

ANNALES
DE
PALÉONTOLOGIE

EXTRAIT

LE PROBLÈME DE L'OUVERTURE
CHEZ LES « NAUTILES À CORNES » :
LE CAS DE *PARACENOCERAS SPINATUM* NOV. SP.
(OXFORDIEN, BASSIN DE PARIS)

PAR

Henri TINTANT*

Volume 75 — 1989 — Fascicule 3

MASSON
Paris New York Barcelone Milan

LE PROBLÈME DE L'OUVERTURE CHEZ LES « NAUTILES À CORNES » : LE CAS DE *PARACENOCERAS SPINATUM* NOV. SP. (OXFORDIEN, BASSIN DE PARIS)

PAR

Henri TINTANT*

Mots-clés : Céphalopodes. Nautilida. Jurassique. France. Évolution. Phylogénèse. Environnement.

Key-words : Cephalopoda. Nautilida. Jurassic. France. Evolution. Phyletic relations. Environment.

Résumé. — Une espèce nouvelle, *Paracenoceras spinatum* (Nautilacés, Jurassique) est décrite à partir d'un spécimen remarquablement bien conservé provenant de l'Oxfordien moyen (zone à *Transversarium*) de la Haute-Marne. Le trait le plus frappant de cette forme est la présence à la base de l'ouverture d'une longue épine creuse formée par l'enroulement du bord ombilical. Les modifications de l'extrémité adorale de la loge d'habitation liées à ce type d'ouverture permettent de reconnaître sa présence sur des spécimens incomplets dont la corne est brisée. Outre cette ouverture, *Paracenoceras spinatum* se distingue des autres espèces oxfordiennes de ce genre par plusieurs caractères morphologiques et suturaux.

Quoique très rare, ce type d'ouverture a été signalé dans plusieurs Nautilés paléozoïques où il est considéré comme de valeur générique. Six occurrences de ce caractère sont recensées, du Dévonien au Jurassique supérieur, dans quatre super familles distinctes. L'analyse des exemples jurassiques montre qu'il s'agit d'un processus itératif, susceptible d'apparaître indépendamment dans les groupes les plus divers, sans doute en liaison avec une adaptation à la vie dans des milieux riches en carbonates. Sa valeur taxonomique est au plus d'ordre spécifique.

Abstract. — A new species, *Paracenoceras spinatum* (Nautilacea, Jurassic) is described from a beautifully preserved specimen from the Middle Oxfordian (*Transversarium* zone) of Haute-Marne. The

* Centre des Sciences de la Terre, U.A. 157, 6, bd Gabriel, 21100 Dijon (France).

most striking feature of that form is the occurrence, at the base of the aperture, of a long hollow spine, made up by the coiling of the umbilical border. The modifications of the adoral end of the body chamber in this type of aperture enable to recognise its presence on other uncomplete specimens the horns of which are broken. Beside this aperture, *Pleuroceras spinatum* differs from the other Oxfordian species of the genus by many morphological and sutural features.

Although very rare, this type of aperture was described in a few paleozoic Nautiloids and generally taken as indicating generic or familial taxonomic range. Six occurrences of that feature are counted, from Devonian to Upper Jurassic, in four distinct super families. An analysis of the Jurassic instances indicate an iterative process, liable to appear independently in the most divers groups, probably favoured by carbonate environments. Its taxonomic rank is at most specific.

INTRODUCTION

Dans les nautilus fossiles, le péristome est rarement conservé dans son intégralité ; en effet, les études sur la flottaison des coquilles du nautilus actuel (Hamada, 1966, Tintant, 1982) montrent la fragilité de cette portion du test, la première à disparaître en cas de transport important. Pour cette raison, les caractères de l'ouverture sont rarement utilisés en systématique. Cette rareté renforce l'intérêt du spécimen remarquablement conservé, point de départ de ce travail, dont l'ouverture est prolongée dans sa partie périombilicale, par une longue corne creuse et pointue. Ce caractère très rare, qui n'est connu jusqu'ici que chez quelques nautilus paléozoïques, pose un problème intéressant pour la systématique et l'évolution des Nautilacés.

L'exemplaire étudié provient de la partie supérieure de l'Oxfordien moyen (sommet de la zone à *Transversarium*) où il a été récolté en place dans les calcaires marneux de la Côte d'Alun, près de Chaumont (Haute-Marne) par un paléontologiste amateur, M. Jean-Claude Mouillet, qui me l'a communiqué pour étude.

En plus de son ouverture extraordinaire, ce nautilus montre, dans sa forme générale et dans sa ligne de suture, des caractères originaux qui obligent à l'attribuer à une espèce nouvelle décrite ci-dessous. Sa position générique et la signification de son ouverture seront ensuite discutées.

ÉTUDE SYSTÉMATIQUE

Famille **CENOCERATIDAE** Tintant & Kabamba, 1984Genre *Paracenoceras* Spath, 1927***Paracenoceras spinatum* nov. sp.**

(pl. 1, fig. 1 ; pl. 2, fig. 1-2, tf. 1-3)

Holotype : l'exemplaire de Chaumont figuré pl. 1 et 2. Coll. Centre des Sciences de la Terre, Université de Bourgogne, Dijon.

Locum typicum : Côte d'Alun, Chaumont, Hte-Marne.

Stratum typicum : Oxfordien moyen, sommet de la zone à *Transversarium*.

Étymologie : du latin *spinatus*, adjectif signifiant : épineux, en raison de la longue corne prolongeant le bord ombilical de l'ouverture.

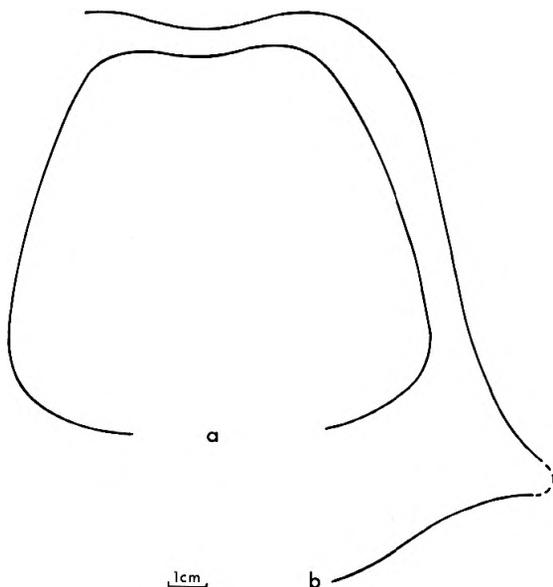


FIG. 1. — *Paracenoceras spinatum* nov. sp., holotype, a : section du dernier tour à l'extrémité adorale du phragmocone ; b : section de la loge d'habitation, au niveau de la corne.

FIG. 1. — *Paracenoceras spinatum* nov. sp., holotype, a : section of the last horn, at the adoral end of the phragmocone ; b : section of the body chamber, at the level of the spine.

Diagnose : *Paracenoceras* de taille moyenne (diamètre maximal ne dépassant guère 250 mm), à ombilic assez large, à section trapézoïdiforme un peu plus épaisse que haute ; région ventrale large, déprimée en son centre et limitée par des rebords arrondis. Loge d'habitation longue de près d'un demi-tour avec paroi ombilicale profondément excavée et rebord ombilical anguleux prolongé par une longue corne épineuse divergente, en forme de gouttière creuse. Cloisons rapprochées, nombreuses (14 sur le dernier demi-tour), avec un lobe externe profond, arrondi, suivi d'un lobe latéral également profond. Siphon situé au quart interne de la hauteur médiane de la cloison.

Matériel : À l'holotype (1), qui, seul, montre le péristome intact, peuvent être adjoints deux grands exemplaires provenant du même niveau et de la même région (2 : Roocourt ; 3 : Vieville). Le quatrième exemplaire (4), de l'Oxfordien moyen de Marquigny (Ardennes), bien qu'assez différent des précédents, montre la même ouverture. Tous appartiennent aux collections du Centre des Sciences de la Terre, Université de Bourgogne, Dijon.

Dimensions :

	D	H	E	O	E/H	M	C				
1	260 mm	140	54	165	60	44	15	1,18	80	31	--
	195	101	52	110	57	30	14	1,09	60	31	24
2	205	107	52	128	62	40	20	1,20	52	25	-
3	280	150	56	165	66	52	16	1,22	-	-	-
	210	115	55	128	61	30	15	1,11	65	31	25
4	230	120	52	130	55	31	14	1,06	64	27	-
	160	90	56	82	51	17	11	0,90	47	29	-

(Pour la définition des paramètres et la signification des abréviations, voir Tintant, 1984, p. 31).

Description : l'holotype est un beau moule interne très bien conservé ; il était posé obliquement sur la base d'un banc, reposant sur l'une de ses cornes et une partie du dernier tour qui était dissoute, a pu être complétée par un moulage de la contre-empreinte.

La coquille discoïdale épaisse, à croissance rapide en hauteur et en épaisseur montre un enroulement involute ; l'ombilic, de taille réduite dans les tours internes, s'ouvre légèrement sur le dernier tour pour atteindre 20 % du diamètre. Sur le phragmocône, la paroi ombilicale est élevée, convexe et légèrement surplombante, le rebord ombilical arrondi. La section des tours est trapézoïdiforme un peu plus épaisse que haute, avec des flancs plats qui convergent lentement vers la région ventrale large et nettement déprimée en son centre, limitée par deux larges rebords convexes et arrondis. La plus grande épaisseur de la section est située très bas, au niveau du rebord ombilical (fig. 1a).

Sur la loge d'habitation, la section s'épaissit nettement, la dépression ventrale tend à se combler, mais ses bords restent arrondis. Les flancs deviennent concaves dans leur moitié supérieure, tandis que leur partie inférieure se renfle et s'évase à l'approche du péristome (fig. 1b). Simultanément, le rebord ombilical devient de plus en plus anguleux et la paroi ombilical se creuse, devenant concave dans sa partie supérieure tout en restant convexe à sa base.

Le péristome se prolonge, sur l'angle ombilical de l'ouverture, par une longue épine qui, bien que brisée à son extrémité distale, mesure encore près de 100 mm de long. Elle est orientée à 35° environ du plan de symétrie de la coquille, son extrémité remontant nettement vers le sommet de l'ouverture (pl. 2, fig. 1-2). Cette corne creuse, de section circulaire, est formée par l'enroulement sur lui-même du prolongement du bord oral et présente donc la forme d'une gouttière entrouverte à sa base d'une étroite rainure.

Le péristome est brisé sur la partie médiane et supérieure des flancs. Sur le ventre, il forme un sinus hyponomique large et évasé, entaillant sur plusieurs centimètres, le méplat externe.

Le test est absent et le moule interne est lisse à l'exception de fines stries d'accroissement visibles en lumière rasante sur le rebord ombilical, et d'une ligne médiane bien marquée au centre de la dépression ventrale.

La loge d'habitation, pratiquement complète, mesure près d'un demi-tour. Le phragmocone, dont le diamètre est légèrement inférieur à 200 mm, montre des loges nombreuses (13 sur le dernier demi-tour, 25 sur le dernier tour cloisonné), étroites et hautes, avec un coefficient de hauteur relative C de l'ordre de 25 %. Les deux dernières sutures, très rapprochées, soulignent le caractère adulte du spécimen.

La ligne de suture (fig. 2) est fortement plissée, avec un lobe externe profond ($P_e = 25\%$), étroit, à sommet arrondi ; le lobe latéral est large et assez profond ($P_l = 18\%$), nettement dissymétrique, sa branche externe beaucoup plus courte et inclinée que l'interne ; il est suivi d'une selle latérale arrondie, peu élevée sur le rebord ombilical et de l'ébauche d'un lobe ombilical intersecté par la suture du tour. La partie interne de la suture et la position du siphon ne sont pas observables.

La loge d'habitation de cet individu est couverte d'épizoaires intrathalamés (Tintant, 1982), serpules et huîtres, qui pénètrent à l'intérieur de certaines cloisons à la faveur de fractures du test.

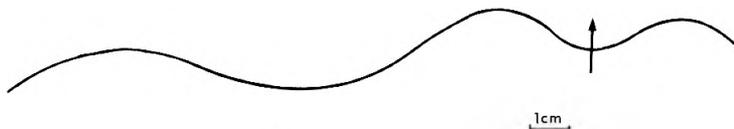


FIG. 2. — *Paracenoceras spinatum* nov. sp., holotype. Ligne de suture de la quatrième cloison précédant l'extrémité adorale du phragmocone.

FIG. 2. — *Paracenoceras spinatum* nov. sp., holotype. Suture line of the fourth septum before the adoral end of the phragmocone.

Étude du matériel complémentaire : Si l'holotype est unique par sa conservation exceptionnelle, il n'était certainement pas seul de son espèce dans l'Oxfordien moyen du Bassin de Paris. En effet, sur plusieurs exemplaires de grands *Paracnoceras* adultes montrant une loge d'habitation incomplète, on observe à l'extrémité de celles-ci des modifications très significatives de la région périombilicale : le rebord ombilical primitivement arrondi devient rapidement anguleux et la paroi sous-jacente d'abord convexe se creuse dans sa partie supérieure en même temps que la base des flancs s'évase largement. Toutes ces modifications, bien visibles sur l'exemplaire type de l'espèce, indiquent l'existence d'une corne qui, bien que disparue en raison de sa fragilité, est nettement indiquée par cette évolution de la loge d'habitation.

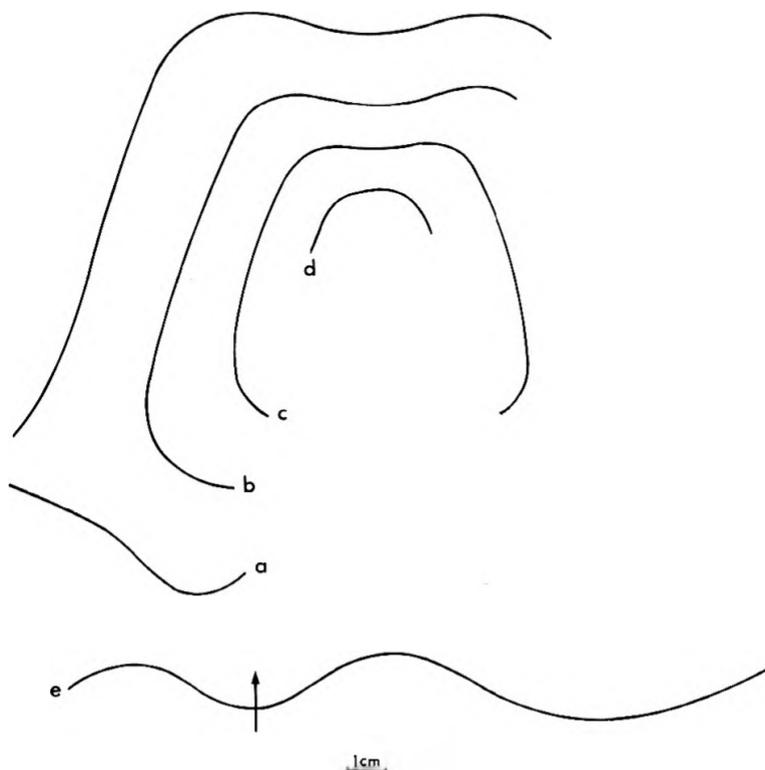


FIG. 3. — *Paracnoceras spinatum* nov. sp. Paratype de Vieville (Haute-Marne). a : section de la loge d'habitation au niveau de la corne ; b : à l'extrémité adapicale de la loge d'habitation ; c-d : sur le centre et le début du dernier tour ; e : ligne de suture.

FIG. 3. — *Paracnoceras spinatum* nov. sp. Paratype from Vieville (Hte-Marne). a : section of the body chamber, at the level of the horn ; b : at the adapical end of the body chamber ; c-d : at the middle and at the beginning of the last horn ; e : suture line.

Ces caractères sont bien visibles sur un grand exemplaire de Vieville (Haute-Marne) qui ressemble par ailleurs à l'holotype, aussi bien par ses dimensions que par la forme de ses cloisons (fig. 3a-e). On y retrouve notamment la remarquable profondeur du lobe externe ($P_e = 25\%$) et du lobe latéral (18%).

Un autre exemplaire, réduit à la loge d'habitation, provenant de Roocourt (Haute-Marne), montre la même évolution de la région périombilicale et l'évasement de la partie adorsale du dernier tour indique clairement le départ de la corne. Il a l'intérêt de montrer, sur la face adapicale de la loge, le siphon (fig. 4a) qui est rond, gros (diamètre : 10 mm) et situé assez bas, à 24 % de la hauteur médiane de la cloison.

Enfin, une corne semblable existe sur un très beau moule interne correspondant à la loge d'habitation d'un grand *Paracenoceras* provenant du récif de Marquigny (Ardennes), où il a été récolté dans l'Oxfordien moyen, immédiatement sous la zone à *Bifurcus* ; il est donc exactement contemporain des formes de la Haute-Marne.

Ici encore, la fin de la loge d'habitation montre un évasement très caractéristique accompagné du creusement de la paroi ombilicale et d'une forte inflexion vers l'avant des stries d'accroissement. La base de la corne est d'ailleurs bien visible (pl. 3, fig. 1-2).

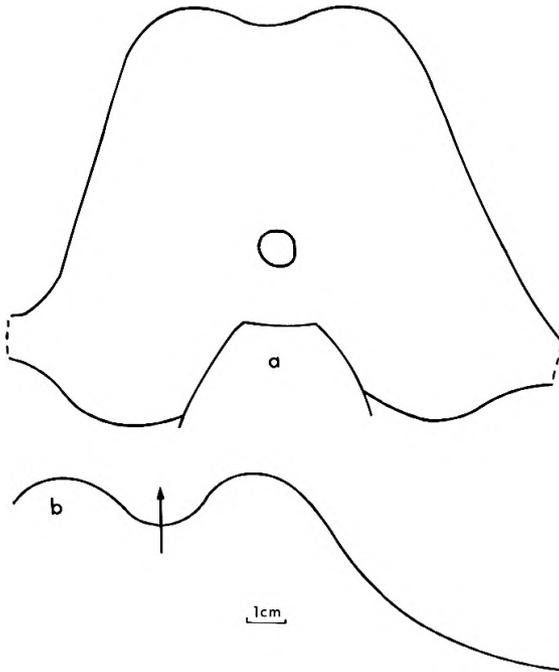


FIG. 4. — *Paracenoceras spinatum* nov. sp. Paratype de Roocourt, Hte-Marne. a : vue de l'extrémité adapicale de la loge d'habitation, montrant la position du siphon ; b : ligne de suture de la dernière cloison.

FIG. 4. — *Paracenoceras spinatum* nov. sp. Paratype from Roocourt (Hte-Marne). a : view of the adapical end of the body chamber. b : last suture line.

Cependant, ce spécimen diffère très nettement des formes de la Haute-Marne par plusieurs caractères importants : section plus comprimée (fig. 5a), notamment sur le phragmocône où le rapport E/H est inférieur à l'unité, région ventrale à peine déprimée sur le tour cloisonné et devenant plate sur la loge d'habitation, ligne de suture (fig. 5c) montrant un lobe externe à peine marqué, contrastant avec un lobe latéral profond et très dissymétrique (il est vrai que seule la dernière cloison est visible, ce qui pourrait expliquer le faible développement du lobe externe, mais non la modification du lobe latéral), enfin, siphon situé beaucoup plus haut, en position centrale (fig. 5b).

À ces différences, qui conduisent à douter de l'identité spécifique de cette forme avec l'espèce de la Haute-Marne, s'ajoute la présence d'une ornementation transversale localisée sur l'extrémité adorale de la loge d'habitation. On y observe en effet, au voisinage de

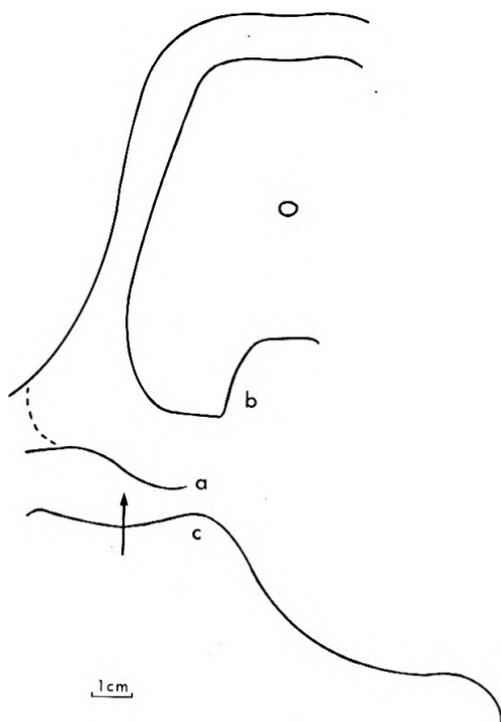


FIG. 5. — *Paracenoceras* nov. sp. aff. *spinatum* nov. Marquigny (Ardennes). a : section de la loge d'habitation au départ de la corne ; b : section à l'extrémité adapicale de la loge montrant la position du siphon ; c : ligne de suture.

FIG. 5. — *Paracenoceras* nov. sp. aff. *spinatum* nov. Marquigny, (Ardennes). a : section at the end of the body chamber, with beginning of the horn ; b : section at the adapical end of the body chamber, with the siphon ; c : suture line.

l'ouverture, un renforcement des stries d'accroissement donnant naissance à plusieurs fortes côtes transversales qui dessinent à la base du flanc une nette concavité adorale avant de se rebrousser vers l'arrière, un peu en dessous des rebords ventraux et de dessiner sur la région ventrale un sinus profond, en forme de V à sommet arrondi, dont les branches forment un angle de plus en plus aigu. Recoupant cette ornementation transversale, on distingue en lumière rasante de fines stries longitudinales espacées (deux par centimètre) et basses, apparemment confinées à la région ventrale.

Cette ornementation rappelle celle du genre *Cymatonautilus* Spath (cf. Tintant, 1970), mais dans celui-ci, la taille adulte est beaucoup plus faible, l'ombilic plus profond et l'ornementation beaucoup plus vigoureuse apparaît précocement dès le début du dernier tour. La présence d'une ornementation de ce type chez un *Paracnoceras* souligne, une fois de plus, le caractère itératif d'un trait qui, loin de caractériser un groupe systématique homogène (« famille » des Cymatocératidés Spath), semble susceptible d'apparaître périodiquement chez tous les groupes de Nautilacés post-triasiques (Tintant & Kabamba, 1985).

Bien que ce spécimen appartienne manifestement à une espèce nouvelle, je préfère m'abstenir de créer un taxon à partir d'un exemplaire unique et incomplet. Je le désigne donc provisoirement comme *Paracnoceras nov. sp. aff. spinatum*.

Rapports et différences : Abstraction faite de la forme si particulière de l'ouverture, les spécimens de l'Oxfordien moyen de la Haute-Marne décrits ici ne peuvent être attribués à aucune espèce connue à ce jour. S'ils se rattachent au genre *Paracnoceras* dont ils partagent la grande taille adulte, la section trapézoïdiforme à région ventrale tronquée et concave, et la ligne de suture, ils diffèrent très nettement des deux espèces qui représentent ce genre dans l'Oxfordien d'Europe occidentale, l'espèce type *Paracnoceras hexagonum* (Sow.) et *P. giganteum* (d'Orb.).

La première, décrite très sommairement par Sowerby (1826, p. 55, pl. DXXI, fig. 2) a été refigurée par Kummel (1956, p. 402, tf. 13, pl. 13, fig. 1-2 ; pl. 8, fig. 2, et non fig. 1 comme indiqué par erreur dans la légende de cette planche où sont interverties les sections de *Paracnoceras hexagonum* et de *Cenoceras excavatum*). Malheureusement, ce type et les individus qui l'accompagnent dans la collection Sowerby sont tous des jeunes de diamètre inférieur à 100 mm, qui ne permettent pas une définition satisfaisante de l'espèce. Ils proviennent de localités inconnues, mais leur fossilisation indique la Corallian Oolite, ce que confirme leur association à *Euaspidoceras catena*, espèce caractéristique de l'Oxfordien moyen (base de la zone à Plicatilis). L'ombilic est étroit, la section subhexagonale par suite de la hauteur de la paroi ombilicale ; la région ventrale est large et aplatie, mais à peine déprimée au centre et limitée par des rebords arrondis. L'holotype a conservé son test lisse à l'exception de fines stries d'accroissement onduleuses, dessinant sur le ventre un large sinus en V. La ligne de suture n'est donc pas visible, mais une section du type dans le plan de symétrie (Kummel, 1956, pl. 8, fig. 2) montre des cloisons assez espacées (17 par tour) et un siphon centro-dorsal, à 32 % de la hauteur médiane de la cloison.

Le stade adulte de cette espèce ne semble pas avoir été figuré depuis sa création. J'ai retrouvé dans l'Oxfordien moyen de Bourgogne (oolite ferrugineuse de Talant et de Gigny) et des Ardennes, un certain nombre de grands individus qui paraissent représenter ce stade et permettent de compléter la description de l'espèce.

Leur taille adulte dépasse 300 mm, et le diamètre du phragmocône complet atteint 275 mm dans un grand individu de Talant (Côte d'Or) : à cette taille, l'ombilic est encore assez étroit (au plus 12 % du diamètre), avec une paroi convexe et un rebord subanguleux sur les exemplaires munis du test, mais arrondi sur le moule interne. La section subhexagonale devient de plus en plus épaisse au cours de la croissance : le rapport E/H dépasse 1,30 sur l'extrémité du phragmocône et 1,40 sur la loge. La région ventrale large et limitée par des rebords arrondis est légèrement concave sur la fin du stade cloisonnée, puis presque plate sur la loge.

Les cloisons sont assez espacées (16 à 18 par tour ; C = 40 % environ) ; les lignes de suture montrent un lobe externe large et peu profond ($P_e = 10$ à 15 %), suivi d'un lobe latéral très large et plus profond (15 à 20 %). Le siphon est situé un peu plus haut (39 %) dans les grands exemplaires que dans les individus immatures comme le type. Le test est lisse en dehors des fines stries d'accroissement habituelles.

Bien qu'aucun individu n'ait conservé son péristome intact, les loges d'habitation, dont la longueur approche $2/5^e$ de tour, ne montrent jamais ni évasement de leur extrémité adorale, ni modification de la paroi et du rebord ombilical. On peut en conclure qu'elles possédaient une ouverture simplement onduluse, comparable à celle du nautilé actuel.

Ainsi précisé, la diagnose de *P. hexagonum* diffère suffisamment de celle de la forme décrite ici pour obliger à placer cette dernière dans une espèce distincte : la taille plus élevée, l'ombilic plus étroit, la section plus épaisse, les cloisons plus espacées et moins plissées et le siphon plus bas, en dehors de la forme de l'ouverture, distinguent aisément *P. hexagonum* de *P. spinatum*, dont l'âge est en outre un peu plus récent.

Paracnoceras giganteum (d'Orbigny, 1842, p. 162, pl. 36) a souvent été mis en synonymie avec *P. hexagonum* (Foord, 1891, p. 235), ou considéré comme insuffisamment défini (Loesch, 1912, p. 36). La révision du matériel original conservé dans la collection d'Orbigny au Muséum d'Histoire naturelle de Paris, à l'occasion de la révision en cours de la Paléontologie française, m'a permis de constater l'exactitude scrupuleuse de la description qu'en donne cet auteur, et ne laisse pas le moindre doute sur la validité de son espèce, dont l'âge est nettement plus récent que celui de *P. hexagonum*. Les exemplaires typiques de la région de La Rochelle proviennent, d'après P. Hantzpertgue (renseignement oral), du Kimméridgien inférieur (zone à *Cymodoce*).

Cette espèce est caractérisée par sa très grande taille (plus de 600 mm de diamètre pour l'holotype), son ombilic très large et profond, sa région ventrale profondément excavée sur le phragmocône et limitée par des rebords anguleux même sur le moule interne. Sur l'extrémité adorale du phragmocône, la dépression ventrale s'atténue et les rebords tendent à s'émousser, caractères de « sénilité » communs à tous les grands *Paracnoceras*. Enfin les

cloisons très plissées montrent un lobe externe très profond (40 %) et un lobe latéral très accusé suivi d'une selle latérale élevée sur le rebord de l'ombilic, puis d'un lobe ombilical intersecté par la suture ombilicale. Sur le plus grand exemplaire de la collection d'Orbigny, qui est bien l'hotype de l'espèce, la loge ne montre aucune tendance à l'évasement.

Paracenoceras giganteum (d'Orb.) représente le terme d'une lignée de *Paracenoceras* de très grande taille, débutant au Bathonien avec *P. verciacense* (Lissajous, 1923, p. 48, pl. II, fig. 1), se poursuivant au Callovien avec *P. blakei* (Jeannet, 1951, cf. Tintant, 1969), puis à l'Oxfordien moyen avec *P. hexagonum* (Sow.). À l'Oxfordien supérieur, *P. giganteum* est déjà présent en Haute-Marne, comme l'indique d'Orbigny et le confirment certains exemplaires des collections du Centre des Sciences de la Terre de l'Université de Dijon.

À travers cette série d'espèces, la plupart des caractères évoluent de façon très progressive : accroissement de la taille, épaississement de la section, développement de la concavité ventrale et plissement progressif de la cloison où le lobe externe devient de plus en plus profond. Exception faite pour sa taille relativement réduite et pour son ouverture aberrante, *Paracenoceras spinatum* occupe par tous ses autres caractères une place intermédiaire entre *P. hexagonum* et *P. giganteum*, ce qui est parfaitement conforme à sa situation stratigraphique.

Le *Nautilus* sp. aff. *giganteus* d'Orb., de l'Oxfordien de Villers-sur-Mer figuré par Loesch (1914, p. 146, pl. XV, fig. 1) et rebaptisé *Nautilus divesianus* par Kuhn (1936) se rapproche de *P. spinatum* par son rebord ombilical anguleux surplombant une paroi concave, mais ces traits apparaissent trop tôt pour indiquer avec certitude l'existence d'une corne. En outre, l'exemplaire est si incomplet que l'espèce ne peut être considérée comme suffisamment définie.

SIGNIFICATION ET VALEUR TAXONOMIQUE DE L'OUVERTURE À CORNES

Toutes ces différences, dont la valeur spécifique est sans doute indiscutable, seraient de peu d'intérêt si ne s'y ajoutait la forme très particulière de l'ouverture chez *Paracenoceras spinatum* nov. sp., qui montre dans sa région ombilicale une longue épine creuse, en forme de corne, prolongeant sur chaque face le rebord de l'ombilic. Cette épine est manifestement formée autour d'un repli du manteau et laisse à sa base une gouttière entrouverte.

Ce type d'ouverture, bien qu'exceptionnel, n'est cependant pas isolé chez les nautilus fossiles.

Il suffit de feuilleter le tome K du *Traité international de Paléontologie des Invertébrés* (Moore, 1964) pour constater son apparition sporadique dans les familles les plus diverses de Nautilida.

Inventaire des « Nautilus à cornes »

Dès le Dévonien inférieur, dans la superfamille des Tainocératacés, le genre *Ptenoceras* Hyatt, 1894 [espèce-type : *P. alatum* (Barrande) in Kummel, 1964, p. 420, fig. 300, 5a-c] montre une ouverture encadrée par deux longues épines. Sa coquille encore incomplètement enroulée est ornée de stries d'accroissement qui, de loin en loin, forment au milieu des flancs un fort sinus à sommet noduleux dirigé vers l'avant. Vers la fin du dernier tour elles forment une première paire d'épines, précédant de $1/6^{\circ}$ de tour environ les deux épines terminales.

Au Carbonifère inférieur, dans la superfamille des Aipoceratacés, le genre *Solenochelilus* Meek & Worth. [1870, p. 47 ; espèce-type : *S. (Cryptoceras) springeri* (White & St. Johns, 1886), in Kummel, 1964, p. 441, fig. 319, 321] présente deux très longues cornes prolongeant l'extrémité ombilicale de l'ouverture. D'après la figuration, ces épines sont manifestement creuses et formées par l'enroulement du bord ombilical qui, arrondi dans les tours internes, devient anguleux sur la loge d'habitation.

Très proche semble le genre *Acanthonautilus* Foord 1896 (espèce-type : *A. bispinosus* Foord, id., p. 42, in Kummel 1964, p. 441, fig. 317 a, b) du Carbonifère inférieur des États-Unis (Mississipien supérieur) et d'Europe (Viséen). Ces deux genres ne se distinguent que par des détails de la structure du siphon et des goulets siphonaux (Furnish & Glenister, in Kummel 1964, p. 442, fig. 320). On notera que, dans ces deux formes carbonifères, les épines sont disposées dans le prolongement l'une de l'autre, formant un angle de 180° , et que leur section est anguleuse.

On retrouve enfin une ouverture similaire au Permien chez *Nautilus cornutus* Golovinski, 1868, type du genre *Permonautilus* Kruglov 1933 (in Kummel, 1956, p. 447, fig. 325, 1 a-c), classé dans la superfamille des Clydonautilacés. Mais ici les deux cornes divergent nettement, remontant du centre vers l'extérieur de la coquille, et leur section est ronde. Ces différences, jointes à un âge bien plus récent, rendent peu vraisemblable la suggestion de l'auteur du Traité qui pense que « le genre pourrait être synonyme d'*Acanthonautilus* » ce qui ne l'empêche pas de maintenir les deux genres dans des superfamilles distinctes !

Aucune ouverture de ce type n'a été signalée au Trias ni au Jurassique, dans la superfamille des Nautilacés. Cependant Miller & Collinson décrivent sous le nom de *Paracenoceras marocence* nov. sp. un nautilus incomplet, provenant d'un conglomérat d'âge mal précisé (Jurassique ?) à M'Tal (Maroc) qui se caractérise par une expansion très brutale de la partie inférieure de la loge d'habitation immédiatement avant l'ouverture (1952, p. 620, pl. 85, fig. 1-2). Comparé aux exemplaires oxfordiens décrits ici, ce trait indique manifestement le départ d'une corne fracturée. Cette déduction se trouve confirmée par l'étude d'un important matériel récolté dans le Callovien moyen du Sud-tunisien par R. Énay et ses collaborateurs : de nombreux spécimens appartenant manifestement à *P. marocence* montrent une ouverture prolongée par deux fortes cornes creuses perpendiculaires au plan de symétrie et à section anguleuse, plus proches donc de celles de *Solenochelilus* que de celle de la présente espèce.

Valeur taxonomique du caractère

Ce type d'ouverture apparaît donc au moins à 6 reprises, du Dévonien au Jurassique supérieur, et dans au moins quatre superfamilles distinctes. Quelle peut être la signification taxonomique et évolutive de ce curieux caractère ?

Notons que, dans le cas des formes paléozoïques, les anciens auteurs n'ont pas hésité à lui attribuer un rang au moins générique, voire familial. Par exemple, les deux formes carbonifères sont placées dans des genres distincts, réunis dans une famille des Solenochelidés Hyatt 1893, que le *Traité international* conserve en la caractérisant : « comme les Aipocératidés, mais tous les représentants avec des tours au contact et des épines ombilicales saillantes à maturité » (*loc. cit.*, p. 441). C'est là une solution typologique facile, mais qu'il faudrait justifier. Si on se place dans l'optique actuelle de la Systématique des populations, un tel caractère peut être interprété de trois façons différentes :

1) À la limite, on pourrait le considérer comme une simple *variation individuelle*, voire tératologique, dépourvue de toute valeur taxonomique. En effet, la rareté des exemplaires montrant ce type d'ouverture pourrait faire penser à de simples variants individuels au sein d'une population à ouverture normale. Cependant, dans le cas des formes oxfordiennes, on doit remarquer que, loin d'être isolé, l'exemplaire remarquablement bien conservé qui est à l'origine de cette étude devait, en réalité, être accompagné de nombreuses formes similaires, dont les cornes sont brisées, mais encore reconnaissables aux modifications qu'elles entraînent sur l'extrémité de la loge d'habitation.

De même, les nombreux nautilus de Tunisie rapportés à *Paracenoceras marocence* montrent tous l'évasement caractéristique de leur loge d'habitation et des épines plus ou moins longues, suivant l'état de conservation, s'observent sur une quinzaine d'individus. Il ne saurait donc s'agir, dans ces deux cas, d'une simple variation individuelle, mais d'un caractère constant à l'échelle de la population.

2) Il pourrait alors s'agir d'une modification intraspécifique affectant un nombre plus ou moins important d'individus au sein d'une même population, c'est-à-dire comme un *morphe*, d'origine sexuelle ou non, au sein d'une espèce polymorphe.

Cette hypothèse mérite un examen attentif : on pourrait en effet être tenté de comparer la longue épine ornant le bord oral de ces nautilus à l'apophyse jugale qui caractérise les ammonites microconques, et de se demander par suite s'il ne pourraient s'agir, ici aussi, d'un *dimorphisme sexuel*. Un argument en ce sens pourrait être tiré de la taille adulte relativement faible de la forme *spinatum* (moins de 250 mm) par rapport à celle des formes normales comme *Paracenoceras hexagonum* (300 à 400 mm) et *P. giganteum* (jusqu'à 600 mm). Cependant l'apophyse jugale des ammonites diffère nettement, tant par sa position au milieu des flancs, que par sa structure pleine, de l'épine ombilicale creuse de ces nautilus. Celle-ci se rapproche au contraire beaucoup des grandes épines creuses qui bordent le labre de nombreuses espèces de grands Gastéropodes des mers chaudes, Muricidés ou Strombidés (*Pterocera* notamment).

D'autre part, rien n'indique la présence, ni dans l'Oxfordien du Bassin de Paris, ni dans le Callovien de Tunisie, d'un autre morphe de grande taille à ouverture simple qui, dans l'hypothèse du dimorphisme, devrait se trouver associé aux formes épineuses. Si la possibilité d'un dimorphisme sexuel dans le genre *Paracenoceras* a pu être suggéré chez certaines espèces (Tintant, 1969), il ne porterait pas sur l'ouverture, mais seulement sur la taille. La comparaison avec les ammonites ne semble donc pas devoir être retenue.

Une autre interprétation intraspécifique pour le développement de la corne serait celle d'un *écophénotype*, c'est-à-dire d'une morphologie liée à un certain type d'environnement. Il est bien connu que, chez la plupart des Mollusques, le développement des tubercules ou des épines caractérise les formes vivant en milieu récifal, en mers chaudes et riches en carbonates. Tel ne semble pas pourtant être le cas pour les rares formes à cornes décrites chez les nautilus, qui ne semblent pas étroitement inféodées à ce type de milieu. Cette hypothèse pourrait expliquer la présence, dans le Callovien de Tunisie, d'au moins 3 espèces ornées de cornes, appartenant à trois lignées distinctes. Cependant, dans ce gisement comme dans la Haute-Marne les formes épineuses coexistent avec des formes normales, d'ailleurs trop différentes pour que les types à cornes puissent leur être rattachées au titre de simples morphes.

3) Il apparaît donc que le développement des cornes orales semble plutôt correspondre à un caractère génétique constant, caractérisant l'ensemble d'une population homogène, sous-espèce, espèce ou même genre. La permanence des caractères observés, l'association de ce type d'ouverture à des modes originaux de l'enroulement, de la section et de la ligne de suture permettant une différenciation aisée par rapport aux espèces voisines, semblent des arguments suffisants pour justifier l'attribution d'un rang spécifique à ces formes.

Faut-il aller plus loin et envisager la création d'un genre nouveau pour la forme oxfordienne décrite ici, suivant la procédure utilisée par les auteurs antérieurs pour les formes paléozoïques ?

Certes, par son ouverture très particulière, le nautilus de Chaumont se singularise nettement parmi tous les autres nautilus jurassiques, exception faite pour *Paracenoceras marocence* Mill. & Coll. Cependant, par tous ses autres caractères : involution, forme de la section et de la région ventrale, ligne de suture, forme et position du siphon, il rentre parfaitement dans le cadre de la variabilité du grand genre *Paracenoceras* Spath, et notamment de la lignée des formes géantes à gros siphon centro-dorsal qui représente le groupe central et le plus typique de ce taxon. La forme nord-africaine au contraire, si elle s'en rapproche par son ouverture analogue, s'en écarte très nettement par l'évolution de sa section qui, comprimée avec un ventre étroit et concave dans les stades juvéniles, devient de plus en plus arrondie chez l'adulte. Réunir ces deux espèces est donc totalement arbitraire et même illogique, et créer pour *P. spinatum* un genre nouveau, apparemment monospécifique et basé sur la seule forme de l'ouverture, semble d'autant moins justifié que la forme exacte de l'ouverture du genre *Paracenoceras* est mal connue. En effet, depuis la découverte du bel exemplaire de Chaumont, j'ai cherché en vain à trouver un grand spécimen adulte et complet de ce genre montrant l'ouverture intacte. Malheureusement, comme on pouvait s'y attendre,

l'extrémité adorale de la loge d'habitation est toujours fracturée. Dans ces conditions, on pourrait se demander si les épines ombilicales ne font pas partie de l'ouverture normale de toutes ces grandes formes, et s'il ne s'agirait pas d'un caractère hypermorphique lié au prolongement de la croissance.

Cette hypothèse révolutionnaire ne semble cependant pas devoir être retenue : il n'existe en effet aucune liaison apparente entre la taille de l'adulte et le développement des cornes aperturales. *P. spinatum* est d'une taille inférieure à la moyenne des autres espèces de la lignée, et *P. marocence* est nettement petit pour le genre, car son diamètre adulte est inférieur à 200 mm. De plus, les espèces géantes du groupe comme *P. hexagonum* ou *P. giganteum* ne montrent, malgré leur taille, aucune des modifications de la loge d'habitation qui, on l'a vu, précèdent toujours le départ de la corne. On doit donc admettre que ces espèces possédaient, comme la grande majorité des représentants du groupe, une ouverture simple ou faiblement onduleuse comme celle des espèces actuelles du genre *nautilus*.

Sans doute la présence d'épines ombilicales est-elle moins rare que le très petit nombre des formes actuellement signalées ne le laisserait supposer, et une observation plus attentive du matériel en multipliera-t-il les exemples.

Dans le Bassin de Paris, la forme des Ardennes figurée pl. III représente certainement une espèce nouvelle de ce groupe, et en Tunisie deux autres espèces à cornes, associées à *P. marocence* et à un *Paracenoceras* inerme, ont été repérées.

Mais rien n'indique l'existence de liaisons phylétiques directes entre ces formes jurassi-ques, et encore moins avec les quelques espèces paléozoïques présentant le même type d'ouverture : les discontinuités stratigraphiques importantes qui les séparent, les différences manifestes dans l'enroulement, la forme des sutures et leurs itinéraires ontogénétiques suggèrent bien plutôt une simple convergence morphologique.

CONCLUSION

En fait, et dans l'état actuel de nos connaissances, l'apparition d'épines creuses en forme de cornes sur la partie ombilicale de l'ouverture semble correspondre à un caractère inscrit, dès l'origine, dans le potentiel évolutif du groupe, dans ce que j'ai appelé (Tintant, 1985) son « logiciel ». Mais ce caractère ne se manifeste que très rarement, de façon tout à fait indépendante, dans des groupes et à des instants très variables. Nous sommes ici en présence d'une *évolution itérative*, modalité très fréquente dans l'évolution des Céphalopodes, tant ammonites que nautilus.

Regrouper en un genre unique, ou en une même famille tous les nautilus possédant une ouverture de ce type est une procédure qui pourrait paraître séduisante. Mais elle ne conduirait qu'à des rapprochements artificiels et dépourvus de toute valeur phylétique. Une telle solution proposé autrefois pour les nautilus ornés de côtes transversales a conduit à

masquer les parentés réelles de formes dont la ressemblance est le seul résultat d'une convergence adaptative. En effet, pour de nombreux caractères comme l'ornementation (Tintant, 1970) ou la forme des cloisons (Tintant et Kabamba, 1985), ces itérations sont clairement de nature adaptative. En est-il de même ici ? Quelles sont les facteurs qui entraînent la réapparition périodique de ce caractère rarissime ? Rien ne permet actuellement de se prononcer sur ce point. Il ne semble pas possible, en effet, d'attribuer une valeur directement adaptative à une telle modification de l'ouverture, fragile et encombrante.

Faut-il d'ailleurs à tout prix rechercher une valeur utilitaire à un caractère sans doute purement ornemental, peut-être lié par pléiotropie à des modifications physiologiques non directement accessibles, voire purement aléatoire. Ne serait-ce pas faire preuve d'un finalisme à la Bernardin de Saint-Pierre ! La comparaison avec les grandes épines du labre des Gastéropodes récifaux me semble la solution la plus probable, et conduit à ne pas attribuer à un caractère, certes curieux et très spectaculaire, une valeur taxonomique démesurée.

Remerciements. — Je remercie M. Jean-Claude Mouillet, auteur de la découverte du Nautilite de Chaumont, qui a bien voulu en faire don au Centre des Sciences de la Terre de l'Université de Bourgogne à Dijon et M. Michel Brenier qui l'a remarquablement préparé.

RÉFÉRENCES

- FOORD A.H. (1891). — *Catalogue of fossil Cephalopoda in the British Museum (Natural History)*, London, 2 : 1-407.
- FOORD A.H. (1896). — Monograph of the Carboniferous Cephalopoda of Ireland. *Paleontog. Soc. London*, 2 : 23-40.
- HAMADA T. (1966). — Notes on drifted *Nautilus* in Thailand. *Contr. Geol. Pal. South Asia*, XXI : 215-279.
- HYATT A. (1893). — Carboniferous Cephalopods, 2^o pap. *Texas Geol. Surv. Ann. rep.*, 4 : 377-474.
- HYATT A. (1894). — Phylogeny of an acquired characteristic. *Am. Phil. Soc. Proc.*, 32 : 344-647.
- JEANNET A. (1951). — Stratigraphie und Palaeontologie des oolitischen Eizenerzlagervon Hernzach und seiner Umgebung. *Beitr. Geol. Schweiz, Geotechn. Ser.*, 13, 5 : 240 p.
- KUHN O. (1936). — Ueber die Gruppe des *Nautilus giganteus* d'Orb. *Palaeont. Zeitsch.* 18 : 302-305.
- KUMMEL B. (1956). — Post-triassic nautiloid Genera. *Mus. Comp. Zool. Harvard, Bull.*, 7 : 324-484.
- KUMMEL B. (1964). Nautiloidaea - Nautilida, in MOORE R.C. — *Treat. Invert. Paleont.*, K : 383-466.
- LISSAJOUS M. (1923). — Étude sur la faune du Bathonien des environs de Mâcon. *Trav. Lab. Géol. Lyon*, 3 : 1-212.
- LOESCH C. von (1912). — *Ueber einige Nautiliden des weissen Jura*. Inaug. Dissert. München, 42 p.
- LOESCH C. von (1914). — Die Nautiliden des weissen Jura. *Palaeontog.*, 114 : 57-146.
- MILLER A.K., COLLINSON C. (1952). — A new jurassic Nautiloid species from Marocco. *J. Palaeontol.*, 26 : 626-629.
- ORBIGNY A. d' (1842). — *Paléontologie française, Terrains jurassiques*. Céphalopodes. Paris, Masson, 642 p.
- SOWERBY J. (1826). — *Mineral Conchyology of Great Britain*. 6 : 1-230.

- SPATH L.F. (1927). – Revision of the jurassic Cephalopod Fauna of Kacch (Cutch). *Geol. Surv. India, Palaeont. Ind.*, N.S., IX, 2, part. 1 : 230 p.
- TINTANT H. (1969). – Un cas de dimorphisme sexuel chez les *Paracenoceras* (Nautiloidea) in WESTERMANN G.E.G. édit., Sexual dimorphism in fossil Metazoa, *Intern. Uni. Geol. Sci. A*, 1 : 167-182.
- TINTANT H. (1970) – Les « Nautilés à côtes » du Jurassique. *Ann. Paléontol., Invert.*, LV : 53-93.
- TINTANT H. (1982). – Autochtonie ou allochtonie chez les Céphalopodes. *Mém. Géol. Univ. Dijon*, 7 : 257-268.
- TINTANT H. (1984). – Contribution à la connaissance des Nautilacés jurassique. – Le sous-genre *Cenoceras* dans le Lias du sud-est de la France. *Géol. France*, 1-2 : 28-66.
- TINTANT H. (1985). – Gradualisme ou ponctualisme ? L'évolution des Céphalopodes. La vie des Sciences. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 2 : 409-426.
- TINTANT H., KABAMBA M. (1984). – Le Nautilé, fossile vivant ou forme cryptogène ? essai sur la classification des Nautilacés. *Bull. Soc. Zool. France*, 108 : 569-578.
- TINTANT H., KABAMBA M. (1985). – The role of environment in the Nautilacea, in BAYER U. & SEILACHER A., édit. : *Sedimentary and evolutionary Cycles*, Springer-Verlag, Berlin, 136-141.

PLANCHE I

Paracnoceras spinatum nov. sp. — Holotype.
Oxfordien moyen, sommet de la zone à Transversarium,
Côte d'Alun, Chaumont (Hte-Marne).
fig. 1 : Vue latérale.

PLATE I

Paracnoceras spinatum nov. sp. — Holotype.
Middle Oxfordian, top of the Transversarium zone.
Côte d'Alun, Chaumont (Hte-Marne).
fig. 1 : Lateral view.

PLANCHE II

Paracnoceras spinatum nov. sp. — Holotype.
fig. 1 : vue orale ; fig. 2 : vue ventrale.

PLATE II

Paracnoceras spinatum nov. sp. — Holotype.
fig. 1 : oral view ; fig. 2 : ventral view.

PLANCHE III

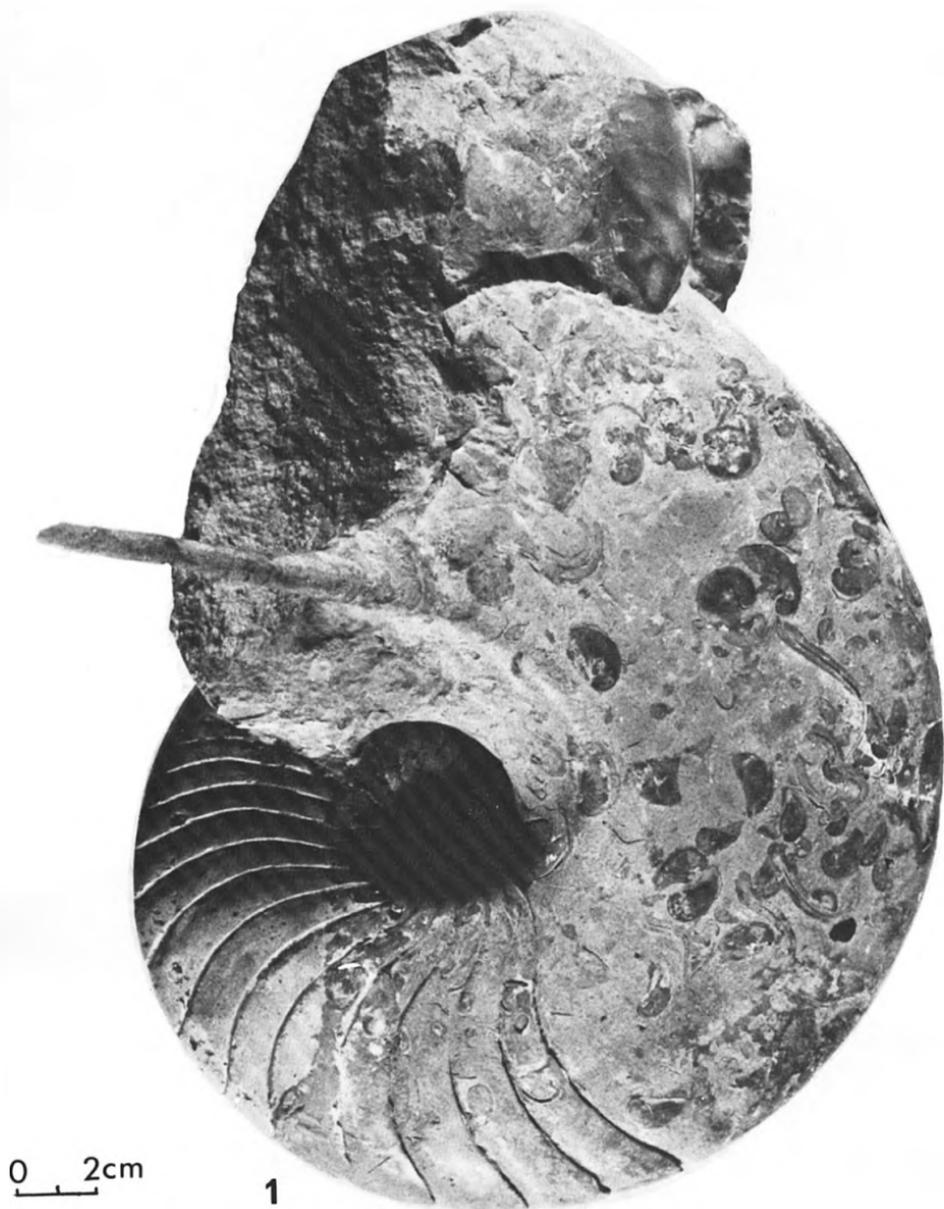
Paracnoceras sp. nov. aff. *spinatum* nov.
Oxfordien moyen, sommet de la zone à Transversarium,
Marquigny (Ardennes)
fig. 1 : vue latérale ; fig. 2 : vue ventrale.

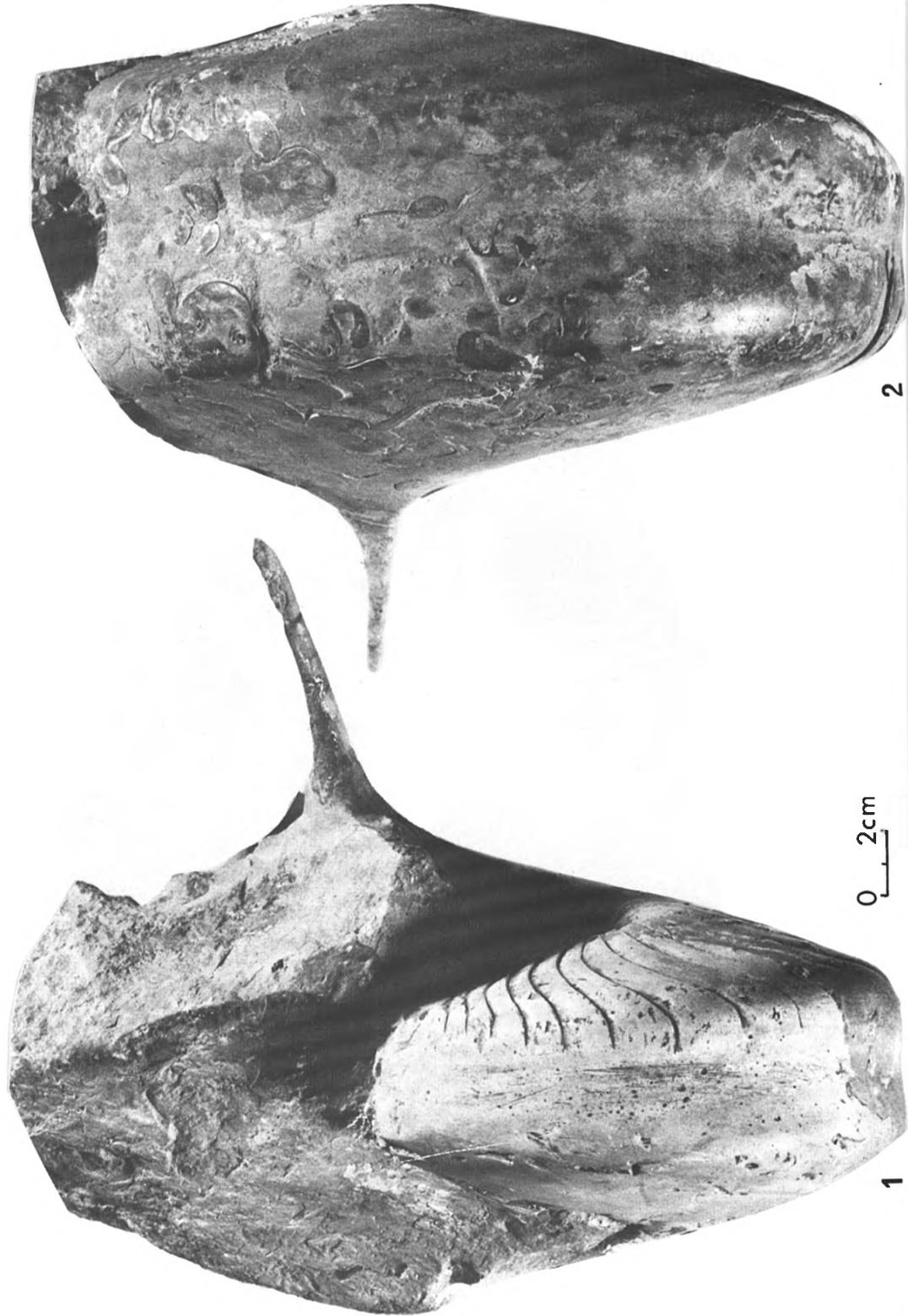
PLATE III

Paracnoceras sp. nov. aff. *spinatum* nov.
Middle Oxfordian, top of the Transversarium zone.
Marquigny (Ardennes)
fig. 1 : lateral view ; fig. 2 : ventral view.

Tout le matériel figuré appartient aux collections paléontologiques du Centre des Sciences de la Terre de l'Université de Bourgogne à Dijon.

Cléchés Alain GODON, Centre des Sciences de la Terre, Université de Bourgogne

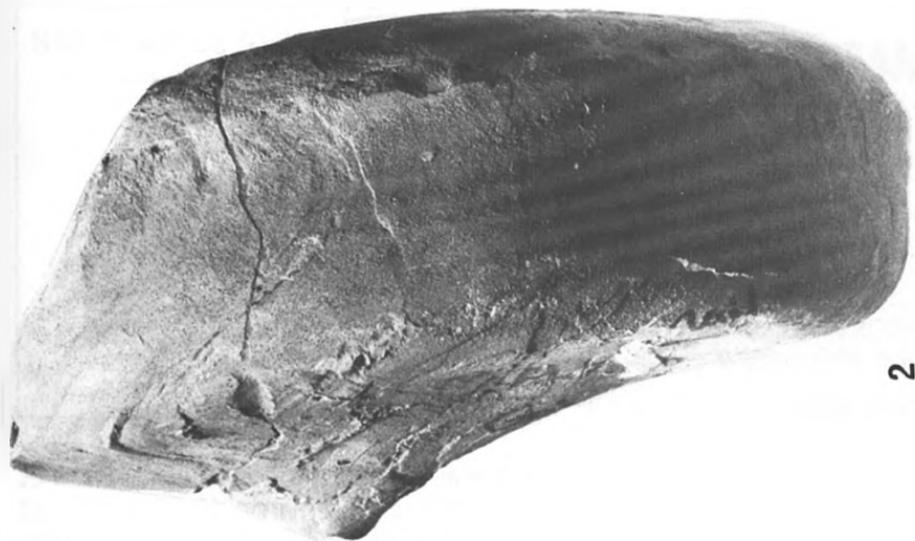




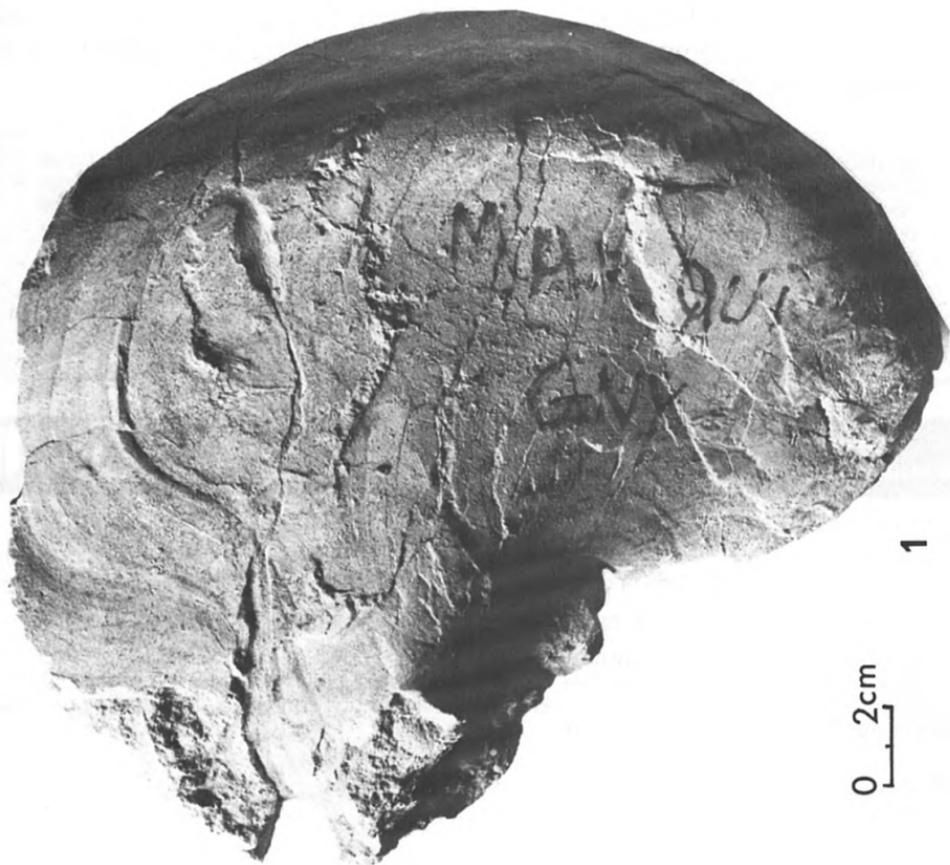
2

0 2cm

1



2



1

0 2cm