
APTYCHUS : AUTOPSIE D'UNE ÉNIGME

Par Sylvain Vigarié

Cet article est dédié à ma femme Marie et à mon fils Maximilien pour leur patience ainsi qu'à tous les membres de la section

PRÉAMBULE

Tout paléontologue amateur a été, au moins une fois, confronté à la découverte d'un drôle de spécimen ressemblant, à s'y méprendre, à un petit coquillage. Face striée, intérieur lisse parfois brillant, valve solitaire ou articulée, il abonde dans certains gisements.

Brassé par les eaux de ruissellement, il s'entasse au pied de dévers mais on peut également le trouver pris dans la roche, isolé ou accompagné d'une faune ammonitique. De taille petite à minuscule, ce supposé lamellibranche n'en reste pas moins un grand mystificateur, un orphelin qui se serait inventé une famille !

En effet, après avoir donné le change à plusieurs générations de chercheurs, il a été contraint de livrer peu à peu ses secrets.

Il ouvrit alors un espace de débat intéressant sur son origine et sa fonction.

De simple curiosité, il devint l'objet d'études approfondies dont cet article se veut le témoin. Y a-t-il une énigme Aptychus ?

UNE GRANDE DIVERSITÉ

Approche

C'est H de MEYER qui en 1829 donna à cette structure le nom "d'Aptychus" signifiant en grec ancien "sans pli".

Curieuse appellation, car il existe plusieurs types d'Aptychus (ou Aptychi) et ceux qui sont lisses sont loin d'être la majorité.

La découverte d'Aptychus dans la loge d'habitation d'ammonites permit dès le XIX^{ème} siècles de faire un rapprochement entre la structure et le céphalopode, une fois écartée les hypothèses les plus farfelues (qui seront évoquées plus loin).

Dès lors la typologie des aptychus fut étroitement liée à celle des ammonoïdes.

Il y a plusieurs méthodes d'envisager l'analyse d'Aptychus soit par la forme, soit par l'ornementation, soit en combinant l'une et l'autre. La première connaissant rapidement ses limites, dues principalement à l'ancienneté des études, au manque évident de matériel ou à une approche superficielle, n'a que peu d'intérêt, la deuxième est dépendante de la première, l'ornementation étant étroitement liée à la forme.

La solution mixte apparaît donc comme la plus proche du sujet.

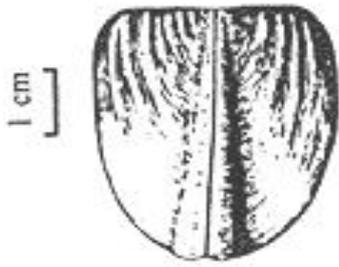
On distingue, comme pré requis, deux types principaux d'Aptychus :

➤ Les ***Anaptychus*** : Aptychus composé d'une seule valve subovale

➤ Les ***Diaptychus*** : Aptychus composé de deux valves, ce type pouvant se subdiviser en deux sous-types en fonction de leur mode d'assemblage : ***Synaptychus*** (par coalescence) et ***Aptychus*** (par juxtaposition). La forme est subtriangulaire.

Typologie

Les Cornaptychi



Dessin 1

Position : Du Lias supérieur au Dogger

Description : Aptychus fin, avec lamelle interne et plaques calcaires, présence de côtes imbriquées et formées d'une couche inférieure très fine et d'une couche externe homogène.

Association ammonitique (Hildocerataceae)



Photo 1 Leioceras



Photo 2 Harpoceras



Photo 3



Photo 4 Grammoceras



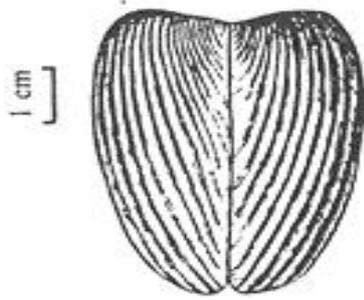
Photo 5 Hildoceras

A signaler la rare forme lisse de Cornaptychus nommée **Laevicornaptychus**, rattachée entre autres à Pseudolioceras



Photo 6 Pseudolioceras

Les Lamellaptychi



Dessin 2

Position : Du Jurassique supérieur (Oxfordien, Kimmeridgien et Tithonien) au Néocomien (Valanginien, Hauterivien, Barrémien)

Description : par rapport au précédent, cet aptychus présente une couche inférieure qui s'épaissit tandis que la couche externe s'amincit, la costulation est en lamelle et plus accentuée, la surface est bombée.

Association ammonitique (Haplocerataceae, Phyllocerataceae)



Photo 7 Neochetoceras



Photo 8 Taramelliceras

Photo 9



Photo 10 Haploceras



Photo 11 Oppelia

Sont également associées :



Photo 12 Streblites

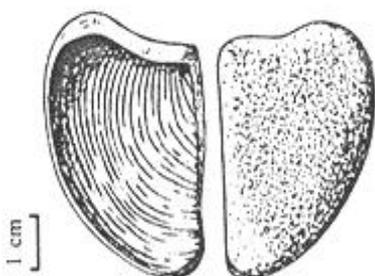
et Theganoceras

Lamellaptychus se décline en nombreux sous-genres et paragenres

- *L. seranonis* (COQUAND) du Thitonien au barrémien
- *L. mortilleti* (PICTET & LORIOLE) du Néocomien
- *L. angulocostatus* (PETERS) du Néocomien
- *L. beyrichi* (OPPEL & TRAUTH)
- *L. lamellosus* (PARKINSON, PICTET & LORIOLE, TRAUTH)
- *L. thoro* (WINKLER)
- *L. didayi* (COQUAND) du Valanginien

Il existe également des formes lisses les **Laevilamellaptychi** rattachées à Pseudolissoceras et des formes ponctuées les **Punctaptychi** rattachés à Opeelia et Haploceras avec deux sous-genres roumains : *P. punctatus punctatus* (VOLTZ) et *P. patruliusi* (TURCULET) du Kimméridgien au Berriasien.

Les Laevaptychi



Dessin 3

Position : Du Jurassique moyen et supérieur

Description : "Lamelle interne organique recouverte par une couche calcaire, parfois très épaisse, formée de tubules calcaires légèrement espacés" (P. LEBRUN).

"Valves de grande taille plus longues que larges, très peu convexes. Bord externe rendu tranchant par un biseau de la face externe qui est couverte de petites cavités plus ou moins régulières et marquée de quelques plis rayonnants très légers. Face interne très peu concave marquée de lignes concentriques fines, nombreuses et inégales" (DOLFUSS)

L'espèce type du genre est **Laevaptychus latus** (PARKINSON)

Association ammonitique (Perisphinctaceae)



Photo 13 Simoceras



Photo 14



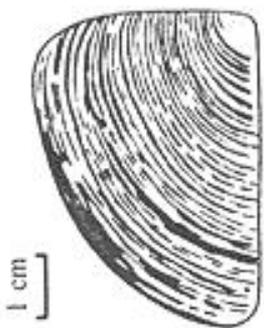
Photo 15 Aspidoceeras

Autres ammonites concernées : Hybonotoceras, Gutneria (antidimorphe de Physodoceras) et Anaspidoceras neoburgense

Précision stratigraphique : on trouve généralement ce type d'Aptychus dans le Kimméridgien allemand, du Kimméridgien moyen au Tithonien roumain, du Volgien inférieur, zone à Pseudoscythica horizon neoburgense russe, au Kimméridgien inférieur (zone à Platynota) et à l'Oxfordien en France.

À noter que chez P. FISCHER cet Aptychus prend le nom de *cellulosi*

Les Praestriptychi



Dessin 4

Position : Du Jurassique moyen au Crétacé inférieur

Description : Structure large à surface externe recouverte de stries simples et concentriques (P. LEBRUN)

Valves étroites et fortement allongées, les surfaces intérieures et extérieures possèdent de fines lignes de croissance. Deux couches distinctes : une couche interne épaisse organique et une fine couche externe en calcaire. (Holotype GGM N° 571-2, région de Kursk, Callovien inférieur – TRAUTH 1927)

Association ammonitique (Stephanocerataceae)



Photo 16 Normannites



Photo 17 Kepplerites



Photo 18

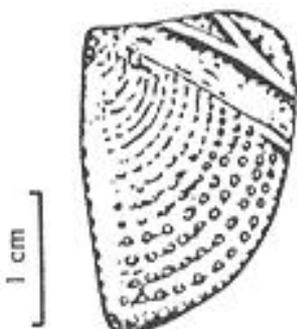


19 Kosmoceras



Photo 20 Proplanulites

Les Granulaptychi



Dessin 5

Position : Du Jurassique moyen au Crétacé inférieur

Description : Minces, généralement larges, dont la couche externe est ponctuée ou granuleuse (ornée de rangées concentriques de tubercules) et la couche interne présentant de fortes stries.

Chez P. FISCHER, cet Aptychus prend le nom de *granulosi*

Association ammonitique (Perisphinctaceae)



Photo 21 Subplanites

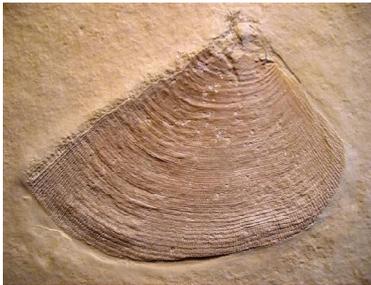
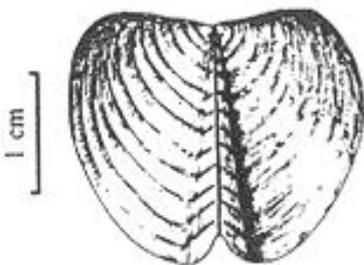


Photo 22



Photo 23 Garantiana

Les Striptychi



Dessin 6

Position : Crétacé supérieur (Sénonien, Turonien, Coniacien)

Description : Encore plus fins que les précédents à surface externe finement striée ou ondulée, composée de deux pièces soudées sur la ligne médiane (cf. le Synaptychus de P. FISCHER)

Association ammonitique (Scaphitaceae)



Photo 24 Hamites



Photo 25 Yezoites



Photo 26 Scaphites

Auxquelles on peut ajouter Polyptychoceras (*Hamites gabei*), *Acanthoscaphites roemeri*

En conclusion sur ce chapitre

Toutes les superfamilles d'ammonites ne semblent pas concernées, ainsi les Ancylocerataceae (Bochianitidae, Ancyloceratidae, Heteroceratidae, Hemihoplitidae, Labeceratidae), les Lytocerataceae (Lytoceratidae), les Acanthocerataceae, Les Tetragnostaceae, Les Desmocerataceae (Desmoceratidae, Silesitidae, Kossmaticeratidae, Cleoniceratidae, Pachydiscidae, Muniericeratidae) et d'autres encore.

Il faut bien comprendre que l'association typologique certifiée entre Aptychus et Ammonite provient de la découverte de la structure in situ, ce qui, ramené à l'ensemble des Ammonites trouvées, est extrêmement rare.

Dans un même secteur, on peut découvrir des ammonites seules, des Aptychi seuls, des Aptychi à proximité d'ammonites sans pouvoir dire avec certitude si ces structures appartiennent ou non à l'animal ammonoïde concerné.

Que faut-il en conclure ?

- Que les ammonites trouvées sans Aptychi, n'en n'ont jamais eu ? Difficile de penser que certaines superfamilles en soient pourvues et pas d'autres.
- Que les Aptychi solitaires (et parfois en grand nombre) ont mieux "survécu" que leurs hôtes (différenciation taphonomique).
- Que la présence d'Aptychi approximés relève du hasard et que l'hôte concerné n'est pas le bon (disparu corps et biens ou ailleurs dans le banc)

COMPOSITION DE LA STRUCTURE DES APTYCHI

Quand on évoque les Aptychi on utilise souvent les mots "corné" (ne serait-ce que pour les Cornaptychi : en corne, de la matière de la corne), "sclérotisé", "chitine", "calcaire", "calcite", "aragonite" et plus généralement de "matière organique" pour la partie interne et de "matière minérale" pour la partie externe.

Analyse de la matière organique

La face interne de l'Aptychus présenterait les caractéristiques chimiques de la corne (Kératine) ou de la chitine.

La Kératine est une protéine synthétisée, fibreuse et très résistante, c'est le constituant commun de tous les "Phanères" (signifiant "apparent" en grec) comme les ongles, les griffes, les cornes et autres sabots. Elle est insoluble ce qui assure une bonne imperméabilité.

La chitine du grec Khîton (tunique) et de formule chimique (C₈H₁₃N₀₅), est très résistante mais également très flexible, elle est un des constituants de la cuticule (couche externe sécrétée par l'épiderme) des insectes.

Outre ses caractéristiques mécaniques, elle joue un rôle de protection et d'isolement (notion d'imperméabilité).

La notion de "Sclérotisé" est parfois évoquée pour décrire des aires durcies par le dépôt ou la formation de substances autres que la chitine (SEGUY-1967), ce qui revient à dire qu'il peut y avoir renforcement de la face interne de l'Aptychus par l'adjonction de matière organique complémentaire (stratification par micro-couches).

Le caractère organique de ce dépôt interne fait écho aux structures operculaires de certains gastéropodes prosobranches (Sous-classe de gastéropodes dont les branchies et les oreillettes sont placées en avant du ventricule)



Photo 27 Opercules de Bulots (famille des buccinidés–DAKIN-1912)

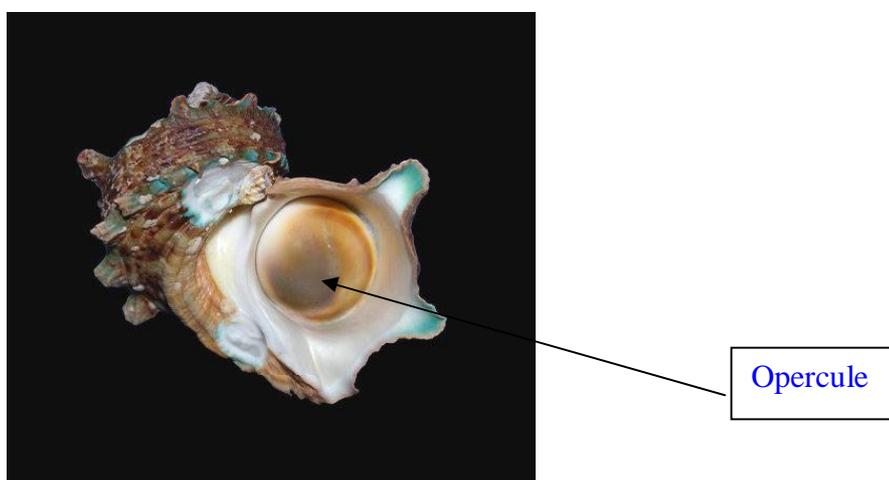


Photo 28 Turbo (turbinidé phytophage) dont l'opercule organique est épaissi par une importante masse calcaire bombée vers l'extérieur

Ces caractéristiques sont à garder en mémoire car elles interviendront de manière non négligeable dans le chapitre sur les théories de fonctionnalité.

Analyse de la matière minérale

La partie externe des Aptychii serait constituée soit de calcaire, de calcite ou d'aragonite. Le calcaire est une roche sédimentaire carbonatée formée essentiellement de calcite, sa dureté n'est que de 3 sur l'échelle de Mohs donc il est considéré comme une roche tendre, ce qui ne l'empêche pas d'entrer dans la composition de structures résistantes via le calcium (constitution des os par exemple).

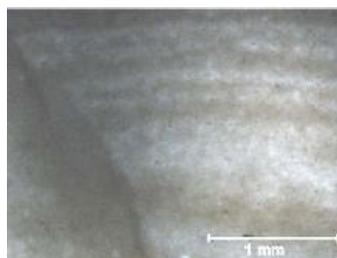


Photo 29 et 30 Lames minces de calcaires

La calcite (CO_3Ca) est étroitement associée au précédent dont elle peut représenter jusqu'à 99% de la composition. **Photos 31 à 36**



Cristal de Calcite



Calcite en scalénoèdres



Calcite en peigne

L'aragonite (CaCO_3), souvent blanche ou jaunâtre, de dureté 3,5 à 4 sur l'échelle de Mohs, elle se distingue de la calcite par son système de cristallisation.



Cristal d'Aragonite



Aragonite en fleur



Aragonite en gerbe

On connaît (pas complètement) le processus de formation de la coquille des mollusques, c'est-à-dire du traitement des minéraux qui aboutissent à leur élaboration, n'en serait-il pas de même pour la partie minérale des Aptychi ?

L'Ammonite trouvait vraisemblablement le calcaire dans son alimentation, une fois dissous par le tube digestif, il passait dans le sang puis dans le manteau par l'intermédiaire de cellules spécialisées (Amibocytes) sous la forme de phosphate de calcium qu'une enzyme (phosphatase) transformait en carbonate de calcium qui se précipitait en différentes formes cristallines (Calcite et/ou Aragonite).

À défaut de certitude il semble raisonnable de penser que l'apport calcitique ou aragonitique ne pouvait être exogène et que la sécrétion devait s'effectuer au niveau du manteau d'une manière similaire à celle proposée.

À noter un rôle surprenant de la minéralisation externe des Aptychi dans la détermination des paléotempératures, en effet elle fournit, chimiquement, un matériel calcitique exploitable.

S'il faut en croire R.BOWEN et J.C.FONTES des laboratoires "di geologia nucleare contratio EURATOM " de Pise et "de géologie dynamique et de géographie physique" de la Sorbonne, nous saurions que la température moyenne était de $23,4^\circ$ au Séquanien (un des composants de la série de l'Oxfordien).

L'ORNEMENTATION DES APTYCHI

Les faces externes des Aptychi ne sont pas lisses comme on a pu le constater dans le paragraphe sur leur typologie, d'où provient cette ornementation et qu'elle est son utilité ?

SEILACHER (1991-1993) avance l'idée d'un "bruit de fabrication" issu du développement de la structure biologique auto-organisée.

D'après lui, la structure remplie de liquide sous tension doit sa forme à la nécessité de répartir la tension sur toute la surface (principe "structuraliste").

Cette théorie implique une ornementation aléatoire même si elle est géométriquement satisfaisante (un peu comme les rides du sable sous la pression des mouvements de la mer).

Il y aurait donc autant de type d'ornementation que de type d'Aptychi.

Quand on observe la surface externe de certains Aptychi, on est frappé par la régularité des lignes qui la parcourent, elles sont ondulées et équidistantes avec une extension plus ou moins en chevron depuis l'Apex (comme la propagation d'une onde sur la surface d'un liquide).

L'ensemble donne nettement l'impression d'un processus de construction évolutive. Cela implique une adéquation entre la croissance de l'animal et celle de son Aptychus et non une élaboration à l'âge adulte.

Si l'on écarte les deux hypothèses précédentes (structuralisme et marques de croissance) il reste celle d'un rôle fonctionnel en tant que mandibule inférieure (voir plus loin la théorie "mandibulaire"), dans ce cas les différentes ornementations auraient servi de filtres pour retenir les micro-organismes lors de l'expulsion de l'eau par l'ammonite, le système étant commun à l'ensemble des ammonoïdes avec des variations par famille.



Photo 37 Lamellaptychii de l'Hauterivien inférieur

FONCTIONNALITÉ DES APTYCHI : LES DIFFÉRENTES HYPOTHÈSES

Comme tout ce qui est énigmatique, le rôle de l'Aptychus a laissé la porte ouverte à toutes les spéculations plus ou moins fantaisistes mais également à toutes les analyses les plus scientifiques où l'hypothèse remplace le subjectif.

Premières approches

Au cours du XIX^{ème} siècle et au début du XX^{ème}, la découverte d'Aptychii dans la coquille d'ammonoïdes a posé aux naturalistes et paléontologues de sérieux problèmes, quid de cette structure si différente de son hôte ?

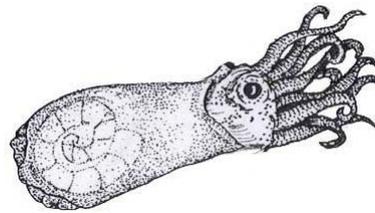
P. FISCHER a dressé un panel instructif des différentes spéculations avant 1881.

Les théories par assimilation (exogénisme)

SCHEUZER (1672-1733) et KNORR ont considéré les Aptychi comme des valves d'Anatife (l'actuel Lepas ou Pousse-pied) rejoints en cela par D'ORBIGNY (1802-1857) et PICTET (1809-1872).

De la même manière que les Lepas se fixent aux Spirula, ces auteurs pensaient que les Aptychi se fixaient à l'intérieur de la chambre d'habitation des ammonites.

Dessin 7 Spirula, aperçu de la coquille interne



PARKINSON (1755-1828), SCHLOTHEIM (1764-1832) et DESLONGCHAMPS (1794-1867) croyaient que les Aptychi étaient des bivalves (respectivement des Trigonellites, des Tellinites ou des Munsteria) associés taphonomiquement aux ammonites ou ayant servi à sa nutrition. DELUC (1727-1817) et BOURDET ont rapproché les Aptychi des plaques du palais de certains poissons et les ont baptisé "Ichtyosagones" (du latin Ichthus : Poisson), dénomination sans avenir disparue à la fin du XIXème.

Les théories par appartenance (endogénisme)

VOLTZ (1785-1840) et RÜPPELL (1794-1884) ont émis les premiers l'hypothèse de l'appartenance d'Aptychus à l'animal ammonoïde, LEHON, WOODWARD et OWEN adhèrent à cette opinion.

De MEYER (1801-1869) et COQUAND "ont soutenu que les aptychus constituaient le squelette d'un céphalopode nu ayant quelque rapport avec les Teuthopsis". Le Teuthopsis était un céphalopode ayant l'apparence d'un calmar (DESLONGCHAMPS-1855)

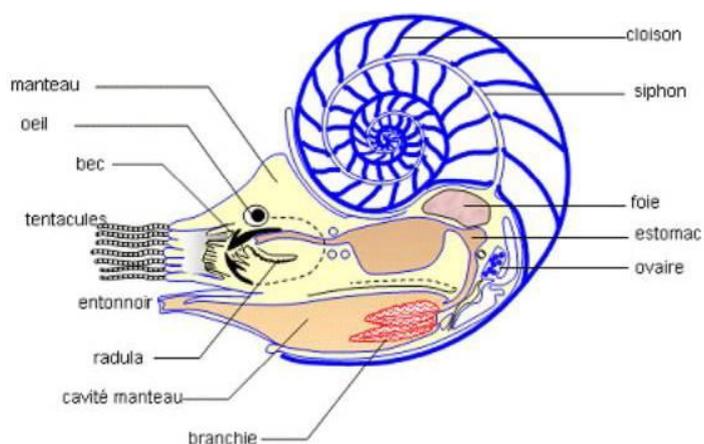
SIEBOLD (1804-1885) et BRAUN en se fondant sur le dimorphisme sexuel des Argonautes (mâle sans coquille), émirent l'hypothèse que l'Aptychus était la coquille interne des ammonites mâles obligés, de par leur petite taille, de se réfugier dans le manteau des femelles (théorie scientifiquement douteuse mais avant-gardiste par rapport au moeurs du XIXème !)

DESHAYES (1795-1875) rattachait Aptychus au gésier de l'ammonite par comparaison avec le gastéropode "Philine" (Opisthobranche Céphalaspide) qui écrase les petits mollusques et les vers dans son estomac. On retrouve ce principe chez certains oiseaux herbivores qui à l'aide de "gastrolithes" (littéralement "pierre d'estomac") broient leurs aliments pour en faciliter la digestion.

L'Aptychus pouvait également, selon certains auteurs, avoir un rôle protecteur :

- du sac branchial (BURMEISTER)
- de l'entonnoir (VALENCIENNES)
- de la glande nidamentaire (KEFERSTEIN, WAAGEN et ZITTEL) par rapprochement entre "la surface des glandes nidamentaires du Nautilé et celle des Aptychus lamelleux"
- de bras modifiés (KEFERSTEIN) comme le capuchon pour le nautilé.

Dessin 8 Localisation des organes de l'animal nautiloïde



Les hypothèses actuelles

La théorie "Operculaire"

VOLTZ et RÜPPELL ont été les précurseurs de cette théorie en avançant la notion d'opercule pour l'Aptychus, justifiant cette hypothèse par sa présence in situ dans la chambre d'habitation de certaines ammonites.

Si l'on suit cette hypothèse, on doit admettre que l'Aptychus obstruait l'entrée de la loge d'habitation au repos de l'animal ou lorsqu'il essayait de se protéger d'un prédateur.

Il faisait donc corps avec l'ammonite ce qui expliquerait le caractère organique de la matière interne et minéral de la matière externe (isolation et renforcement).

Constatations en faveur de la théorie

➤ Il a été trouvé des Aptychi en position operculaire sur des ammonites comme *Oppelia subradiata* (exposée au British Museum), comme sur de petites ammonites avalées par un *Tryssops* (poisson du gisement de Curcy),



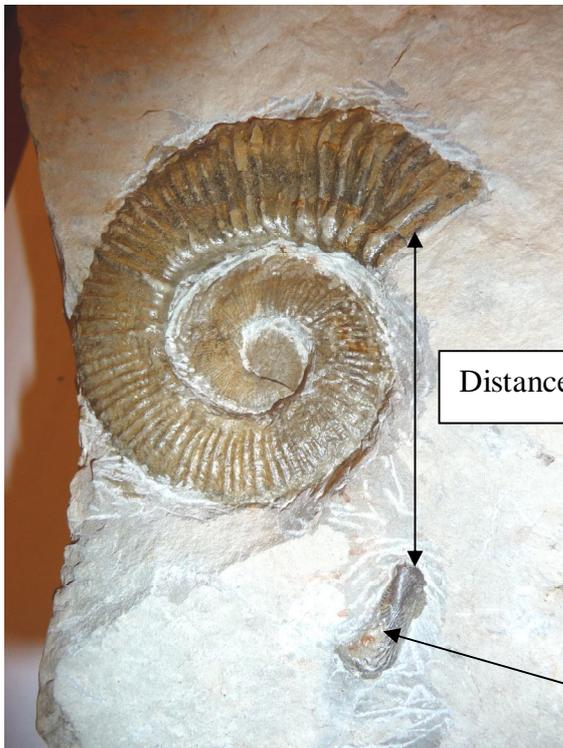
Photo 38 *Tryssops subovatus* (Solnhofen)
Comme un spécimen de *Physodoceras* cf. *alternense* du Malm étudié par SCHINDEWOLF (1958)



Photo 39 *Physodoceras alternense*

➤ On a constaté une adéquation entre l'ouverture de la loge d'habitation et l'Aptychus, même si elle n'est pas toujours parfaite. À ce sujet il ne faut pas écarter les Aptychi approximés (trouvé à une faible distance d'une ammonite) même s'ils ne constituent pas une preuve absolue d'appartenance.

Dans l'exemple ci-dessous la dimension de l'Aptychus est de 17mm et la section de la dernière cloison de l'ammonite (*Crioceras*) est également de 17mm (+ ou - 1mm)



Distance : 50mm

Aptychus approximé

Photo 40 Crioceratide de l’Hauterivien de la Drôme

➤ "La présence d’une ornementation bien définie sur les faces externes convexes rendant difficile l’attribution de ces structures à tout autre organe" selon les analyses de TRAUTH (1938)

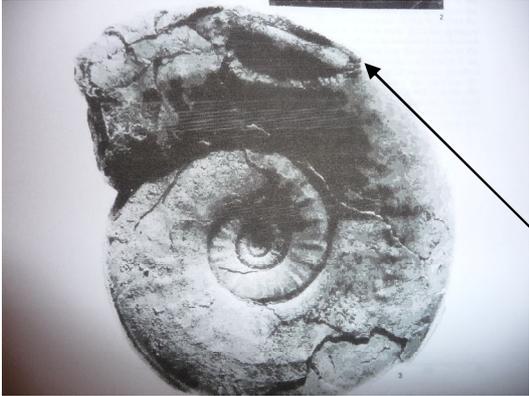
Les éléments défavorables à la théorie

➤ La position operculaire des Aptychii en place a été considérée comme une situation obstructive post-mortem (MORTON 1981).

➤ La position occlusive concernant les spécimens retrouvés est minoritaire par rapport à une situation dans la loge d’habitation (contre la paroi gauche ou droite avec une inclinaison variable). Cet argument n’est pas une preuve car, après sa mort l’animal tombe de manière aléatoire sur le substrat et la dissolution des parties molles commence.

Cette dissolution couplée à des phénomènes exogènes (mouvement des fluides, action des détritivores) libère l’Aptychus qui peut :

⇒ Entrer dans la chambre d’habitation



Aptychus dans la loge d’habitation

Photo 41 *Somminia arenata*



Photo 42 Aptychus dans la loge d'habitation de *Glochiceras solenoide*

⇒ Être écarté de la coquille (A. approximé) ou emporté (A. solitaire) en fonction d'autres paramètres (position de l'hôte, zone bathyale ou littorale.....)

➤ Chez les mollusques, il est très rare de rencontrer des opercules composés comme le sont les diptychus (Aptychus & Sinaptychus) pour certaines ammonites. Quelle pourrait être l'utilité d'une structure composée au regard de l'occlusion si ce n'est de la fragiliser.

➤ On a découvert des Aptychi dont la taille n'est pas concordante avec l'ouverture de la chambre d'habitation. Cependant, en malacologie (branche de la zoologie consacrée aux mollusques) cette caractéristique est fréquente.

➤ Des ammonites telle *Rasenia cymodoce* ont une ouverture presque ronde au stade juvénile et lancéolée au stade adulte ce qui impliquerait que l'Aptychus-opercule change de forme en passant d'un stade à un autre ce qui paraît peu probable (G. LENNIER)

La théorie "mandibulaire"

C'est U. LEHMAN (1971) qui, en étudiant un *Arnioceras* possédant une Radula dans sa chambre d'habitation, est arrivé à la conclusion que l'Aptychus serait en fait la mâchoire inférieure d'une ammonite (jusqu'en 1967 et les travaux de CLOSS, on pensait que les ammonites étaient dépourvues de mandibule).

Par rapport à la mâchoire supérieure, l'aptychus, beaucoup plus grand (de l'ordre du simple au double voir au triple) et en forme de pelle, aurait servi de collecteur de micro-organismes.

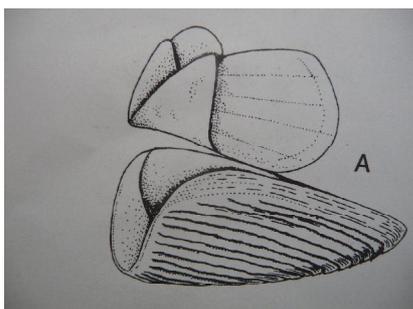
Constatations en faveur de la théorie

➤ On a trouvé en Allemagne :

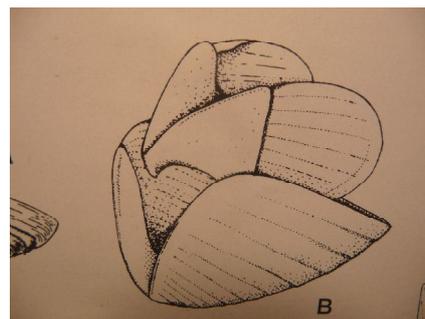
⇒ Un lamellaptychus avec une empreinte de mâchoire supérieure correspondante (G. SCHWEIGERT-article paru dans le "Paleobiologische Berliner Abhandlungen"-2009) du Tithonien de la Franconie.

⇒ Un lamellaptychus dans un *Metahaploceras* du Kimméridgien supérieur Souabe ("Lagerstätten", équivalent du calcaire lithographique de Solnhofen).

On trouvera, ci-dessous, deux exemples de dessins de mâchoire d'ammonoïde (d'après LEHMAN reporté par P. LEBRUN)



Dessin 9 A La mandibule inférieure est un Cornaptychus (d'*Hildoceras*)



Dessin 10 B La mandibule inférieure est un Anaptychus (de *Psiloceras*)

- La forme incurvée des anaptychi, ne semble pas compatible avec celle généralement plane d'un opercule.

Arguments contre la théorie

En fait l'argument principal apporté par les partisans de la théorie operculaire est la négation de la fonction de mandibule proposée par LEHMAN.

Certains ont évoqué la taille trop importante de l'Aptychus en tant que mandibule pour entrer dans un processus alimentaire.

L'hypothèse de LEHMAN est aujourd'hui largement admise au sein des ammonitologues.

Cependant à y regarder de plus près, l'histoire du rôle de l'Aptychus ne s'arrête pas là.

La théorie mixte

En examinant bien les écrits des différents auteurs partisans de la théorie mandibulaire de LEHMAN, on constate qu'ils n'écartent pas définitivement l'hypothèse operculaire, mieux certains l'intègrent à la théorie mandibulaire pour aboutir à une théorie mixte où l'Aptychus aurait une double fonction à la fois mandibule inférieure (lower jaw) et opercule (DAGYS, BANDEL, TANABE et WEITSCHAT, 1989)

Il est même envisagé, selon le genre d'ammonite, qu'il n'ait pu avoir qu'une fonction operculaire.

La question d'une évolution est également posée, si l'on considère que chez les orthocères du Dévonien supérieur de l'Amérique du nord, l'Aptychus a un rôle operculaire indéniable (ancêtre du capuchon des nautiloïdes Mésozoïques) on peut envisagé un principe identique pour les ammonoïdes dont la fonction operculaire serait une survivance archaïque, le rôle mandibulaire correspondant à une innovation.

Rien n'est sur dans le domaine car le contraire est tout à fait possible autrement dit que la fonction mandibulaire ait évolué en double fonction (lors de la radiation des prédateurs durophages et notamment des poissons téléostéens?).

Cette théorie a le mérite d'être consensuelle et de prendre en compte les différentes observations non contradictoire faites sur différents spécimens. Il est nécessaire de rappeler ici le matériel de preuve peu important par rapport à l'ensemble des ammonites découvertes et bien entendu des Aptychi solitaires.

CONCLUSION

Si l'Aptychus a déjà livré aux chercheurs de nombreuses informations sur son apparence et sa consistance, sa fonction reste encore incertaine même si la théorie mixte semble s'imposer de plus en plus.

Il faut espérer que dans des temps rapprochés de nouvelles découvertes permettront d'éclaircir définitivement son rôle.

Si le lecteur souhaite approfondir encore d'avantage le sujet, qu'il se reporte à la bibliographie qui suit.

BIBLIOGRAPHIE

- Bowen R. & Fontes J.C. 1962** – Paléotempératures indiquées par l'analyse isotopique de fossiles du Crétacé inférieur des Hautes-Alpes (France).
- Bulletin de la société impériale de Moscou 1875** – Sur les Aptychus de Gorodisché
- Dagys, Lehman, Bandel, Tanabe & weitschat 1989** - The jaw apparati of ectocochleate cephalopods.
- Desbrière J. 2002** – Chitine et Chitosane
- Dzik J. 1981** – Origin of the Cephalopoda.
- Fischer P. 1881** – Manuel de Conchyliologie – Tome 2
- Frye & Feldman 1991** – Aptychus des céphalopodes d'Amérique du nord à la fin du Dévonien (traduction).
- Kennedy W. J. & Klinger H. C. 1971** – A *Texanites-Synaptychus* Association from the upper Cretaceous of Zululand.
- Lebrun P. 1996** – "Ammonites" – 1^{ère} partie
- Lehman U. 1971** – Jaws, Radula and Crop of *Arnioceras* (Ammonoidea)
- Lennier G. 1870** – Études géologiques et Paléontologiques sur l'embouchure de la Seine et des falaises de la Haute-Normandie.
- Mangold K. 1989** – Traité de Zoologie - Tome V – Céphalopodes
- Martinez G. 2007** – Aptychus de *Oxyparoniceras* (*oxyparoniceras*) *buckmani* (Bonarelli 14895) (*paroniceratinae*, Ammonoidea) del Toarciense de Arino (Cordillera Iberica, Espana).
- Morton N. 1972** – The Aptychi of *Sonninia* (Ammonitina) from the Bajocian of Scotland.
- Nagao T. 1977** – Anaptychus and Aptychus lately acquired from the Upper Cretaceous of Hokkaido, Japan.
- Rogov M. A. 2003** – Aptychi from the Volgian Stage of the Russian Platform.
- Schweigert G. 2006** – New considerations on dimorphism and Aptychus in *Gravesia* SALFELD (Ammonoidea ; Late Jurassic)
- Schweigert G. 2009** – First three-dimensionally preserved *in situ* record of an aptychophoran ammonite jaw apparatus in the Jurassic and discussion of the function of aptychi.
- Seilacher A. 1991** – Self-organizing mechanisms in morphogenesis and evolution
- Thomson M. R. A. 1971** – Lower Cretaceous *Lamellaptychus* (Aptychi, Ammonoidea) from south-eastern Alexander Island.
- Turculet L. 2008** – Considérations concernant les Aptychi d'éocrétacé de la Roumanie
- UMR CNRS 5143 2007** – La radiation des Ammonites déroulées au Crétacé : Évolution de l'appareil masticatoire et impact sur la phylogénie (Thèse).
- Zakharov 1983** – New data on the jaw apparatus of fossil cephalopods.

CRÉDIT PHOTOGRAPHIQUE

- 1 Geological survey of Iran
- 2 **Châtelier H.** Ammonites et autres spirales
- 3 Geologia y paleontologia de las sierras cordobesas subéticas
- 4 **Châtelier H.** Ammonites et autres spirales
- 5 Hildoceras, à la découverte des fossiles – **Barathieu L.**
- 6 Ammonites of the Yorkshire upper Lias

- 7 "Ammonites" site de **Bertin J.C.**
- 8 **Châtelier H.** Ammonites et autres spirales
- 9 Solnhofen und seine fossilien
- 10 Geologia y paleontologia de las sierras cordobesas subéticas (site)
- 11 **Châtelier H.** Ammonites et autres spirales (site)
- 12 mesfossilesmyblog.wordpress.com (site)
- 13 educarm fossil (site)
- 14 www.paleomania.com (site)
- 15 Ammonites pour le plaisir (site)
- 16 Corbières et fossiles
- 17 Hildoceras, à la découverte des fossiles – **Barathieu L.**
- 18 Ammonitenmodelle (zwei verschiedene Möglichkeiten)
- 19 Fossil&Mineral collection - **IWAKURA**
- 20 Middle Jurassic – Lower Cretaceous – Ammonoidea of Russia
- 21 Solnhofen und seine fossilien
- 22 Solnhofen und seine fossilien
- 23 Ammonites pour le plaisir (site)
- 24 **Châtelier H.** Ammonites et autres spirales (site)
- 25 Ammonoidea a fossil cephalopod blog
- 26 **Châtelier H.** Ammonites et autres spirales (site)
- 27 Photo de l'auteur
- 28 Huitres&co blog
- 29 Firstake Capital Corporation – **Pikauba P.**
- 30 Memoire on line
- 31 Geology 1501 – **Dr Harper**
- 32 Amis-arts.com
- 33 Mat's Minerals Gallery Mexico D2
- 34 Healingscrystals.com
- 35 The robotics institute Mineral collection Images
- 36 sanchos.perso.liberysurf.fr
- 37 Photos de l'auteur
- 38 Solnhofen und seine fossilien
- 39 Ammonites de la Sierra de Estepa – **Fernandez J. G.**
- 40 Photo de l'auteur
- 41 **Cory E. J. L.** – Birkbeck College Geography
- 42 Trilobitesandmorefossil – Trifoss

SOURCE DES DESSINS

De 1 à 6 Geologia.CO.UK

7 www.seabean.com

8 Vreken H. Estran rocheux entre l'anse Saint Nicolas et la pointe du Payré (Attention il s'agit là de la coupe d'un nautiloïde présentée par analogie avec un Ammonoïde)

9 et 10 **Lehman** 1981b

Silvain VIGARIE
Fait à Rumilly le 20 décembre 2010