

RHYNCHONELLIDES (BRACHIOPODES) DU JURASSIQUE MOYEN DE LA SIERRA DE LOS CAMEROS (PROVINCE DE SORIA, ESPAGNE)

B. Laurin (*)

RÉSUMÉ

Les gisements du Bathonien supérieur et du Callovien inférieur de la Sierra de los Cameros renferment quatre espèces de rhynchonelles à large variabilité morphologique. Ces espèces, dont une nouvelle, sont étudiées et définies par des analyses qualitatives et quantitatives. Les problèmes posés par la variabilité de la morphologie externe et des structures internes sont discutés. Les deux espèces bathoniennes *Rhactorhynchia* cf. *dumortieri* (SZAJN.) et *Globirhynchia pinillensis* nov. sp. présentent des affinités avec des faunes d'Afrique du Nord tandis que *Rhynchonelloidella spathica* (LMK) et *Septaliphoria mourdoni* LAURIN sont déjà bien connues dans le Callovien européen nord-téthysien. Leur présence en Espagne confirme leur intérêt biostratigraphique.

MOTS CLÉS: Brachiopodes, Rhynchonellidés, Jurassique moyen, Espagne, Systematique, Biométrie.

ABSTRACT

The outcrops of middle Bathonian and lower Callovian of the Sierra de los Cameros contains 4 rhynchonellids species with large morphologic variability. These species, one of which is new, are defined by both qualitative and quantitative analysis. Questions resulting of variability of external and internal features are discussed. The two bathonian species, *Rhactorhynchia* cf. *dumortieri* (SZAJN.) and *Globirhynchia pinillensis* nov. sp., are close of north african forms whereas the callovian ones, *Rhynchonelloidella spathica* (LMK) and *Septaliphoria mourdoni* LAURIN, are still well known in the north-tethysian european realm. Their occurrence in Spain confirm their biostratigraphic interest.

KEY WORDS: Brachiopods, Rhynchonellids, Middle Jurassic, Spain, Systematics, Biometry.

RESUMEN

En los yacimientos del Bathoniense superior y del Calloviense inferior de la Sierra de los Cameros se encuentran cuatro especies de Rhynchonellidae. Presentan una variabilidad morfológica amplia y, además, una de ellas es nueva. El estudio y la definición de todas se efectuaron por análisis cuantitativos y cualitativos. También se discuten aquí los problemas planteados por la variabilidad de la morfología externa y de las estructuras internas. Las dos especies del Bathoniense: *Rhactorhynchia* cf. *dumortieri* (SZAJN.) y *Globirhynchia pinillensis* nov. sp. presentan afinidades con faunas de Africa del Norte, mientras que *Rhynchonelloidella spathica* (LMK) y *Septaliphoria mourdoni* LAURIN ya están bien conocidas en el Calloviense europeo norte-tethysiano. Por eso, su existencia en España confirma su interés bioestratigráfico.

PALABRAS CLAVE: Brachiópodos, Rhynchonellidae, Jurásico medio, España, Sistemática, Biometría.

Introduction

Parmi les travaux paléontologiques portant sur les brachiopodes du Jurassique moyen d'Europe, les formes de la péninsule ibérique sont rarement abordées. Le dernier ouv-

rage important est la publication posthume de Choffat (1947) sur les faunes du Portugal.

Le Dogger d'Espagne est cependant étudié par de nombreux chercheurs et des faunes ont été recueillies dans des formations stratigraphiquement bien repérées. Les rhyncho-

(*) Institut des Sciences de la Terre de l'Université de Dijon. Centre de Géodynamique sédimentaire et Evolution géobiologique, associé au CNRS - 6 bd Gabriel, 21100 Dijon (France).

nelles qui font l'objet de ce travail proviennent du substratum jurassique de la Sierra de los Cameros (Province de Soria, Espagne) dont la géologie est maintenant bien connue (Mensink, 1966; Bulard, Salomon & Thierry, 1973). Ces brachiopodes occupent une position intéressante au Nord des Chaînes ibériques, mais leur étude paléontologique n'a pas encore été réalisée alors que les formes du reste de l'Europe et d'Afrique du Nord ont fait l'objet de récentes mises au point (Rousselle, 1965a; Laurin, 1984). Leur présence au sein de calcaires argileux riches en grains de quartz anguleux est également originale, par rapport aux divers faciès de plates-formes carbonatées où elles abondent dans le Bathonien de France et du Portugal.

Matériel étudié

Les échantillons étudiés (récoltes de J. Salomon, complétées par celle de P. F. Bulard) proviennent des gisements suivants:

Quintanilla de las Viñas

- un échantillon d'individus provenant du Callovien inférieur (zone à *Gracilis*, sous-zone à *Patina*);
- un échantillon d'individus provenant du Bathonien supérieur.

Castrovido

- un échantillon provenant de la base du Callovien inférieur.

Pinilla

- un échantillon provenant des niveaux situés à la limite Bathonien moyen - Bathonien supérieur (sommet de la zone à *Subcontractus* - base de la zone à *Retrocostatum*).

Etude paléontologique

Famille: RHYNCHONELLIDAE d'ORBIGNY, 1847

Sous-famille: CYCLOTHYRIDINAE MAKRIDIN, 1955

Genre: SEPTALIPHORIA LEIDHOLD, 1920

Septaliphoria mourdoni LAURIN (1984)

(pl. 1, fig. A-L)

Synonymie

pars. *Rhynchonella orbignyana* auct.

1984. *Septaliphoria mourdoni* LAURIN, p. 400, pl. 14, figures 1-9.

Matériel: 125 spécimens récoltés dans un calcaire micritique jaune riche en quartz.

Localité: Quintanilla de las Viñas (Sierra de los Cameros, Espagne).

Position stratigraphique: Callovien inférieur, zone à *Gracilis* (sous-zone à *Patina*).

Diagnose

Rhynchonelle de taille moyenne caractérisée par un contour sensiblement triangulaire, une costulation vigoureuse constituée de côtes aigües et larges, un pli médian dorsal bien relevé dans lequel les deux valves se rejoignent selon un angle aigu. Bec assez fort, recourbé à dressé avec des arêtes nettes. Foramen hypothyrde, plaques deltidiales fréquemment jointes. Déflexion haute et large à contour irrégulier souvent déplacée en position asymétrique. Ailes de la coquille moyennement bombées. Structures internes assez fines avec un septum très court, un septalium bien développé, des bases crurales longues dirigées dorsalement et se poursuivant par des crura en forme de lames incurvées et élargies se rattachant au type général radulifère.

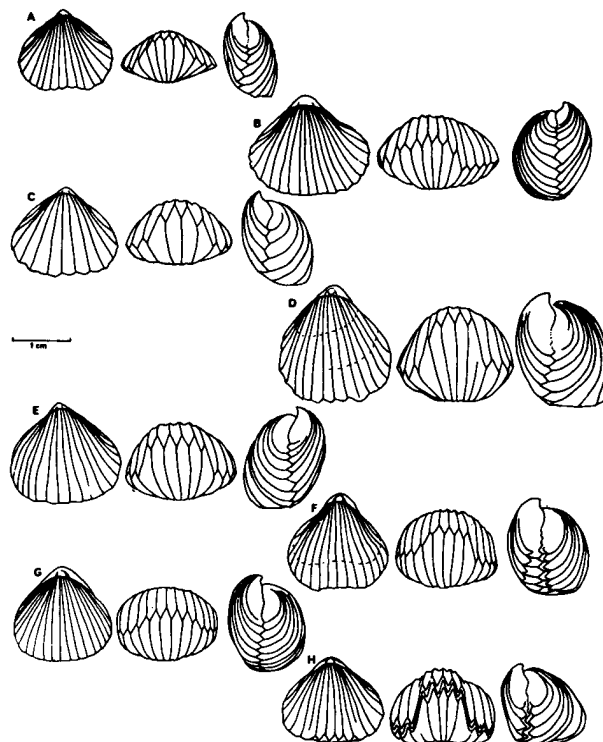


Fig. 1.—*Septaliphoria mourdoni*: variations morphologiques. (échelle: 1 cm.)

Description

MORPHOLOGIE EXTERNE: L'ensemble des individus rapportés à cette espèce présente une importante variabilité. Son unité lui est donnée par l'aspect et la densité de la costulation (18 à 30 côtes) et la présence d'un bec moyennement proéminent, généralement subdressé, limité par deux arêtes relativement rectilignes. En ce qui concerne les autres caractères, une diversité importante est de règle: la longueur varie de 12 à 30 mm; hormis 3 à 4 individus, les coquilles présentent un redressement de la déflexion frontale perpendiculairement au plan de commissure des valves, ce qui entraîne le même redressement de la languette du sinus: toutes avaient donc atteint leur longueur maximum. Le contour est généralement trigonal en raison de l'aspect rectiligne des arêtes du bec. Selon les modifications des taux de croissance en longueur et en largeur, on passe au cours du développement de formes étroites à des formes larges et de formes

étroites à des formes larges et de formes dont l'umbo de la valve brachiale est "pincé" latéralement (fig. 1B, 1F) à des formes où ce même umbo présente une courbure régulière (fig. 1A, 1G). La vue latérale des spécimens permet de constater que, chez la plupart d'entre eux, le développement en épaisseur a été régulier, en conservant un rapport presque constant des gradients de croissance en longueur et en épaisseur. Les variations constatées vont dans le sens d'une prépondérance de la croissance en épaisseur en fin d'ontogenèse. Dans quelques cas la fin du développement se caractérise par une croissance n'affectant que l'épaisseur, sans jamais avoir cependant une grande intensité (fig. 1F, 1H). Le pli de la valve dorsale apparaît le plus souvent à partir de la moitié ou des deux tiers de la longueur de la coquille. Les vues frontales (fig. 1) montre sa grande variabilité ainsi que celle de ses flancs qui sont redressés lorsqu'ils n'affectent qu'une seule côte (fig. 1A, B, C). Dans certains cas peu fréquents, l'épaisseur s'est accrue plus vite que l'amplitude de la déflexion qui s'est alors trouvée intégrée au développement en épaisseur sans former de pli (fig. 1G). Des formes intermédiaires à pli peu marqué et valves bombées (fig. 1E) justifient la continuité de l'échantillon. Le pli n'est jamais fortement relevé; en vue latérale, il présente une courbure qui ne s'écarte que très progressivement de celle des valves. Dans un cas extrême, son axe médian peut demeurer subparallèle à la ligne de commissure latérale des valves (fig. 1D).

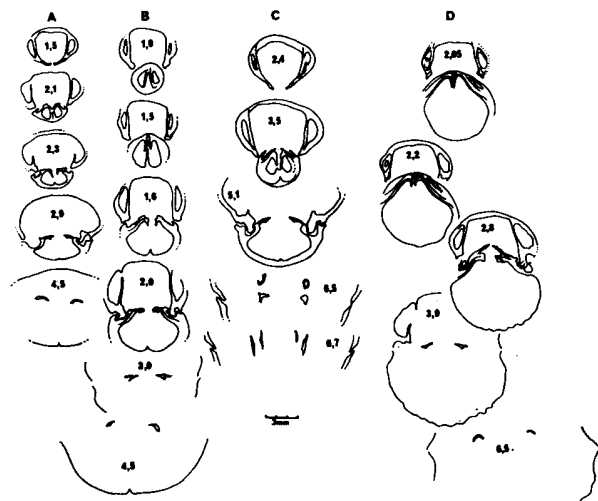


Fig. 2.—*Septaliphoria mourdoni*: structures internes de 4 spécimens de formes différentes (les nombres indiquent la distance entre le plan de coupe et l'apex de la valve pédonculaire). A: spécimen jeune aplati; B: adulte ailé; C: triangulaire, pli moyen; D: étroite à pli marqué (échelle: 3 mm.).

STRUCTURES INTERNES: Afin de déceler d'éventuelle liaison avec la variabilité de la morphologie externe, les structures internes ont été examinées chez huit variants très distincts.

VALVE PÉDONCULAIRE: Les plaques destidiales sont sub-jointives (fig. 2A-a) ou disjointes (fig. 2C-a). Les lamelles dentales diffèrent selon la morphologie externe de la coquille: chez les formes très étroites elles convergent vers l'intérieur (fig. 2D-a) alors qu'elles divergent ou sont subparallèles chez les spécimens plus larges. Très fines chez les petites coquilles, elles sont tapissées chez les grandes de callosités épaisses qui peuvent obstruer complètement les cavités

latérales (fig. 2D-a). Les dents sont massives, crénelées à leur extrémité proximale et obliques. Chacune est flanquée d'un denticule externe.

VALVE BRACHIALE: Chez les spécimens sectionnés (sauf sur un spécimen jeune) la valve présente une forte courbure qui redresse les structures proximales de la valve: celles-ci sont sectionnées presque longitudinalement. Le septalium très

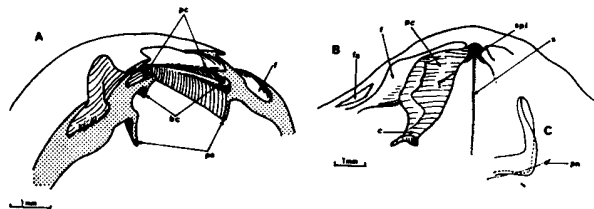


Fig. 3.—*Septaliphoria mourdoni*: structures internes de la valve brachiale. A - Reconstitution de l'apex de la valve brachiale: pc: plaques cardinales; bc: bases crurales; f: fossettes; ps: plaques septales. B - Vue générale de la valve: fa: fossettes accessoires; spl: septalium; s: septum. C - Vue latérale d'un crura; pn: plan normal (de commissure). (échelle: 1 mm.).

réduit ne subsiste pas après la séparation des plaques cardinales. Il occupe seulement l'apex de la valve. En coupe, cette position le fait apparaître en situation inversée. Sa liaison avec le septum est difficile à voir: il donne l'apparence d'un repli de la valve sur elle-même, en deux languettes jointes à leur base (fig. 2B-c). Ces deux languettes se développent ensuite le long de la paroi de la valve d'une part, en rejoignant ou non (fig. 2B-b) le septum, et d'autre part dans la partie interne de la valve sous les plaques cardinales (fig. 3A) prolongées par les callosités qui miment leur forme (fig. 2C-b). Seul un spécimen jeune, très plat, montre un septalium de forme caractéristique en Y (fig. 2A-b). Les plaques cardinales sont rectilignes et situées dans le plan de commissure des valves (fig. 2A-d, B-d, 3A) ou légèrement surélevées à leur extrémité vers la valve pédonculaire (fig. 2C-c). Elles portent des bases crurales ténues. Les fossettes sont obliques avec des crêtes internes et externes bien individualisées au niveau de la dent. Elles sont doublées d'une fossette accessoire peu marquée. Le septum bas persiste sur un quart environ de la longueur de la valve. Les crura sont directement issus des plaques cardinales. Ce sont deux lames légèrement arquées, situées approximativement dans le plan de commissure des valves. Elles s'élèvent ensuite plus ou moins vers la valve pédonculaire en conservant une concavité tournée vers la valve brachiale (fig. 2A-d, D-e) ou légèrement oblique (figure 2B-f). Chez un exemplaire les crura sont redressés perpendiculairement à la direction d'origine, en conservant leur concavité (fig. 2C-d, C-e; fig. 3C). Ces crura peuvent être rattachés au type radulifère-canalifère.

Analyse biométrique

La description morphologique a montré que la morphologie externe était sujette à d'amples variations de l'ensemble des caractères. Les variants extrêmes qui limitent cette population montrent que les combinaisons de caractères peuvent se réaliser de multiples façons: ainsi les déflexions les plus larges ne correspondent pas obligatoirement aux spécimens les plus larges, la force du pli semble relativement indépendante de la forme générale de la coquille (elle résulte en fait de l'interaction entre le développement en hauteur de la déflexion et le taux de croissance en épaisseur). La variabilité ne conduit pas d'une forme extrême à une autre mais aboutit à diverses formes extrêmes selon les combinaisons

des caractères. Afin de déterminer les rôles joués par les caractères dans la variation totale et, si possible, de déceler ceux auxquels était dûe la plus grande part de cette variation, une analyse en composantes principales a été réalisée. Les spécimens ont été mesurés selon les indications de la

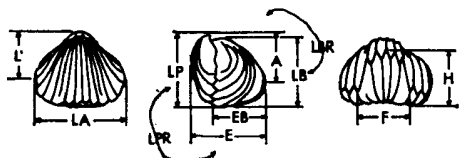


Fig. 4.—Dimensions mesurées. LP: longueur de la valve pédonculaire; LB: longueur de la valve brachiale; L': distance de l'apex à la plus grande largeur; LA: largeur; H: hauteur du sinus ventral; EB: épaisseur de la valve brachiale; E: épaisseur totale; A: distance de l'apex au point de plus grande épaisseur; F: largeur de la déflexion de la commissure frontale; NC: nombre de côtes; LPR: longueur réelle de la valve pédonculaire; LBR: longueur réelle de la valve brachiale.

figure 4. L'analyse en composantes principales est issue de la matrice des corrélations (tableau 1) dans laquelle on peut remarquer:

- L'absence de liaison entre le nombre de côtes et les autres caractères (coefficients non significatifs à 1%);
- La faible valeur des liaisons entre les autres caractères qui traduit bien l'indépendance relative des variations de chacun d'eux.

TABLEAU 1

Septaliphoria mourdoni: matrice des corrélations (* = coeff. non significatif).

	LP	LB	L'	LA	H	EB	E	A	F	NC	LPR	LBR
LP	1,00											
LB	0,90	1,00										
L'	0,86	0,79	1,00									
LA	0,67	0,60	0,59	1,00								
H	0,54	0,56	0,53	0,59	1,00							
EB	0,52	0,59	0,64	0,63	0,77	1,00						
E	0,62	0,49	0,34	0,39	0,84	0,91	1,00					
A	0,39	0,45	0,40	0,59	0,53	0,52	0,57	1,00				
F	0,41	0,45	0,40	0,59	0,36	0,43	0,38	0,16	1,00			
NC	-0,06*	-0,05*	-0,18*	-0,10*	-0,18*	-0,14*	-0,18*	-0,24	-0,01*	1,00		
LPR	0,76	0,74	0,73	0,62	0,83	0,75	0,88	0,58	0,34	-0,15*	1,00	
LBR	0,82	0,82	0,77	0,62	0,66	0,64	0,75	0,43	0,40	-0,06*	0,81	1,00

L'analyse en composantes principales révèle les variables les plus fluctuantes. Sur la première composante (exprimant 56,7% de la variance totale, tableau 2), les variables ont des coefficients de même signe et de valeurs absolues proches (-0,8, -0,9) à l'exception du nombre de côtes et de A et F dont les coefficients sont sensiblement moins forts (-0,6). Cette composante exprime la part de variance correspondant aux différences de taille: même si la corrélation entre deux dimensions est faible, l'augmentation générale de taille de la coquille se traduit par l'augmentation de chacune d'entre elles. Par contre leurs augmentations ne sont pas nécessairement proportionnées. C'est ce qu'expriment les autres composantes où un fort coefficient traduit une variation propre du caractère considéré, indépendamment des différences dues à la taille. On remarque ainsi que F, avec un coefficient de 0,7 sur la deuxième composante (représentant 10% de la variance totale) est une importante source de variation, de même que LA (dans des proportions moindres avec un coef-

ficient de 0,4). Sur la troisième composante (8,5% de la variance), aucune variable dimensionnelle ne se détache nettement. Les coefficients sont de 0,3 ou 0,4: ce résultat illustre la multiplicité des combinaisons entre caractères et montre la nécessité de tenir compte de leur ensemble pour définir les variations morphologiques. Chaque dimension se répartit selon une loi gaussienne (tableau 3) notamment F et

TABLEAU 2

Septaliphoria mourdoni: composantes principales.

	F1	F2	F3
LP	-0,8	-0,0	0,4
LB	-0,8	-0,0	0,4
L'	-0,8	-0,1	0,3
LA	-0,8	0,4	0,0
H	-0,8	-0,1	-0,4
EB	-0,8	0,1	-0,5
E	-0,9	-0,1	-0,3
A	-0,6	-0,2	-0,3
F	-0,6	0,7	0,1
NC	0,2	0,2	0,3
LPR	-0,9	-0,2	-0,1
LBR	-0,9	-0,1	0,2
% de la variance	56,7%	10 %	8,5%

A. Les distributions des variations relatives de ces caractères (F/LA et LA/LP) confirment l'homogénéité de l'échantillon. Seule la distribution du nombre de côtes ne peut être ajustée à une courbe normale, mais c'est raison de sa forte acuité: ceci ne nuit donc en rien à la démonstration de l'homogénéité de l'échantillon étudié qui peut être considéré comme appartenant à une même espèce.

TABLEAU 3

Septaliphoria mourdoni: paramètres des distributions de fréquences. M: moyenne; S: écart-type; v: coefficient de variabilité; γ_1 : coefficient d'asymétrie; P% γ_1 : signification du coefficient d'asymétrie; γ_2 : coefficient d'acuité; P% γ_2 : signification du coefficient d'acuité; N.S., S., H.S.: coefficients respectivement non significativement, significativement, hautement significativement différents de ceux d'une courbe normale.

N°92	LP	LA	E	H	F	LPR	NC	LA/LP%	F/LA%
M	15,9	17,8	12,2	8,8	11,5	23,5	22,3	12,63	64,87
S	1,50	1,68	2,03	1,89	1,31	2,89	2,91	8,56	7,06
v	9,4	9,4	16,6	21,5	11,4	12,3	13,0	7,60	10,8
γ_1	0,13	0,33	-0,07	-0,06	-0,02	0,15	-0,34	0,09	0,32
P% γ_1	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
γ_2	0,38	0,21	-0,37	0,21	0,00	-0,00	2,62	4,06	0,03
P% γ_2	NS	NS	NS	NS	NS	NS	HS	NS	NS

Discussion

Septaliphoria mourdoni est la forme dont dérive la célèbre *Septaliphoria orbignyana* (OPPEL) au Callovien moyen. Elle occupe les formations calcaréo-argileuses du Callovien inférieur de l'Ouest et du Nord de la France. Sa présence en Espagne constitue un nouveau jalon de son extension paléobiogéographique.

Genre: *GLOBIRHYNCHIA* BUCKMAN, 1918

Globirhynchia pinillensis n. sp.

(pl. 2, fig. A-E)

Holotype: Spécimen n° GD 1775, coll. I.S.T. Dijon.

Paratypes: Spécimens n° GD 1776-1779, coll. I.S.T. Dijon.

Localité-type: Pinilla (Sierra de los Cameros, Espagne).

Position stratigraphique: Niveaux situés au passage Bathonien moyen-Bathonien supérieur.

Matériel étudié: A Pinilla, 34 spécimens récoltés dans un calcaire gréseux gris très riche en grains de quartz; 3 spécimens provenant de Rabanera.

Diagnose

Rhynchonelle de taille moyenne à morphologie variable, allant de forme à contour elliptique à des formes globuleuses; valves couvertes de 12 à 20 côtes assez aigües allant jusqu'à l'extrémité postérieure des valves. Bec moyennement redressé à recourbé. Déflexion médiane de la commissure assez marquée, pouvant être asymétrique. Crura canalifères débutant par des bases crurales très marquées et terminés en forme de gouttière.

Description

MORPHOLOGIE EXTERNE: Les coquilles attribuées à cette espèce, se répartissent entre 3 pôles morphologiques:

- 1) des formes de contour elliptique transverse (fig. 5G) dont l'aspect général est assez aplati. Elles peuvent être l'objet d'une croissance terminale affectant uniquement l'épaisseur, ce qui leur donne un contour frontal rectangulaire (fig. 5H).
- 2) des formes avec le même type de contour en vue dorsale (fig. 5D) mais d'épaisseur plus importante. Cette épaisseur résulte d'un gradient de croissance qui se développe conjointement aux croissances en longueur et largeur. Il en résulte que la courbure des valves brachiales est régulière, sans rupture brusque. Sur cette morphologie courbe la déflexion de la ligne de commissure frontale ne provoque que l'apparition d'un léger bourrelet en fin de croissance (fig. 5E) ainsi que le redressement de l'extrémité de la valve pédonculaire au niveau de son sinus (fig. 5F).
- 3) des formes globuleuses, issues d'un développement analogue à celui de la forme précédente, mais terminé par une croissance n'affectant que l'épaisseur (fig. 5B). Le développement, moindre que chez les formes précédentes, contribue à donner un aspect globuleux à la coquille (fig. 5B-C).

A chacun de ces trois pôles morphologiques les formes de grande taille sont par suite extrêmement différentes, mais il existe cependant toutes les formes intermédiaires:

- bec assez faiblement développé, plaques deltidiales disjointes et ourlées, bourrelet médian dorsal très peu marqué malgré la présence d'une déflexion frontale très nette qui relève toujours en fin de croissance le sinus de la valve pédonculaire perpendiculairement au plan de la commissure. Ceci implique que le dévelop-

pement de la déflexion est toujours lié au développement de l'épaisseur.

- costulation constituée de 15 à 22 côtes aigües bien marquées plissant complètement les valves jusqu'à leurs apex.

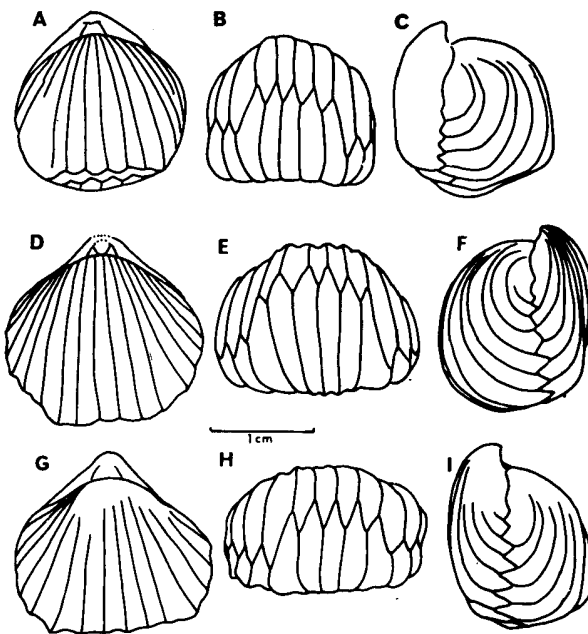


Fig. 5.—*Globirhynchia pinillensis*: variations morphologiques.

STRUCTURES INTERNES: Les spécimens sectionnés ont été choisis en fonction des différentes morphologies précédemment décrites. Les plus grands présentent toujours d'épaisses callosités tapissant la paroi umbonale de chaque valve.

VALVE PÉDONCULAIRE: Les traits caractéristiques des valves pédonculaires sont les plaques deltidiales disjointes et les lamelles dentales subparallèles. Celles-ci ne sont pas parfaitement rectilignes, mais marquées d'une légère inflexion vers l'intérieur de la coquille. Ceci se distingue bien chez le spécimen le plus aplati (fig. 6 Ad) dont la cavité umbonale est dépourvue de callosités. On devine cependant la même figure chez le spécimen de plus grand (fig. 6 Bc). Les dents sont flanquées de denticules externes (fig. 6 Ac; Bc).

VALVE BRACHIALE: Le septalium occupe la portion sommitale de l'umbo (fig. 5 Ab; Bb); chez le spécimen de plus grande taille, les plaques septaliales donnent l'impression d'être dues à un repli de la valve à son apex qui se poursuivrait par le septum (fig. 6 Bb). Chez le spécimen le moins grand, ce septalium présente une structure en Y non ouvert car les plaques cardinales ne sont pas encore individualisées (fig. 6 Ab); les plaques septaliales se poursuivent ensuite en position inverse sous les plaques cardinales (fig. 6 Ac). Il est possible de reconstituer dans l'espace une structure schématique correspondant à ces différentes observations; sur la figure 7A on retrouve les différentes images du septalium en fonction de l'orientation du plan de coupe: les sections 2 et 3 correspondent à un individu dont la valve brachiale est encore peu recourbée (individu A de la fig. 6) alors que le plan de section 1 correspond à un spécimen à valve très re-

courbée. Dans un cas comme dans l'autre, le septalium est assez réduit. Le septum bas s'étend sur environ un tiers de la longueur de la valve. Les plaques cardinales sont dans le plan de commissure des valves et portent à leur face dorsale des bases crurales très obliques, bien développées sous forme de fines lamelles dont les crura sont directement issus. Ils

de gouttière dont le rebord externe serait le plus développé (7B et 7C). Leur développement s'effectue sensiblement dans le plan de commissure des valves au-dessus duquel ils peuvent toutefois se redresser très légèrement. De par leur forme en gouttière à ouverture dorsale, ces crura se rattachent au type canalifère.



Fig. 6.—*Globirhynchia pinillensis*: structures internes d'un spécimen immature aplati (A) et d'un spécimen gibbeux (B).

se présentent sous forme de lames obliques par rapport au plan de symétrie (fig. 6 Af, g; BF, g), légèrement arquées et portant une sorte de petit ergot, reste des plaques cardinales, qui forme une nervure à la surface ds crura. A leur extrémité distale ils se replient sur eux-mêmes en formant une sorte

Analyse biométrique

La matrice des corrélations (tableau 4) met en évidence des valeurs faibles correspondant aux variables H, F et NC. Dans leur ensemble les variations relatives des divers caractères semblent donc assez indépendantes, comme il a été vu pour l'échantillon précédent. Une première composante (60% de la variance, tableau 5) correspond aux variations de taille globale, avec un faible coefficient pour le nombre de côtes et une valeur minimum pour H. Dans la deuxième composante (16%) on retrouve LA et F suivis de E (avec un signe inverse) et de H, EB et NC; la troisième composante (8,5%) reflète les variations de H et NC. La variabilité morphologique des spécimens de Pinilla est donc liée à plusieurs paramètres qui se modifient de manière assez indépendante si l'on exclut leur liaison à la taille globale. Ces paramètres se distribuent selon la loi gaussienne (tableau 6), avec cependant quelques forts coefficients de variabilité (H, A, F: supérieurs à 18%). Transformés en indices (H/E, A/LP, F/LA, CB/LA) ces paramètres sont encore variables (10 à 12,5%) mais se distribuent selon une loi gaussienne.

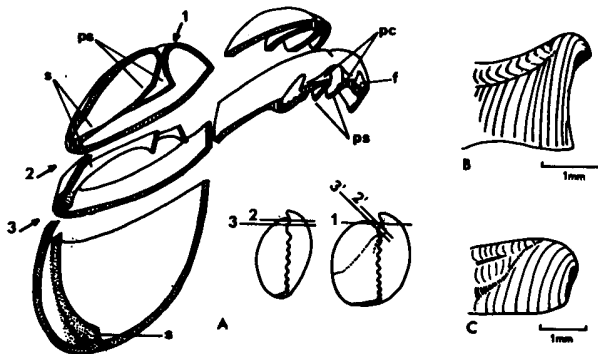


Fig. 7.—*Globirhynchia pinillensis*: A - Reconstitution de l'apex de la valve brachiale mettant en évidence les diverses formes des structures en fonction de la position du plan de coupe et du stade de développement des coquilles. Les plans de coupe 2 et 3 sont obtenus sur un spécimen peu épais ou jeune. Si l'épaisseur augmente on obtiendra une coupe selon le plan 1, les plans 2 et 3 de la première figure ayant les positions 2' et 3'. B-C - Reconstitution en vue latérale des crura des spécimens A et B de la figure 6. pc: plaques cardinales; f: fossettes; ps: plaques septales; s: septum (échelle: 1 mm.).

Position taxonomique

Parmi les rhynchonelles du Dogger européen, les formes de Pinilla ont un aspect original: par leur contour elles rappellent certaines espèces telles que *Kallirhynchia concinna* SOWERBY pour les formes globuleuses ou *Rhynchonella dumortieri* SZAJNOCHA pour les formes les plus larges. Elles s'en distinguent pourtant par une costulation avec moins de côtes, celles-ci étant relativement aigües et allant jusqu'à l'extrémité proximale de chaque valve. Par ailleurs leurs structures internes diffèrent, notamment les crura.

De l'autre côté de la Méditerranée, il existe en Afrique du Nord des formes plus proches de notre espèce. Certaines des rhynchonelles de Pinilla peuvent être rapprochées de *Burmihynchia? termierae* ROUSSELLE figurée par L. Rousselle (1965a) (morphotype D, pl. 1, fig. 18) et en particulier de

TABLEAU 4

Globirhynchia pinillensis: matrice des corrélations.

	LP	LB	L'	LA	H	EB	E	A	F	NC	LPR	LBR
LP	1,00											
LB	0,96	1,00										
L'	0,88	0,86	1,00									
LA	0,81	0,76	0,80	1,00								
H	0,37*	0,43*	0,37	0,23*	1,00							
EB	0,69	0,64	0,46	0,36*	0,72	1,00						
E	0,63	0,66	0,67	0,35*	0,74	0,93	1,00					
A	0,73	0,80	0,63	0,56	0,17*	0,35*	0,52	1,00				
F	0,64	0,67	0,52	0,78	0,25*	0,40*	0,28*	0,54	1,00			
NC	-0,31*	-0,31*	-0,21*	-0,06*	-0,01*	-0,36*	-0,40*	-0,25*	0,03*	1,00		
LPR	0,80	0,79	0,79	0,51*	0,73	0,83	0,89	0,58	0,43	-0,28*	1,00	
LBR	0,88	0,89	0,76	0,61	0,50*	0,78	0,77	0,68	0,61	-0,35*	0,86	1,00

Burmihynchia? termierae athiensis: certains des spécimens espagnols sont proches des figures 4, 5, 6, 11 de la planche 3. Les données biométriques de cette espèce confirment également cette proximité morphologique (en particulier le nombre de côtes: 12 à 20 côtes pour *B. termierae*, 12 à 22 pour

TABLEAU 5

Globirhynchia pinillensis: composantes principales.

	F1	F2	F3
LP	-0,9	0,2	0,2
LB	-0,9	0,1	-0,0
LA	-0,8	0,6*	0,0
H	-0,6*	-0,4*	-0,6*
EB	-0,8	-0,4*	-0,2
E	-0,8	-0,5*	-0,1
A	-0,7	0,1	0,4
F	0,7	0,6*	-0,1
NC	0,3*	0,4*	-0,7*
LPR	-0,9	-0,3	-0,1
LBR	-0,9	-0,0	0,0
	60,1%	15,9%	8,5%

nos spécimens). Il existe cependant des variants de *B. ? termierae* inconnus dans le matériel espagnol, qui comprend lui-même des variants non décrits en Afrique du Nord. D'autre part, ces formes africaines proviennent du "Bathonien moyen ou de termes plus récents" (Rousselle, 1965a).

TABLEAU 6

Globirhynchia pinillensis: paramètres des distributions de fréquences (même légende que tab. 3).

	LP	LA	H	E	A	F	NC	LPR	LB/LA	F/LA	H/E	A/LP
M	17,2	18,8	10,4	13,9	8,6	11,8	18,3	25,3	80,38	62,87	75,3	49,82
S	1,58	2,65	1,93	2,10	1,55	2,30	2,33	3,04	7,70	7,60	9,40	6,28
v	9,2	14,1	18,4	15,4	18,0	19,2	12,7	12,0	9,55	12,04	12,5	12,6
γ1	1,12	0,43	0,02	0,32	0,32	0,21	0,71	0,79	0,07	0,15	0,06	0,21
Py1	S	NS	NS	NS	NS	NS	NS	S	NS	NS	NS	NS
γ2	0,66	-0,08	-0,60	-0,53	1,79	0,00	0,43	0,72	0,87	0,40	0,22	1,05
Py2	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS

Les formes espagnoles sont vraisemblablement plus récentes, ce qui, ajouté à l'éloignement géographique, peut justifier les divergences existant entre les populations.

Le contour général, l'acuité de la costulation et sa persistance jusqu'à l'apex des valves évoquent incontestablement

le genre *Globirhynchia*. Les structures internes confirment cette attribution, notamment les crura canalifères qui sont typiques de la famille des *Cyclothyridinae*. Ceci ne diminue en rien la proximité des formes nord-africaines, dont l'attribution au genre *Burmihynchia* ne fut fait qu'avec réserves par L. Rousselle (1965a). Leur morphologie ne correspond d'ailleurs pas à celle de ce genre, tel qu'il vient d'être révisé (Laurin, 1984).

Les spécimens de Pinilla représentent donc une nouvelle espèce, *Globirhynchia pinillensis*, ayant de nombreuses affinités avec l'espèce marocaine plus ancienne *Burmihynchia? termierae* ROUSSELLE. L'extension temporelle du genre *Globirhynchia*, reconnu jusqu'alors de l'Aalénien au Bajocien supérieur (Ager et al., 1972) est ainsi allongée jusqu'au Bathonien supérieur (au moins pro-parte).

Genre: RHACTORHYNCHIA BUCKMAN, 1918

rhactorhynchia cf. *dumortieri?* (SZAJNOCHA)

(pl. 2, fig. F-K)

Synonymie

1879. *Rhynchonella dumortieri* SZAJNOCHA: Szajnocha, page 230, tab. 7, fig. 4-6.

1917. *Rhynchonella dumortieri* SZAJNOCHA: Rollier, p. 130.

1935. *Rhynchonella dumortieri* SZAJNOCHA: Brun et Vedel, p. 61, pl. 3, fig. 27.

Position stratigraphique: Bathonien supérieur et Callovien inférieur.

Matériel étudié

— 32 spécimens provenant du Bathonien supérieur de Quintanilla de las Viñas.

— 6 spécimens provenant du Bathonien supérieur de Rabanera.

— 14 spécimens provenant du Callovien inférieur de Castrovido.

Dans les 3 gisements, les Rhynchonelles ont été récoltées dans des calcaires gréseux gris riches en grain de quartz anguleux.

Description

MORPHOLOGIE EXTERNE:

ECHANTILLON DE QUINTANILLA: les 32 spécimens mesurent de 17 à 23 mm de longueur; il ont un bec moyen, généralement redressé, au foramen bordé de deux plaques deltidiales disjointes à subjoints; les arêtes du bec sont relativement rectilignes, la costulation consiste en 13 à 19 côtes fortes et aigües partant de l'apex des valves. La morphologie générale est très variable, allant de formes très étroites (fig. 8A) à des formes au contour elliptique (fig. 8 J, M). L'umbo de la valve brachiale peut être "pincé" (fig. 8D) ou régulièrement arrondi (fig. 8G). Les coquilles sont généralement bombées (essentiellement par leur valve brachiale). La ligne de commissure antérieure présente une déflexion bien marquée, relevée dans un plan perpendiculaire au plan de commissure des valves. Elle provoque la formation d'un pli sur la valve brachiale qui correspond à un redressement relativement tardif de la déflexion médiane et n'est jamais très marqué (fig. 8B à Q). La hauteur de la déflexion ne dépasse jamais l'épaisseur maximum de la valve brachiale. Cette dé-

flexion peut être très asymétrique (fig. 8B, E, K). La croissance se termine fréquemment par un développement affectant seulement l'épaisseur (fig. 8H). Par suite, le fait que la déflexion frontale soit fortement redressée ne permet pas de déduire que l'animal avait atteint sa forme finale: une croissance de l'épaisseur était toujours susceptible de se pro-

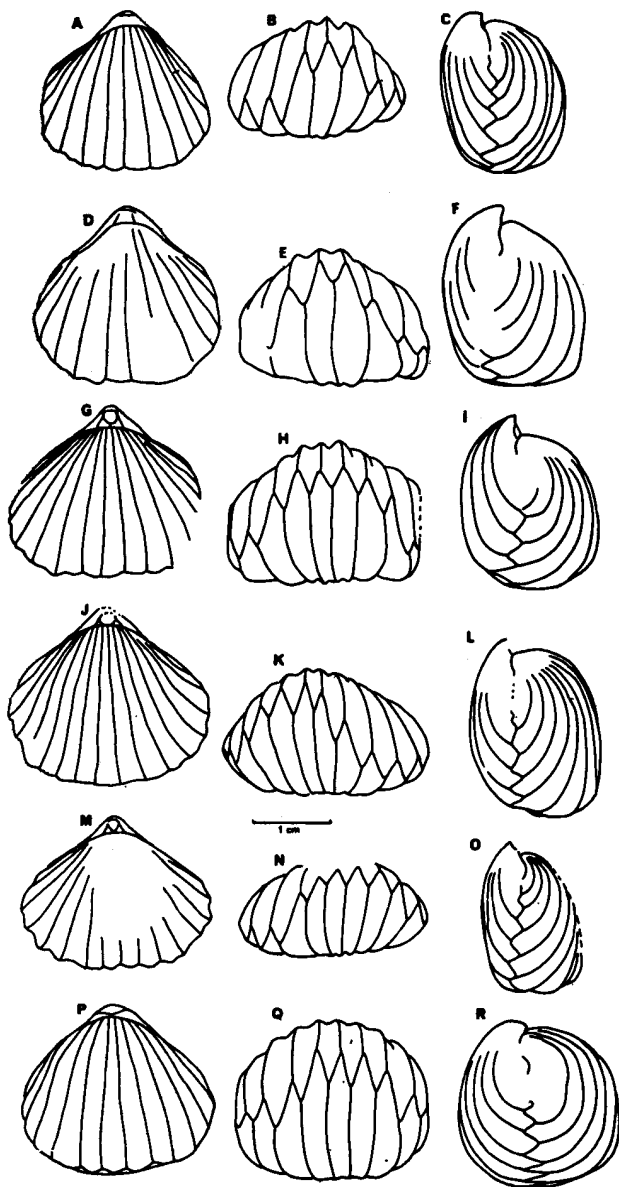


Fig. 8.—? *Rhactorhynchia* cf. *dumortieri*? : variations morphologiques.

duire, ces organismes ayant une croissance indéfinie, très bien analysée chez les brachiopodes actuels, en particulier par Rickwood (1977).

ECHANTILLON DE RABANERA: les individus provenant de Rabanera ont tous leur équivalent dans l'échantillon précédemment décrit.

ECHANTILLON DE CASTROVIDO: les caractères principaux des 14 spécimens qui proviennent de ce gisement sont sensiblement identiques à ceux de Quintanilla. La forme peut être plus bombée qu'à Quintanilla, en particulier sur la valve pédonculaire, ce qui donne au bec une apparence plus recourbée (fig. 8P). Comme dans les cas précédents, la croissance en épaisseur peut se poursuivre chez les spécimens de grande taille en s'accompagnant même d'un rétrécissement en largeur.

STRUCTURES INTERNES: Les structures internes ont été étudiées pour les diverses morphologies externes décrites, dans chacun des gisements.

VALVE PÉDONCULAIRE: En coupe, les lamelles dentales sont sensiblement parallèles. L'umbo est généralement tapissé de callosités. Les dents sont flanquées de denticules externes. L'aspect des dents en coupe (fig. 9, 10) est également très variable et leurs relations avec les lamelles dentales dépendent de la morphologie de l'individu et de la position du plan de coupe; ainsi sur la figure 13 les lamelles dentales semblent se réduire en se séparant d'abord de la paroi externe de la valve, en restant solidaires des dents (fig. 9 Af) alors que chez des spécimens plus bombés ces lamelles se détachent de la valve du côté interne après la dent (figure 10-Ae).

VALVE BRACHIALE: Un septalium est toujours présent, visible sous plusieurs aspects, selon la morphologie externe de la coquille et la position du plan de coupe. Dans tous les cas, il semble assez réduit et ne se prolonge que très faiblement après la séparation des plaques cardinales. Le septum est bas, persistant sur plus d'un tiers de la longueur de la valve. Les plaques cardinales sont assez fines, se différencient bien du rebord interne des fossettes dont la paroi est relativement épaisse. Les bases crurales sont en forme de fines lamelles obliques passant en continuité aux crura. En raison de l'état de conservation du matériel, ces derniers ont été observés à la fois en coupe et partiellement dégagés. Ils présentent une forme caractéristique en lames assez larges, quelque peu recourbées et porte à leur face ventrale une petite nervure qui prolonge les plaques cardinales. Ces lames, situées dans le plan de commissure, s'infléchissent ensuite vers la valve pédonculaire en s'élargissant légèrement et en pivotant un peu sur leur axe longitudinal (fig. 10 A', B'). Chaque crus présente également de légères ondulations transversales. Les figures 10 A' et B' représentent ces crura observés directement, ils correspondent aux coupes A et B de la même figure. Si la coupe va jusqu'à leur extrémité on obtient une série d'images comme celles de la figure 10 A ou bien une variation représentée par la figure 10 B où chaque crus est en forme de lame aplatie à très légère concavité ventrale, qui reste dans le plan de commissure des valves. On peut rattacher ces crura au grand type radulifère, encore que l'individualisation nette des bases crurales ne permet pas d'admettre que leur développement se fasse à partir du matériel des plaques cardinales, comme l'indique la définition de ce type. D'autre part, il sont également remarquables par leur grande largeur. Autant qu'elle a pu être observée, l'épaisseur de la coquille est relativement faible. Seuls les spécimens les plus gros présentent des callosités à l'apex des valves, ce qui conduit à interpréter ces dernières comme les structures gérontiques. Aucune différence fondamentale n'apparaît entre toutes les morphologies internes. Les variations observées relèvent pour la plupart de la position du plan de coupe et de la liaison avec la morphologie externe de la coquille. Elles ne peuvent faire obstacle à la réunion de tous les spécimens au sein d'un même ensemble.

Analyse biométrique

Deux échantillons ont fait l'objet d'une étude biométrique complète: Quintanilla (N = 19) et Castrovido (N = 12). Seuls

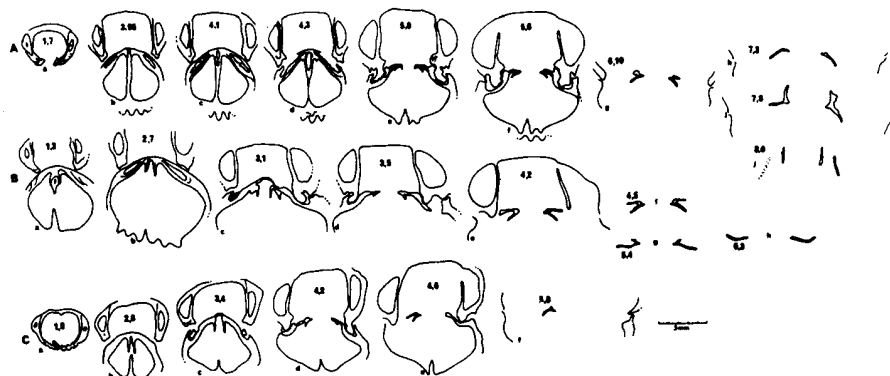


Fig. 9.—? *Rhactorhynchia* cf. *dumortieri*?: structures internes de deux spécimens de Quintanilla (A, B) et d'un spécimen de Rabanera (C). A: coquille de petite taille moyennement bombée; B: elliptique de grande taille; C: forme juvénile (échelle: 5 mm.).

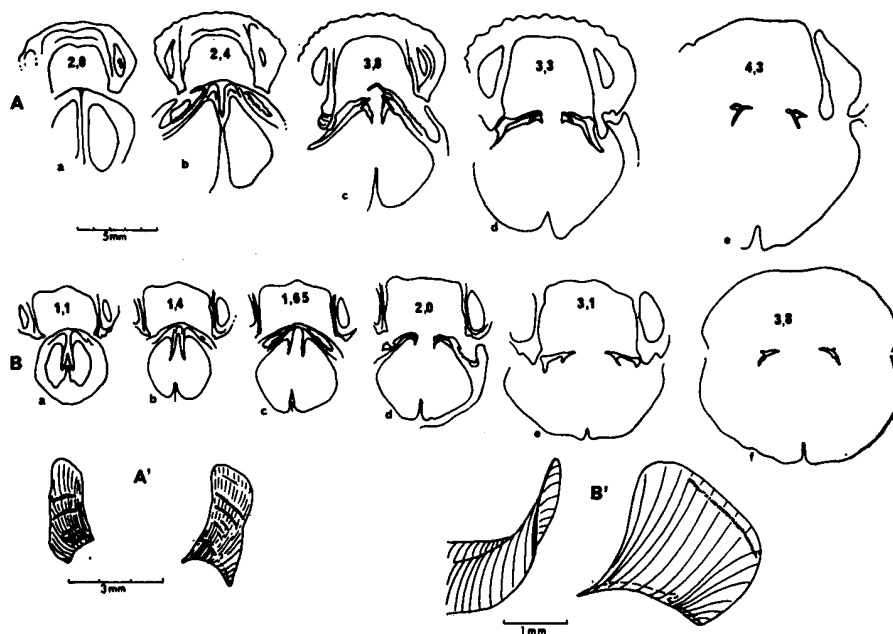


Fig. 10.—? *Rhactorhynchia* cf. *dumortieri*?: structures internes de deux spécimens de Castrovido. A: taille moyenne, pli peu relevé; B: grand taille et front asymétrique. A' et B': dessins des crura dégagés.

les moyennes et écarts-types de l'échantillon de Rabanera (N = 7) ont été calculés afin de permettre des comparaisons. Les matrices de corrélation (tableau 7) font apparaître les faibles liaisons de NC, A, F avec l'ensemble des autres caractères. Les analyses multivariées (tableau 8) valident les variations de A et F (Quintanilla) ou de A (Castrovido) dans la deuxième composante. Les caractères à l'origine des varia-

TABLEAU 7

? *Rhactorhynchia* cf. *dumortieri*? : matrice des corrélations (échantillons de Castrovido et Quintanilla. N: effectif).

	LP	LB	L'	LA	H	EB	E	A	F	NC	LPR	LBR	QUINTANILLA. N. 19
LP		0,93	0,90	0,76	0,52*	0,81	0,81	0,38*	0,47*	0,18*	0,92	0,84	
LB	0,95		0,79	0,70	0,51*	0,72	0,71	0,42*	0,33*	0,17*	0,85	0,85	
L'	0,92	0,88		0,81	0,58	0,76	0,79	0,36*	0,69	0,09*	0,82	0,68	
LA	0,90	0,95*	0,84		0,76	0,80	0,74	0,33*	0,58	0,16*	0,70	0,74	
H	0,67*	0,59*	0,65*	0,73		0,67	0,63	0,33*	0,42*	0,26*	0,56	0,57	
EB	0,78	0,70	0,74	0,85	0,94		0,94	0,42*	0,37	0,13*	0,86	0,86	
E	0,76	0,78	0,75	0,79	0,91	0,91		0,43*	0,36	0,09*	0,89*	0,85	
A	0,31*	0,38*	0,45*	0,50*	0,48*	0,58*	0,64*		0,05*	0,26*	0,50*	0,50*	
F	0,69*	0,83	0,70	0,83	0,43*	0,58*	0,60*	0,53*		0,12*	0,37*	0,14*	
NC	0,10*	0,03*	0,16*	-0,07*	0,11*	0,14*	0,20*	0,14*	-0,09*		0,14*	0,12*	
LPR	0,86	0,86	0,86	0,83	0,90	0,93	0,96	0,53*	0,58*	0,14*		0,83	
LBR	0,92	0,94	0,77	0,91	0,76	0,86	0,80	0,34*	0,69	-0,00*	0,86		
	CASTROVIDO N: 12												

tions morphologiques indépendantes de la taille sont donc A, F et le nombre de côtes. Malgré le faible effectif de ces échantillons, il est néanmoins possible de vérifier que les distributions de ces caractères sont homogènes de même que celle des indices A/L et P/LA. Les comparaisons de moyennes prises deux à deux (tableau 9) ne révèlent aucune différence significative entre les 3 échantillons, si ce n'est un nombre de côtes légèrement moins important à Quintanilla: la différence est cependant tout juste significative au seuil de 5%. Ces trois échantillons peuvent donc être rattachés à une même espèce.

TABLEAU 8

? *Rhactorhynchia* cf. *dumortieri*? : composantes principales.

	F1	F2	F3	F1	F2	F3
LP	-0,9	-0,1	0,0	-0,9	0,2	-0,2
LB	-0,9	-0,1	0,0	-0,9	0,3	0,0
L'	-0,9	0,1	0,2	-0,9	0,1	-0,1
LA	-0,9	0,3	0,0	-0,9	0,2	0,1
H	-0,7	0,2	-0,2	-0,8	-0,3	0,0
EB	-0,9	-0,0	0,0	-0,9	-0,2	0,0
E	-0,9	-0,2	0,1	-0,9	-0,3	0,0
A	-0,5	-0,4	-0,5	-0,5	-0,5	0,3
F	-0,5	0,6	0,1	-0,8	0,3	0,2
NC	-0,2	0,1	-0,9	-0,1	-0,4	-0,8
LPR	-0,9	-0,2	0,0	-0,9	-0,2	0,0
LBR	-0,9	-0,3	-0,1	-0,9	0,2	0,0
% de V	58 %	12 %	8,5 %	69 %	10 %	7,3 %
	QUINTANILLA			CASTROVIDO		

Position taxonomique

Il ne se trouve actuellement dans le Dogger que peu d'espèces à costulation relativement forte dont la morphologie s'apparente à l'espèce présente. Une ressemblance peut être trouvée avec *Rhactorhynchia sublucunosa* (SZAJNOCHA). Cette espèce au statut générique incertain (Buckman, 1917: p. 51), présente des côtes plus fines chez certains spécimens, comme j'ai pu le constater sur les formes figurées par Szajnocha qui m'ont été prêtés par le Muséum d'Histoire Naturelle de Vienne. Il est possible qu'elle ne forme qu'un seul plexus avec *Rhynchonella dumortieri* SZAJNOCHA, mais ceci ne peut être vérifié ici. Les spécimens figurés de cette espèce (Szajnocha, 1879, tab. 7, fig. 4-6) montrent des similitudes avec nos coquilles, mais sans cas d'asymétrie de la déflexion fron-

tale. *R. dumortieri* n'ayant été jusqu'alors rattachée à aucun genre, les structures internes étant inconnues, il n'est pas possible de conclure à l'identité complète entre celle-ci et les rhynchonelles espagnoles. De même, il est exclu d'avoir la certitude qu'elle soit à placer dans le genre *Rhactorhynchia*. Néanmoins, étant donné la similitude morphologique, cette détermination est proposée à titre d'hypothèse pour matérialiser l'existence de rhynchonelles à forte costulation dans le Bathonien supérieur. Celles-ci pourraient être rapprochées également du genre *Robustirhynchia* qui comprend des formes à côtes massives. Il ne réunit cependant que trois espèces qui proviennent du même horizon de la même localité, dont la variabilité n'est pas décrite (Seifert, 1963). De plus, ses structures internes, ne sont pas connues. Enfin il faut souligner la forte affinité avec le genre *Cymatorhynchia* tant par la morphologie externe que par les structures internes. Ce genre (de la sous-famille des Tetrarhynchinae) s'éteindrait cependant au Bajocien supérieur et serait relayé au Bathonien par *Kutchirhynchia* (AGER *et al.*, 1972). Une étude approfondie des rhynchonelles à forte costulation du Dogger semble donc nécessaire pour clarifier les rapports entre ces différentes formes.

TABLEAU 9

? *Rhactorhynchia* cf. *dumortieri*? : paramètres de distributions de fréquences (même légende que tab. 3) et tests t (Student) des comparaisons de moyennes des échantillons de Quintanilla (Q), Castrovido (C) et Rabanera (R). NS: différence non significative; S: significative; HS: hautement significative.

	LP	LA	H	E	A	F	NC	FR
M-Q (19)	21,1	24,9	13,1	17,8	10,8	15,0	15,9	31,3
M-C (12)	21,1	24,5	12,9	16,5	9,9	14,7	17,8	30,3
M-R (7)	19,9	22,9	12,5	15,6	9,8	13,3	17,0	29,6
S-Q	2,1	2,2	2,5	2,6	1,2	2,7	1,5	3,3
S-C	-2,2	3,1	3,2	3,9	1,7	2,9	1,5	5,6
S-R	2,8	4,1	2,5	2,5	1,9	2,1	2,5	4,4
t(Q-C)	NS	NS	NS	NS	NS	NS	S	NS
t(Q-R)	NS	NS	NS	NS	NS	NS	*NS	NS
t(C-R)	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS

Sous-famille: RHYNCHONELLINAE d'ORBIGNY, 1847

Genre: RHYNCHONELLOIDELLA
MUIR-WOOD, 1936

Rhynchonelloidella spathica (LAM.)

(pl. 1; fig. M-P)

Synonymie: *R. spathica* est une espèce très anciennement reconnue (Lamarck, 1816). Elle a par suite été citée de nombreuses fois dans la littérature. Je renvoie à sa récente révision (Laurin, 1984) où une synonymie exhaustive est proposée.

Matériel: 35 spécimens récoltés dans des calcaires micritiques jaunes riches en quartz.

Localité: Quintanilla de las Viñas (Sierra de los Cameros, Espagne).

Position stratigraphique: Callovien inférieur, zone à Gracilis (sous-zone à Patina).

Diagnose complétée: Laurin (1984).

Rhynchonelle de petite taille à contour subémisphérique. Valve pédonculaire aplatie avec un bec petit, dressé, aux arêtes bien nettes; foramen hypothyrde, plaques deltidiales

disjointes. Valve brachiale régulièrement bombée sans pli médian apparent. Déflexion frontale incurvée, large, avec une profonde indentation de la commissure. Surface postérieure des valves plus ou moins nettement norelliforme. Costulation fine, dense, constituée de côtes arrondies. Structures internes des coquilles fines, cavités latérales étroites, septalium court, crura calcarifères à longue expansion latérale en forme de pointe.

Description

MORPHOLOGIE EXTERNE: Les spécimens se caractérisent par un contour arrondi, la plupart d'entre eux étant même globuleux. Ils mesurent de 11 à 18 mm. Le bec est petit, recourbé. En vue dorsale, le contour est arrondi à légèrement elliptique. Les arêtes du bec sont courbes donnant à l'extrémité postérieure de la coquille un aspect plus ou moins ovigal (fig. 11). L'extrémité antérieure est arrondie. La valve

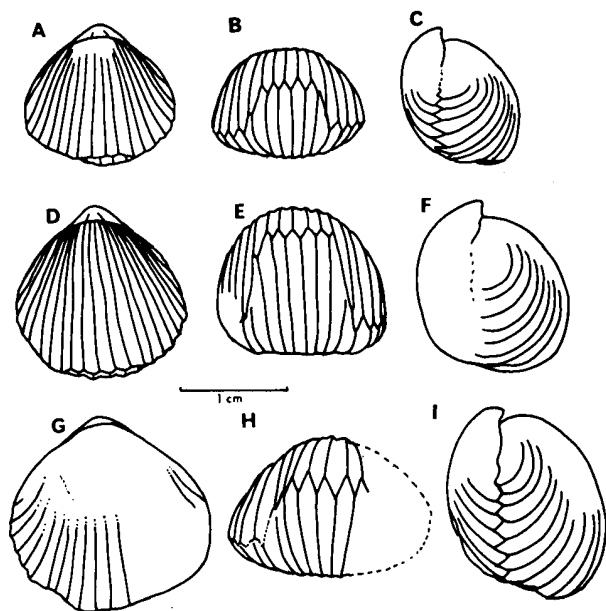


Fig. 11.—*Rhynchonelloidella spathica*: variations morphologiques.

brachiale présente un umbo à courbure régulière. En vue latérale (fig. 11C, F, I) on peut observer que le développement en épaisseur s'effectue en liaison avec une diminution progressive du taux de croissance en longueur, ce qui donne aux valves une courbure de plus en plus redressée par rapport au plan normal (ou plan de commissure des valves). Dans certains cas, une croissance terminale n'affecte que l'épaisseur. La vue frontale (fig. 11B, E, H) montre le fort développement de la déflexion médiane qui ne provoque pas de pli marqué à la surface de la valve brachiale. Ce développement se produisant corrélativement à l'augmentation du taux de croissance en épaisseur, la languette de la valve pédonculaire se trouve placée perpendiculairement au plan normal. Chez certains spécimens (jeunes ou ayant tendance à se développer un peu plus en largeur) la languette de la valve pédonculaire reste oblique par rapport au plan normal (fig. 11H, I).

STRUCTURES INTERNES: Cinq spécimens de tailles et de morphologies différentes ont été sectionnés et permettent d'observer différents cas de figures.

VALVE PÉDONCULAIRE: Les plaques deltidiales sont disjointes. Les lamelles dentales sont subparallèles au plan de symétrie de la coquille. Chez des spécimens de grande taille, ces lamelles peuvent sembler divergentes sans doute à cause de la position du plan de coupe qui les traverse presque longitudinalement (fig. 12 B-a, B-b). Dans leur partie distale, elles ont une forme arquée à concavité tournée vers l'extérieur. Des callosités importantes envahissent l'apex de la valve chez les spécimens plus grands (fig. 12C).

VALVE BRACHIALE: Le septalium se présente de diverses façons (fig. 12 A-b, B-b, C-c), en fonction de la position du plan de coupe par rapport à la courbure de la valve, mais aussi selon le stade de développement des coquilles. Chez un spécimen de petite taille, sa forme est caractéristique (en Y). Chez un spécimen plus grand, il n'est discernable que par la présence de plaques septaliales (fig. 12 B-b, B-c) qui peuvent être complètement empâtées ou prolongées par des callosités (fig. 12 C-b, C-c). Les dents sont de forme variable selon leur obliquité par rapport aux plans de symétrie et de commissure. Elles sont massives (fig. 12 A-c, C-d) ou relativement allongées et obliques (fig. 12 B-d). Le septum paraît très élevé au départ mais c'est en partie parce qu'il est coupé longitudinalement dans l'apex de la valve. Dès que le plan de coupe devient plus perpendiculaire à la paroi de la valve, cette structure paraît beaucoup plus ténue. Les plaques cardinales sont plus ou moins massives, alignées dans le plan de commissure des valves, portant des bases crurales à leur face dorsale. Les crura sont issus des plaques cardinales. Ils se présentent sous forme de lames aplaties situées dans le plan normal (fig. 12 A-e), mais les bases crurales se développent progressivement à leur face dorsale. Chaque crus est alors vu en coupe sous forme d'une lame comprimée latéralement, verticale, légèrement recourbée à son extrémité ventrale (fig. 12 A-f, A-g, B-f). Cette lame se raccourcit rapidement à partir de son extrémité dorsale et les crura se terminent en petites lamelles courbes (fig. 12 a-h) situées très peu au-dessus du plan de commissure ou bien même sous forme de gouttières à concavité dorsale (fig. 12 B-h). Un redressement de l'extrémité des crura en direction de la valve ventrale peut se surimposer à cette morphologie (fig. 12 C-f à C-i). Cet aspect semble lié à un développement important de l'épaisseur de la coquille: le spécimen sectionné fig. 12C est en effet un des plus globuleux et des plus grands de l'échantillon étudié.

A quel type rattacher de tels crura? Leur aspect en coupe transversale évoque deux types: - le premier, désigné sous le nom de calcarifère, a été redéfini par Childs (1969), confirmé par Ager *et al.* (1972, p. 194) comme étant constitué de "grands crura en forme de lames développées progressivement, plutôt qu'avec le processus distal suggéré par Muir-Wood" (une incertitude subsiste cependant quant à leur terminaison car ceux qui furent figurés par Childs (1969, p. 48, 52) pour des espèces du genre *Thurmanella* semblant se terminer par une simple réduction progressive de la lame verticale) - le second type est nommé précalcarifère, défini par D. V. Ager (1959, p. 1020, 1962, p. 109) comme étant constitué de lames comprimées transversalement. Ces lames peuvent éventuellement comporter un processus dirigé ventralement à leur extrémité qui rappelle beaucoup celui observé ici (fig. 12 C-f). Des coupes de ces crura, figurées par L. Rousselle (1970) montrent une morphologie également assez proche; elle diffère cependant par un allongement nettement moins marqué et par une apparition des lames verticales beaucoup plus proche des plaques cardinales. Sur les reconstructions des crura étudiés en vue latérale (fig. 12 D, E) la lame verticale apparaît comme une pointe qui se développe à la partie distale de chaque crus: ceci rapproche nos crura du type calcarifère.

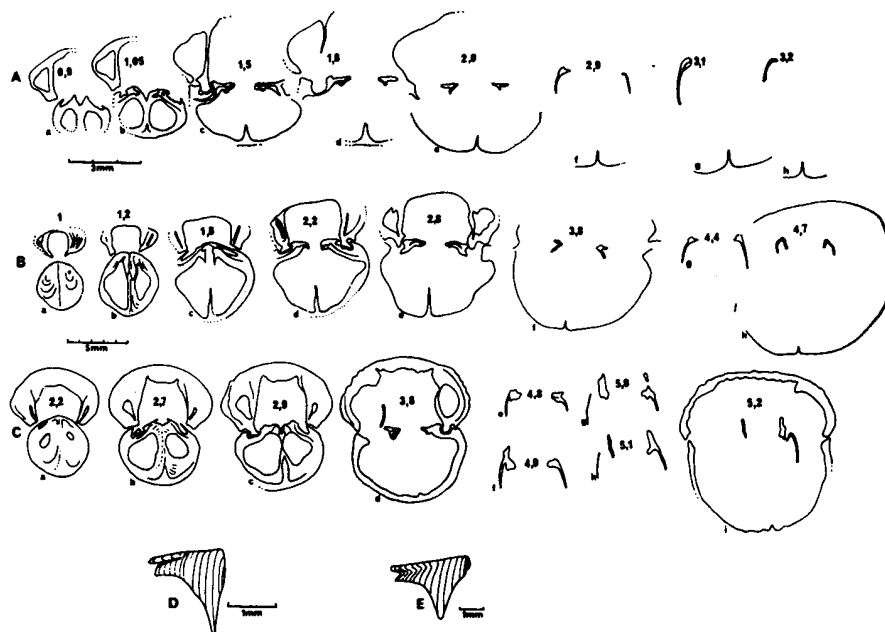


Fig. 12.—*Rhynchonelloidella spathica*: structures internes de trois spécimens, A: petite taille, moyennement bombé; B: grande taille, globuleux; C: taille moyenne, globuleux. D, E: reconstitution en vue latérale du crura des spécimens A et B (échelle: 1 mm.).

Analyse biométrique

De nombreuses liaisons entre caractères sont faibles, en particulier pour H et F; aucune des corrélations du nombre de côtes avec les divers paramètres n'est significative (tableau 10). L'analyse en composantes principales (tableau 11) four-

Discussion

Rhynchonelloidella spathica est une espèce maintenant redéfinie, dans l'optique populationnelle (Laurin, 1984). Décrite par Lamarck dans le département de la Sarthe (France), elle est typique des formations calcaréo-argileuses du Cal-

TABLEAU 10

Rhynchonelloidella spathica: matrice des corrélations.

	LP	LB	L'	LA	H	EB	E	A	F	NC	LPR	LBR
LP	1,00											
LB	0,96	1,00										
L'	0,93	0,88	1,00									
LA	0,80	0,77	0,77	1,00								
H	0,61	0,59	0,59	0,36*	1,00							
EB	0,74	0,79	0,70	0,73	0,57	1,00						
E	0,84	0,88	0,79	0,70	0,73	0,93	1,00					
A	0,73	0,75	0,77	0,70	0,41*	0,58	0,59	1,00				
F	0,58	0,57	0,58	0,80	0,11*	0,58	0,49*	0,66	1,00			
NC	-0,07*	-0,06*	-0,08*	0,27*	-0,35*	-0,06*	-0,16*	0,19*	0,29*	1,00		
LPR	0,83	0,86	0,79	0,78	0,65	0,82	0,89	0,64	0,54	0,04*	1,00	
LBR	0,87	0,90	0,81	0,70	0,68	0,77	0,89	0,68	0,46*	-0,18*	0,75	1,00

nit des résultats qui ressemblent aux précédents. La première composante (67% de la variance) exprime les différences de taille globale: les coefficients sont de même signe et de valeurs sensiblement identiques, à l'exception du nombre de côtes. La deuxième composante isole H et F avec des signes opposés ce qui signifie qu'à taille identique, une grande valeur de F correspond à une petite valeur de H; le nombre de côtes (avec le plus fort coefficient) introduit une importante variation indépendante de la taille. Il intervient également seul dans la troisième composante (4,7% de la variance). Les paramètres des distributions de ces caractères (H; F; NC) ainsi que ceux des dimensions principales des coquilles (tableau 12) traduisent tous l'homogénéité. Il en est de même pour les indices LB/LA, F/LA, H/E: l'échantillon est donc homogène et représentatif d'une même espèce.

TABLEAU 11

Rhynchonelloidella spathica: composantes principales.

	F1	F2	F3
LP	-0,9	-0,0	0,0
LB	-0,9	-0,0	-0,0
L'	-0,9	-0,0	-0,0
LA	-0,9	0,4	-0,0
H	-0,7	-0,6	-0,2
EB	-0,9	-0,0	0,1
E	-0,9	-0,2	-0,0
A	-0,9	0,3	-0,1
F	-0,7	0,6	0,3
NC	0,3	0,8	-0,6
LPR	-0,9	-0,0	-0,2
LBR	-0,9	-0,2	0,0
% de la variance	67,0%	14,3%	4,7%

lovien inférieur du Bassin de Paris s. 1. (à l'exception peut-être de la Lorraine). Elle s'insère dans une lignée phylétique qui s'enracine pour le moins au Bathonien inférieur et qui se prolonge vraisemblablement jusqu'à l'Oxfordien inférieur et moyen par le genre *Thurmanella*. Sa présence dans les chaînes ibériques dans des faciès proches de ceux qu'elle occupe en France, constitue un jalon important dans une distribution apparemment très vaste. Il semble qu'elle existe au moins jusqu'en Roumanie où A. Barbulescu (1974) l'a citée et figurée parmi les brachiopodes du Callovien inférieur de la Dobroudja sous le nom de *Rhynchonella* sp.

TABLEAU 12

Rhynchonelloidella spathica: paramètres des distributions de fréquences (même légende que tab. 3).

N° 25	IP	LA	B	H	F	IPR	NC	LA/LA	F/LA	H/B
M	14,4	14,6	13,7	10,3	8,4	24,4	24,4	92,2	57,2	75,5
S	1,7	1,7	2,2	1,9	1,4	3,2	2,7	8,1	6,5	10,1
v	11,9	11,9	16,9	19,2	17,3	13,1	10,9	8,7	11,3	13,4
γ_1	0,20	0,07	0,26	0,16	-0,46	0,03	0,25	0,70	0,34	0,30
γ_1	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
γ_2	-0,57	-0,65	-0,76	-0,95	-0,39	-0,42	-0,42	0,19	0,22	-0,05
γ_2	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS

Remarques sur la variabilité intraspécifique

La variabilité intraspécifique est particulièrement développée chez les quatre espèces. Au sein de chacune, les caractères varient selon une évidente continuité, mais tous ne va-

rient pas simultanément et dans le même sens, comme le montrent les analyses factorielles réalisées sur chaque échantillon. Ainsi l'ensemble des variants constituant un échantillon ne peut s'ordonner aisément avec logique. Seuls les spécimens les plus singuliers constituant des pôles entre lesquels un grand nombre de combinaisons de caractères modèlent des morphologies très diverses; un doute peut toujours subsister quant au rattachement de certains individus à un ensemble donné. Il s'ensuit que la description d'un échantillon n'est pas toujours satisfaisante. D'autre part, la comparaison de deux ou plusieurs échantillons par des méthodes purement qualitatives ne peut aboutir à des conclusions bien nettes. Ainsi, les trois échantillons de ? *R. cf. dumortieri* possèdent respectivement des variants qui leur sont propres, ceux-ci pouvant d'ailleurs changer si l'on considère un ensemble de caractères plutôt qu'un autre (contour dorsal, contour laté-

TABLEAU 13

Distances généralisées entre les échantillons: G: *Septaliphoria mourdoni*; B: *Globirhynchia pinillensis*; RQ, RC, RR: ?*Rhactorhynchia cf. dumortieri*?; échantillon de Quintanilla, Castrovido, Rabanera; Ra: *Rhynchonelloidella spathica*; *: distance non significativement différente de 0 au seuil de 5%.

	G	B	Ra	RQ	RC	RR
G	0,00	5,2	42,3	21,7	14,9	15,2
B	7,9	0,00	19,1	15,7	10,2	13,2
Ra	11,2	20,6	0,00	44,2	39,3	35,3
RQ	21,9	13,9	43,1	0,00	6,4*	3,9*
RC	19,3	10,6	41,2	5,1*	0,00	1,0*
RR	18,4	13,8	38,0	7,4*	6,5*	0,00

Dimensions

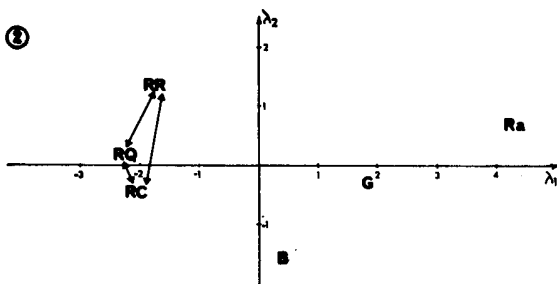
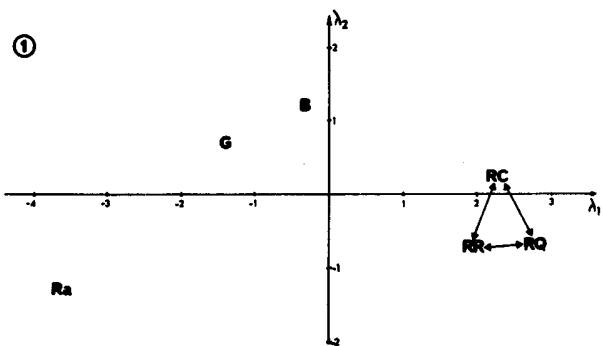


Fig. 13.—Distances généralisées entre les échantillons: (1) calculées à partir des indices: $\lambda_1 = 71,53\%$ de la variance; $\lambda_2 = 11,31\%$ de la variance. (2) calculées à partir des dimensions: $\lambda_1 = 71,26\%$ de la variance; $\lambda_2 = 9,14\%$ de la variance. RQ, RC, RR: ? *Rhactorhynchia cf. dumortieri*?; échantillons de Quintanilla, Castrovido, Rabanera; G: *Septaliphoria mourdoni*; B: *Globirhynchia pinillensis*; Ra: *Rhynchonelloidella spathica*. <- ->: distance non significativement différente de zéro.

ral, vue antérieure par exemple). De même, certains variants de *S. mourdoni* et *G. pinillensis* présentent des analogies frappantes alors que chaque échantillon a son cachet propre. Le recours à la méthode des distances généralisées a permis une évaluation des différences entre populations. Cette méthode calcule les distances morphologiques séparant des échantillons pris deux à deux. La figure 13 montre le résultat d'une telle analyse, effectuée à partir des données biométriques précédemment décrites. Celles-ci ont été employées en dimensions réelles, mais aussi en indices qui donnent une meilleure estimation de la morphologie (rapport d'une dimension à une autre, ou combinaison d'un ensemble de variables permettant de définir un aspect particulier de la morphologie: par exemple l'asymétrie de la commissure frontale). Un indice de taille correspond à la moyenne géométrique des trois plus grandes dimensions de la coquille. Les distances généralisées ont été testées par un test F: une distance non significativement différente de 0 confirme l'identité de deux échantillons. Ces distances ainsi que leurs significations sont réunies dans le tableau 13. Partant des données de ce tableau, une représentation graphique est possible en calculant les coordonnées des échantillons sur les deux premiers axes canoniques (Rao, 1952). La projection des résultats conserve la plus grande partie de la variance totale (80,4% dans le cas des dimensions; 82,8% pour les indices) ce qui valide l'interprétation. Les graphiques obtenus fournissent un argument essentiel aux conclusions taxinomiques: sur chacun des deux schémas (fig. 13) on retrouve à une extrémité les 3 échantillons de ? *R. cf. dumortieri* séparés par des distances non significatives, puis *G. pinillensis*, relativement proche de *S. mourdoni*. Dans le cas d'une variabilité de la morphologie externe aussi importante que chez ces rhynchonelles, cette méthode multivariée permet d'obtenir des images relativement simples à interpréter, qui sont la traduction d'un ensemble de données objectives difficiles sinon impossibles à manier qualitativement ou par des méthodes quantitatives simples.

Conclusions

1) Dans la Sierra de los Cameros, les rhynchonellidés jurassiques sont présents dans deux niveaux stratigraphiques. Dans le Bathonien (supérieur?), une espèce nouvelle *Globirhynchia pinillensis* est accompagnée de *Rhactorhynchia* cf. *dumortieri*. Au Callovien inférieur deux espèces à large distribution géographique coexistent: *Rhynchonelloidella spathica* et *Septaliphoria mourdoni*.

2) La variabilité morphologique externe et interne des espèces analysées s'accommode mal de la systématique actuelle au niveau générique. Si les solutions proposées pour *R.* cf. *dumortieri* et *G. pinillensis* sont nécessairement imparfaites, il semble qu'elles soient cependant les moins dangereuses; la création de genres nouveaux eut difficilement été justifiée, en raison des conceptions taxinomiques actuelles qui les définissent sur des caractères qui varient souvent à l'intérieur même d'une espèce. Dans ce travail, relatif à des spécimens d'origines géographique et stratigraphique limitées, le résultat le plus important est l'analyse précise des espèces. La connaissance de leur structure constitue une étape primordiale, préalable à la définition de genres au sein desquels elles puissent être valablement regroupées.

Une partie des structures internes des espèces décrites varient au même titre que la morphologie externe, souvent même en liaison avec celle-ci, et certaines de ces structures ne peuvent être exactement décrites à partir de la nomenclature existante. Le recours aux seules coupes sériées est parfois insuffisant à leur compréhension; il a tendance à accentuer ou même à faire apparaître des particularismes qu'une reconstitution dans l'espace permet de mieux juger. C'est le cas pour le septalium qui, lors de sa mise en évidence par Leidhold (1920) avait semblé si particulier qu'il avait servi à caractériser un genre (*Septaliphoria*): il a été retrouvé chez de nombreux autres genres, sous de multiples aspects selon la manière dont il est sectionné, ainsi que l'ont montré L. Rousselle (1965b) et P. Westbroek (1969). Ce septalium présente par ailleurs des développements variables: il ne se poursuit pas toujours jusque sous les plaques cardinales, et peut occuper uniquement l'apex de la valve brachiale. Ceci pourrait signifier qu'il remplit une fonction pendant les premiers stades de croissance seulement: c'est ce qui est observé chez *R. spathica* et *G. pinillensis*. Les crura sont également l'objet d'une variation intraspécifique importante. Leurs rapport avec les structures dont ils sont issus (plaques cardinales, bases crurales) montrent des modalités diverses. Ils correspondent plus ou moins aux grands types reconnus, selon que ceux-ci ont une définition large

qui laisse libre cours à l'interprétation ou un sens plus limité, dû à l'usage qu'en ont fait les auteurs. Dans ce cas encore, l'utilisation unique des coupes sériées ne donne pas toujours une information suffisante sur la morphologie globale des crura. Seules les reconstitutions spatiales permettent de pondérer l'importance des variations. Parmi les spécimens sectionnés certains ont des crura difficilement rattachables à un type connu. Il semble plus prudent de les considérer comme propres à la population ou de les considérer comme des modalités particulières d'un type existant avant de pouvoir vérifier leur éventuelle originalité.

3) Bien qu'une espèce soit nouvelle, les rhynchonelles du Bathonien supérieur et du Callovien inférieur des Chaînes ibériques présentent de nettes affinités avec des faunes connues en d'autres régions. Au Bathonien inférieur, les formes espagnoles rappellent celles d'Afrique du Nord (Maroc). Elles ne se retrouvent par contre que rarement en Europe: peut-être dans le Gard (France, vers la vallée du Rhône) où elles n'ont pas été révisées depuis le siècle dernier. Peut-être aussi en Pologne, mais la similitude des faunes restera difficile à confirmer. La célèbre gisement de Balin, dont proviennent les espèces de Szajnocha (1879) a disparu et présente des horizons condensés. Dans l'état actuel des connaissances, c'est donc vers l'Afrique du Nord qu'il faudrait chercher les relations de *Globirhynchia pinillensis* et *Rhactorhynchia* cf. *dumortieri*. Partout ailleurs en Europe, les rhynchonelles du Bathonien supérieur, nombreuses en espèces et en individus, sont des formes bien différentes réparties dans les divers faciès des systèmes de plates-formes carbonatées (Laurin, 1984). Une meilleure connaissance du contexte sédimentologique et paléocologique des rhynchonelles espagnoles serait nécessaire pour préciser si leur distribution tient seulement aux conditions environnementales et/ou à des considérations plus paléobiogéographiques. Au Callovien inférieur, c'est au contraire avec l'Europe que les affinités sont particulièrement nettes. Après l'épisode bathonien des plates-formes carbonatées, un ennoisement généralisé sous des faciès calcaréo-argileux semble avoir favorisé une large extension de formes telles que *Rhynchonelloidella spathica* et *Septaliphoria mourdoni*. En France ces deux espèces sont généralement associées à une troisième forme, typique par le décrochement de sa commissure frontale. Cette espèce, *Torquirhynchia torquata* LAURIN, 1984, est absente des gisements espagnols. Cependant, les trois espèces ne coexistent pas toujours dans un même gisement et il est peu douteux que de nouvelles prospections en Espagne découvriront l'espèce manquante, d'autant que

les filiations de ces trois espèces ont été retrouvées à la fois dans le Callovien moyen de France et du Portugal (Laurin, 1984). En outre, la présence de *R. spathica* depuis les Chaînes ibériques jusqu'à la Dobroudja (Roumanie) démontre l'homogénéité de distribution de cette espèce sur une grande part des plates-formes nord-téthysiennes.

- 4) Au point de vue stratigraphique, la présence de *S. mourdoni* et de *R. spathica* dans les chaînes ibériques étend leur qualité de marqueur biostratigraphique au-delà du domaine dans lequel il avait été précédemment défini (Laurin, 1984). Le rôle que peuvent jouer ces faunes, lorsque les espèces ont fait l'objet de définition sur des bases populationnelles se trouve ainsi confirmé.

Remerciements

L'auteur tient à remercier particulièrement J. Salomon qui lui a communiqué le matériel décrit dans cette note, ainsi que les renseignements relatifs à la stratigraphie.

Références

- AGER, D. V.
1959. Lower Jurassic Brachiopods from Turkey. *Jour. of Pal.*, 3, 1018-1028.
1962. Monograph of the British Liassic Rhynchonellidae, part III. *Pal. Soc.*, 85-136.
1965. Mesozoic and Cenozoic Rhynchonellidae. In *Treatise on Invertebrate Paleontology*, vol. H, Moore ed., Lawrence.
1967. Monograph of the British Liassic Rhynchonellidae, part. IV. *Pal. Soc.*, 137-172.
- AGER, D. V.; CHILDS, A. & PEARSON, D. A. B.
1972. The evolution of the mesozoic Rhynchonellida. *Geobios*, 5, 157-233.
- ALMERAS, Y.
1966. Les Rhynchonellidés du Bajocien moyen de Ronzevaux près de Davayé (Saône-et-Loire). *Trav. lab. géol. fac. Sci. Lyon*, 13, 31-119.
- BARBULESCU, A.
1974. *Stratigrafia jurasicului din vestul Dobrogei centrale*. Edit. Acad. Republicii Socialiste România, 173 pp.
- BLACKITH, R. E. et REYMENT, R. A.
1971. *Multivariate morphometrics*. Academic Press ed., London, 412 pp.
- BRUN, P. et VEDEL, L.
1935. *Etude géologique et paléontologique des environs de St-Ambroix (Gard)*. Brabo imp., Alès.
- BUCKMAN, S. S.
1917. The Brachiopods of the Namyau Beds, Northern Shan State, Burma. *Mem. Geol. Survey of India, Paleontologia Indica*, 3, 254 pp.
- BULAR, P. F.
1972. Le Jurassique moyen et supérieur de la Chaîne ibérique sur la bordure du Bassin de l'Ebre (Espagne). *Thèse ronéo*, 702 pp.
- BULARD, P. F.; SALOMON, J. et THIERRY, J.
1973. Le substratum "Antéwealdien" dans la Sierra de los Cameros (Espagne). Essai de paléogéologie. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 276, sér. D, 2493-2496.
- CHILDS, A.
1969. Upper Jurassic Rhynchonellids Brachiopods from Northwestern Europe. *Bull. of the British Museum*, 6, 119 pp.
- CHOFFAT, P.
1947. Description de la faune jurassique du Portugal, Brachiopodes. Ouvrage posthume: coordination C. Teixeira. *Service Géologie du Portugal*, 46 pages.
- LAURIN, B.
1974. Etude sur la structure et la variabilité de l'espèce *Burmihynchia latiscensis* nov. sp. *Bull. Soc. Geol. Fr.*, 16, 396-404.
1984. Les Rhynchonellidés des plates-formes du Jurassique moyen en Europe occidentale. *Cahiers de Paléontologie*, CNRS Edit., 465 pp.
- LEIDHOLD, C.
1920. Beitrag zur genauere Kenntniss und Systematik einiger Rhynchonelliden des reichlandischen Jura. *Neues Jahrb. für Mineralogie, Geologie und Paläontologie*, 44, 343-365.
- MENSINK, H.
1965. Stratigraphie und Paläogeographie des marinen Jura in den Nordwestlichen Iberischen Ketten (Spanien). *Beih. Geol.*, 44, 55-102.
- MUIR-WOOD, H. M.
1936. A monograph on the Brachiopoda of the British Great Oolite Series. Part I: Brachiopoda of the Fullers Earth. *Pal. Soc.*, 89, 1-144.
- RAO, R. C.
1952. *Advanced Statistical methods in biometrical research*. John Wiley and Sons ed., New-York, 192 pp.
- RICKWOOD, A. E.
1977. Age, growth and shape of the intertidal Brachiopod *Waltonia inconspicua* Sowerby, from New-Zealand. *American Zoologist*, 17, 63-73.
- ROUSSELLE, L.
1965a. Rhynchonellidae, Terebratulidae et Zeilleridae du Dogger marocain. *Notes et mémoires du serv. géol. du Maroc*, 187, 168 pp.
1965b. Sur la mise en évidence par sections transversales du septalium des Rhynchonellidae (Brachiopodes). *C. R. Som. Soc. Géol. Fr.*, 6, 207-208.
- SEIFERT, I.
1963. Die Brachiopoden des oberen Dogger des schwebischen Alb., *Paleontographica*, 121, 157-203.
- SZAJNOCHA, L.
1879. Die Brachiopodenfauna der Oolite von Balin bei Krakau. *Sitz. Des. Mathem. - Naturwissenschaftlichen Classe*, 197-240.
- WESTBROEK, P.
1969. The interpretation of growth and form in serial sections through Brachiopods exemplified by the trigonirhynchiid septalium. *Paleontology*, 12, 321-332.

Recibido el 3 de abril de 1985.
Aceptado el 11 de noviembre de 1985.

PLANCHE 1

- A-L: *Septaliphoria mourdoni* LAURIN.
A-D: variants élargis, peu épais.
E-G: variants dont le développement en épaisseur s'est essentiellement produit en fin de croissance.
H-L: variants dont le taux de croissance en épaisseur a augmenté de manière assez continue pendant toute la croissance.
M-P: *Rhynchonelloïdella spathica* LAMARCK.

Tous les spécimens sont en grandeur naturelle.
Collections Institut des Sciences de la Terre de Dijon.
Clichés: Alain Godon.

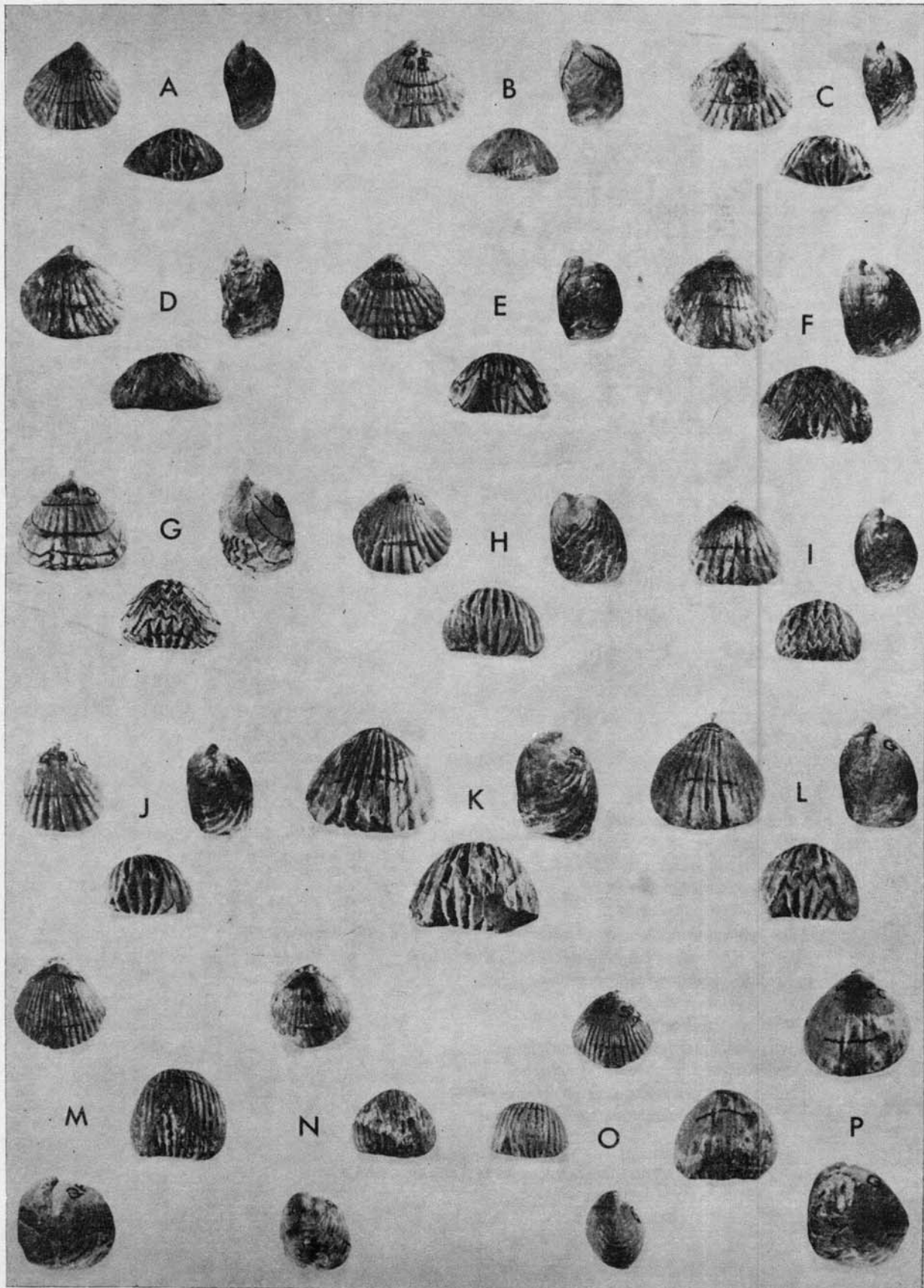


PLANCHE 2

- A-E: *Globirhynchia pinillensis* nov. sp.
E: holotype.
A: variant jeune.
B: variant subglobuleux large.
C: variant globuleux.
D: variant élargi avec développement de l'épaisseur en fin de croissance.
F-K: ? *Rhactorhynchia* cf. *dumortieri*? (SZAJNOCHA).
F, G, I, J: spécimens de Quintanilla.
H: spécimens de Castrovido.
K: spécimens de Rabanera.
F, K: variants asymétriques, à pli marqué.
G: variant à pli marqué, symétrique.
H: variant globuleux, sans pli marqué.
I, J: variants symétriques, sans pli marqué.

Tous les spécimens sont en grandeur naturelle.
Collections Institut des Sciences de la Terre de Dijon.
Clichés: Alain Godon.

