

Evolution du déroulement - Passage du stade criocératique au stade subaspino-cératique ou protacriocératique - chez certaines populations d'ammonites hétéromorphes de l'Hauterivien moyen (zones à *Nodosoplicatum* et à Sayni).

P. ROPOLO*
M. SALOMON*

RESUME

La découverte au sein de l'Hauterivien moyen du Bassin Vocontien, (Curnier - Buis-Les-Baronnies, Drôme - zone à *Nodosoplicatum*), d'une ammonite hétéromorphe *Crioceratites curnieri*, ROPOLO 1991, présentant un enroulement à tendance elliptique, l'amorce d'une hampe et d'une crosse brève, nous a permis de nous interroger dans un récent article. (ROPOLO, 1991), sur un phénomène évolutif de première importance, peu connu jusqu'ici : l'acquisition à partir d'un schéma criocératique d'un déroulement de type aspinocératique.

De nouvelles récoltes dans le gisement de Curnier précédemment décrit, nous donnent aujourd'hui la possibilité de préciser toutes les étapes de cette évolution.

Les coupures taxonomiques pratiquées par les auteurs au sein des genres d'Ammonoidea : *Crioceratites* LEVEILLE 1837 - *Acrioceras*, HYATT 1900 - *Aspinoceras* ANDERSON 1938 et leurs dérivés des temps hauteriviens, sont discutées et si nécessaire, redéfinies.

ABSTRACT

Whorl evolution and transition from crioceratic to subaspino-ceratic or protacrioceratic stage inside some Middle-Hauterivian heteromorphic ammonites populations (*Nodosoplicatum* - Sayni zones).

The discovery in the Middle-Hauterivian of Vocontian-Basin, (Curnier - Buis-les-Baronnies, Drôme, South of France - *Nodosoplicatum* zone), of an heteromorphic ammonite : *Crioceratites curnieri*, ROPOLO 1991, showing a tripartite structure tendency, allowed us, in a recent issue, to question ourselves about a yet not well known phenomenon : The acquisition of an aspinoceratic involution with shaft and hook, from a Crioceratic scheme.

New investigations in the Curnier deposit described before, give us the possibility to clarify each stage of this evolution. Authors' taxonomic cuts are discussed and a new definition is given, if necessary, inside the following Ammonoidea genera : *Crioceratites*, LEVEILLE 1837 - *Acrioceras*, HYATT 1900 - *Aspinoceras*, ANDERSON 1938, with their relatives during Hauterivian Period.

MOTS CLES : Hauterivien-moyen, Bassin vocontien, enroulement criocératique, Enroulement aspinocératique, Evolution.
KEY WORDS : Middle-Hauterivian, Vocontian Basin, *Crioceratites* involution, *Aspinoceratic* involution, Evolution.

* CENTRE D'ETUDES MEDITERRANEENNES - M. H. N. 60 Bd Riso, 06300 - NICE.

I - AVANT-PROPOS ET HISTORIQUE

Le classement systématique des ammonites repose depuis d'ORBIGNY sur un certain nombre d' "à priori", le premier étant leur enroulement.

Est considérée comme "normale" l'involution de la plupart des ammonites à tours jointifs : spirale s'enroulant dans un même plan.

Lorsque les tours se disjoignent ou se redressent pour former une hampe ou une crosse, ont un enroulement turriliticône dans un axe différent du dernier tour, ou bien deviennent hamuliniformes, on parle d' "Hétéromorphie" considérée par certains auteurs comme une aberration évolutive, un "dérèglement de la lignée", voire une "dégénérescence".

C'est oublier que les Céphalopodes les plus primitifs Nautiloïdes ou Ammonoïdes possédaient à l'origine une coquille droite ou faiblement arquée de type orthocône, et que l'histoire de leur évolution est jalonnée du Jurassique au Crétacé, d'étapes de déroulement ou de re-enroulement.

Des schémas d'enroulement a découlé une classification par genres ou par familles, essentiellement basée sur une conception typologique, ne tenant aucun compte de deux aspects fondamentaux de l'ontogénie, que l'on commence à peine à entrevoir :

- le polymorphisme intraspécifique,
- le dimorphisme sexuel.

(Ces deux manifestations n'étant pas forcément, d'ailleurs, indépendantes l'une de l'autre).

Le premier à avoir établi des coupures génériques parmi les ammonites hétéromorphes, est d'ORBIGNY qui, en 1840, dans une classification strictement morphologique, distingue à côté du genre *Crioceratites* créé par LEVEILLE en 1837, les genres *Ancyloceras*, *Toxoceras*, *Ptyhoceras*, et en 1851, *Heteroceras* et *Hamulina*.

Cette façon de voir n'est pas partagée par tous, en particulier en ce qui concerne la validité des genres *Crioceratites* et *Ancyloceras*, les seuls dont nous nous occuperons ici.

En 1851, dans son "Catalogue descriptif des *Ancyloceras*" ASTIER écrivait :

..."J'ai rencontré à Anglès (sic) et à Cheiron (Basses-Alpes), des échantillons du *Crioceras duvalii* dont le dernier tour se projette en une ligne arquée comme dans les *Ancyloceras dilatatus* et *ornatus* de M. d'Orbigny. J'ai aussi d'Anglès, plusieurs échantillons du *Crioceras Villersianus* avec leur prolongement bien marqué, et M. Panescorse, agent-voyer à Draguignan, m'a communiqué un échantillon de la même espèce trouvé par lui à Aiglun, (Var), dont le dernier tour, à son extrémité, est presque droit."

A partir des observations faites sur ces espèces, il concluait ensuite :

..."Ne pourrait-on pas tirer de cette induction que les *Crioceras* ne sont que des *Ancyloceras* incomplets ou que les *Ancyloceras* ne sont que des *Crioceras* complets et que les deux genres n'en font réellement qu'un ?"

Très rapidement, BAYLE et COQUAND, (1851 p. 34), OOSTER (1861), et PICTET (1861 p. 25) partageant ce point de vue. Ce dernier va toutefois changer d'opinion, après avoir découvert un *Crioceras duvalii*, (en réalité un *Crioceratites nolani*, sensu KILIAN), dont la partie buccale est entièrement conservée. Dès lors, le genre *Crioceras* prévaut sur le genre *Ancyloceras*. NEUMAYR, NEUMAYR et UHLIG (1881-1883), HAUG (1889), SARASIN et SCHÖNDELMEYER (1901-1902), se basant sur les principes de la nomenclature, donnent la préférence au terme le plus ancien et appellent *Crioceras* toutes les formes spiralées ou tripartites.

Selon SARASIN, il faut réunir sous une même dénomination générique, les espèces présentant :

..."des tours disjoints avec un enroulement qui peut être tantôt criocératique, tantôt ancylocératique..."

La notion de genre ainsi conçue, s'étend à tous les groupes distincts comprenant chacun un ensemble de formes plus spécialement voisines.

Pour établir une nouvelle classification plus rationnelle, Sarasin prône l'ornementation, en particulier celle des premiers tours de la coquille, comme critère de base. Mais il ne rejette pas l'enroulement qui lui paraît avoir un rôle à jouer, comme critère d'importance secondaire.

SPATH, en 1924, pense lui aussi que les formes criocératiques et aspinocératiques doivent être rangées dans un même genre : (*Hoplocrioceras*).

ROMAN (1938), penche pour l'adoption du terme imprécis de "forme" : forme *Crioceras*, *Ancyloceras*, etc..., car, dit-il :

..."L'unique étude de l'allure du déroulement conduit à des erreurs manifestes, erreurs aggravées encore par les phénomènes de convergence..."

Peu à peu cependant, le genre *Ancyloceras* émendé s'est différencié du genre *Crioceras*.

WRIGHT, en 1952, fait des *Crioceratidae* et des *Ancyloceratidae* deux super-familles bien distinctes.

SARKAR, en 1955, admet six types d'enroulements : les types

- subcriocératique, pour les taxons dont la dernière partie de la coquille tend à se dérouler ;
- criocératique proprement dit ;
- toxocératique, exagération du précédent ;
- aspinocératique, extrêmement difficile, selon lui, à séparer nettement de l'enroulement criocératique ;
- ancylocératique, avec comme variété l'enroulement acriocératique ne différant du précédent que par la taille des coquilles.

Quant au genre *Acrioceras* créé par HYATT en 1900, l'auteur indien le subdivise en :

- (1) - Formes à enroulement acriocératique et côtes principales tuberculées : *Acrioceras s. str.*
- (2) - Formes à enroulement acriocératique, côtes principales non tuberculées, ou bien pas de côtes principales, crosse hamuliniforme : *Paraspinoceras emend.*
- (3) - Formes à enroulement aspinocératique, côtes principales non tuberculées ou pas de côtes principales : *Aspinoceras*.
- (4) - Formes à enroulement aspinocératique, côtes principales tuberculées : *Protacrioceras*.

II - DISCUSSION

A partir de cette classification, SARKAR établit les genres, les sous-genres, les espèces, les sous-espèces.

Cette manière de voir désormais communément admise, aboutit à une tendance pulvérisatrice inquiétante. Méconnaissant le niveau stratigraphique exact des échantillons sur lesquels il base sa classification, SARKAR crée des coupures en fonction de critères purement morphologiques. A la moindre variation intraspécifique, au moindre changement de déroulement, il propose une nouvelle espèce.

S'il s'interroge quelquefois sur la curieuse identité d'ornementation entre des ammonites à coquille spiralee et d'autres à coquille tripartite, il n'en tire aucune conclusion, ni même ne se penche sur le problème des analogies de sutures.

Pour lui, la forme elliptique issue de la forme spiralee correspond au départ d'un nouveau type de déroulement qui, lui-même, engendrera de nouveaux phylums avec hampe et crosse.

..."tout se passe comme si l'enroulement criocératique avait donné naissance à deux rameaux évolutifs, morphologiquement parlant, conduisant l'un au type toxocératique, l'autre au type ancylocératique, peut-être par l'intermédiaire du type aspinocératique..."

De nombreux auteurs contemporains n'ont pas partagé le point de vue de SARKAR et ont pressenti le caractère quelque peu artificiel de cette classification, dont l'origine remonte à d'ORBIGNY. RAWSON (1975) suggère un possible dimorphisme entre *Tes Ancyloceratidae* : *Aspinoceras*, *Acrioceras*, *Ancyloceras* et les *Crioceratitidae*. THOMEL (1981) constate des similitudes entre *Emericiceras ottohaasi* (Sarkar) et *Acrioceras tabarelli* (Astier), entre *Crioceratites duvali* (LEVEILLE) et *Paraspinoceras dilatatum* d'ORBIGNY. A propos des ressemblances entre les formes aspinocératiques / acriocératiques, KAKABADZE, se référant aux vues de RAWSON, parle de "proximité phylogénétique", plutôt que de dimorphisme. THOMEL, quelques années plus tard (THOMEL et al., 1987), s'inquiète de : "...la pulvérisation manifestement excessive et anarchique des coupures spécifiques...". Tandis qu'AVRAM (1990 - Communication orale personnelle) s'interroge sur les critères de classification. Enfin, tout récemment, KLINGER et KENNEDY établissent la parenté de deux formes dimorphes du Barrémien supérieur d'Afrique du Sud : *Acrioceras zulu* (KLINGER - 1990) et *Crioceratites yrigoyeni* (LEANZA - 1970) et se prononcent pour une réunion des deux sous-familles *Crioceratitinae* et *Ancyloceratinae* : "...there is no justification for maintaining *Paracrioceras*, *Emericiceras*,

or *Cryptocrioceras* separate from each other or from *Crioceratites* s. s. ; neither is separation into two sub-families *Ancyloceratitinae* and *Crioceratitinae*, (as here reluctantly employed for taxonomic "tidines") justifiable..."

Il semble maintenant évident que la conception typologique de l'espèce soit inadéquate et dépassée. Poussée à l'extrême, elle aboutit à la création d'une espèce nouvelle toutes les fois qu'un individu présente des différences avec un holotype précédemment défini.

Préférable paraît être une conception plus biologique prenant en compte les importants phénomènes polymorphiques, c'est-à-dire l'existence au sein d'une même population interféconde de morphes présentant des variations plus ou moins discontinues de caractères, le plus souvent qualitatifs.

Il en est de même pour la notion de genre. Le *Traité International de Paléontologie* (ARKELL, KUNNEL, WRIGHT, 1957) et la seconde édition de ce *Traité* (DONOVAN, CALLOMON et HOWARTH 1980) se basent surtout sur la morphologie des coquilles et ne tiennent pas compte des entités phylétiques ni des dimorphismes. Il n'est aucunement question d'évolution adaptative ni de polymorphisme intraspécifique. Selon la conception de Sarkar, la systématique actuelle continue à classer les genres en fonction du déroulement. L'exemple du couple dimorphe *Crioceratites yrigoyeni* (LEANZA) - *Acrioceras zulu* (KLINGER) trouve son équivalence chez *Lytocrioceras jauberti* (ASTIER), du Barrémien inférieur, zone à *Hugii*. Ce taxon qui vient d'être révisé par DELANOY et POU-PON, se rencontre sous deux formes différentes. Le macroconche a une involution criocératique avec hypermorphose, tandis que le microconche est tripartite, avec hampe et retour de crosse. Classer ces morphes en fonction de leur mode d'enroulement revient à situer la même espèce dans deux genres différents.

Que dire enfin, des formes intermédiaires, dites "atypiques" ou "aberrantes", trop fréquentes pour être considérées comme monstrueuses ? Chez elles, comme le dit Thomel (G. THOMEL et al., 1987), le type aspinocératique est à peine ébauché. C'est le cas de *Crioceratites gignouxii* et de *Protacrioceras oosteri* (SARKAR - 1955), rattachés tant bien que mal à l'un ou l'autre genre selon leur stade d'évolution. Une autre étude de DELANOY et al. (1991) sur *Moutoniceras nodosum* d'ORBIGNY, du Barrémien inférieur, semble donner la solution. Une modélisation mathématique sophistiquée basée sur les travaux récents de OKAMOTO (1985) - SAVAZZI (1990), mais aussi, en ce qui concerne la spirale, sur ceux de RAUP et CHAMBERLAIN (1967), une estimation du potentiel de flottabilité, leur permettent de décrire les diverses attitudes de vie adoptées par cette ammonite durant sa croissance,

avec une évolution et un déplacement du centre de poussée, (centre de gravité du volume d'eau), et du centre de masse, (centre de gravité de la chambre d'habitation). Les divers changements d'orientation de la coquille ainsi obtenus correspondent chacun à un schéma d'enroulement caractéristique, de la forme criocératique à la forme aspinocératique, voire ancylocératique. Chaque schéma est une étape de l'ontogénie de l'animal.

Nous avons eu la chance de rencontrer ces "formes intermédiaires", en nombre relativement élevé, dans les bancs hauteriviens de Curnier (Drôme) - zones à *Nodosoplicatum* et à Sayni. Grâce à la bienveillante coopération de R. GONNET qui nous a ouvert ses magnifiques collections et conduit sur le terrain, nous avons pu acquérir la certitude qu'en domaine vocontien, on pouvait retrouver toujours dans les mêmes niveaux, tous les types successifs de développement des ammonites hétéromorphes, de la coquille spiralée à la coquille elliptique tripartite et nous avons pu ainsi constituer des séries évolutives-types.

III - ETUDE DU PROCESSUS DE DEROULEMENT

Les ammonites hétéromorphes du Crétacé constituent un matériel précieux pour l'étude des modifications de l'ontogénèse. Les genres ancestraux de ces Céphalopodes à formes multiples montrent d'abord une coquille droite, (*Bochianites*), ou légèrement arquée à spirale très ouverte, (*Protancyloceras*).

Les premiers Criocères *sensu-stricto*, sans doute issus du genre *Himantoceras* (THIEULOY - 1964) du Valanginien supérieur zones à *Trinodosum* et à *Callidiscus*, apparaissent dès l'Hauterivien basal, dans la zone à *Radiatus*, d'abord sous des formes rares, trituberculées, à enroulement plan-spiralé. Leur principal représentant, *Crioceratites nolani* (KILIAN - 1907) dont la longévité n'est plus à démontrer puisqu'on le rencontre encore dans certains gisements de l'Hauterivien supérieur et même du Barrémien inférieur, semble bien être le rameau duquel vont partir la plupart des espèces hétéromorphes.

Dans la zone à Loryi, on assiste à un épanouissement démographique du genre *Crioceratites*, particulièrement des espèces bituberculées qui atteignent leur période de fréquence maximale.

Dès la zone à *Nodosoplicatum* se produit chez certaines populations de Criocères une évolution explosive des formes due sans doute à des événements ponctuels qui restent à définir. Par voie de conséquence, une spéciation phylétique complexe se manifeste, facilitant selon toutes probabilités, la colonisation d'environnements nouveaux.

Dans un récent article, (ROPOLO - 1991), nous évoquons le statut particulier de *Crioceratites curnieri* (ROPOLO - 1991) dont l'épibole se situe en cette même zone et qui, présentant une tendance à une structure tripartite était en quelque sorte la charnière entre les coquilles à déroulement spiralé et celles à déroulement elliptique de type "*Subaspinoceras*" (THOMEL *et al.* - 1987). Nous mentionnons l'apparition de ces nouvelles formes tripartites avec une ornementation rigoureusement identique à celle de *C. Curnieri* et nous nous interrogeons sur la nature même de cette mutation, en envisageant deux hypothèses possibles :

- 1) - une modification graduelle de l'ontogénèse amenant l'épanouissement de coquilles à enroulement aspinocératique ;
- 2) - la manifestation brusque d'un dimorphisme.

En approfondissant nos recherches en domaine vocontien, nous avons pu constater après un strict repérage stratigraphique qu'à partir de la zone à *Nodosoplicatum*, la plupart des espèces hétéromorphes présentaient des variations polymorphiques importantes, variations portant essentiellement sur le déroulement. Ce phénomène que l'on croyait jusqu'ici chronologiquement plus tardif, se poursuit et s'accroît dans la zone à Sayni et dans l'Hauterivien supérieur.

De façon générale, on note chez la plupart des ammonites bi/ou trituberculées une tendance à l'acquisition d'une involution elliptique, tendance qui se manifeste :

- soit par un desserrement de plus en plus lâche de la spirale accompagné d'hypermorphose : passage, par exemple, de *Crioceratites nolani*, (KILIAN), d'enroulement uniforme, même au plus grand diamètre, à des formes plus évoluées d'ornementation strictement semblable, mais qui peuvent atteindre des tailles remarquables dans leur développement complet, comme *Crioceratites elegans*, *sensu* SARKAR - 1955, ou *Crioceratites sablieri*, (ASTIER - 1851), l'un et l'autre de même origine selon l'auteur indien.

- soit par l'acquisition progressive, à partir du schéma criocératique, d'une coquille tripartite avec pour étapes successives :

- 1) - Tendance au raidissement du dernier tour de spire, avec un hiatus de disjonction de plus en plus important au niveau de la dernière cloison du phragmocône (ip), mais surtout au niveau de la région buccale (I), ou au plus grand diamètre, (I max.).
- 2) - Port en 6 très marqué, avec ébauche d'une hampe.
- 3) - Apparition d'une crosse courte qui se rapproche de la spire, mais n'est jamais parallèle à la hampe, tandis que l'ombilic semble parfois marquer un resserrement.

On assiste ainsi à un saut évolutif à la fois qualitatif et quantitatif, correspondant à deux types structuraux. Tandis que subsiste en grande quantité la forme criocératique (52 % de la faune collectée), apparaît une nouvelle adaptation morphologique plus rare, (23 % de la faune collectée), mais qui concerne l'ensemble des hétéromorphes mono-, bi-, ou trituberculés, avec toutes les ébauches, tous les intermédiaires, jusqu'à atteindre un enroulement aspinocératique. Le phénomène, en vérité, revêt un double aspect : D'une part une différenciation dimorphique avec le macroconche dont la forme reste stable (criocératique), avec toutefois une hypermorphose toutes les fois, croyons-nous, qu'il y a mutation. (Il semble que ce soit le cas pour *Crioceratites nolani*, KILIAN).

D'autre part un polymorphisme ontogénique du microconche dont la coquille se modifie tout au long du développement ; chacun des âges étant marqué par une attitude de vie différente. (cf. figure 1).

Des travaux récents, (TINTANT, MARCHAND et MOUTERDE, 1982, mais aussi WESTERMANN, 1989) permettent d'estimer de façon plus précise l'habitat et le maximum de profondeur que pouvaient atteindre les Ammonoïdés. Il est certain que les Criocères, relativement peu spécialisés, ne présentaient que peu de différences sur le plan de l'adaptation à la nage et de l'efficacité hydrodynamique avec leurs concurrents non déroulés. Leur stabilité hydrostatique, leur flottaison, devaient leur permettre d'occuper sensiblement les mêmes niches écologiques. En revanche, la soudaine évolution des Hétéromorphes vers une structure tripartite, nous permet de penser que l'apparition brusque d'un dimorphisme, probablement d'origine sexuelle va impliquer pour chaque forme une différenciation de niche écologique et de niveau bathymétrique. Tandis que le macroconche à coquille hydrostatiquement plus stable devait mener une existence nectique, ou même franchement pélagique, l'asymétrie déterminée par les phénomènes de déroulement conduisait les microconches à un mode de vie nettement benthique. Mais cela, sans doute, devait se produire par étapes, avec des niveaux bathymétriques différents. Les formes jeunes, meilleures nageuses parce que plus proches morphologiquement du schéma criocératique, devaient de préférence fréquenter des niveaux de pleine eau, tandis que les adultes, au fur et à mesure de leur développement se rapprochaient des milieux littoraux.

IV - METHODE

Les faunes d'hétéromorphes collectées peuvent se subdiviser en trois grandes catégories :

- Les faunes franchement trituberculées,
- Les faunes bi- ou monotuberculées,
- Les faunes trituberculées sur les tours jeunes, (persistance sans doute d'une néoténie), qui deviennent bituberculées, monotuberculées ou dont les tubercules disparaissent à mesure que la coquille se développe.

Dans ces ensembles de morphes possédant, à cause du phénomène de convergence des analogies de structures et de transformation, il était difficile d'isoler les espèces par des critères totalement objectifs. Il faut bien admettre qu'il y a toujours une part d'arbitraire dans la définition d'une unité spécifique. Nous avons cependant retenu deux types de caractères :

1) - LES CRITERES MORPHOLOGIQUES

Etant donnée l'extrême variabilité de chaque espèce, variabilité de déroulement surtout, il était impossible d'utiliser uniquement les rapports dimensionnels traditionnels, tels que H/D, O/D, E/D, etc..., qui n'étaient pas, et pour cause, des critères spécifiques. Nous les avons cependant considérés, à titre de complément, pour mieux préciser les limites de la variabilité, comprises entre deux valeurs extrêmes. Par contre s'imposaient, comme de première importance le rapport E/H, déterminant la forme de la section, (e_1/h_1 , e_2/h_2 , e_3/h_3 ...) ainsi que les pourcentages de croissances :

$$\text{formules } \frac{h_2 - h_1}{L_1} \times 100, \text{ et } \frac{h_3 - h_2}{L_2} \times 100$$

(L1 et L2 étant les longueurs de segments de coquilles étudiés).

2) - LES CRITERES D'ORNEMENTATION

a) - L'indice de costulation :

- côtes principales : vp
- côtes secondaires : vs

b) - La tuberculation :

- mono-, bi-, ou trituberculation,
- le nombre total de tubercules ventraux, dorsaux, médians.

d) - Les stades d'ornementation.

c) - L'écartement des côtes primaires et secondaires : (Formules $H/vp - 1$; $H'/vs - 1$).

f) - La forme des côtes : (proverses, droites, dichotomisées, etc...).

L'ensemble de ces données a été traité informatiquement en Analyses statistiques (CHADOC), d'abord en Classification ascendante hiérarchique, (Méthode de Ward) en Classification par la Méthode des Nuées Dynamiques, en Analyse factorielle en composantes principales, enfin en Analyse discriminante, avec un pourcentage de 98 % d'individus bien placés. (Cf. Annexes).

Les résultats de cette analyse portant sur 62 échantillons, tous de conservation satisfaisante à excellente ont donné une partition de neuf espèces différentes présentant chacune des variations d'enroulement, et sont donc venus confirmer les hypothèses de travail.

V - PALEONTOLOGIE

Notre étude paléontologique va donc tenter de mettre en évidence les variations polymorphiques d'une succession d'espèces de la lignée *Crioceratites* provenant toutes de l'Hauterivien moyen de la région de Curmier, Arpavon (Drôme, S-E France).

Il était difficile de proposer une nomenclature adaptée à nos conclusions, la Systématique encore typologique n'ayant pas prévu le "polymorphisme ontogénique".

Il est clair qu'à partir de la zone à *Nodosoplicatum* la plupart des formes spiralées vont vers des formes tripartites, mais dans l'état actuel de nos travaux, nous n'avons pu en apporter la preuve que pour neuf espèces, limitées dans deux zones : les zones à *Nodosoplicatum* et à *Sayni*. Des travaux futurs sur le Crétacé pourront sans doute préciser d'autres couples dimorphes, d'autres variations polymorphiques, voire pour l'ensemble des espèces hétéromorphes clarifier les rapports entre microconches et macroconches. Dans cette hypothèse, les genres mal définis : *Subaspinoceras*, *Protacrioceras*, *Aspinoceras*,

Acrioceras, tomberont en synonymie avec le genre *Crioceratites*. Pour l'heure, nous avons choisi d'employer les termes suivants :

- morphe à enroulement criocératique
- morphe à enroulement elliptique
- morphe à enroulement subaspinocératique
- morphe à enroulement protacriocératique

en conservant pour des commodités d'interprétation, la dénomination la plus communément admise.

Trois des espèces étudiées ont un développement elliptique avec hypermorphose :

- *Crioceratites nolani*, morphe *sablieri* (ASTIER, 1851)
- *Crioceratites elegans* (*sensu* SARKAR, 1955)
- *Crioceratites joliboisi* (SARKAR, 1955)

Les six autres présentent une croissance ellipsoïdale pour atteindre à la forme adulte un enroulement de type subaspinocératique ou de type aspinocératique, (formes bituberculées) ou protacriocératique, (formes trituberculées).

- *Crioceratites curnieri* (ROPOLO, 1991), morphes à enroulement criocératique passant à des morphes à enroulement subaspinocératique.
- *Crioceratites sornayi* (SARKAR, 1955) - même processus.
- *Crioceratites aff. majoricensis* (NOLAN, 1894) - même processus
- *Protacrioceras ornatum* (d'ORBIGNY, 1840), morphes à enroulement criocératique passant à des morphes à enroulement protacriocératique.
- *Protacrioceras morphe alpina* (SARKAR, 1955) - même processus.
- *Protacrioceras puzosianum* (d'ORBIGNY, 1840), morphes à enroulement elliptique passant à des morphes à enroulement protacriocératique.

Ordre : *Ammonoidea* (Zittel, 1884)

Sous-ordre : *Ancyloceratina* (Wiedmann, 1960)

Super-famille : *Ancylocerataceae* Meek, 1876)

Famille : *Ancyloceratidae* (Gill, 1871)

Genre : *Crioceratites* (Léveillé, 1837)

Espèce-type : *Crioceratites duvali* (Léveillé, 1837) (p. 313, pl. 22, fig. 1a et 1b).

***CRIOCERATITES NOLANI* (KILIAN) morphe *SABLIERI* (ASTIER)** (Planche 1, fig. 1 - 8)

- 1851 - *Ancyloceras sablieri*, ASTIER, p. 15, pl. IV, fig. 4
- 1861 - *Ancyloceras sablieri*, OOSTER, pl. 42, fig. 2
- 1861-64 - *Ancyloceras sablieri*, PICTET et CAMPICHE, p. 48

- 1900 - *C. sablieri*, SIMIONESCU, p. 135
- 1902 - *C. sablieri*, SARASIN et SCHÖNDELMAYER, p. 100
- 1907-13 - *C. sablieri*, KILIAN, p. 270
- 1955 - *C. sablieri*, SARKAR, p. 54, pl. II, fig. 1
- 1964 - *C. sablieri*, THOMEL, p. 18

Caractères généraux :

Espèce possédant une très grande variabilité de déroulement.

Crioceratites nolani, KILIAN, se rencontre sous sa forme spiralée, dès la zone à *Radiatus* et peut apparaître encore au dessus de la zone à *Pseudoturmannia*.

A partir de la zone à *Nodosoplicatum*, on commence à trouver des formes plus évolutives, tout à fait semblables à *Crioceratites sablieri* décrit par ASTIER. Ces morphes ne présentent aucune différence sur le plan de l'ornementation non seulement avec l'espèce d'ASTIER, mais encore avec les gros *nolani* macroconches, que l'on peut recueillir sur les mêmes bancs.

Les caractères communs sont :

- section ovale avec une face interne aplatie,
- côtes principales trituberculées plus ou moins droites, devenant de plus en plus vigoureuses vers la partie adulte et traversant la face externe. Elles marquent un très net sinus vers l'avant sur la face interne.
- côtes secondaires variant de cinq à douze, selon le diamètre, qui peuvent se dichotomiser en forme de fourches ou simplement s'intercaler entre deux côtes secondaires plus affirmées. Quelquefois, ces côtes secondaires diminuent et tendent même à s'effacer et à disparaître vers la partie buccale.

CRIOCERATITES ELEGANS, d'ORBIGNY.

(Planche 2, fig. 1 à 4)

- 1840 - *Toxoceras elegans* d'ORBIGNY, p. 477, pl. 177, fig. 1-5
- 1846 - *Toxoceras elegans* d'ORBIGNY, QUENSTEDT, p. 282, pl. 20, fig. 5
- 1850 - *Toxoceras elegans* d'ORBIGNY, p. 606, n° 62
- 1852 - *Toxoceras elegans* d'ORBIGNY, GIEBEL, p. 291
- 1902 - *Non C. elegans*, VON KOENEN, p. 295, pl. 24, fig. 1, 2, 3 ; pl. 27, fig. 1 ; pl. 29, fig. 3
- 1902 - *Toxoceras elegans*, VON KOENEN, SARASIN et SCHÖND., p. 122
- 1907-13 - *Toxoceras elegans* d'ORBIGNY, KILIAN, p. 271
- 1919 - *Toxoceras elegans* d'ORBIGNY, RODIGHIERO, p. 121, pl. 13 (6), fig. 4
- 1964 - *Crioceratites (Crioceratites) nolani*, KILIAN - var. *elegans* (d'ORBIGNY), THOMEL, p. 17, pl. 2, fig. 1
- 1978 - *Crioceratites nolani* (KILIAN) var. *elegans* (D'ORBIGNY), in Immel, p. 35

Bien qu'ayant de nombreuses affinités avec *Crioceratites nolani*, Kilian, principalement sur le plan de l'ornementation, trituberculation et costulation, *Crioceratites elegans* en diffère par une croissance très lente, par une section différente, par des flancs plus plats. Thomel proposait de mettre en synonymie cette espèce avec *Crioceratites nolani* et "*Ancyloceras*" *sablieri*. Le rapport E/H est toujours inférieur chez *C. elegans* à celui des deux autres espèces, quel que soit le diamètre. Enfin, l'ornementation est plus fine, plus régulière. Pour toutes ces raisons nous pensons que l'espèce est valable et doit se placer au voisinage de *C. nolani*. Certains échantillons peuvent atteindre une taille impressionnante, tout en conservant un accroissement en hauteur très lent. Nous avons pu observer en collection privée un individu de 680 mm de diamètre, dont la hauteur au niveau de la région buccale était de 37,2 mm. Le dernier tour de spire ressemblait tout à fait à la représentation de *Toxoceras elegans* de la "Paléontologie Française".

CRIOCERATITES JOLIBOISI (SARKAR)

(Planche 3, fig 1 - 3)

- 1955 - *Emericiceras joliboisi*, SARKAR, pl. V, fig. 11

Dans l'ignorance du niveau stratigraphique de l'espèce qu'il créait, Sarkar a jugé bon de rattacher *Crioceratites joliboisi* au groupe de *Emericiceras emeric*.

Or *Crioceratites joliboisi* apparaît à Curnier dans les derniers bancs de la zone à *Nodosoplicatum* et à Arpavon au début de la zone à Sayni, en même temps que les premiers *Crioceratites duvali* (Léveillé) sensu-stricto.

Les trois échantillons que nous représentons, ont une section semi-ovale, légèrement comprimée sur les flancs. Les côtes principales présentent trois tubercules saillants et passent sur les régions internes et externes sans interruption. Les côtes secondaires sont fines et serrées, leur nombre variant entre quatre et quatorze vers la région buccale. La croissance est caractéristique : l'ombilic très fin, vigoureusement tuberculé sur les côtes principales, se renforce dès la fin du premier tour, la spire s'épaissit et s'écarte de plus en plus des tours jeunes en formant une ellipse. Certains échantillons peuvent atteindre une taille assez remarquable : diamètre maximum rencontré, 176 mm.

CRIOCERATITES CURNIERI (ROPOLO, 1991)

(Planche 4, fig. 1 - 7)

La diagnose de cette espèce ayant été donnée dans un récent article (ROPOLO, 1991), nous n'insisterons pas sur sa description. Précisons seulement que comme les espèces décrites ci-dessous, ce taxon comporte des morphes à enroulement criocératique, passant à des morphes à enroulement tripartite. (subaspinocératique, puis aspinocératique) ; (fig 1)

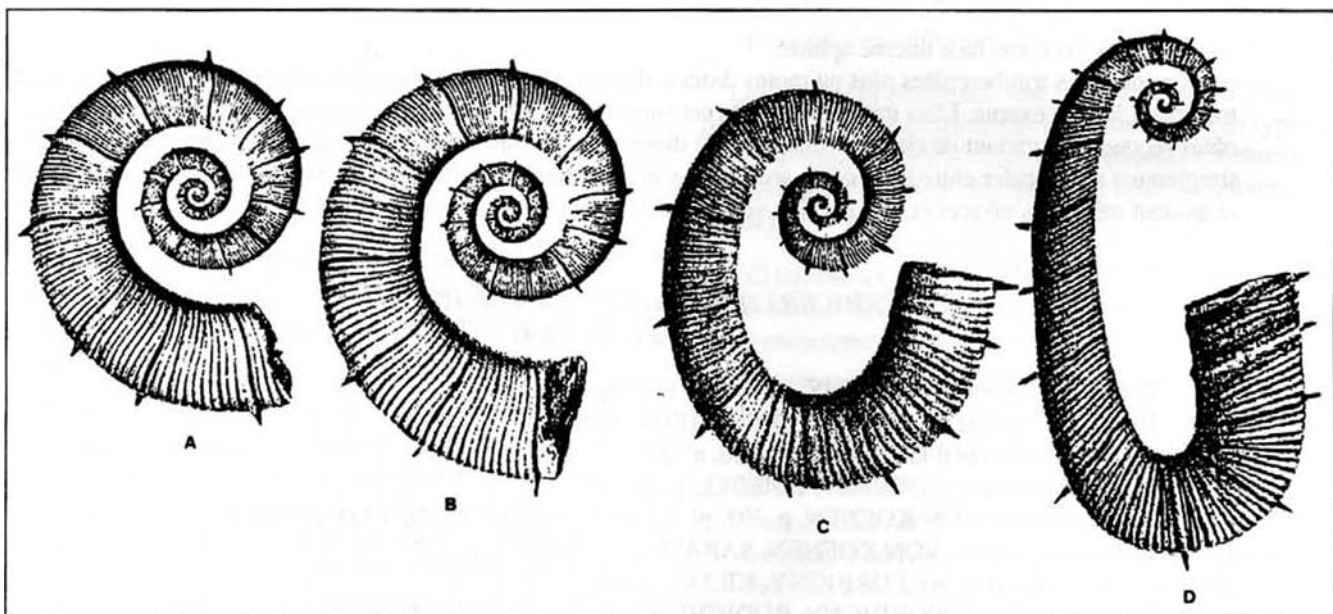


Figure 1 - Attitudes de vie et polymorphisme ontogénique d'un microconche (*Crioceratites curnieri*, ROPOLO, 1991) - A - Morphe à enroulement criocératique - B - Morphe à enroulement criocératique, mais une tendance au redressement de la hampe commence à s'esquisser - C - Morphe à enroulement subaspinocératique. Le microconche est devenu tripartite, avec hampe et crosse - D - Morphe à enroulement aspinocératique. C'est la forme finale, qui correspond à l'âge adulte.

CRIOCERATITES SORNAYI (SARKAR)

(Planche, fig. 1 à 5)

- 1955 - *Crioceratites sornayi*, SARKAR, p. 50 - 51, pl. 1, fig. 7
- 1964 - *Crioceratites sornayi*, THOMEL, p. 26
- 1964 - non *C. basseae*, SARKAR, in Thomel, p. 26
- 1978 - non *C. basseae*, Sarkar, in Immel, p. 50

La première partie de la coquille de ce taxon est d'abord trituberculée, avec une ornementation de type "nolani". Les tours juvéniles ont une section presque ronde. Vers la fin du phragmocône, la section devient un peu plus comprimée, tandis que les côtes principales sont seulement bituberculées sur la chambre d'habitation, par disparition du tubercule médian. Le dos et les flancs demeurent arrondis, tandis que les côtes secondaires s'affirment et tendent à égaler en volume les côtes principales. Comme pour *Crioceratites curnieri* et *Crioceratites aff. majoricensis*, nous avons pu rencontrer dans les mêmes bancs des morphes à enroulement criocératique et d'autres à enroulement subaspinocératique.

Fin de la zone à *Nodosoplicatum*.

CRIOCERATITES aff. MAJORICENSIS (NOLAN)

(Planche 6, fig. 1 - 6)

Vers le milieu de la zone à Sayni apparaissent des taxons de forme criocératique, passant à des morphes d'enroulement subaspino-cératique, puis aspino-cératique, possédant trois stades d'ornementation successifs.

- Un stade trituberculé avec côtes principales droites séparées par quatre ou cinq côtes secondaires,
- Un stade bituberculé, avec disparition du tubercule latéral, tandis que les côtes secondaires deviennent plus flexueuses et plus nombreuses : (de 5 à 8),
- un stade monotuberculé, ou même simplement inerme, avec des côtes secondaires plus grosses, tendant à égaler les côtes principales. C'est la chambre d'habitation. Les flancs sont plats, le ventre et le dos arrondis. Les coquilles généralement de petite taille n'excèdent pas 7 à 8 cm.

PROTACRIOCERAS ORNATUM, d'ORBIGNY

(Planche 7, fig. 1 - 7)

- 1840 - *Ancyloceras ornatus* d'ORBIGNY, p. 101, n° 633
- 1851 - *Ancyloceras ornatus* d'ORBIGNY, ASTIER, p. 7
- 1852 - *Ancyloceras ornatum* d'ORBIGNY, GIEBEL, p. 321
- 1861 - *Ancyloceras couloni*, OOSTER, pl. 40, fig. 3
- 1861-64 - *Ancyloceras ornatus* d'ORBIGNY, PICTET et CAMPICHE, p. 51
- 1902 - *Crioceras ornatus* d'ORBIGNY, SARASIN et SCHÖND., p. 100
- 1937 - *Ancyloceras ornatus* d'ORBIGNY, COTTREAU, p. 65, pl. 79, fig. 1 et 2
- 1955 - *Protacrioceras ornatum* d'ORBIGNY, SARKAR, p. 132, pl. 8, fig. 20 ; pl. 7, fig. 14 - non pl. 10, fig. 8

Morphes à enroulement criocératique, passant à des morphes à enroulement protacriocératique.

Le groupe de *Protacrioceras ornatum* débute très tôt dans la zone à *Nodosoplicatum*. Les premiers individus rencontrés tout en possédant une ornementation semblable aux formes protacriocératiques et une section identique, ont un enroulement criocératique à spirale ouverte. Deux au moins de ces échantillons récoltés à ce niveau, sont de véritables "*Crioceratites gignouxii*" sensu SARKAR. D'autres, ont un port en 6 très marqué, et une hampe droite, ne se terminant pas par une crosse. D'autres, enfin, possèdent l'enroulement caractéristique de l'espèce, avec hampe et crosse et une spire relativement grande, par rapport au plus grand diamètre. La hampe est toujours assez courte. Sur la totalité de la coquille, la section est ovale, à ventre et dos arrondis, les flancs sont bombés, la trituberculation sur les côtes principales ne s'estompe jamais. Le nombre de côtes secondaires est variable, quelquefois de 2 à 8, mais le plus souvent de 5 à 6.

Comme l'indique SARKAR, cette espèce présente des affinités avec *Acrioceras* (*Protacrioceras*) *puzosianum*. Les différences résident surtout dans le nombre de côtes secondaires beaucoup moins nombreuses chez *Protacrioceras ornatum*, et une croissance beaucoup plus rapide. Tandis que *Protacrioceras ornatum* prend vite un aspect vigoureux, *Acrioceras* (*Protacrioceras*) *puzosianum* demeure grêle, même sur la hampe et la crosse, qui elle, peut atteindre 88 mm.

PROTACRIOCERAS morphe "ALPINA", SARKAR

(Planche 8, fig. 1 - 8)

- 1955 - *Protacrioceras ornatum* d'ORBIGNY, var. *alpina*, Sarkar, p. 133, pl. VII, fig. 13

La variété "*alpina*" décrite par Sarkar présente de grandes différences morphologiques avec *Protacrioceras ornatum* d'ORBIGNY. La section est beaucoup plus plate, tandis que les flancs sont généralement comprimés. La région anti-siphonale très faiblement arrondie sur le ventre et le dos, présente une section presque rectangulaire. L'indice de costulation est aussi différent chez l'une et l'autre variété, de même que le rapport E2/H2 au niveau de la dernière suture. Il va de 0,680 à 0,787 pour l'espèce de d'ORBIGNY, et de 0,428 à 0,692, pour celle décrite par SARKAR. Dans ces conditions, il semble difficile de conserver le nom "*d'ornatum*" à l'espèce de l'auteur indien. Nous pensons qu'il s'agit vraisemblablement de deux taxons différents, mis en synonymie à cause de leur trituberculation et de leur ornementation de type "*nolani*".

Si l'on examine attentivement les descriptions des divers *Protacrioceras ornatum* décrits par les auteurs, on est frappé par :

- L'exceptionnelle longévité de l'espèce, qui va de l'Hauterivien inférieur au Barrémien inférieur ; on ne rencontre pareille longévité que chez *Crioceratites nolani*, KILIAN.
- Le nombre assez élevé de variétés et de formes voisines.
- La tuberculation est tantôt discrète, tout juste apparente, tantôt vigoureuse ; la costulation peut être fine et très régulière, ou grossière et irrégulière ; la section est ovale à flancs bombés, ovale à flancs plats, ovale très comprimée, subquadratique...
- Le port ou l'ornementation peuvent rappeler :
 - *Acrioceras puzosianum* (SARKAR, p. 133)
 - *Acrioceras dilatatum* (SARKAR, p. 134)
 - *Emericiceras emerici* (SARKAR, p. 132 - THOMEL p. 49)
 - *Emericiceras alpinum* (SARKAR, p. 134)

Tous ces caractères semblent dépasser le cadre de la variabilité intraspécifique. Une révision basée sur une meilleure approche dimensionnelle et portant sur un grand nombre d'individus récoltés dans des niveaux stratigraphiques bien repérés, démontrerait peut-être que l'on a classé des formes sosies dans une même espèce, à cause des phénomènes de convergence, mais qu'en réalité, la forme *Protacrioceras* ne constitue qu'un passage obligé dans le développement ontogénique de plusieurs espèces différentes.

PROTACRIOCERAS PUZOSIANUM, d'ORBIGNY

(Planche 9, fig 1 - 7)

- 1840 - *Ancyloceras puzosianus* d'ORBIGNY, p. 506, pl. 127, fig. 1 - 4
- 1850 - *Ancyloceras puzosianum* d'ORBIGNY, p. 100, n° 625
- 1861 - *Ancyloceras puzosianum* d'ORBIGNY, OOSTER, p. 61
- 1861-64 - *Ancyloceras puzosianus* d'ORBIGNY, PICTET et CAMPICHE, p. 51
- 1902 - *C. puzosianum* d'Orbigny, SARASIN et SCHÖND., pp. 98, 101, 102, 129, 130, 131.
- 1907-13 - *Ancyloceras puzosianum* d'ORBIGNY, KILIAN, p. 271
- 1955 - *Acrioceras puzosianum* d'ORBIGNY, SARKAR, p. 114, pl. IX, fig. 4
- 1964 - *Acrioceras cf. puzosianum* d'ORBIGNY, THOMEL, p. 45
- 1987 - *Acrioceras (Protacrioceras) puzosianum* d'ORBIGNY, THOMEL *et al.*, p. 218, pl. 1, fig. 5 - 6.

Morphes à enroulement elliptique, passant à des morphes à enroulement protacriocératique.

Cette espèce essentiellement caractérisée par ses côtes trituberculées qui se poursuivent sur la hampe et sur la crosse, conserve toujours un aspect grêle très caractéristique. Ses côtes secondaires très fines sont quelquefois flexueuses ou obliques en s'éloignant de la spire. La hampe peut être assez longue et légèrement incurvée vers l'avant.

VI - POSITION STRATIGRAPHIQUE ET ASSOCIATION FAUNISTIQUE

Les individus étudiés proviennent tous de deux gisements voisins de la Drôme, présentant une grande unité lithologique. Il s'agit de Curnier, pour la zone à *Nodosoplicatum* et d'Arpavon pour la zone à Sayni (fig. 2, 3).

A Curnier, nous avons pu recueillir dans les mêmes bancs, voire parfois dans les mêmes blocs : *Spitidiscus fasciger*, Thieuloy, *Jeannoticeras jeannoti*, d'Orbigny, *var. crassissima*, Wegner, *Spitidiscus mikadiensis*,

Thieuloy, *Abrytusites thieuloyi* Vasicek et Michalik, *Abrytusites juliany*, Honn. Bast., *Lyticoceras gr. cryptoceras*, *Lyticoceras nodosoplicatum*, d'Orbigny, et de nombreux *Olcostephanus cf. variegatus*, Paquier.

A Arpavon, nous avons pu noter dans la zone à Sayni outre la présence de *Plesiospitidiscus ligatus*, d'Orbigny, *Ptychoceras cf. meriati*, Ooster, et de nombreux Criocères du type duvali, (Léveillé), la disparition complète des *Holcostephanidae*. La présence de quelques rares *Subsaynella sayni*, Paquier, à côté d'espèces non significatives comme *Phyllopachyceras infundibulum*, d'Orbigny, ou *Neolissoceras grasi*, d'Orbigny, est venue conforter notre certitude du bon repérage de la zone.

