

Essai Sur La Variabilité Chez Le Genre Cleoniceras Parona & Bonarelli (Ammonitina - Albien Inferieur) D'ambatolafia - Bassin De Mahajanga

[Essay On The Variability In The Genus Cleoniceras Parona & Bonarelli (Ammonitina - Lower Albian) From Ambatolafia - Mahajanga Basin]

Rakotonimanana Rivoniaina Michel¹, RATOVOMAMONJY Parfait Richard²

¹Ecole Doctorale Sciences de la Terre et de l'Evolution, Université d'Antananarivo;
Madagasikara

²Parcours Collection Paleontologique et Conservation, Université d'Antananarivo
Madagascar

¹Mail: jmrivo@gmail.com

²Mail: parfaitfitiavanarichard@gmail.com



Résumé – Cleoniceras Parona & Bonarelli appartient au groupe d'Ammonite de l'Albien du Sud du Bassin de Mahajanga, Nord Ouest de Madagasikara. Ce travail met l'accent sur l'étude approfondie de la variabilité de ses caractères dimensionnels et quelques caractères morphologiques quantifiables. Des analyses statistiques, univariée, bivariée et multivariée sont appliquées aux 159 bons spécimens de Cleoniceras recoltés dans les carrières d'Ambatolafia. Les résultats montrent les distributions normales des caractères étudiés et des corrélations significatives entre la taille de la coquille, la hauteur et l'épaisseur du tours, la largeur de l'ombilic, le nombre des côtes et l'espace intercostale au cours de la croissance. Ils permettent de mettre en évidence les variations d'ordres ontogéniques et sexuelles au sein du genre Cleoniceras Six stades de développement ont été distingués : stades embryonnaire, jeune, adolescent, adulte, sénéscent et sénile. Les variations d'ordres spécifiques et environnementales sont également évidentes, elles prouvent l'existence des différentes espèces à l'intérieur de ce genre.

Mots clés – Cleoniceras; ammonite; analyses; variabilité; Albien; Bassin de Mahajanga

Abstract – Cleoniceras Parona & Bonarelli belongs to the Albian Ammonite group of the southern Mahajanga Basin, northwest of Madagasikara. This work emphasizes the in-depth study of the variability of its dimensional characters and some quantifiable morphological characters. Statistical, univariate, bivariate and multivariate analyzes are applied to the 159 good specimens of Cleoniceras collected in the Ambatolafia quarries. The results show the normal distributions of the characters studied and significant correlations between the size of the shell, the height and the thickness of the whorls, the width of the umbilicus, the number of ribs and the intercostal space during growth. . They make it possible to highlight the variations of ontogenetic and sexual orders within the genus Cleoniceras Six stages of development have been distinguished: embryonic, young, adolescent, adult, senescent and senile stages. Variations in specific and environmental orders are also evident, proving the existence of different species within the genus Cleoniceras.

Keywords – Cleoniceras; ammonite; analyzes; variability; Albien; Mahajanga Basin.

I. INTRODUCTION

Cleoniceras est une ammonite caractéristique d'une biozone de l'Albien inférieur à Madagascar [1]; [2]; [3]; [4]; [5], en Afrique [6], en Australie [7]; [8] en Europe [9]; [10]; [11]; [12];[13] et en Amerique [14]; [15]; [16]; [17]; [18]. Il est très abondants et en bon état de conservation dans le site fossilifère d'Ambatolafia, partie Sud du Bassin de Mahajanga [19]; [20]; [21]. *Cleoniceras* est un genre d'ammonite désigné par Parona et Bonarelli en 1897 pour *Ammonite cleon* (d'Orbigny,1850)[5]. Les traits caractéristique: morphologiques de cette ammonite sont déjà décrits dans les litteratures par plusieurs auteurs specialistes « Ammonite plutôt involute, comprimée – ventre arqué à aigu, rarement plat; généralement avec de fortes côtes sigmoïdes à falcoïdes simples ou naissant par paire à partir d'un net mur ombilical, ordinairement bifurquées ou s'intercalant à mi-flanc, tendant à s'effacer sur les derniers tours des macroconques, et généralement atténuées sur le ventre » [22];[23];[24]. Mais, la conception biologique des espèces chez les ammonites necessite l'étude approfondie des caractères d'extensionnels. L'étude biometrique des échantillons du genre *Cleoniceras* de l'Albien recolté dans le site fossilifère d'Ambatolafia fait l'objet du présent article. Les objectifs consistent à comprendre les variabilités et tester l'homogénéité et l'hétérogénéité des l'échantillons considérés. Il sera possible de mettre en évidence des phénomènes propres à la structure de la population étudiée (polymorphisme, dimorphisme, juxtaposition des plusieurs stades de croissance) ou des phénomènes d'ordre mécanique intervenus au moment de la fossilisation (tri, condensation, remaniement).

II. IMATÉRIELS ET MÉTHODES

2.1. Matériels

Les matériels étudiés proviennent des carrières d'Ambatolafia albien dans la Commune de Bekipay du Bassin de Mahajanga (Fig.1). Il sont très abondant dans la couche d'argile gréseuse glauconieuse de couleur grise verdâtre

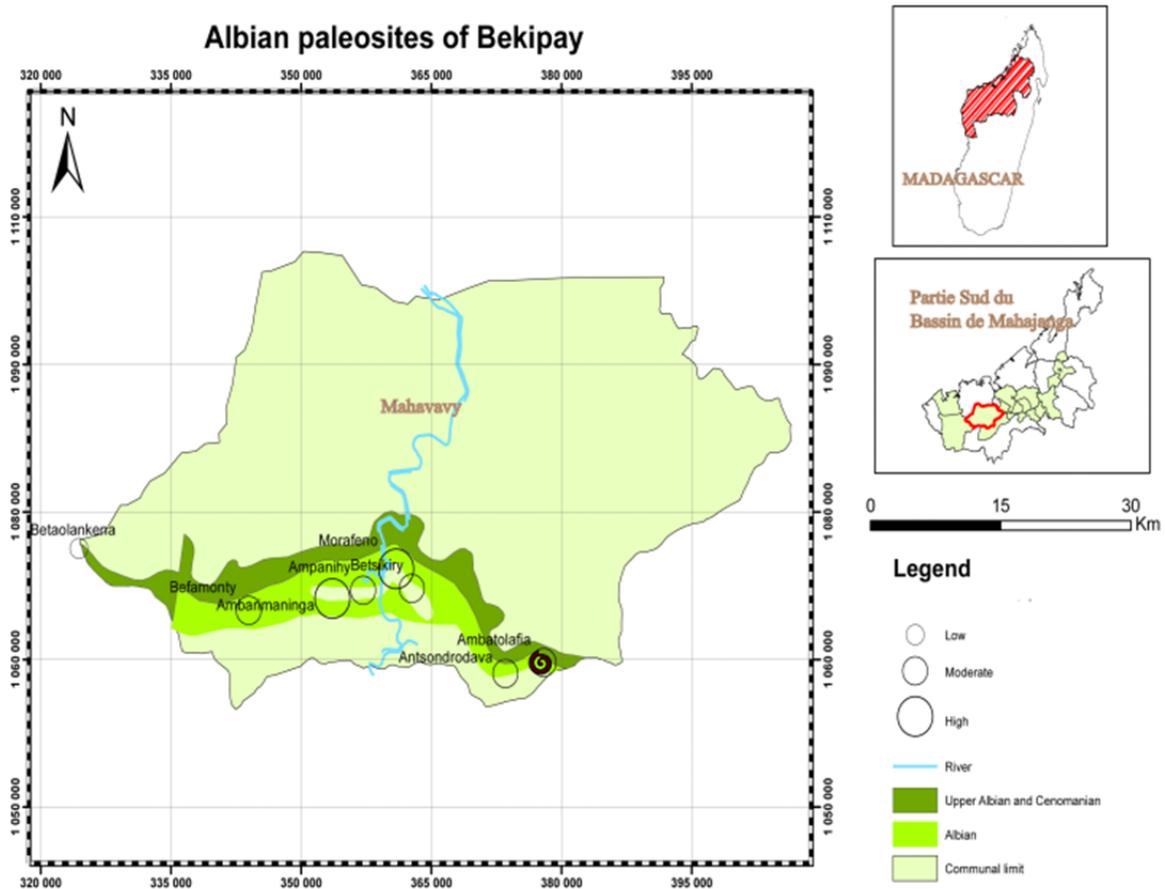


Figure 1. Localisation du site fossilifère d'Ambatolafia

La récolte a été faite au cours d'une expédition en 2004 par l'Auteur. 159 spécimens (Fig.2) codés AMBCL001 - AMBCL159 en bon état de conservation et nacrés sont actuellement déposés dans le laboratoire de Paleontologie et de Biostratigraphie à l'Université d'Antananarivo dont 25 coquilles sont avec loge d'habitation. La position systématique des échantillons est la suivante:

Règne : ANIMALIA Linnaeus, 1758.
Embranchement : MOLLUSCA Linnaeus, 1758.
Classe : CEPHALOPODA Cuvier, 1797.
Ordre : AMMONOIDEA Zittel, 1884.
Sous ordre : AMMONITINA Hyatt, 1889.
Famille : CLEONICERATIDAE Whitehouse, 1926.
Genre : *Cleoniceras* Parona & Bonarelli, 1897



Figure 2. Echantillons de *Cleoniceras* choisis comme matériels d'étude

2.2. Methodes

Les caractères dimensionnels (Fig.3) sont mesurés à l'aide d'un pied à coulisse. Les échantillons doivent être en bon état, non déformés ni abîmés. Le diamètre D maximal représentatif de la taille de l'animal est mesuré au maximum de la dimension de la coquille; la hauteur H et l'épaisseur E du dernier tour correspondant à chaque diamètre sont aussi mesurés, ces variables

donnent une idée réelle de la forme du tour; le diamètre O de l'ombilic montre des variabilités d'ordre ontogénique et/ou spécifique.

Les indices par rapport au diamètre et le rapport épaisseur/hauteur sont calculés pour vérifier si les variations sont liées à la croissance ou d'autres facteurs. Leur histogramme permet de déceler un éventuel polymorphisme (courbe uni, bi ou polymodale).

La fluctuation du nombre de côtes par demi-tour (NC/2) en fonction du diamètre reflète les modifications de l'ornementation au cours de l'ontogénèse qui semble largement dépendre des variations de la densité costale. L'intensité et/ou la netteté des côtes sont des indices de l'interprétation du milieu de vie.

Des analyses statistiques uni, bi et multivariées sont effectuées pour tester l'homogénéité de ces variables; voir la prédominance d'un stade de croissance; connaître les liaisons pouvant exister entre deux caractères au cours de la croissance et du développement de l'individu. avoir une vue d'ensemble de la variation des caractères et repose sur des calculs matriciels. Il a été possible dans ce travail d'employer les méthodes d'analyse statistique grâce à des programmes de calcul «paleontological statistic» moyennant d'un ordinateur.

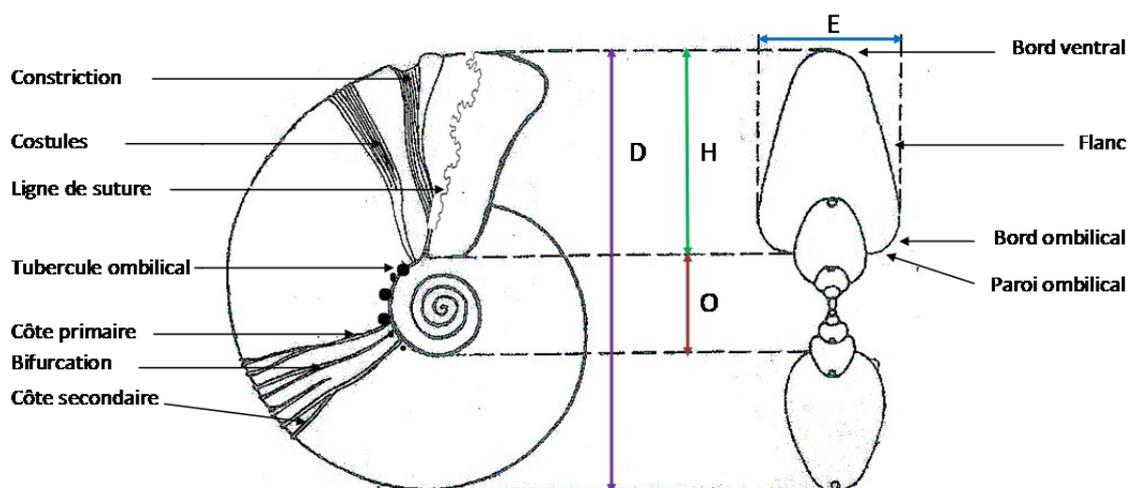


Figure 3. Caractères descriptifs et dimensionnels étudiés

III. RESULTATS

3.1. Analyse univariée

Chez les genres *Cleoniceras*, les histogrammes de fréquence (Fig.4), les paramètres statistiques des caractères dimensionnels et des indices (Tab.I) constituent les résultats obtenus lors de l'analyse univariée.

Tableau I: Paramètres statistiques des caractères et des indices

	min	max	m	var	e-t	ca	cv
D (mm)	12,00	180,00	60,84	1290,78	35,93	1,21	0,59
H (mm)	5,42	94,60	28,93	326,82	18,08	1,29	0,63
E (mm)	4,67	50,90	18,88	91,06	9,54	0,85	0,51
O (mm)	2,29	42,00	12,90	50,80	7,13	1,04	0,55
H/D	0,38	0,64	0,47	0,00	0,04	-0,03	0,09
E/D	0,24	0,43	0,32	0,00	0,04	0,48	0,13
O/D	0,11	0,35	0,22	0,00	0,05	0,65	0,23
E/H	0,44	1,00	0,70	0,02	0,14	0,64	0,20
NC/2	0,00	30,00	17,57	45,22	6,72	0,07	0,38
EIC	2,00	15,00	6,46	12,36	3,52	0,92	0,54

min : valeur minimale; max : valeur maximale; m : moyenne; var : variance; e-t : ecart-type; ca : coefficient d'asymetrie; cv : coefficient de variabilité

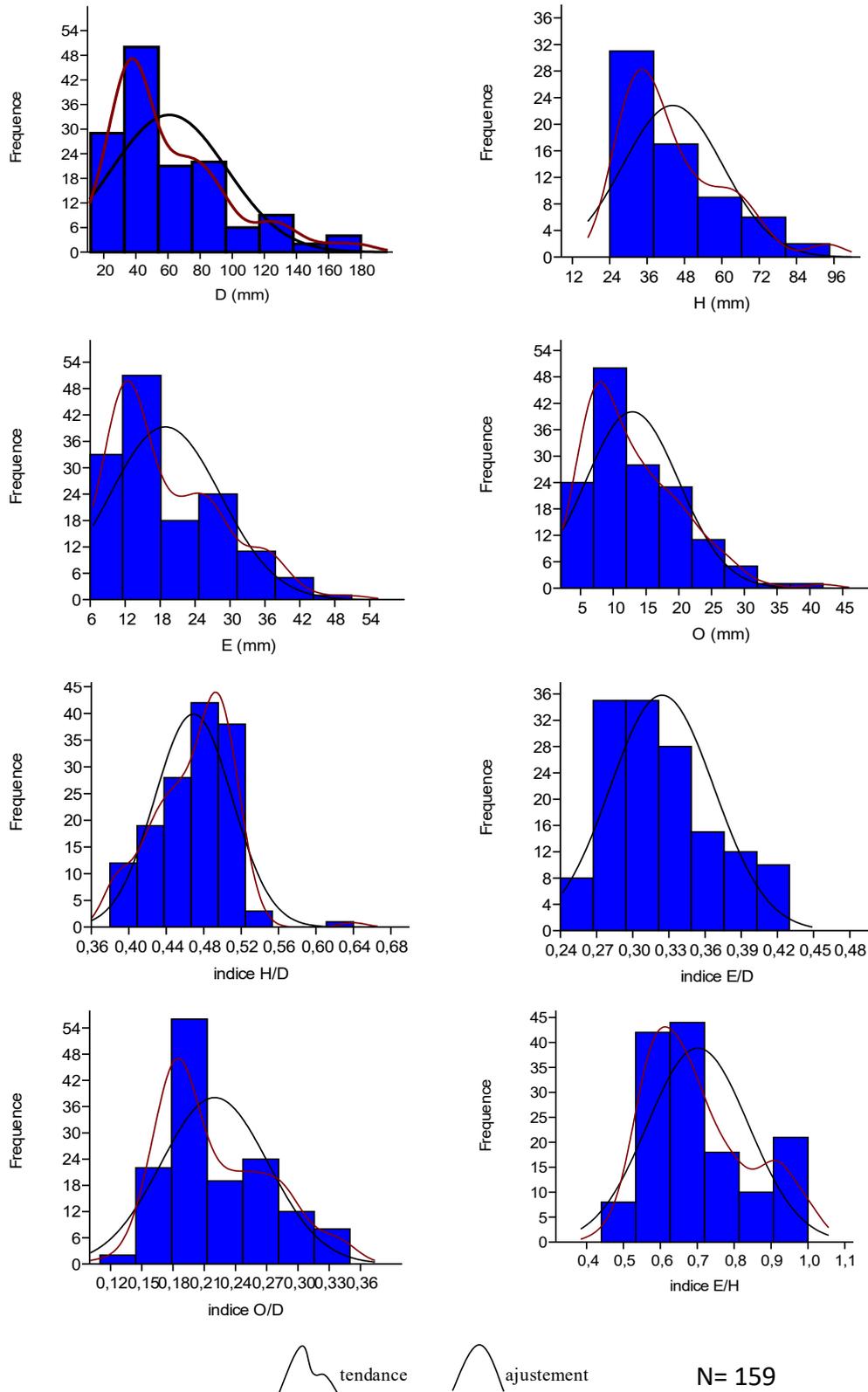


Figure 4. Histogrammes de fréquences des caractères dimensionnels et des indices

3.2. Analyse bivariée

La matrice de corrélation (Tab.II) et les diagrammes de dispersion (Fig.5 à 10) montrent les résultats d'analyse bivariée :

Tableau II: Matrice de corrélation des variables chez *Cleoniceras*

	D	H	E	O	H/D	E/D	O/D	E/H	NC/2	EIC
D	1									
H	0,989*	1								
E	0,969*	0,951*	1							
O	0,902*	0,843*	0,917*	1						
H/D	0,277*	0,392*	0,211*	-0,030	1					
E/D	-	-	-0,388	-0,367	-	1				
O/D	-0,281	-0,367	-0,180	0,089	-0,82**	0,607*	1			
E/H	-	-	-0,364	-0,239	-	0,908*	0,813*	1		
NC/2	-0,044	-0,066	0,052	0,073	0,023	-0,039	0,008	-0,052	1	
EIC	0,984*	0,974*	0,960*	0,895*	0,284	-	-0,286	-	-0,023	1

** . Corrélation hautement significative

. * . Corrélation significative

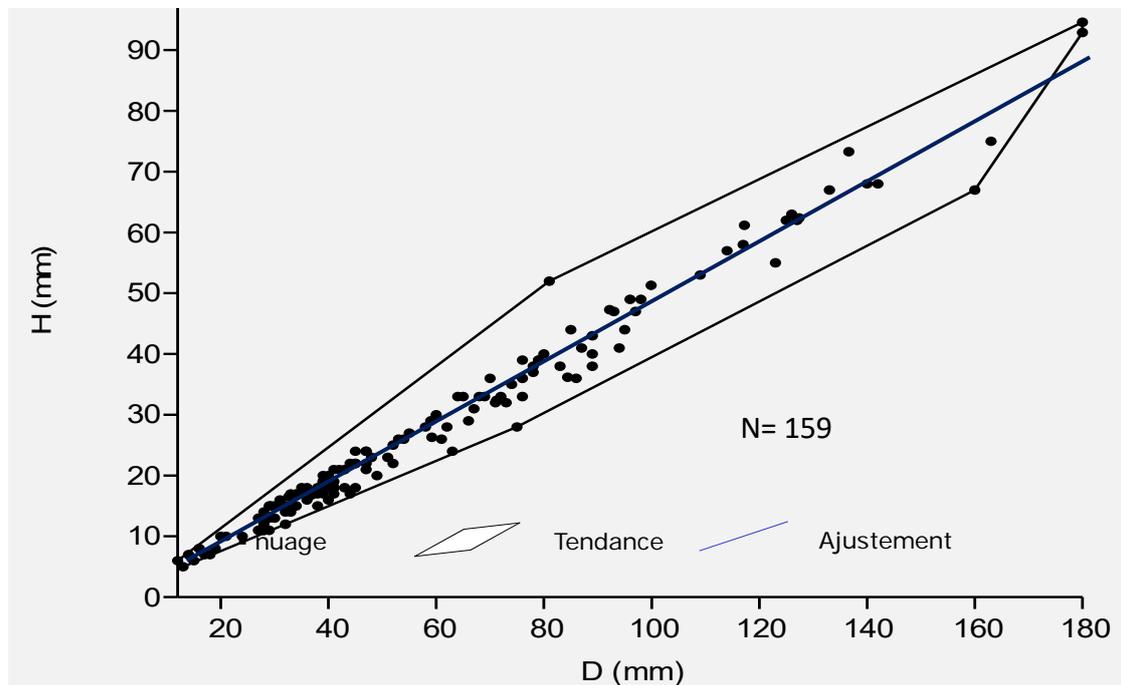


Figure 5. Variation de la hauteur en fonction du diamètre

$$H = 0,497D - 0,0025 \quad r = 0,989$$

La croissance de la hauteur est majorante. L'équation de la droite de regression

$H = 0,4813D - 0.0025$ est proche d'une équation d'isométrie. La dispersion des nuages des points sur la droite de regression est normale.

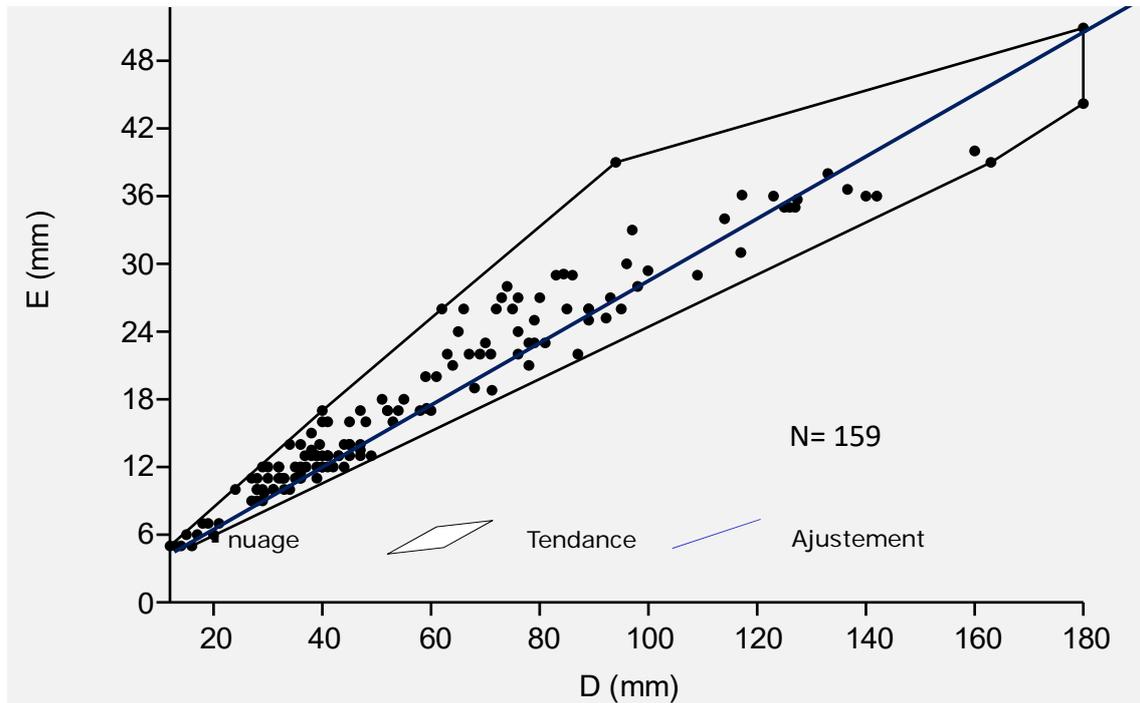


Figure 6. Variation de l'épaisseur en fonction du diamètre

$$E = 0,257D + 3,208 \quad r = 0,969$$

La croissance de l'épaisseur présente une disharmonie minorante bien marquée, l'équation est $E = 0,257D + 3,208$ où le coefficient de corrélation $r = 0,969$. La corrélation entre les deux caractères est moins forte que pour la taille et la hauteur, la dispersion relative des nuages est plus importante.

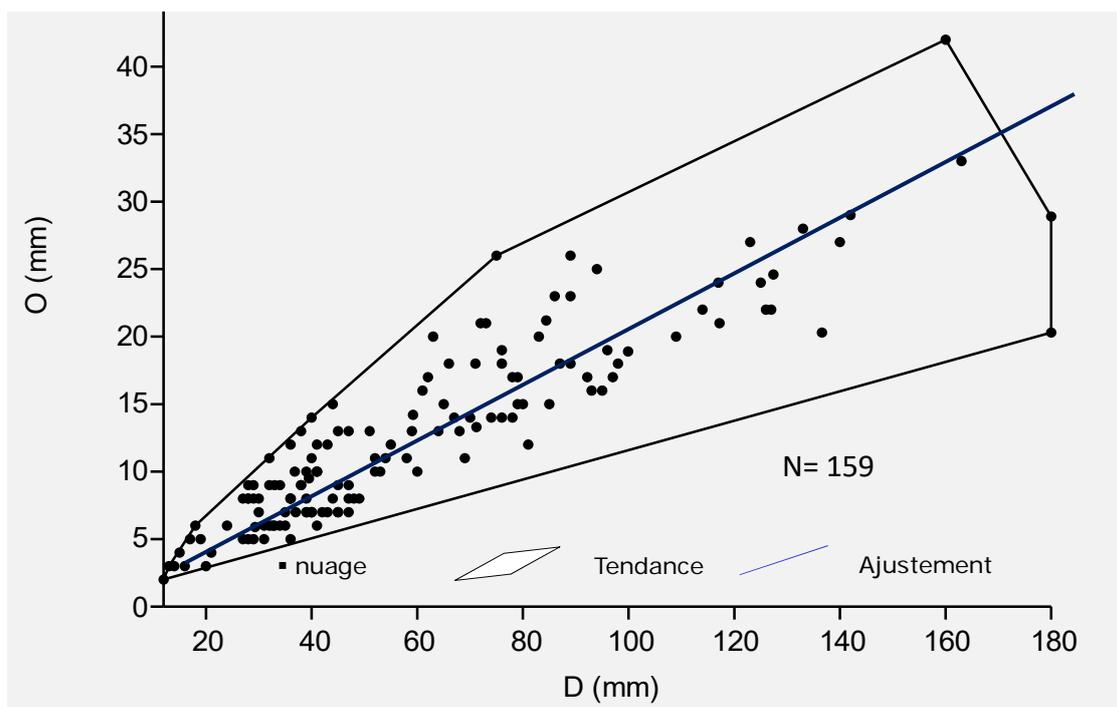


Figure 7. Variation de l'ombilic en fonction du diamètre

$$O = 0,179D + 2,002 \quad r = 0,902$$

L'ombilic présente une disharmonie très légèrement minorante, $O = 0,179D + 2,002$ Une légère rupture de pente a été également remarquée aux environs de $D = 100$ mm

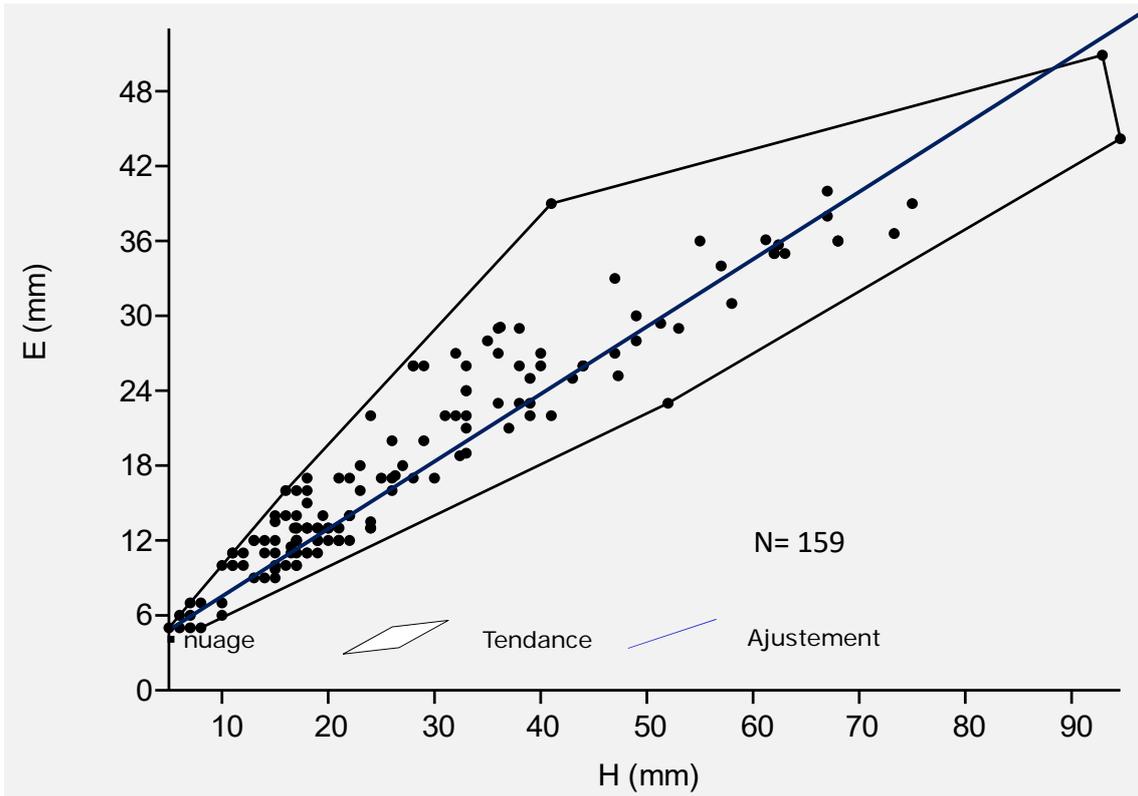


Figure 8.: Variation de l'épaisseur en fonction de la hauteur

$$E = 0,502H + 4,351 \quad r = 0,951$$

La variation de l'épaisseur en fonction de la hauteur présente une variabilité assez grande malgré une corrélation élevée $r = 0,951$. La hauteur augmente plus vite que l'épaisseur.

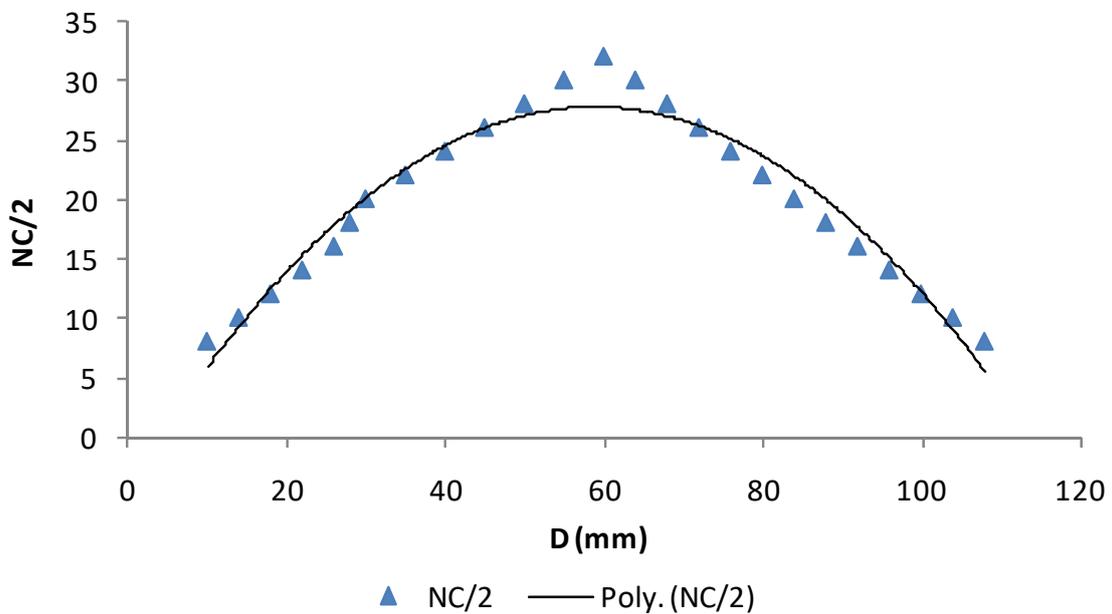


Figure 9. Variation de NC/2 en fonction de D

La costulation varie considérablement au cours du développement de l'individu et dans l'ensemble de la population. Par

demi-tour, les côtes externes varient de 8 à 30. Le nombre de côtes augmente jusqu'à un diamètre de 60 mm. Puis il diminue progressivement.

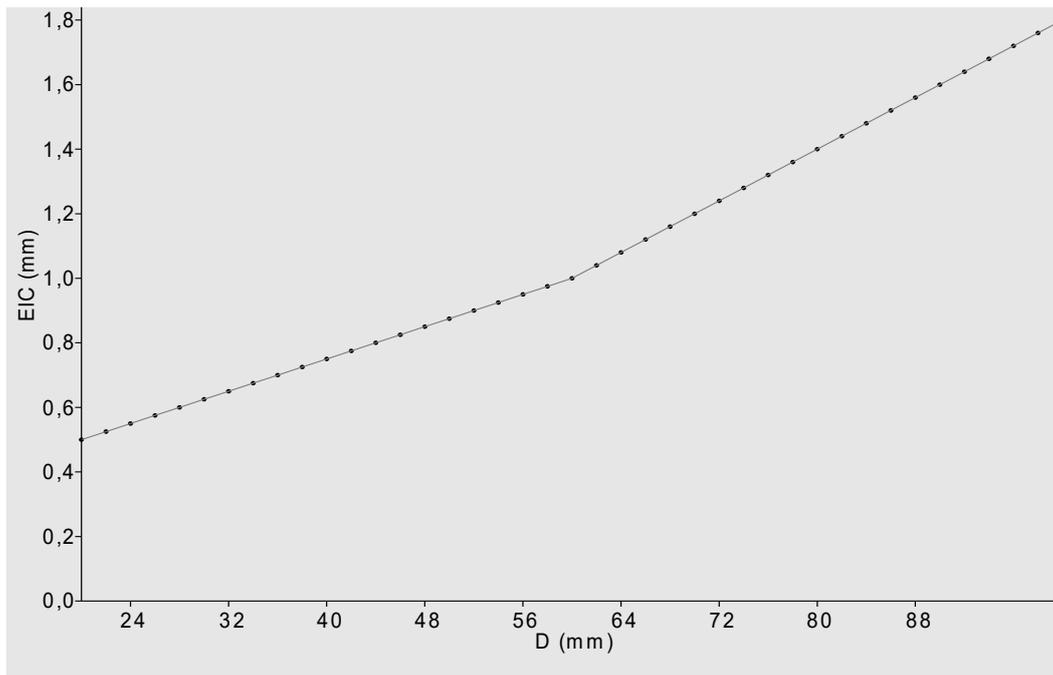


Figure 10. Variation de l'espace intercostal en fonction du diamètre

$D \leq 60$ mm, la tendance à l'augmentation des espaces intercostales est à peine marquée.

$D \geq 60$ mm, la tendance à l'augmentation des espaces intercostales est importante

3.3. Analyses multivariées

Analyse factorielle de correspondances

Les résultats obtenus (Tab.III) par l'analyse factorielle de correspondances (Fig.11) confirment les résultats des analyses précédentes.

Tableau III: AFC: les axes factoriels

Explication de la variance totale			
facteurs	Total	% de Variance	Cumulé %
1	5,767	57,666	57,666
2	2,427	24,265	81,931
3	1,021	10,211	92,142
4	0,534	5,343	97,485
5	0,177	1,772	99,257
6	0,038	0,376	99,633
7	0,021	0,207	99,839
8	0,009	0,092	99,932
9	0,006	0,063	99,995
10	0,001	0,005	100,000

Les trois premiers axes représentent 92,142 de la variance totale dont le premier extrait à lui seul 57,666. Celui-ci constitue le principal axe d'allongement du nuage des points. Dans le premier plan factoriel, le variable qui a une forte contribution est la costulation NC/2. L'ombilic intervient quelque peu avec une contribution à peine significative vers les valeurs négatives de l'axe

2.

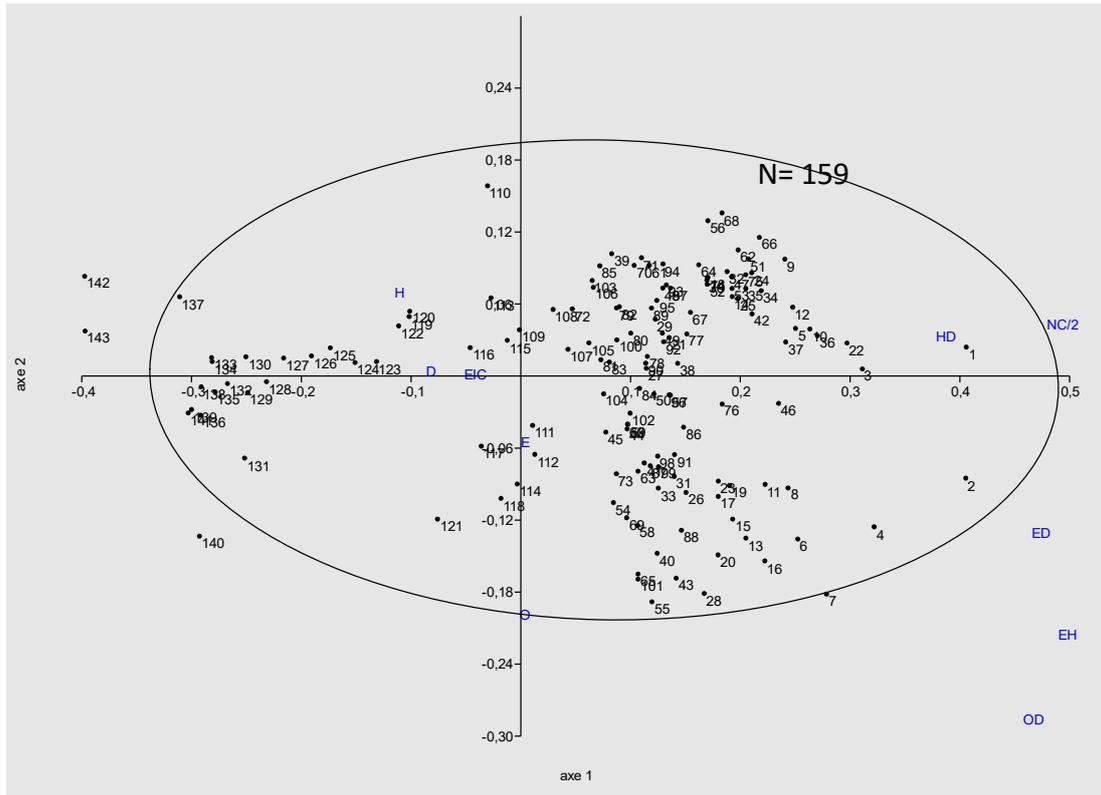


Figure 11. AFC: axes 1-2; nuage des points individus et variables

IV. DISCUSSIONS

Les paramètres statistiques des caractères dimensionnels et les histogrammes de fréquences obtenus lors de l'analyse univariée ont des implications ontogéniques [25]. La grande étendue de diamètre de 10mm à 180 mm est liée à une juxtaposition des stades de croissances différents. Les coefficients de variabilités élevés surtout au niveau de l'ombilic expliquent qu'au sein de *Cleoniceras* étudiés, la répartition suivant l'âge n'est pas équilibrée. Les individus de petite taille (phragmocônes = stades jeunes et adolescents) sont dominants, quelques coquilles sont les adultes avec loge d'habitation. Le coefficient d'asymétrie hautement significatif au niveau de diamètre, hauteur et ombilic indique des disharmonies de croissance entre ces divers variables en fonction des stades atteint. La dissymétrie implique la prédominance des mesures effectuées sur les phragmocônes de section épaisse moins haute ($E/D > 0,75$) par rapport à celle de loge d'habitation ($(E/D < 0,75)$).

Les histogrammes des caractères dimensionnels montrent des discontinuités qui sont liées à la présence des plusieurs stades ontogéniques et à la présence de la diversité taxonomique, il y a le mélange des individus jeunes et adultes d'espèces différentes. L'asymétrie des histogrammes de la hauteur et de l'ombilic est inversée. Cela signifie que les individus à hauteur faible ont l'ombilic large tandis que les individus à hauteur élevée ont l'ombilic étroit. Malgré cela, ces histogrammes sont ajustables en courbes normales, la population étudiée constitue un groupe homogène. Tous les individus du groupe appartiennent au genre *Cleoniceras*. Tout ceci explique que les variabilités des caractères mises en évidence au sein du genre *Cleoniceras* sont d'ordres ontogéniques et spécifiques.

La matrice de corrélation et les diagrammes de dispersion obtenus au cours de l'analyse bivariée ont des implications sur les stades du développement [26]. La matrice de corrélation souligne l'importance des liaisons entre caractères dimensionnels. Cela montre qu'au cours de la croissance, la hauteur, l'épaisseur et la largeur de l'ombilic augmentent avec la taille. La croissance de la hauteur majorante, proche d'une d'isométrie ($H = 0,4813D - 0,0025$) indique un même taux de croissance pour la taille et la hauteur, tout au moins jusqu'à un diamètre voisin de 100 mm, où il semble que la hauteur augmente moins vite. L'épaisseur présente une disharmonie minorante bien marquée. $E = 0,257D + 3,208$ $r = 0,969$. Elle augmente moins vite que le diamètre.

Alors, la corrélation entre ces deux caractères est évidemment moins forte que pour la taille et la hauteur. La dispersion relative de son nuage est plus importante. Ceci traduit la plus grande variabilité de l'épaisseur de la coquille et rejoint les observations qualitatives qui montrent que les taux de croissance en épaisseur ont été très divers tant pour un individu au cours de son développement que pour l'ensemble des spécimens. L'ombilic présente une disharmonie très légèrement minorante, $0 = 0,179D + 2,002$ $r = 0,902$, le taux de croissance de l'ombilic est inversement proportionnel à celui de la hauteur. La dispersion de nuage des points surtout entre 40 mm à 100 mm de diamètre traduisant une grande variabilité de ce caractère au cours de l'ontogénèse. Une légère rupture de pente a été également remarquée aux environs de $D = 100$ mm correspondant à une ouverture de l'ombilic qui coïncide dans la plupart des cas avec la fin du phragmocône. L'ombilic très étroit dans les stades jeunes semble s'élargir à l'apparition de la loge d'habitation. La variation de l'épaisseur en fonction de la hauteur présente une variabilité assez grande malgré une corrélation élevée $r = 0,951$. La hauteur augmente plus vite que l'épaisseur. La corrélation significative ($r = -0,509$) négative de l'indice avec le diamètre indique une certaine dépendance de la forme vis-à-vis de la taille. En effet, le long des trois premiers tours, la section garde la forme ellipsoïdale par l'élargissement considérable de l'épaisseur par rapport à la hauteur. Le long du quatrième tour, la croissance de la hauteur est rapide. La section acquiert sa forme ovale d'abord, puis son ogivale.

Les résultats de l'analyse bivariée confirment les résultats de l'analyse univariée. Le genre *Cleoniceras* subissent une multitude de variations de caractères dimensionnels de la coquille au cours de son développement. Les variations sont aussi d'ordres ontogéniques et spécifiques

Le tableau de variance et les axes factoriels obtenues au cours des analyses multivariées ont conduit aux explications sur le poids de chaque variable dimensionnelles. Le premier axe factoriel totalisant 57,66% de la variance, reflète que les caractères dimensionnels sont très liés à la croissance : la hauteur, l'épaisseur des tours et le diamètre de l'ombilic varient avec la taille. Au contraire l'ornementation serait indépendante de la croissance. De plus, le facteur fourni par la variable NC/2 (nombre de côtes par demi-tour) a le poids le plus élevé, ce caractère a permis de distinguer les différents stades de croissance des individus. Ainsi, l'ornementation a été utilisée comme une variable de diversification des espèces d'autant que dans la deuxième composante regroupant 20.5% de la variance. En fait, au cours du tri des différents morphotypes par le seul examen morphologique, la taille des individus et leur ornementation sont les caractères que l'œil apprécie en premier.

Les résultats de l'analyse multivariée ont confirmés l'existence de plusieurs morphologies de différents stades de développement chez les ammonites [27] (dimorphisme, polymorphisme, juxtaposition des plusieurs stades des croissances)

V. CONCLUSION

L'analyse de la variabilité de la population de *Cleoniceras* d'Ambatolafia permet de conclure à l'homogénéité de celle-ci quant aux caractères considérés et malgré la variabilité dont l'épaisseur est principalement à l'origine ainsi qu'un mélange de différents stades de croissance. Bref, la connaissance des stades successifs réalisés par *Cleoniceras* au cours de son développement doit permettre de dégager quelques renseignements sur son ontogénie, sa diversité et son environnement. Pour le développement ontogénique, *Cleoniceras* embryonnaires sont épais et lisses ; ils se comportent donc comme la plupart des ammonites. Les jeunes sont exclusivement costulés ; les adolescents présentent des traces de tubercules ombilicaux. Ces ornements disparaissent dans l'ordre de leur apparition et les séniles redeviennent finalement lisse.

Le site fossilifère d'Ambatolafia renferme encore beaucoup d'ammonites associées avec *Cleoniceras* comme *Douvilleiceras*, *Desmoceras*, *Phylloceras*, *Silesites* dont leurs variabilités feront l'objet d'autres articles.

REMERCIEMENT

L'Auteur tient à remercier tous ceux qui ont contribué de loin ou de près à la publication de cet article surtout l'équipe des Editeurs du journal IJPSAT.

REFERENCES

- [1] M. Collignon, «Recherches sur les Faunes albiennes de Madagascar I, L'Albien d'Ambarimanga», Annales, Géologique du Service des Mines Madagascar, **16**: 1-128, 22 plates, 1949.
- [2] M. Collignon, «Recherches sur les Faunes albiennes de Madagascar III, L'Albien de Komihavitra, (Circle de Soalala)», Annales Géologique du Service des Mines Madagascar, **17**: 21-54, 8pls, 1950a.

- [3] M. Collignon, «Recherches sur les Faunes albiennes de Madagascar IV, L'Albien de Mokohara, (Circle de Soalala)», Annales Géologique du Service des Mines Madagascar., 17: 1-85 5 pls, 1950b.
- [4] M. Collignon, «Atlas des fossiles caracteristiques de Madagascar (Ammonites)», Fasc. X, Albien, Republique Malgache, Service Geologique, Tananarive xv+184 pp, 317 pls (figs: 1036-1346), 1963.
- [5] H. Besairie, M. Collignon, «Geologie de Madagascar I, les terrains sedimentaires», Ann. Geol. Madagascar 35: 1-463m 1971.
- [6] W. Kennedy, H. Klinger, «Cretaceous faunas from Zululand and Natal, South Africa. The Santonian-Campanian ammonite genus *Eulophoceras* Hyatt, 1903», // African Natural History, Vol. 8: 30-54, 2012.
- [7] F. Whitehouse, «The Cretaceous Ammonoidea of eastern Australia», Queensl. Mus, Mem 8 (3) : 195-242, 1926.
- [8] R. Henderson, «Late Albian ammonites from the northern territory, Australia», Alcheringa, 14: 110 - 148, 1990.
- [9] A. D'Orbigny, «Paléontologie française. Description zoologique et géologique de tous les animaux mollusques et rayonnés fossiles de la France», Terrain Crétacés, p.662. Masson éd, Paris, 1841.
- [10] E. Hitzel, «Sur les fossiles de l'étage Albien recueillis par M.A. Guebhard dans la region d'Escragnolles», Soc, Geol, France, bull (4) 2: 874 - 880, 1905.
- [11] C. Jacob, «Etudes paleontologiques et stratigraphiques sur la partie moyenne des terrains cretaces dans les Alpes françaises et les regions voisines», Univ, Grenoble, Fac. Sci, Tav. Lab, Geol, 8 (2): 280 - 590, 1907.
- [12] I. Mikhailova, «The ontogeny of four species of the genus *Cleoniceras* Parona and Bonarelli (Hoplitaceae, Ammonoidea)», Bull, Moscow Univ, Ser, Geo., no.3:45-57. [in Russian], pdf, 1973.
- [13] H. Owen, «The ammonite zonal sequence and ammonite taxonomy in the *Douvilleiceras mammillatum* Superzone (Lower Albian) in Europe», Br, Mus (nat. Hist), Bull. Geol, 44 (3): 177 - 231, 1988.
- [14] R. Imlay, «Early Cretaceous (Albian) Ammonites from the Chitina Valley and Talkeetna Mountains, Alaska», U.S.Geol. Surv. Prof. Paper, 354-D:87 -114, 1960.
- [15] A. Alabushev, «Distinctive feature of the morphology of the North Pacific *Cleoniceras* representatives and their place in the system of the Albian ammonites (Hoplititae)», Paleontol.J. 21(2): 128-130, 1987.
- [16] W. Souza Lima, P. Bengston, «The Lower Albian Ammonite *Cleoniceras* from the Sergipe Basin, Brazil», Simp. 5. Cretaceo Brasil, Bol : 583-589, 1999
- [17] S. Lucas, «Some Lower Cretaceous (Albian) ammonites from the Little Hatched Mountains, Southeastern New Mexico», New Mexico Museum of Natural History and Science, Bulletin, Albuquerque, 16: 91-95, 2000.
- [18] C. Riccardi, F. Medina, «The Beudanticeratinae and Cleoniceratinae (Ammonitida) from the lower Albian of Patagonia», Revue Paleobiol., Geneve. 21 : 291-351, 2002.
- [19] S. Kiel, «New and little-known gastropods from the Albian of the Mahajanga Basin, northwestern Madagascar». Journal of Paleontology 80, 455-476, 2006.
- [20] R. Rakotonimanana, «Biostratigraphie des macrofossiles d'invertébrés de l'Albien d'Ambatolafia, Bassin de Mahajanga». Thesis, Departement de Paleontologie et d'Anthropologie Biologique, Universite d'Antanarivo, Madagascar. Viii+83 pp. 8 pls, 2006.
- [21] Y. Zakharov, K. Tanabe, S. Yasunari, P. Safronov, O. Smyshlyayeva; S. Dril, «Early Albian marine environments in Madagascar: An integrated approach based on oxygen, carbon and strontium isotopic data», Cretaceous Research. 58: 29-41, 2016.
- [22] C. Parona, G. Bonarelli, «Fossili Albiani d'Escragnolles, del Nizzardo e della Liguria occidentale», Palaeontogr. Ital., 2 : 53-112, 1897.

- [23] R. Rakotonimanana, «Ontogenese et phylogenese du genre *Cleoniceras* de l'Albien du Sud du Bassin de Mahajanga», Thesis Ecole Doctorale Sciences de la Terre et de l'Evolution, Universite d'Antananarivo, Madagascar. 119p, 8pls. Tables, 2016.
- [24] A. Saveliev, «Lower Albian ammonites of Mangyschlak, their phylogeny and their significance for the zonal stratigraphy of the Albian of southern SSSR (superzone of *Cleoniceras mangyschlakense*)», Nedra. St. Petersburg : 203p, 1992.
- [25] C. Klein, N. Landman, «Intraspecific variation through ontogeny in late Cretaceous ammonites», book, New York, NY, American Museum of Natural History, 2019.
- [26] A. Ivanov, «Variability of the ontogenetic rates in ammonites and general significance of this phenomenon», *Paleontol. Obozreni*, no. 5:3–7, 1945b.
- [27] P. Courville, C. Crônier, «Les hétérochronies du développement: un outil pour l'étude de la variabilité et des relations phylétiques? Exemple de *Nigericeras*, Ammonitina du Crétacé supérieur africain», *C. R. Palevol.*, vol. 2, pp. 535–546; 2003.