites mercati* (Hauer)– Dumortier, p. 68, pl. 15, figs 3-4.  
 1929. *Lillia bayani* (Dumortier)– Lanquine, pl. 6, fig. 3.  
 1932. *Lillia bayani* (Dumortier)– de Brun, pl. 3, fig. 6.  
 1966. *Brodieia bayani* (Dumortier)– Behmel & Geyer, pl. 3, fig. 1.  
 1986. *Pseudomercaticeras* (*Crassiceras*) *bayani* (Dumortier)– Elmi *et al.*, p. 96, pl. 1, figs 1-6).  
 1993. *Pseudomercaticeras bayani* (Dumortier)– Elmi & Rulleau, pl. 1, figs 7-8.  
 1993. *Pseudomercaticeras bayani* (Dumortier)– Sciau, pl. 13, figs 4-5.  
 1998. *Pseudomercaticeras* (*Crassiceras*) *bayani* (Dumortier)– Rulleau *et al.*, p. 62, pl. 8, figs 2-4.  
 2002. *Pseudomercaticeras bayani* (Dumortier)– Fauré, p. 722, pl. 17, fig. 14.  
 2006. *Pseudomercaticeras* (*Crassiceras*) *bayani* (Dumortier)– Rulleau, p. 74, pl. 24, figs 4-7; pl. 25, fig. 1.  
 2011. *Crassiceras* gr. *bayani* (Dumortier)– Lacroix, p. 214, pl. 84, figs 2-4.

**Matériel étudié:** 1 spécimen numéroté UBGD 279200 de la collection Jattiot, déposé dans les collections de l'Université de Bourgogne, Géologie Dijon.

**Description:** Coquille relativement involute, à ombilic profond et à flancs légèrement convexes. Côtes peu flexueuses, groupées par deux ou trois à partir de faibles tubercules ombilicaux allongés. Elles deviennent plus fortes en haut des flancs et se portent alors fortement en avant en atteignant le contour extérieur déprimé, sur lequel la carène étroite est accompagnée de deux petits sillons. Sutures cloisonnaires assez peu découpées.

**Discussion:** *Crassiceras bayani* est un taxon spécifiquement nord-ouest européen relativement polymorphe. Selon Elmi *et al.* (1986), les *Crassiceras* maghrebo-italiens ont une ornementation et une section différentes de celles de leurs contemporains subméditerranéens. Malgré un polymorphisme très marqué, aucun spécimen thétyisien ne peut être indubitablement inclus dans l'espèce *C. bayani*. Ainsi, de nombreuses autres citations sont le fait d'auteurs italiens (e.g., Bellini, 1900; Fucini, 1919; Mitzopoulous, 1930; Merla, 1932; Pinna, 1963; Venturi, 1975) et concernent en fait, pour la plupart, des espèces appartenant au genre *Merlaites*.

*Pseudomercaticeras praegrunei* (Monestier, 1931) diffère de *C. bayani* par sa coquille plus involute et comprimée (voir Tableau 1) et ses côtes beaucoup moins flexueuses (Lacroix, 2011). *P. frantzi* (Reynès, 1868) présente une coquille un peu plus évolutive et comprimée (voir Tableau 1) et des côtes un peu moins flexueuses et moins fréquemment réunies (Lacroix, 2011).

**Répartition biostratigraphique:** Toarcien moyen, partie inférieure de la sous-zone à *Variabilis* (niveau bien repéré à Belmont, région lyonnaise; Rulleau, 2006).

## 4. SYNTHÈSE

### Répartition géographique du genre *Septimaniceras*

Fauré (2002) souligne que le genre *Septimaniceras* «présente une répartition essentiellement languedocienne (la Septimanie est le nom moyenâgeux du Languedoc). Il est ainsi possible de nuancer l'importance d'un endémisme seulement caussenard». D'après Rulleau *et al.* (2013), les espèces de *Septimaniceras* sont «apparemment endémiques des Causses et du Languedoc, jamais signalées ailleurs».

Ce présent travail documente la présence incontestable de *Septimaniceras pseudoyoungi* dans la sous-zone à *Variabilis* de la région de Thouars et montre que la répartition géographique de ce genre et de cette espèce est bien plus vaste que précédemment supposé.

### Répartition géographique du genre *Crassiceras*

D'après Lacroix (2011), *Crassiceras* est un genre abondant dans la province méditerranéenne, mais beaucoup plus rare dans la province nord-ouest européenne où il semble n'avoir atteint que les régions les plus méridionales, dans la zone à *Variabilis*.

Lacroix (2011) et Rulleau *et al.* (2013) considèrent que l'espèce nord-ouest européenne *Crassiceras bayani*, seulement trouvée en France, ne dépasse pas la région lyonnaise en latitude nord. Ce présent travail documente la présence incontestable de *Crassiceras bayani* dans la sous-zone à *Variabilis* de la région de Thouars et montre que la répartition géographique de ce genre et de cette espèce est bien plus vaste que précédemment supposé.

### Implications paléobiogéographiques

Le Toarcien moyen est marqué par la réémergence progressive d'un provincialisme chez les ammonites dans le domaine nord-ouest thétyisien (Dera *et al.*, 2011). Durant la zone à Bifrons, la plupart des genres appartenant aux familles Dactyloceratinae, Harpoceratinae et Hildoceratinae sont cosmopolites; les rares exceptions concernent entre autres les *Zugodactylites* et *Septimaniceras*. Durant

la zone à Variabilis, le triple partitionnement paléogéographique des espèces (i.e., arctique vs. nord-ouest européen vs. méditerranéen) présent au Pliensbachien est complètement rétabli (Dera *et al.*, 2011).

D'après Dera *et al.* (2011, fig. 6), la province nord-ouest européenne ne montre pas en son sein d'échanges fauniques longitudinaux dans la zone à Variabilis. Cependant, nos nouvelles données suggèrent que le genre *Septimaniceras* a été endémique du sud-est de la France dans la partie supérieure de la sous-zone à Bifrons, puis a étendu son aire de distribution jusqu'à la région de Thouars à la base de la zone à Variabilis avec une population de petite taille. La même hypothèse ne peut être envisagée pour l'espèce *Crassiceras bayani*, car cette dernière est non documentée dans la partie supérieure de la sous-zone à Bifrons. Ainsi, sur la base de la présence inédite du genre *Septimaniceras* dans la sous-zone à Variabilis de la région de Thouars, il apparaît que les échanges fauniques longitudinaux ne sont pas totalement inexistant dans la province nord-ouest européenne durant cette période (Fig. 3).

La paléogéographie, les différences paléoenvironnementales, les circulations paléo-océaniques et les gradients paléoclimatiques sont parmi les facteurs influant la paléobiogéographie des ammonites. Dans le cas du genre *Septimaniceras*, il est possible qu'une légère évolution des circulations océaniques à la base de la zone à Variabilis ait pu permettre sa dispersion longitudinale du sud-est de la France vers la région de Thouars. En effet, en supposant un mode de vie similaire entre les nano-organismes planctoniques et les ammonites dans leurs premiers stades de développement (voir Shigeta, 1993), il n'est pas exclu que des changements de courants de surface puissent expliquer certains événements de dispersion (voir Dera *et al.*, 2011). Cependant, des avancées dans les modèles paléo-océaniques pour le Jurassique inférieur sont nécessaires pour comprendre plus précisément l'influence de ces courants.

De plus, la dispersion longitudinale du genre *Septimaniceras* coïncide avec le renouvellement faunique et la chute de diversité observés entre les zones à Bifrons et Variabilis (ou extinction Bifrons-Variabilis; Dera *et al.*, 2010) dans la province nord-ouest européenne. Reconnue par O'Dogherty *et al.* (2000) à l'échelle de l'espèce, cette

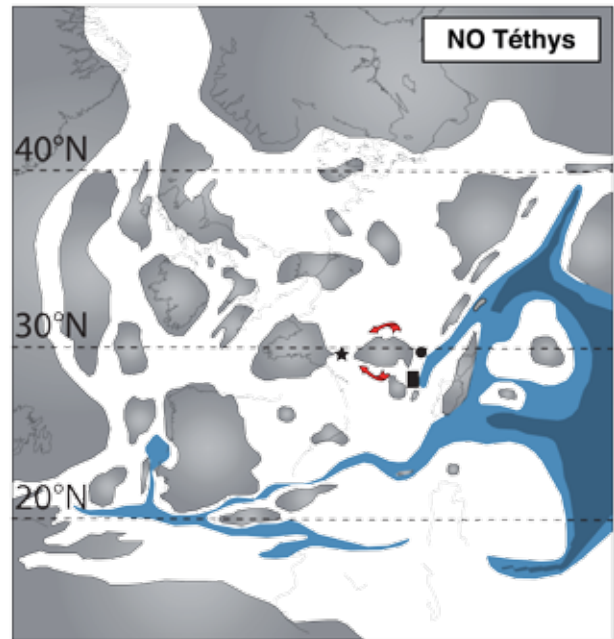


Fig. 3: Paléogéographie du domaine nord-ouest téthysien au Toarcien moyen (Dera *et al.*, 2009, 2010, 2011) avec localisation de la région de Thouars (★), de la région lyonnaise (●) et de la région des Causses et du Languedoc (■). Les flèches représentent deux voies de dispersion possibles du sud-est de la France à la région de Thouars.

extinction est encore plus visible à l'échelle du genre (Dera *et al.*, 2010). De forts taux d'extinction associés à une baisse drastique des taux d'apparition durant la zone à Variabilis semblent être la cause de la chute de diversité observée durant cet événement (Dera *et al.*, 2010).

## 5. CONCLUSION

Les découvertes inédites des espèces *Septimaniceras pseudoyoungi* (Guex, 1972) et *Crassiceras bayani* (Dumortier, 1874) dans la sous-zone à Variabilis (Toarcien moyen) de la région de Thouars (ouest de la France) étendent considérablement la répartition géographique de ces taxons. Au vu de ces nouvelles données, nous suggérons que le genre *Septimaniceras* a été endémique

## Planche I

Fig. 1a, b: *Septimaniceras pseudoyoungi* (Guex, 1972). Holotype, spécimen G 106 / MHNG GEPI 50234, Saint-Paul-des-Fonts, niv. 27.

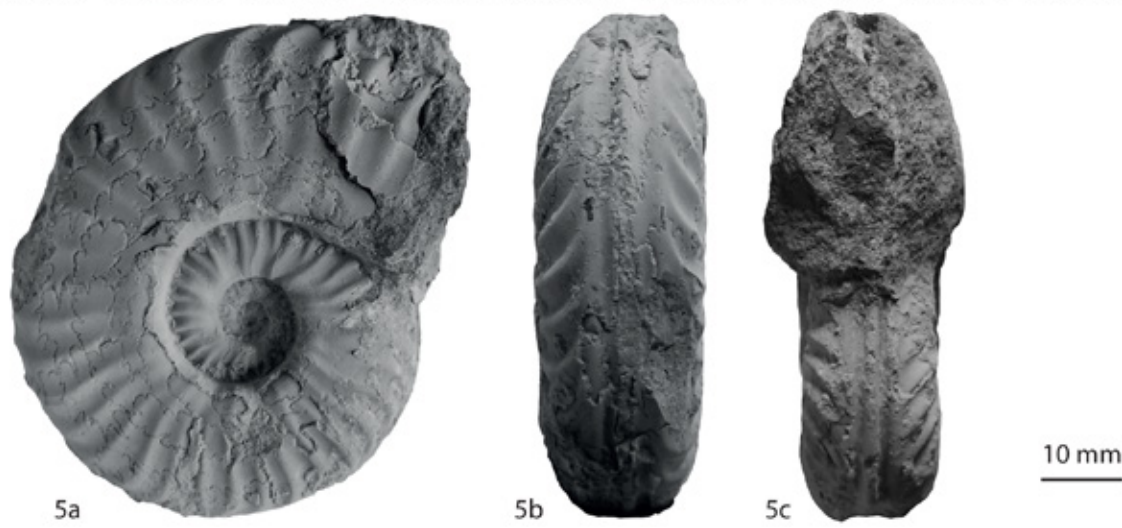
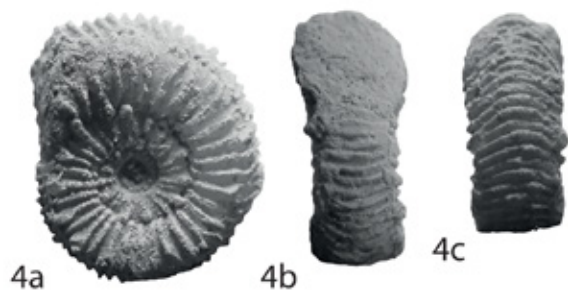
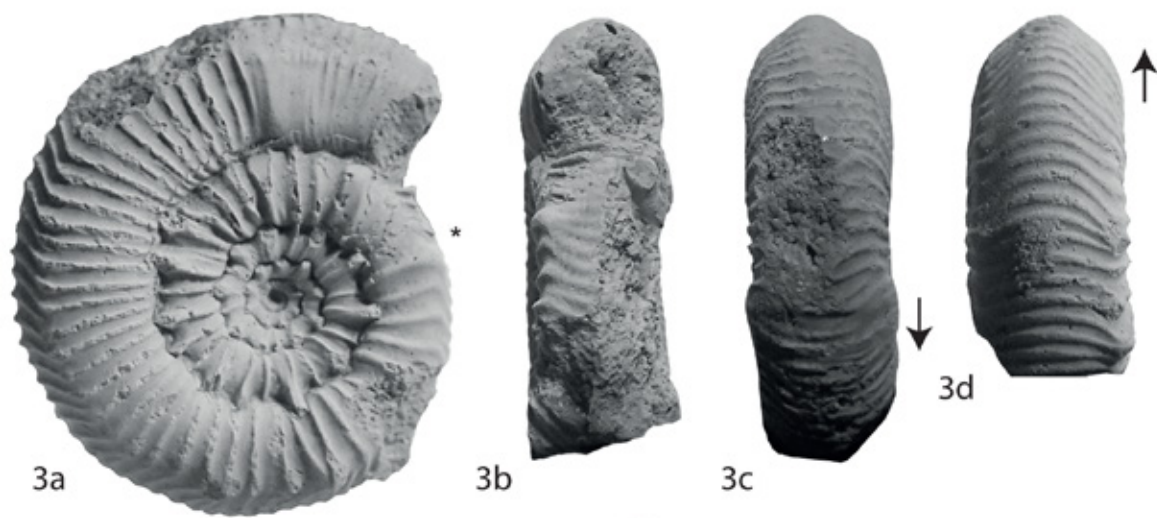
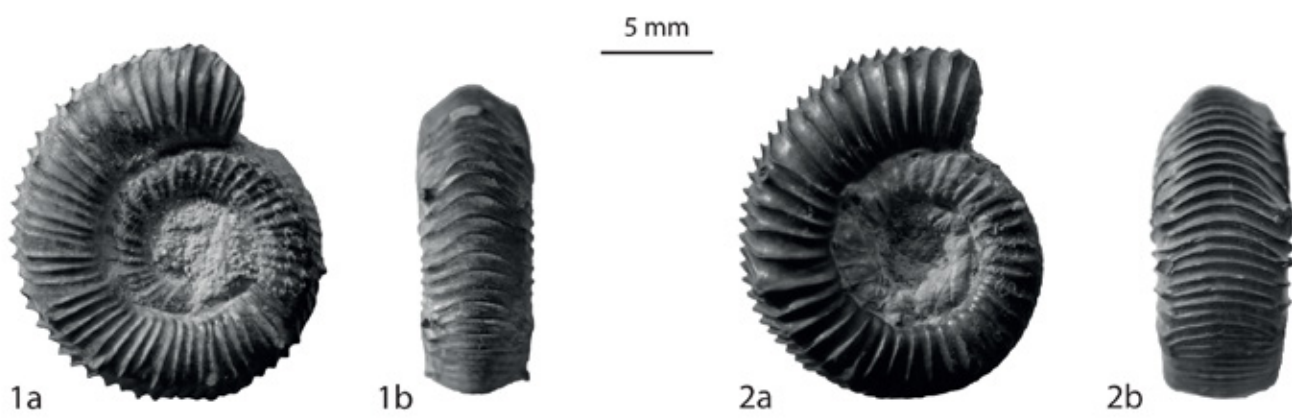
Fig. 2a, b: *Septimaniceras pseudoyoungi* (Guex, 1972). Paratype, spécimen G 101 / MHNG GEPI 50229, Saint-Paul-des-Fonts, niv. 21.

Fig. 3a-d: *Septimaniceras pseudoyoungi* (Guex, 1972). Spécimen UBGD 279201, carrière d'Airvault, sous-zone à Variabilis.

Fig. 4a-c: *Septimaniceras pseudoyoungi* (Guex, 1972). Spécimen UBGD 279202, carrière d'Airvault, sous-zone à Variabilis.  
\* indique la position de la dernière cloison et les flèches indiquent la direction de croissance.

Fig. 5a-c: *Crassiceras bayani* (Dumortier, 1874). Spécimen UBGD 279200, carrière d'Airvault, sous-zone à Variabilis.





du sud-est de la France dans la partie supérieure de la sous-zone à Bifrons, puis a étendu son aire de distribution jusqu'à la région de Thouars à la base de la zone à Variabilis. La dispersion longitudinale de cette espèce endémique coïncide avec le renouvellement faunique et la chute de diversité observés entre les zones à Bifrons et Variabilis (extinction Bifrons-Variabilis) dans la province nord-ouest européenne.

## REMERCIEMENTS

Cette étude n'aurait pas vu le jour sans l'amabilité de Gaëtan Garreau et Jean-Luc Longé. Nous remercions vivement Emmanuel Fara et Arnaud Brayard (Université de Bourgogne) pour les discussions autour de ce travail. Isabelle Rouget et Christian Meister trouveront dans ces lignes l'expression de notre reconnaissance pour avoir amélioré la qualité du manuscrit.

## BIBLIOGRAPHIE

- Bardin J., Rouget I. & Cecca F. 2017. The phylogeny of Hildoceratidae (Cephalopoda, Ammonitida) resolved by an integrated coding scheme of the conch. *Cladistics*, 33: 21-40.
- Bécaud M. 2006. Les Harpoceratinae, Hildoceratinae et Paroniceratinae du Toarcien de la Vendée et des Deux-Sèvres (France). *Documents des Laboratoires de Géologie de Lyon*, 162: 149 pp.
- Behmel H. & Geyer O. F. 1966. Stratigraphie und Fossilführung im Unterjura von Albarracin (Provinz Teruel). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 124: 1-52.
- Bellini R. 1900. Les ammonites du calcaire rouge ammonitique (Toarcien) de l'Ombrie. *Journal de Conchyliologie*, 48: 122-164.
- Brun P. de. 1926-1932. Etude géologique et paléontologique des environs de Saint-Ambroix (Gard). 3<sup>e</sup> partie. (Lias supérieur). *Bulletin de la Société d'Etude des Sciences naturelles de Nîmes*, 45-46: 84 pp.
- Buckman S. S. 1909-1930. *Yorkshire Type Ammonite, 1, 2, et Type Ammonite, 3, 7*. Welsey and Son, Londres, I-XVI + 1-121.
- Chantraine J., Autran A. & Cavelier C. 2003. Carte géologique de la France à 1/1 000 000, 6<sup>e</sup> édition révisée. BRGM, Orléans.
- Dera G., Pellenard P., Neige P., Deconinck J. F., Puceat E. & Dommergues J. L. 2009. Distribution of clay minerals in Early Jurassic Peritethyan seas: Palaeoclimatic significance inferred from multiproxy comparisons. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 271(1-2): 39-51.
- Dera G., Neige P., Dommergues J. L., Fara E., Laffont R. & Pellenard P. 2010. High-resolution dynamics of Early Jurassic marine extinctions: the case of Pliensbachian-Toarcian ammonites (Cephalopoda). *Journal of the Geological Society*, 167: 21-33.
- Dera G., Neige P., Dommergues J. L. & Brayard A. 2011. Ammonite paleobiogeography during the Pliensbachian-Toarcian crisis (Early Jurassic) reflecting paleoclimate, eustasy, and extinctions. *Global and Planetary Change*, 78: 92-105.
- Dumortier E. 1874. *Etudes paléontologiques sur les dépôts jurassiques du bassin du Rhône. Quatrième partie: Lias supérieur*. F. Savy, Paris, 335 pp.
- Elmi S. & Rulleau L. 1993. Le Jurassique du Beaujolais Méridional, bordure orientale du Massif Central, France. *Geobios*, 15: 139-155.
- Elmi S., Benschli K. & Rulleau L. 1986. Position stratigraphique et systématique des groupes de l'*Ammonites bayani* (*Crassiceras*) et de l'*Ammonites gruneri* (*Gruneria*) dans le Toarcien mésogéen. *Fossili, Evoluzione, Ambiente, Pergola 1984*, 93-103.
- Fauré P. 2002. Le Lias des Pyrénées. Thèse, Toulouse. *Strata*, 39: 1-761.
- Fucini A. 1919. Il Lias superior di Taormina e i suoi fossili. *Palaeontographica Italica*, 25: 173-192.
- Gabilly J. 1974. Paléobiogéographie et taxinomie des Hildocerataceae (Ammonitina) du Toarcien. *Comptes Rendus des Séances de l'Académie des Sciences*, 279(15): 1245-1248.
- Gabilly J. 1976. *Le Toarcien à Thouars et dans le centre-ouest de la France*. Editions du CNRS, Paris, 217 pp.
- Gallitelli Wendt M. F. 1969. Ammoniti e stratigrafia del Toarciano umbro-marchigiano (Appennino centrale). *Bollettino della Società Paleontologica Italiana*, Modena, 8(1): 11-62.
- Gueux J. 1972. Répartition biostratigraphique des ammonites du Toarcien moyen de la bordure sud des Causses et révision des ammonites décrites et figurées par Monestier, 1931. *Eclogae Geologicae Helveticae*, 65(3): 611-645.
- Gueux J. 1973. Observations sur la répartition biostratigraphique des ammonites du Toarcien supérieur de l'Aveyron (France). *Bulletin des Laboratoires de Géologie, Minéralogie, Géophysique et du Musée géologique de l'Université de Lausanne*, 207: 1-14.
- Howarth M. K. 2013. Part L Revised, Volume 3B, Chapter 4: Psiloceratoidea, Eoderoceratoidea, Hildoceratoidea. *Treatise online*, 57: 1-139.
- Hyatt A. 1867. The fossil Cephalopoda of the Museum of comparative Zoology. *Bulletin of the Museum of comparative Zoology*, 5: 71-102.
- Jattiot R., Fara E., Brayard A. & Vennin E. 2016. Revised stratigraphic range of the Toarcian ammonite genus *Porpoceras* Buckman, 1911. *Geodiversitas*, 38(4): 505-513.
- Lacroix P. 2011. *Les Hildoceratidae du Lias moyen et supérieur des domaines NW européen et téthysien, une histoire de famille*, 659 pp.
- Lanquine A. 1929. Le Lias et le Jurassique des Chaînes Provençales. Recherches stratigraphiques et paléontologiques. 1, Le Lias et le Jurassique inférieur. *Bulletin du Service de la Carte géologique de France*, Paris, 32 (173): 385 pp.
- Merla G. 1932. Ammoniti giuresi dell'Appennino Centrale. 1, Hildoceratidae. *Palaeontographica Italica*, 33: 1-54.
- Mitzopoulos M. K. 1930. Beiträge zur Cephalopoden des oberen Lias del Alta Brianza. *Pragmateiai tes Akademias*, Athenon, B (2): 117 pp.
- Monestier J. 1931. Ammonites rares ou peu connues et ammonites nouvelles du Toarcien moyen de la région sud-est de l'Aveyron. *Mémoires de la Société géologique de France*, 7(15): 79 pp.

- O'Dogherty L., Sandoval J. & Vera J. A. 2000. Ammonite faunal turnover tracing sea-level changes during the Jurassic (Betic Cordillera, southern Spain). *Journal of the Geological Society*, 157(4): 723-736.
- Oppel A. 1862-1863. Über Jurassische Cephalopoden. *Paläontologische Mitteilungen aus der Museum des Königlich Bayer Staates*, 1(1-3): 127-266.
- Pinna G. 1963. Ammoniti del Lias superiore (Toarciano) dell'Alpe Turati (Erba, Como). Generi *Mercaticeras*, *Pseudomercaticeras* e *Brodieia*. *Memorie della Società Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano*, 13(2): 67-98.
- Repin Y. S. 1968. In: Efimova A. F., Kinasov V. P., Paraketsov K. V., Polubokto I. V., Repin Y. S. & Dagens A. S. (Eds). *Polevoy Atlas Yarskoy Fauny I Flory Severo-Vostoka SSSR*. Ministerstvo Geologii RSFSR, Magadan, 379 pp.
- Reynès P. 1868. *Essai de géologie et de paléontologie aveyronnaises*. Baillièrre éditeur, Paris, 109 pp.
- Rulleau L. 2006. *Biostratigraphie et paléontologie du Lias supérieur et du Dogger de la région lyonnaise*. Section Géologie et Paléontologie du Comité d'Entreprise Lafarge Ciments, Lozanne, 382 pp.
- Rulleau L., Alméras Y., Combémoré R., Elmi S. & Tintant H. 1998. Révision critique des céphalopodes et des brachiopodes décrits dans le tome IV (Toarcien, Aalénien) des «Etudes paléontologiques des dépôts jurassiques du bassin du Rhône», par Eugène Dumortier (1874). *Mémoires du Muséum d'Histoire Naturelle de Lyon*, 2: 208 pp.
- Rulleau L., Lacroix P., Bécaud M. & Le Pichon J. P. 2013. *Les Dactylioceratidae du Toarcien inférieur et moyen, une famille cosmopolite*. Dédale Editions, 245 pp.
- Rulleau L., Lacroix P. & Le Pichon J. P. 2015. *Révision des Phymatoceratinae (Hildoceratidae, Ammonitina) du Toarcien moyen et supérieur, en France et dans le monde*. Dédale Editions, 351 pp.
- Sciau J. 1993. *Coup d'œil sur les fossiles des Causses II. Jurassique: du Toarcien au Kimméridgien*. Association des amis du Musée de Millau, 95 pp.
- Shigeta Y. 1993. Post-hatching early life history of Cretaceous Ammonoidea. *Lethaia*, 26: 133-145.
- Venturi F. 1975. Rapporti filettici e stratigrafici dei generi Toarciani *Mercaticeras*, *Brodieia*, *Hildoceras*, *Phymatoceras*, *Chartronia* dell'Appennino Centrale. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, 81(2), 195-246.
- Venturi F. 1981. Le «Rosso Ammonitico» du Toarcien inférieur dans quelques localités de l'Appennin de Marche-Ombrie. Conséquences sur la stratigraphie et la taxonomie des Ammonitinae. *Rosso Ammonitico Symposium Proceedings*, 581-602.
- Venturi F. & Ferri R. 2001. *Ammoniti liassici dell'Appennino Centrale*. Ed. Medisimi, Città di Castello, 268 pp.
- Venturi F., Rea G., Silvestrini G. & Bilotta M. 2010. *Ammoniti, un viaggio geologico nelle montagne appenniniche*. Ed. Porzi, Perugia, 367 pp.