

Nouvelles conceptions génériques au sein de la famille barrémienne des Heteroceratidae Spath, 1922 (Ammonoidea, Ancyloceratina)

Gérard Delanoy

C.R. Acad. Sci. Paris,
t. 318, série II,
p. 543 à 548,
1994

Laboratoire de Géochimie et Géologie
Analytique
et Laboratoire de Micropaléontologie
et de Géologie Marine,
Université de Nice, parc Valrose, 06108
Nice Cedex 2, France.

Résumé L'étude de riches populations d'Heteroceratidae récoltées dans le Barrémien supérieur du Sud-Est de la France conduit à concevoir une nouvelle organisation du complexe formé par les genres *Heteroceras* d'Orb., *Colchidites* Djan. et *Martelites* Conte. En se fondant sur des arguments nomenclaturaux, ontogénétiques et stratigraphiques, le genre *Colchidites* Djan. doit être considéré comme invalide, ses composants se répartissant entre les genres *Heteroceras* d'Orb. et *Martelites* Conte.

Mots-clés : Ammonoidea, Ancyloceratina, Heteroceratidae, Crétacé inférieur, Barrémien, évolution.

Abstract **New generic conceptions within the Barremian family
Heteroceratidae Spath, 1922 (Ammonoidea, Ancyloceratina)**

A study of abundant populations of Heteroceratidae collected in the Upper Barremian from the South-East of France allows different notions of the complex formed by genera *Heteroceras* d'Orb., *Colchidites* Djan. et *Martelites* Conte. On the basis of nomenclatural, ontogenetic and stratigraphic arguments, the genus *Colchidites* Djan. has to be considered invalid and its constituents to be distributed between genera *Heteroceras* d'Orb. and *Martelites* Conte.

Keywords : Ammonoidea, Ancyloceratina, Heteroceratidae, lower Cretaceous, Barremian, evolution.

**Abridged
English
Version**

THE family Heteroceratidae Spath, 1922 has included up to now seven genera (d'Orbigny, 1850; Djanelidze, 1926; Rouchadze, 1933; Kakabadze, 1967; Conte, 1989) based on a typologic acceptance of the taxa. Among them, three constitute the main branch of the family, *i. e.* *Heteroceras* d'Orb., 1850, *Colchidites* Djan., 1926 and *Martelites* Conte, 1989. These three genera can be briefly defined as follows:

- *Heteroceras*: heteromorphic ammonites with a shell formed by an initial helix (turriconic), a shaft and a hook, the return of which can be long (longiheterocone coiling (Kakabadze, 1988) or short (heterocone coiling (Kakabadze, 1988), figure 1). Between the turriconic and the shaft a brief planispiral part can be inserted.

- *Colchidites*: heteromorphic ammonites, whose shell can present an uncoiled morphol-

ogy with a turriconic, a more or less developed spire with disjoined whorls, a shaft and a hook [colchicone coiling (Kakabadze, 1988), figure 1) or a "normal involution" with joined whorls (martelicone coiling, figure 1). The genus is in turn divided into three groups (Djanelidze, 1926; Kakabadze, 1971) (*gr. intermedius*, *gr. colchicus*, *gr. shaoriensis*) depending on the importance of the turriconic, of the planispiral part and also the presence or absence of the uncoiled part.

- *Martelites*: ammonites identical to the martelicone-coiled *Colchidites* but with more important dimensions and rursiradiate ribs (Conte, 1989).

Nevertheless, some authors have expressed doubts about the generic boundaries and the subdivision into groups of the genus *Colchidites*, because some taxa show intermediary morphological features (Egoian, 1965;

Note

présentée par
Jean Dercourt.
remise le 25 octobre 1993,
acceptée après révision
le 8 décembre 1993.

Aguirre Urreta and Klinger, 1986; Kakabadze and Thieuloy, 1991). These uncertainties concerning a group which evolved quickly during the upper Barremian is unfortunate since it is used as the main biostratigraphic tool for this stage (Eristavi, 1951; Busnardo, 1965, 1984; Kakabadze, 1983, 1989; Avram, 1983; Delanoy, 1990; Hoedemaecker and Bulot, 1990; Hoedemaecker and Company, 1993) in the Mediterranean realm and its wide geographical distribution allows large-scale correlations. The abundant fauna collected in southeastern France now permit the proposal of a new generic acceptance based on a revised generic concept (Contini *et al.*, 1984). This amendment is founded on three arguments:

1. *Nomenclatural considerations*: the genus *Heteroceras* has been erected without designation of a type-species (d'Orbigny, 1850). Meek (1876), in a subsequent designation, has chosen *Heteroceras emerici*. Later on this species has been considered as a *Colchidites* of the gr. *intermedius* whereas *Heteroceras astieri* was more or less arbitrarily chosen as type-species (Kakabadze, 1971, 1975; Kakabadze and Thieuloy, 1991).

2. *Study of the ontogenetical development*: the differentiation between genera *Heteroceras*, *Colchidites* and *Martelites* is essentially based on morphological features bearing on the absence or presence of a spire, the degree of evolutionary variability of ornamental characters being very limited among Heteroceratidae. This study (summarized in figure 1) reveals a subdivision into two groups. The first includes the large heteromorphic forms varying from the heterocone morphotypes such as *H. imericum* (= *H. astieri* *auct.*) to the colchicone morphotypes represented by *C. colchicus*, with a range of intermediary specimens. This group constitutes a whole of a great morphological continuity, therefore the type-species of *Colchidites* can be considered as a *Heteroceras*.

The second group consists of the martelicone-coiled *Colchidites* and the *Martelites* species, in which the spire with joined whorls constitutes the entire shell with the exception of the turricone. The perfect morphological identity between these species belonging to the two genera is remarkable.

3. *Stratigraphical data*: the first *Heteroceras* appear suddenly at the top of the Feraudianus Zone. They are represented by a larger heterocone of *H. coulleti* *sp. nov.* and by little longiheterocone forms of the *H. gr. baylei*. The latter persist up to the Sarasini Zone and constitute a distinct lineage. The great heterocone forms represent the essential component of the population of Heteroceratidae at the base of the Giraudi Zone. They are succeeded in the middle of this zone by a more diversified population varying between the heterocone and colchicone morphotypes and which probably represents few polymorphic species. The martelicone morphology appears suddenly at the base of the Sarasini Zone, instead of the heterocone and colchicone forms. This sudden change of morphology is an important event in the evolution of these Heteroceratidae.

These observations and considerations clearly indicate that the genus *Colchidites* cannot be maintained and that those species can be distributed in their great majority between the genera *Heteroceras* and *Martelites*. Thus, they form two phyletic entities separated by an obvious morphological jump. This leads to better defined grouping which constitute excellent chronostratigraphical markers. The small species of the gr. *securiformis* *str. s.* ("*C. securiformis*", "*C. shaoriensis*", "*C. tenuicostatus*", "*C. veleuriensis*") are momentarily considered as belonging to *Martelites*. However, it appears that they could represent a new taxonomic unit by their particular features and their ecological preferences (Kakabadze, 1971; Kotetishvili, 1988).

I. INTRODUCTION

La famille des Heteroceratidae Spath, 1922 était constituée jusqu'à présent de sept genres (d'Orbigny, 1850; Djanelidze, 1926; Rouchadze, 1933; Kakabadze, 1967; Conte, 1989) reposant sur une conception très typologique des taxa. Parmi ceux-ci, trois forment le « tronc » principal de cette famille : *Heteroceras* d'Orb., 1850, *Colchidites* Djan., 1926 et *Martelites* Conte, 1989. Brièvement ces trois genres peuvent être ainsi définis :

Heteroceras : formes hétéromorphes dont la coquille est constituée d'une partie initiale

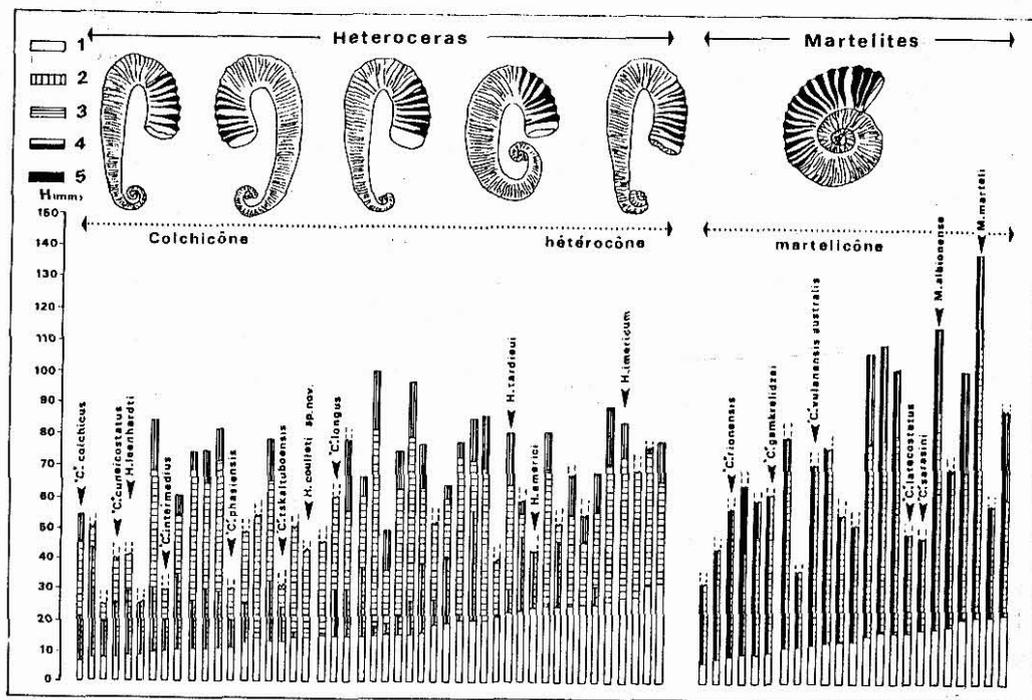


Figure 1 Cartouches exprimant le développement ontogénétique des taxa jusqu'à présent considérés comme appartenant aux genres *Heteroceras*, *Colchidites* et *Martelites*. Il en ressort deux grands ensembles morphologiques, le premier variant entre les morphologies colchicône et hétérocône correspond au genre *Heteroceras*, le second exclusivement constitué de la morphologie martellicône correspond au genre *Martelites*. 1 - turricône; 2 - phragmocône; 3 - loge d'habitation; 4 - spire disjointe; 5 - spire jointive; H - hauteur du tour.

Scheme of the ontogenetical development of the taxa considered up to now as *Heteroceras*, *Colchidites* and *Martelites*. These taxa show two great morphological wholes. The first varies between heterocone and colchicone morphologies and corresponds to the genus *Heteroceras*, the second comprises only martellicone morphology and corresponds to the genus *Martelites*. 1 - turricone; 2 - phragmocone; 3 - body chamber; 4 - disjointed spire; 5 - jointed spire; H - whorl height.

turriculée (turricône), d'une hampe et d'une crosse dont le retour peut être long (enroulement longihétérocône) (Kakabadze, 1988) ou court (enroulement hétérocône) (Kakabadze, 1988), (figure 1). Entre le turricône et la hampe peut s'intercaler une portion plan-spiralée disjointe peu développée.

Colchidites : formes hétéromorphes dont la coquille peut présenter soit une morphologie nettement déroulée soit une involution « normale ». Dans le premier cas, le turricône est suivi d'une portion plan-spiralée disjointe plus ou moins développée, à laquelle fait suite une hampe et une crosse identique à celle des *Heteroceras* hétérocônes (enroulement colchicône) (Kakabadze, 1988), (figure 1). Dans le deuxième cas, le turricône est enserré au centre d'une coquille plan-spiralée à tours jointifs (enroulement martellicône, figure 1). Enfin le genre est subdivisé en trois groupes établis (Djanelidze, 1926; Kakabadze, 1971) d'après l'importance du turricône, de la spire et la présence ou non de la partie déroulée (gr. de *C. intermedius*, *C. colchicus* et *C. shaoriensis*).

Martelites : formes identiques aux *Colchidites* martellicônes mais s'en distinguant par

une grande taille et une costulation rétroverse (Conte, 1989).

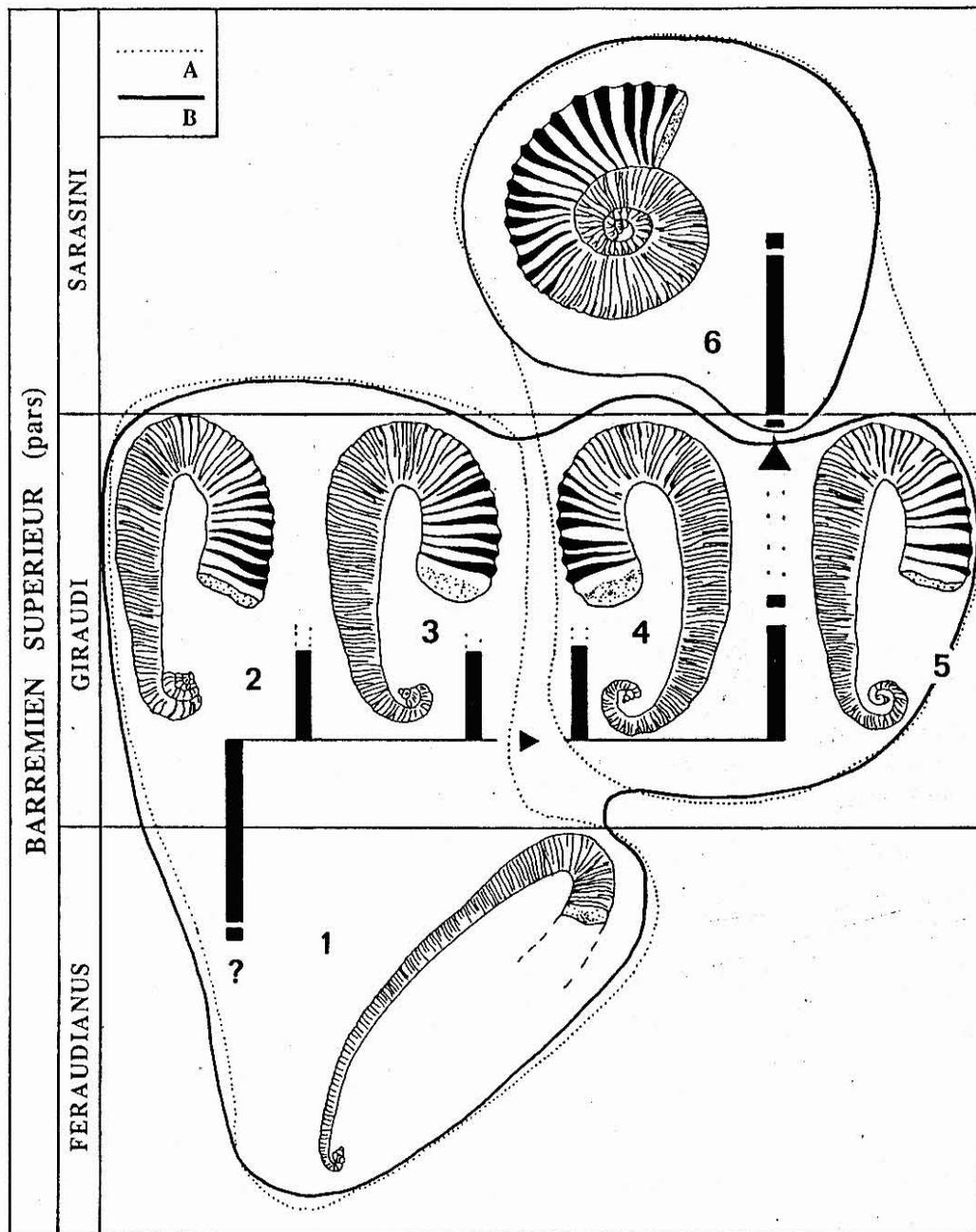
Certains auteurs ont néanmoins émis des réserves sur les limites génériques ainsi que sur les subdivisions en groupes du genre *Colchidites*, certains taxa présentant en effet des caractères intermédiaires (Egoian, 1965; Aguirre Urreta et Klinger, 1986; Kakabadze et Thieuloy, 1991) rendant ainsi ces mêmes limites quelque peu floues. Cette relative imprécision au sein d'un groupe évoluant rapidement au cours du Barrémien supérieur (successivement dans les zones à *Feraudianus*, *Giraudi* et *Sarasini*) est d'autant plus regrettable que ses constituants jouent un rôle primordial dans la stratigraphie de cette partie de l'étage (Eristavi, 1951; Busnardo, 1965, 1984; Kakabadze, 1983, 1989; Avram, 1983; Delanoy, 1990; Hoedemaecker et Bulot, 1990; Hoedemaecker et Company, 1993) dans les régions méditerranéennes et que leur vaste répartition géographique autorise les corrélations à grande échelle.

II. ARGUMENTATION

Les récoltes effectuées dans le Sud-Est de la France m'ont livré un matériel d'une ri-

Figure 2 Répartition stratigraphique des grands groupes d'Heteroceratidae durant le Barrémien supérieur dans le sud-est de la France; 1 - *Heteroceras coulleti* sp. nov.; 2 - *H. imericum*; 3 - *H. tardieu*; 4 - *H. intermedius*; 5 - *H. leenhardtii*; 6 - *Martelites* gr. *sarasini*; A - Conception générique précédemment admise (1, 2 et 3 = *Heteroceras*; 4, 5 et 6 = *Colchidites*); B - nouvelle conception générique (1, 2, 3, 4 et 5 = *Heteroceras*; 6 = *Martelites*).

Stratigraphical distribution of the most important groups of Heteroceratidae in the Upper Barremian from the South East of France. 1 - *Heteroceras coulleti* sp. nov.; 2 - *H. imericum*; 3 - *J. tardeu*; 4 - *H. intermedius*; 5 - *H. leenhardtii*; 6 - *Martelites* gr. *sarasini*; A - generic arrangement previously admitted (1, 2 and 3 = *Heteroceras*; 4, 5 and 6 = *Colchidites*); B - new generic (1, 2, 3, 4 and 5 = *Heteroceras*; 6 = *Martelites*).



chasse encore insoupçonnée pour la région. Ayant fait l'objet d'un rigoureux repérage stratigraphique, ce matériel permet aujourd'hui de proposer une nouvelle acception générique fondée sur une vision plus actuelle du concept de genre, c'est-à-dire en le considérant comme un clade séparé des autres par des discontinuités, des hiatus morphologiques (Contini *et al.*, 1984). Cette acception

est étayée par des arguments nomenclaturaux, ontogénétiques et stratigraphiques.

1. *Considérations nomenclaturales* : le genre *Heteroceras* fut créé (d'Orbigny, 1850) sans qu'il ne soit désigné d'espèce-type. *H. emeric* le devint par une désignation subséquente de Meeke (1876). Plus tard, ce taxon fut considéré comme un *Colchidites* du gr. *intermedius* alors qu'*H. astieri* d'Orb. était plus ou moins

arbitrairement choisi comme espèce-type (Kakabadze, 1971; 1975; Kakabadze et Thieuloy, 1991).

2. *Étude du développement ontogénétique* (figure 1) : la différenciation des genres *Heteroceras*, *Colchidites* et *Martelites* s'appuie sur des critères morphologiques qui portent sur l'absence ou la présence ainsi que sur l'importance du stade plan-spiralé, l'évolution de ces genres se situant dans un cadre ornemental remarquablement limité. La figure 1 représente la synthèse de cette étude au cours de laquelle ont été comparés différents taxa récoltés dans le Sud-Est de la France et certains types de la littérature. Deux grands ensembles s'en dégagent. Le premier est constitué des grandes formes hétéromorphes se situant entre les pôles morphologiques hétérocônes représentés par *H. imericum* (= *H. astieri auct.*, une forme difficilement interprétable d'après la figure originale) et colchicônes représentés par *C. colchicus*, ceux-ci étant liés par de nombreux intermédiaires formant ainsi un ensemble d'une grande unité morphologique. *C. colchicus* peut donc être considéré comme un *Heteroceras*. Le second ensemble est constitué des formes à involution « normale » chez lesquelles le stade spiralé, mais cette fois à tours jointifs, envahit toute la coquille à l'exception bien entendu du turricône initial. On remarque la parfaite identité morphologique entre certains « *Colchidites* » de la littérature souvent décrits d'après des échantillons incomplets (Rouchadze, 1933; Kakabadze, 1971; Aguirre Urreta et Klinger, 1986) et les *Martelites* dont les caractéristiques (Conte, 1989) relèvent tout au plus du niveau spécifique.

3. *Données stratigraphiques dans le SE de la France* (figure 2) : les premiers *Heteroceras* apparaissent assez soudainement au sommet de la zone à Feraudianus. Ils sont alors représentés par des formes de grande taille, hétérocônes [*H. coulleti sp. nov.* (= *H. aff. obliquatum* in Delaloy, 1992); *Diagnose* : *Heteroceras* de taille grande à très grande dont le développement de la coquille est de type hétérocône. Le turricône est de taille moyenne à tours faiblement disjoints. La hampe peut être très longue, elle est de croissance lente, légèrement arquée, ornée en grande partie

de côtes clavées, passant à une costulation plus fine dans sa partie supérieure. La crosse n'est que partiellement connue, le coude montre peu de bifurcations et le retour est orné de côtes fortes espacées] et d'autres de petite taille du type longihétérocône. Ces derniers représentent le gr. d'*H. baylei* qui va durer jusque dans la zone à Sarasini et qui constitue une lignée particulière. Les grandes formes hétérocônes forment encore l'essentiel de la population de grands Heteroceratidae de la base de la zone à Giraudi, mais vers le milieu de cette zone ils sont remplacés par une population plus diversifiée dont les membres évoluent entre les pôles morphologiques hétérocônes et colchicônes (*H. imericum*, *H. emerici*, *H. leenhardtii*, « *C.* » *longus*...). L'étude de cette population tend à prouver qu'elle est en réalité constituée d'un nombre restreint de taxa offrant un fort polymorphisme intraspécifique. La morphologie martelicône apparaît assez brutalement à la base de la zone à Sarasini (peut-être est-elle déjà individualisée au sommet de la zone à Giraudi?) en remplacement des grandes formes hétérocônes et colchicônes qui ont disparu. Ce changement très rapide de morphologie constitue une étape significative dans l'histoire évolutive de ces Heteroceratidae. Une telle succession, à la fois morphologique et stratigraphique, ressort également très bien des travaux relatifs aux régions caucasiennes.

III. CONCLUSIONS

Des données énoncées précédemment, il ressort que le genre *Colchidites* dont l'espèce-type doit être considérée comme un *Heteroceras* ne peut être maintenu, ses représentants se répartissant entre les genres *Heteroceras* et *Martelites*. On aboutit ainsi à la constitution de deux entités phylétiques séparées par un saut morphologique important. Du point de vue stratigraphique, les groupements ainsi obtenus constituent, de par leur meilleure définition, d'excellents repères chronostratigraphiques (Delanoy, 1990) utilisables à grande échelle au vu de leur vaste répartition géographique. Enfin les petites espèces du gr. de « *C.* » *securiformis str. s.* (« *C.* » *securiformis*,

« *C.* » *shaoriensis*, « *C.* » *tenuicostatus*, « *C.* » *veleuriensis*), anciennement incluses dans le gr. de *C. shaoriensis*, sont temporairement considérées comme des *Martelites*, mais elles

pourraient, d'après leurs caractères et leurs préférences écologiques (Kakabadze, 1971; Kotetishvili, 1970), représenter une nouvelle entité taxinomique.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AGUIRRE URRETA, M.B. et KLINGER, H.C., 1986. Upper barremian Heteroceratinae (Cephalopoda, Ammonoidea) from Patagonia and Zululand, *Ann. S. Afr. Mus.*, 96, p. 315-358.
- AVRAM, E., 1983. Barremian ammonite zonation in the carpathian area, *Zitteliana*, 10, p. 509-514.
- BUSNARDO, R., 1965. Rapport sur l'étage Barrémien, *Mém. BRGM*, 34, p. 161-169.
- BUSNARDO, R., 1984. Ammonites in *Chapitre Crétacé inférieur*, *Mém. BRGM*, 125, p. 282-294.
- CONTE, G., 1989. Fossiles du plateau d'Albion, *Les Alpes de Lumières*, 99, p. 1-72.
- CONTINI, D., MARCHAND, D. et THIERRY, J., 1984. Réflexion sur la notion de genre et de sous-genre chez les ammonites, : exemples pris essentiellement dans le Jurassique moyen. *Bull. Soc. géol. France*, 26(4), p. 653-661.
- DELANOY, G., 1990. Précisions nouvelles sur *Emericiceras collignoni* Thomel (Ammonoidea) et proposition d'un nouveau schéma zonal dans le Barrémien supérieur du Sud-Est de la France, *C.R. Acad. Sci. Paris*, 311, série II, p. 259-264.
- DELANOY, G., 1992. Les ammonites du Barrémien supérieur de Saint Laurent de l'Escarène, *Ann. du Muséum d'Histoire Naturelle de Nice*, tome IX, p. 1-148.
- DJANELIDZE, A., 1926. Mélanges géologiques et paléontologiques, *Bull. Univ. Tiflis*, 6, p. 259-266.
- EGOIAN, V.I., 1965. On the first find of colchiditids in north-western Caucasus, *Trudy ves. nefi; Nauchno, Issled Geol. razu. Inst. Moscow*, 44, p. 116-127 (en russe).
- ERISTAVI, M.S., 1951. The Lower Cretaceous zones of Georgia, *Bull. Acad. Sci. Georgian SSR*, p. 309-322 (en russe).
- HOEDEMAECKER, P.J. et BULOT, L., 1990. Preliminary zonation for the lower cretaceous of mediterranean regions, *Géol. Alpine*, 66, p. 123-127.
- HOEDEMAECKER, P.J. et COMPANY, M., (Reporters), 1993. Ammonite zonation for the Lower Cretaceous of the Mediterranean region; basis for the stratigraphical correlations within IGCP-Project 262, *Rev. Esp. Pal.*, 8, p. 117-120.
- KAKABADZE, M.V., 1967. (Question on the systematic position and classification of colchiditids), *Bull. Acad. Sci. Georgian SSR*, 48(2), p. 434-442 (en russe).
- KAKABADZE, M.V., 1971. Colchiditids and their stratigraphical significance, *Trudy Geol. Inst. Akad. Nauk. GSSR*, NS 47, p. 1-118 (en russe).
- KAKABADZE, M.V., 1975. Lower cretaceous Heteroceratinae of Georgia and adjacent regions, *Trudy Geol. Inst. Akad. Nauk. GSSR*, NS 47, p. 62-131 (en russe).
- KAKABADZE, M.V., 1983. On the Hauterivian-Barremian correlations between the South of the USSR and certain southern and northern regions of Europe, *Zitteliana*, 10, p. 501-508.
- KAKABADZE, M.V., 1988. On the morphological classification of heteromorph ammonites, in 2nd. Int. Ceph. Symp. Tübingen 1985, *E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung*, p. 447-452.
- KAKABADZE, M.V., 1989. The Barremian biostratigraphical subdivisions of Georgia and comparison with some mediterranean regions, in 3rd Int. Cret. Symp. Tübingen 1987, *E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung*, p. 551-560.
- KAKABADZE, M.V. et THIEULOY, J.P., 1991. Ammonites hétéromorphes du Barrémien et de l'Aptien de Colombie (Amérique du Sud), *Géol. Alpine*, 67, p. 81-113.
- KOTETISHVILI, E.V., 1989. Biofacies characteristics of lower cretaceous deposits of Georgia, in 3rd Int. Cret. Symp. Tübingen 1987, *E. Schweizerbart'sche Verlagbuchhandlung*, p. 543-550.
- MEEK, F.B., 1876. A report on the invertebrate cretaceous and tertiary fossils of the Upper Missouri County, in HAYDEN, F.V., éd., *Report U.S. Geol. Sur. Terr.*, 9, p. 1-629.
- d'ORBIGNY, A., 1850. *Prôdrome de Paléontologie Stratigraphique Universelle*, Masson, 2, p. 1-427.
- ROUCHADZE, 1933. Les ammonites aptiennes de la Géorgie occidentale, *Bull. Inst. Géol. Géorgie*, 1(3), p. 166-273.