

## Nouvelle classification à fondement phylogénétique des ammonites hétéromorphes du Crétacé inférieur

Par J. Vermeulen \*

\* Grand rue, 04330 Barrême, France

### Résumé

Le but de ce travail est de proposer une nouvelle classification à fondement phylogénétique pour les ammonites classées habituellement dans le sous-ordre des ANCYLOCERATINA WIEDMANN, 1966.

Dans ce travail, trois sous-ordres sont utilisés, les PROTANCYLOCERATINA VERMEULEN, 2005, les ANCYLOCERATINA WIEDMANN, 1966 *emend.* et les TURRILITINA BEZNOZOV & MICHAILOVA, 1983.

Dans les PROTANCYLOCERATINA VERMEULEN, 2005 sont classées les familles des PROTANCYLOCERATIDAE BREISTROFFER, 1947, des BOCHIANITIDAE SPATH, 1922, des LEPTOCERATOIDIDAE THIEULOUY, 1966 *nom. transl.* VERMEULEN, 2005 et des AEGOCRIOCERATIDAE fam. nov..

Dans les ANCYLOCERATINA WIEDMANN, 1966 *emend.* sont classées trois super-familles :

- les ANCYLOCERATACEAE GILL, 1871 qui comprennent les HIMANTOCERATIDAE DIMITROVA, 1970, les CRIOCERATIDAE GILL, 1871 *nom. correct.* WRIGHT, 1952, les EMERICICERATIDAE VERMEULEN, 2004, les ACRIOCERATIDAE VERMEULEN, 2004, les ANCYLOCERATIDAE GILL, 1871 et les HEMIOPLITIDAE SPATH, 1924 ;
- les DESHAYESITACEAE STOYANOW, 1949 qui comprennent les HETERO CERATIDAE SPATH, 1922, les DESHAYESITIDAE STOYANOW, 1949 et les PARAOPLITIDAE SPATH, 1922 ;
- les DOUVILLEICERATACEAE PARONA & BONARELLI, 1897 qui comprennent les DOUVILLEICERATIDAE PARONA & BONARELLI, 1897 et les TROCHLEICERATIDAE BREISTROFFER, 1951.

Dans le sous-ordre des TURRILITINA BEZNOZOV & MICHAILOVA, 1983 sont classées trois super-familles :

- la super-famille des LYTOCRIOCERATACEAE VERMEULEN, 2000 comprend les familles des HAMULINIDAE GILL, 1871, des MACROSCAPHITIDAE HYATT, 1900, des PTYCHOCERATIDAE GILL, 1871 et des MEGACRIOCERATIDAE fam. nov. ;
- les Super-familles TURRILITACEAE GILL, 1871 et SCAPHITACEAE GILL, 1871 ne sont pas révisées et leurs familles, sous-familles et genres, sont ceux donnés par Wright *et al.* (1996).

Le contenu générique de chaque famille est précisé. Le statut et la compréhension de certains spécimens-types et de nombreux taxa sont précisés et, lorsque cela est nécessaire, les différentes possibilités de classification de certains taxa sont discutées. Le statut de taxon périphérique (Vermeulen, 2004) est élargi aux taxa de rang supra-spécifique.

**Mots clés :** Classification, Phylogénèse, AMMONOIDEA, PROTANCYLOCERATINA, ANCYLOCERATINA, TURRILITINA.

**Abstract**

The aim of this work is to propose a new phylogenetical classification of ammonites usually classified in the suborder ANCYLOCERATINA WIEDMANN, 1966.

In this work are used three suborders, PROTANCYLOCERATINA VERMEULEN, 2005, ANCYLOCERATINA WIEDMANN, 1966 *emend.* and TURRILITINA BEZNOZOV & MICHAILOVA, 1983.

In PROTANCYLOCERATINA VERMEULEN, 2005 are classified the families PROTANCYLOCERATIDAE BREISTROFFER, 1947, BOCHIANITIDAE SPATH, 1922, LEPTOCERATOIDIDAE THIEULOUY, 1966 *nom. transl.* VERMEULEN, 2005 and AEGOCRIOCERATIDAE fam. nov..

In ANCYLOCERATINA WIEDMANN, 1966 *emend.* are classified three superfamilies :

- ANCYLOCERATACEAE GILL, 1871 wich contains the families HIMANTOCERATIDAE DIMITROVA, 1970, CRIOCERATITIDAE GILL, 1871 *nom. correct.* WRIGHT, 1952, EMERICICERATIDAE VERMEULEN, 2004, ACRIOCERATIDAE VERMEULEN, 2004, ANCYLOCERATIDAE GILL, 1871 and HEMIOPLITIDAE SPATH, 1924 ;

- DESHAYESITACEAE STOYANOW, 1949 wich contains the families HETERO CERATIDAE SPATH, 1922, DESHAYESITIDAE STOYANOW, 1949 and PARAOPLITIDAE SPATH, 1922 ;

- DOUVILLEICERATAEAE PARONA & BONARELLI, 1897 which contains the families DOUVILLEICERATIDAE PARONA & BONARELLI, 1897 and TROCHLEICERATIDAE BREISTROFFER, 1951.

In the suborder TURRILITINA BEZNOZOV & MICHAILOVA, 1983 are classified three superfamilies :

- LYTOCRIOCERATAEAE VERMEULEN, 2000 which contains the families HAMULINIDAE GILL, 1871, MACROSCAPHITIDAE HYATT, 1900, PTYCHOCERATIDAE GILL, 1871 and MEGACRIOCERATIDAE fam. nov..

- The superfamilies TURRILITACEAE GILL, 1871 et SCAPHITACEAE GILL, 1871 are not revised herein and their families, subfamilies and genera are those published in Wright *et al.* (1996).

The genera of each family are specified. The status and the understanding of some type-specimens and of numerous taxa are spécified and, when it is necessary, the alternative possibilities of classification of some taxa are debated. The concept of peripheral status (Vermeulen, 2004) is enlarged in order to be used for supraspecific taxa.

**Key words :** Classification, Phylogenesis, AMMONOIDEA, PROTANCYLOCERATINA, ANCYLOCERATINA, TURRILITINA.

## INTRODUCTION

La classification du sous-ordre des ANCYLOCERATINA WIEDMANN, 1966 repose actuellement sur des bases strato-phénétiques qui ne laissent qu'une place occasionnelle aux relations phylétiques éventuelles des différents taxa, quels que soient leurs rangs. Cette méthode taxinomique est illustrée par la classification proposée par Wright *et al.* (1996) où, dans une même famille, se côtoient parfois des genres, contemporains ou non, n'ayant aucun lien phylétique. Cette situation peut s'expliquer par le fait que les populations spécifiques de ces ammonites, dont la coquille est souvent déroulée, donc fragile, ne sont le plus souvent représentées dans un même banc que par un ou quelques spécimens, souvent incomplets ou sous forme de petits fragments, et que toute appréhension de la variabilité intraspécifique et des liens phylétiques n'est que très partielle, voire impossible.

Une bonne compréhension des lignées génériques phylogénétiques ne peut se faire qu'à partir d'une conception biologique des espèces. La variabilité de nombreuses espèces monotypiques ou basées sur des populations restreintes est difficile à définir et elle ne peut être interprétée que par rapport à celle d'espèces constituées d'individus plus nombreux, apparentées ou proches phylogénétiquement.

Mes récoltes dans le Crétacé inférieur, effectuées banc par banc pendant environ trente-sept ans, entre 1969 et maintenant, me permettent de proposer une classification à partir de données phylogénétiques, établies ou supposées, et par là-même de modifier le fondement et d'amener des modifications importantes de la classification antérieure, en particulier dans la conception des différents taxa et de leurs relations phylétiques.

Il serait possible dans un nouveau système de classification de créer de nouveaux noms pour tous les nouveaux taxa non fondés antérieurement sur la phylogénèse. Cette méthode n'aurait pour but que de séparer définitivement les deux méthodes taxinomiques, sans possibilité, hormis de rares cas, d'établir des correspondances. Bien que les compréhensions des taxa définis dans ce travail soient complètement différentes de celles de la classification strato-phénétique, par respect pour le travail de mes prédécesseurs, et dans un souci de compréhension réciproque avec les utilisateurs de l'ancienne classification, la loi fondamentale de priorité du code ICZN, sera absolument respectée et, chaque fois que cela sera possible, les nominations antérieures seront utilisées et les critères permettant une compréhension phylogénétique seront précisés.

**Remarque :** avant d'aller plus loin dans mes propos je tiens à préciser que la classification proposée par Wright *et al.* (1996), largement modifiée dans ce travail, constitue une base de données importante et incontournable, très appréciable en ce qui concerne l'inventaire des taxa d'ammonites du Crétacé.

## **1 – EMENDATION DES ANCYLOCERATINA WIEDMANN, 1966**

Le sous-ordre des ANCYLOCERATINA WIEDMANN, 1966 a été récemment émendé (Vermeulen, 2005, p. 147, 162) par la création du sous-ordre des PROTANCYLOCERATINA VERMEULEN, 2005. Cette séparation se justifie par le fait que ces deux sous-ordres n'ont pas de lien phylogénétique direct. En effet, les taxa du Crétacé inférieur classés dans les PROTANCYLOCERATINA ont pour ancêtres des PROTANCYLOCERATIDAE du Jurassique terminal alors que les ANCYLOCERATINA sont issus d'espèces du Valanginien supérieur (Thieuloy, 1977 ; Reboulet, 1996) de la famille des NEOCOMITIDAE SALFELD, 1921.

L'origine de la super-famille des LYTOCRIOCERATAEAE VERMEULEN, 2000 reste encore difficile à préciser, soit à partir des ANCYLOCERATINA soit à partir des LYTOCERATINA. Quelle que soit son origine, cette super-famille regroupe des ammonites hétéromorphes qui s'isolent du sous-ordre des ANCYLOCERATINA WIEDMANN, 1966 par une ligne de suture dont le lobe latéral L est le plus souvent bifide. Cette particularité rapproche les LYTOCRIOCERATAEAE des LYTOCERATINA HYATT, 1889. Il me semble donc utile d'exclure les représentants de cette super-famille des ANCYLOCERATINA WIEDMANN, 1966, qui ont un lobe latéral L toujours trifide, et de les classer dans le sous-ordre des TURRILITINA BEZNOSOV & MICHAILOVA, 1983. C'est dans ce sous-ordre que doivent aussi être classées les super-familles des TURRILITACEAE GILL, 1871 et des SCAPHITACEAE GILL, 1871 *nom. transl.* WRIGHT & WRIGHT, 1951.

## **2 – SOUS-ORDRE PROTANCYLOCERATINA VERMEULEN, 2005**

Les travaux de Thieuloy (1977) et Reboulet (1996) montrent que la famille des BOCHIANITIDAE SPATH, 1922, classée habituellement dans les ANCYLOCERATINA WIEDMANN, 1966, est sans lien phylétique avec les autres familles classées dans ce sous-ordre. Le sous-ordre des PROTANCYLOCERATINA VERMEULEN, 2005 a été créé pour exclure des ANCYLOCERATINA WIEDMANN, 1966 trois familles liées phylétiquement et sans lien phylétique avec ce sous-ordre, les PROTANCYLOCERATIDAE BREISTROFFER, 1947, les BOCHIANITIDAE SPATH, 1922 et les LEPTOCERATOIDIDAE THIEULUY, 1966 *nom. transl.* VERMEULEN, 2005. Les AEGOCRIOCERATIDAE fam. nov. sont classés dans ce sous-ordre.

### **2.1. Les PROTANCYLOCERATIDAE BREISTROFFER, 1947**

Dans cette famille, comme le proposent Wright *et al.* (1996, p. 208), sont classés les genres *Protancyloceras* SPATH, 1924, *Juddiceras* Spath, 1924, *Vinalesites* THIEULUY, 1966 (= *Pseudoanahamulina* JUDOLEY & FURRAZOLA-BERMUDEZ, 1968), *Cochlocrioceras* Spath, 1950 et *Parapedioceras* COLLIGNON, 1962. Les genres *Leptoceras* UHLIG, 1883 et *Pseudomoutoniceras* AUTRAN, DELANOY & THOMEL, 1986, classés dans les PROTANCYLOCERATIDAE BREISTROFFER, 1947 (= PROTANCYLOCERATINAE *in* Wright *et al.*, 1996) sont exclus de cette famille ; ils sont classés respectivement dans les LEPTOCERATOIDIDAE THIEULUY, 1966 *nom. transl.*

VERMEULEN, 2005 et dans les HETEROCERATIDAE SPATH, 1922 *nom. transl.* SPATH, 1924.

## 2.2. Les BOCHIANITIDAE SPATH, 1922 *nom. transl.* WIEDMANN, 1962

Dans cette famille sont classés les genres *Baculina* ORBIGNY, 1850, *Bochianites* LORY, 1898 et *Euptychoceras* BREISTROFFER, 1952. *Kabylites* DURAND DELGA, 1954 et *Janenschites* DURAND DELGA, 1954 sont des genres périphériques.

**Remarque :** le statut d'espèce périphérique a été défini par Vermeulen (2004, p. 71, 72). Il peut être également attribué à des taxa de rangs supérieurs, sous-genres à sous-ordres, présentant des conditions de classification similaires à celles des espèces périphériques. Toutefois, la dénomination de ces taxa restera inchangée en cas de transfert dans d'autres taxa de rang supérieur, contrairement aux espèces qui, dans ce cas, changent de nom générique.

### Genre *Baculina* ORBIGNY, 1850

**Générotype :** *Baculina rouyana* ORBIGNY, 1850

Wright *et al.* (1996) considèrent le genre *Baculina* ORBIGNY, 1850 comme *nomen nudum*. La conservation de l'holotype de *Baculina rouyana* ORBIGNY, 1850, figuré par Cottreau (1934), semble médiocre mais Turner (1962) a observé des spécimens du laboratoire de géologie de Grenoble et a confirmé la description succincte, mais précise, de d'Orbigny.

### Genres *Bochianites* LORY, 1898, *Kabylites* DURAND DELGA, 1954 et *Janenschites* DURAND DELGA, 1954

Wiedmann (1962, p. 85) a mis en synonymie les genres *Bochianites* LORY, 1898, *Kabylites* DURAND DELGA, 1954 et *Janenschites* DURAND DELGA, 1954 ; Company (1987, p. 93, 94) n'accepte pas cette synonymie, qualifiée d'excessivement artificielle, en invoquant entre *Bochianites* LORY, 1898 et les deux autres genres, les différences suturales et les positions stratigraphiques très éloignées. Wright *et al.* (1996, p. 210) considèrent les genres *Bochianites* LORY, 1898, *Kabylites* DURAND DELGA, 1954 et *Janenschites* DURAND DELGA, 1954 comme distincts et les classent tous les trois dans la famille des BOCHIANITIDAE SPATH, 1922.

Les arguments de Company (1987) permettent de supposer que les genres *Kabylites* DURAND DELGA, 1954 et *Janenschites* DURAND DELGA, 1954 pourraient appartenir à la famille des PTYCHOCERATIDAE GILL, 1871 dont de nombreuses espèces montrent, comme celles des genres créés par Durand Delga (1954), un lobe latéral L sub-trifide très dissymétrique.

Dans l'attente de données paléontologiques et stratigraphiques nouvelles, *Kabylites* DURAND DELGA, 1954 et *Janenschites* DURAND DELGA, 1954 peuvent se classer, soit dans la famille des BOCHIANITIDAE SPATH, 1922, soit dans celle des PTYCHOCERATIDAE GILL, 1871 avec un statut de genres périphériques.

Le genre *Euptychoceras* BREISTROFFER, 1952 était classé antérieurement dans les PTYCHOCERATIDAE GILL, 1871 ; il s'intègre naturellement, par sa ligne de suture à lobe latéral L trifide et par la position stratigraphique de ses premiers représentants valanginiens, dans la famille des BOCHIANITIDAE

SPATH, 1922, à proximité de *Bochianites* LORY, 1898, son genre ancestral probable.

### **2.3. Les LEPTOCERATOIDIDAE THIEULOUY, 1966 *nom. transl.* VERMEULEN, 2005**

Cette famille regroupe un ensemble de genres dont les relations phylétiques évidentes restent toutefois à affiner. Wiedmann (1969, p. 581, text-fig. 16) propose la filiation Leptocères Berriasiens – Leptocères Hauteriviens-Barrémiens ; cette hypothèse est ici acceptée car mes recherches dans tout l'Hauterivien supérieur montrent l'existence de rares LEPTOCERATOIDIDAE en dehors de la principale phase de développement des différents représentants de la famille qui s'étend de l'Hauterivien terminal à la partie inférieure du Barrémien supérieur. Il est fort probable que l'absence apparente des LEPTOCERATOIDIDAE pendant le Valanginien et l'Hauterivien inférieur ne tient son origine que dans l'extrême rareté de ces derniers et le petit nombre de chercheurs intéressés par ce problème.

Vasicek et Wiedmann (1994), à l'exclusion du genre *Heteroceras*, proposent un schéma phylogénétique des LEPTOCERATOIDIDAE THIEULOUY, 1966 qui peut servir de base aux interprétations futures.

L'ornementation générale des LEPTOCERATOIDIDAE THIEULOUY, 1966 se caractérise par des côtes simples, fines à très fines. La tuberculation n'est présente que dans les genres *Karsteniceras* ROYO Y GOMEZ, 1945 et *Sabaudiella* VASICEK & HOEDEMAEKER, 2003 ; dans ce dernier genre les côtes peuvent converger par deux ou trois vers un tubercule latéro-ventral.

Dans cette famille sont classés les genres *Leptoceras* UHLIG, 1883 (= *Protoleptoceras* NIKOLOV, 1966), *Leptoceratoides* THIEULOUY, 1966, *Hamulinites* PAQUIER, 1900 (= *Eoleptoceras* MANOLOV, 1962 ; = *Wrightites* MANOLOV, 1962 ; = *Tzankoviceras* MANOLOV, 1962), *Karsteniceras* ROYO Y GOMEZ, 1945, *Orbignyceras* ROYO Y GOMEZ, 1945 (= *Veleziceras* WRIGHT, 1957), *Sabaudiella* VASICEK & HOEDEMAEKER, 2003, *Veveysiceras* VASICEK & WIEDMANN, 1994, *Veveysiella* BUSNARDO, CHAROLLAIS, WEIDMANN & CLAVEL, 2003, *Manoloviceras* VASICEK & WIEDMANN, 1994, *Josticeras* VASICEK & KLAJMON, 1998 et *Eoheteroceras* VASICEK & WIEDMANN, 1994. Ce dernier genre doit sa dénomination à l'hypothèse d'une parenté *Eoheteroceras* – *Heteroceras* envisagée par Vasicek et Wiedmann (1994, p. 230, text-fig. 7). Cette hypothèse est maintenant abandonnée.

### **2.4. Les AEGOCRIOCERATIDAE *fam. nov.***

Certains genres, d'origine boréale, dont la répartition stratigraphique s'étend de l'Hauterivien inférieur au Barrémien supérieur, sont constitués d'espèces, à enroulement criocératique ou ancylocératique, qui possèdent une ornementation particulière constituée de côtes de même vigueur, fines, élevées et souvent très espacées, imitant en quelque sorte la costulation de certaines espèces de la famille des LEPTOCERATOIDIDAE THIEULOUY, 1966, du sous-ordre des PROTANCYLOCERATINA VERMEULEN, 2005. Ces genres, classés antérieurement dans la famille des ANCYLOCERATIDAE GILL, 1871, sous-famille des CRIOCERATITINAE GILL, 1871 (Wright *et al.*, 1996) se

distinguent nettement des genres constitués d'espèces méditerranéennes, dont la costulation s'exprime généralement sous forme de côtes principales séparées par des côtes intercalaires, classés maintenant dans la famille des CRIOCERATITIDAE GILL, 1871 (Vermeulen, 2004). Cette grande différence ornementale est ici considérée comme une preuve de non-parenté directe entre les genres boréaux et méditerranéens. Dans une classification à fondement phylogénétique, ces genres sans parenté directe ne peuvent donc pas être classés dans la même famille. Les genre boréaux sont donc classés dans la famille des AEGOCRIOCERATIDAE nov. qui est probablement issue des PROTANCYLOCERATIDAE BREISTROFFER, 1947.

Dans la famille des AEGOCRIOCERATIDAE nov. sont classés les genres *Parancyloceras* SPATH, 1924, *Aegocrioceras* SPATH, 1924, *Paracrioceras* SPATH, 1924, *Hemicrioceras* SPATH, 1924, *Parancyloceras* SPATH, 1924, *Simancyloceras* KEMPER, 1973, *Annuloceras* MURPHY, RODDA & EMBREE, 1995 et *Peltocrioceras* Spath, 1924.

#### **Genre *Aegocrioceras* SPATH, 1924**

**Générotype** : *Aegocrioceras capricornu* (ROEMER, 1841) = *Hamites capricornu*, in Roemer, 1841.

Ce genre boréal, qui possède une ornementation régulière constituée de côtes simples et espacées se répartit (Wright *et al.*, 1996) de l'Hauterivien inférieur à l'Hauterivien supérieur. Son origine est à rechercher dans les PROTANCYLOCERATIDAE, dans les genres *Protancyloceras* SPATH, 1924 ou *Juddiceras* Spath, 1924 du Valanginien.

#### **Genre *Annuloceras* MURPHY, RODDA & EMBREE, 1995**

**Générotype** : *Annuloceras summersi* MURPHY, RODDA & EMBREE, 1995, Le génotype possède des côtes fines et aiguës faiblement surélevées sur la région latéro-ventrale et un enroulement hélicoïdal au stade juvénile. C'est ce dernier caractère ontogénique qui a probablement impliqué le classement original de ce genre dans la famille des HETERO CERATIDAE SPATH, 1922. Un enroulement juvénile hélicoïdal n'est plus un caractère exclusif des espèces de la famille des HETERO CERATIDAE SPATH, 1922, puisqu'il se manifeste à des moments différents, dans plusieurs familles d'ammonites hétéromorphes. De plus, l'ornementation de *Annuloceras summersi* MURPHY, RODDA & EMBREE, 1995 rapproche cette espèce de celles de même âge des genres *Parancyloceras* SPATH, 1924 et *Simancyloceras* KEMPER, 1973 et une parenté entre ces trois genres est possible. En conséquence, le genre *Annuloceras* MURPHY, RODDA & EMBREE, 1995 est exclu de la famille des HETERO CERATIDAE SPATH, 1922 et est classé dans la famille des AEGOCRIOCERATIDAE nov.

### **3 - SOUS-ORDRE ANCYLOCERATINA WIEDMANN, 1966**

Ce sous-ordre a été récemment émendé (Vermeulen, 2005, p. 147) par la création du sous-ordre PROTANCYLOCERATINA VERMEULEN, 2005 et par la réhabilitation du sous-ordre TURRILITINA BEZNOZOV & MICHAILOVA, 1983.

Les super-familles classées dans les ANCYLOCERATINA WIEDMANN, 1966 **emend VERMEULEN** (ce travail) sont les ANCYLOCERATAEAE GILL, 1871

*nom. transl.* WRIGHT, 1957, les DESHAYESITACEAE STOYANOW, 1949 *nom. transl.* WIEDMANN, 1966 et les DOUVILLEICERATACEAE PARONA & BONARELLI, 1897.

Les familles classées dans les ANCYLOCERATACEAE GILL, 1871 sont les HIMANTOCERATIDAE DIMITROVA, 1970, avec un statut de famille périphérique, les CRIOCERATITIDAE GILL, 1871 *nom. correct.* WRIGHT, 1952, les EMERICICERATIDAE VERMEULEN, 2004, les ACRIOCERATIDAE VERMEULEN, 2004, les ANCYLOCERATIDAE GILL, 1871 et les HEMIOPLITIDAE SPATH, 1924.

Les familles classées dans les DESHAYESITACEAE STOYANOW, 1949 sont les HETERO CERATIDAE SPATH, 1922 *nom. transl.* SPATH, 1924, les DESHAYESITIDAE STOYANOW, 1949 *nom. transl.* WRIGHT, 1955 et les PARAOPLITIDAE SPATH, 1922.

La super-famille des DOUVILLEICERATACEAE PARONA & BONARELLI, 1897 comprend la famille des DOUVILLEICERATIDAE PARONA & BONARELLI, 1897. La famille des TROCHLEICERATIDAE BREISTROFFER, 1951 a un statut périphérique.

### 3.1. La famille des HIMANTOCERATIDAE DIMITROVA, 1970

Dimitrova (1970, p. 79, fig. 5) fait dériver la famille qu'elle crée des NEOCOMITIDAE SALFELD, 1921, puis, dans le même travail (1970, p. 81, fig. 8), cet auteur propose la filiation *Thurmanniceras* – *Himantoceras*.

Cette famille est originalement constituée des genres *Himantoceras* THIEULOUY, 1965, *Menuthiocrioceras* COLLIGNON, 1949, *Pseudothurmannia* SPATH, 1923, *Balearites* SARKAR, 1954, *Acrioceras* HYATT, 1900, *Euptychoceras* BREISTROFFER, 1952, *Janenschites* DURAND-DELGA, 1954 et *Kabylites* DURAND-DELGA, 1954. A l'exception du genre *Himantoceras* THIEULOUY, 1965, la nouvelle compréhension phylogénétique de cette famille entraîne l'exclusion de celle-ci de tous les genres cités par Dimitrova.

Wright *et al.* (1996, p. 210) considèrent cette famille comme un synonyme mineur des CRIOCERATITINAE GILL, 1871. Cette position n'est pas acceptable dans une classification phylogénétique car ces deux familles sont considérées dans ce travail avec des origines génériques distinctes.

Dans cette famille sont classés les genres *Umganaziceras* KLINGER & KENNEDY, 1979, *Himantoceras* THIEULOUY, 1965 et *Criohimantoceras* THIEULOUY & BULOT, 1992. *Eocrioceratites* WIEDMANN, 1973 a un statut périphérique.

Le genre *Umganaziceras* KLINGER & KENNEDY, 1979 présente des convergences morphologiques remarquables avec *Criohimantoceras* THIEULOUY & BULOT, 1992 :

- côtes bituberculées ;
- tubercules latéro-dorsaux allongés dans le sens des côtes ;
- gros tubercules latéro-ventraux ;
- dichotomisation irrégulière des côtes sur le ventre, entre les tubercules latéro-ventraux.

De plus, ces deux genres coexistent dans le Valanginien supérieur.

Une synonymie entre ces deux taxa est donc envisageable et, dans l'attente d'une confirmation de cette dernière, le genre *Umganaziceras* KLINGER &

KENNEDY, 1979 est classé avec les genres *Criohimantoceras* THIEULY & BULOT, 1992 et *Himantoceras* THIEULY, 1965 dans la famille des HIMANTOCERATIDAE DIMITROVA, 1970.

Si le contenu de cette famille ne pose pas de problème particulier, la détermination de son origine et donc son classement dans une super-famille est plus problématique.

Wiedmann (1969, p. 581, text-fig. 16) propose une filiation *Protancyloceras* - *Himantoceras* - *Crioceratites* qui actuellement (Thieuloy, 1977, Reboulet, 1996) n'est plus envisageable, pas plus que la synonymie majeure de *Crioceratites* sur *Himantoceras* proposée par Wright *et al.* (1996, p. 211). L'hypothèse la plus probable est que le genre *Himantoceras* THIEULY, 1965, qui apparaît indépendamment et à peu près en même temps que le genre *Crioceratites* LEVEILLE, 1837, est issu, soit des NEOCOMITINAE Salfeld, 1921, soit des ENDEMO CERATIDAE SCHINDEWOLF, 1966 à ornementation trituberculée. Il devrait donc être classé dans l'une de ces deux familles. Dans l'attente de la découverte de l'origine spécifique de ce genre, la famille des HIMANTOCERATIDAE DIMITROVA, 1970 est classée comme taxon périphérique dans les ANCYLOCERATAEAE GILL, 1871.

### 3.2. Les CRIOCERATITIDAE GILL, 1871 *nom. correct.* WRIGHT, 1952

Les premiers représentants de cette famille, classés dans le genre *Crioceratites* LEVEILLE, 1837, apparaissent au Valanginien terminal (Reboulet, 1996) dans la Zone à *Criosarasinella furcillata* ; ses derniers représentants, classés dans le genre *Prieuriceras* VERMEULEN, 2004, disparaissent au sommet de l'Hauterivien terminal, dans la partie inférieure de la Zone à *Prieuriceras picteti*.

Dans cette famille sont classés les genres *Crioceratites* LEVEILLE, 1837, *Diamanticeras* VERMEULEN, 2004, *Balearites* SAKAR, 1954, *Binellicer* SARKAR, 1977, *Pseudothurmannia* SPATH, 1923, *Spathiocrioceras* SARKAR, 1955, *Prieuriceras* VERMEULEN, 2004, *Sornayites* WIEDMANN, 1962, *Parathurmannia* BUSNARDO, CHAROLLAIS, WEIDMANN & CLAVEL 2003, *Subaspinoceras* THOMEL, DELANOY & AUTRAN, 1987. *Menuthiocrioceras* COLLIGNON, 1949 a un statut périphérique.

#### Genre *Crioceratites* LEVEILLE, 1837

**Généotype :** *Crioceratites duvali* LEVEILLE, 1837.

L'holotype de *Crioceratites duvali* LEVEILLE, 1837 semble perdu et seul un moulage conservé au Muséum d'Histoire naturelle de Paris pourrait représenter ce spécimen (Busnardo *et al.*, 2003, p. 63). Ces constatations, ajoutées à une critique défavorable de la description et de la figuration originales, ont amené ces auteurs à proposer un néotype qui se différencie du spécimen type par l'absence de tubercules latéro-ventraux. Le spécimen désigné comme néotype (Busnardo *et al.*, 2003, p. 63) ne peut être valide car il ne correspond pas à la description et à la figuration originales, tout à fait acceptables, et il ne respecte donc pas l'esprit de l'inventeur. Deux solutions sont alors possibles :

- soit le plastotype du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris est utilisable et dans ce cas les caractères du néotype doivent être les mêmes que ceux du plastotype ;

- soit le plastotype est inutilisable et un nouveau néotype qui possède les caractères morphologiques de l'holotype, bien décrits et bien figurés par Lèveillé, doit être désigné.

L'origine du genre, qui pourrait être issu des NEOCOMITIDAE, est encore incertaine (Thieuloy ; 1977 ; Reboulet 1996). Vermeulen (2004, p. 71, 72) a donné une définition phylogénétique du genre.

#### **Genre *Diamanticeras* VERMEULEN, 2004**

**Générotype :** *Diamanticeras diamantensis* GERTH, 1926

Ce genre caractérise une lignée australe et est probablement issu du genre *Crioceratites* LEVEILLE, 1837. Il comprend trois espèces atuberculées qui montrent, au cours du temps, une involution progressive des coquilles. L'espèce ultime, *Diamanticeras diamantensis* GERTH, 1926 a des tours juvéniles presque tangents, puis, au stade adulte, des tours en contact.

#### **Genre *Pseudothurmannia* SPATH, 1923**

**Générotype :** *Pseudothurmannia angulicostata* (ORBIGNY, 1841) = *Ammonites angulicostatus*, d'Orbigny in d'Orbigny (1841, p. 146).

La compréhension de ce genre a été très fluctuante par le passé. Une définition phylogénétique et une diagnose ont été données récemment (Vermeulen, 2004, p. 73).

#### **Genre *Spathicrioceras* SARKAR, 1955**

**Générotype :** *Spathicrioceras sornayi* SARKAR, 1955

L'holotype de *Spathicrioceras sornayi* SARKAR, 1955 est, d'après Sarkar (1955, p. 61) assez mal conservé et les tours les plus jeunes sont absents. Cependant l'ornementation de la partie la plus jeune de ce spécimen, et celle de quelques autres espèces affines, laissent penser qu'il existe des côtes trituberculées au stade juvénile. Si la parenté directe envisagée antérieurement (Vermeulen, 2004), *Spathicrioceras* – *Pseudothurmannia*, était confirmée, cela entraînerait une synonymie majeure du genre *Pseudothurmannia* SPATH, 1923 par rapport au genre *Spathicrioceras* SARKAR, 1955.

#### **Genre *Prieuriceras* VERMEULEN, 2004**

**Générotype :** *Prieuriceras picteti* (SARKAR, 1955) = *Pseudothurmannia picteti* nom. nov. in Sarkar (1955, p. 156) = *Ammonites angulicostatus*, forme à tours emboîtés in Pictet (1863, p. 13). La définition de ce genre est récente mais la révision paléontologique de ses espèces reste à faire.

#### **Genre *Sornayites* WIEDMANN, 1962**

**Générotype :** *Sornayites paronai* (SARKAR, 1955) = *Emericiceras paronai* n. sp. in Sarkar (1955, p. 97) = *Crioceras emerici* LEV. (?) in Parona (1898, p. 142).

Busnardo *et al.* (2003, p. 72) constatent que l'holotype du générotype est perdu et proposent de choisir comme nouveau générotype *Pseudothurmannia simionescui* SARKAR, 1955. Cette "cuisine paléontologique" entraîne les objections suivantes :

- le code ICZN précise que (article 73-IV) la désignation de l'illustration d'un spécimen unique comme holotype doit être considérée comme la

désignation du spécimen illustré ; le fait que ce spécimen ne peut pas être retrouvé n'invalide pas en lui-même la désignation ;

-à l'exception du générotype, les espèces nommées originalement par Wiedmann (1962) ne peuvent être classées dans le genre *Sornayites* WIEDMANN, 1962 car elle n'appartiennent pas à la même lignée que ce générotype ;

-*Pseudothurmannia simionescui* SARKAR, 1955 n'appartient ni à la lignée de *Sornayites paronai* (SARKAR, 1955), ni à celle des autres espèces nommées par Wiedmann qui sont actuellement classées dans le genre *Prieuriceras* VERMEULEN, 2004.

Vermeulen (2004) a donné une caractérisation phylogénétique du genre *Sornayites* WIEDMANN, 1962 et a précisé son contenu spécifique.

### **Genre *Subaspinoceras* THOMEL, DELANOY & AUTRAN, 1987**

**Générotype** : *Subaspinoceras mulsanti* (ASTIER, 1851) = *Ancyloceras mulsanti*, Astier in Astier (1851, p. 18).

Wright *et al.* (1996) mettent en synonymie les genres *Hoplocrioceras* SPATH, 1924 et *Subaspinoceras* THOMEL, DELANOY & AUTRAN, 1987. Les affinités de ces deux genres et leurs distributions géographiques sont très différentes. *Hoplocrioceras* SPATH, 1924 est un genre boréal qui est classé dans ce travail dans les EMERICICERATIDAE, avec un statut périphérique. La répartition stratigraphique de *Subaspinoceras* THOMEL, DELANOY & AUTRAN, 1987, genre méditerranéen affine et sub-contemporain du genre *Crioceratites* LEVEILLE, 1837, est mal connue ; elle semble limitée à l'Hauterivien inférieur et à la moitié inférieure de l'Hauterivien supérieur.

### **Genres *Menuthiocrioceras* COLLIGNON, 1949**

**Générotype** : *Menuthiocrioceras lenoblei* (Collignon, 1949) = *Crioceras (Menuthiocrioceras) lenoblei* nov. sp. in Collignon (1949, p. 75).

Ce genre malgache pourrait être lié aux criocères primitifs méditerranéens à ornementation trituberculée dont la phylogénèse est encore peu connue. Il a un statut périphérique dans la famille des CRIOCERATTIDAE GILL, 1871.

### **Genres *Balearites* SAKAR, 1954, *Binelliceras* SARKAR, 1977 et *Parathurmannia* BUSNARDO, CHAROLLAIS, WEIDMANN & CLAVEL 2003**

Dans le cadre de l'étude de ammonites de l'Hauterivien terminal et du Barrémien basal de nombreux spécimens sont en cours d'étude. Les nouvelles données relatives à ces trois genres seront publiées ultérieurement.

## **3.3. Les EMERICICERATIDAE VERMEULEN, 2004**

Cette famille est issue des CRIOCERATTIDAE GILL, 1871 ; elle est à l'origine des ANCYLOCERATIDAE GILL, 1871 et des HEMIOPLITIDAE SPATH, 1924. Les premiers spécimens rapportables aux EMERICICERATIDAE VERMEULEN, 2004 ont été récoltés dans Zone à *Plesiospitidiscus ligatus*. Les espèces les plus anciennes ont une coquille plan-spiralée puis plus tard, dans l'Hauterivien terminal, apparaissent des coquilles tripartites. Les derniers représentants de la famille appartiennent au genre *Paraspiticeras* Kilian, 1910 ; ils disparaissent dans la Zone à *Kotetishvilia compressissima*, Sous-Zone à *Kotetishvilia compressissima*. L'ornementation fondamentale des

genres de cette famille, qui s'exprime sur la spire et très souvent sur la hampe et la crosse, lorsqu'elles existent, est constituée de fortes côtes principales trituberculées séparées par des côtes intercalaires plus fines, tuberculées ou non.

Dans la famille des EMERICICERATIDAE VERMEULEN, 2004 sont classés les genres *Davouxiceras* VERMEULEN, 2004, *Emericiceras* SARKAR, 1976, *Honoratia* BUSNARDO, CHAROLLAIS, WEIDMANN & CLAVEL, 2003, *Paracrioceras* Spath, 1924, *Pedioceras* GERHARDT, 1897 et *Paraspiticeras* Kilian, 1910. Les genres *Protacrioceras* Sarkar, 1955 et *Hoplocrioceras* SPATH, 1924 ont un statut périphérique.

#### **Genre *Davouxiceras* VERMEULEN, 2004**

**Générotype :** *Davouxiceras nolani* (KILIAN, 1907)

**Remarque :** la dénomination de ce genre n'a pas été précisée lors de sa création ; il est dédié à Jean et Annie Davoux de Nice, France.

Les espèces à coquilles trituberculées et classées antérieurement dans le genre *Crioceratites* LEVEILLE, 1837 se répartissent du Valanginien terminal à l'Hauterivien supérieur. Dans l'attente d'une révision paléontologique et stratigraphique de ces espèces, seules les espèces de l'Hauterivien supérieur, de la Zone à *Subsavnella sayni* au sommet de la Zone à *Balearites balearis*, sont classées dans le genre *Davouxiceras* VERMEULEN, 2004.

#### **Genre *Emericiceras* Sarkar, 1954**

**Générotype :** *Emericiceras emerici* (LEVEILLE, 1837) = *Crioceratites emerici* in Léveillé (1837, p. 314)

La description et la figuration originales de Léveillé (1837) ne correspondent pas au spécimen supposé holotypique. En particulier, sur ce spécimen, la section transversale des tours près de l'ouverture est subarrondie et beaucoup moins anguleuse que celle décrite et figurée, la région dorsale est sub-aplatie et non concave comme sur la figuration, le ventre est plus large et non concave comme sur la figuration, des tubercules péri-ombilicaux et latéraux supplémentaires sont fréquents alors qu'ils ne sont ni décrits ni figurés par Léveillé.

Si on ajoute à ces différences qu'il existe dans l'Hauterivien supérieur des spécimens attribuables à *Emericiceras emerici* (LEVEILLE, 1837) et conformes à la description et à la figuration de Léveillé (Thomel, 1964), que l'identification du supposé holotype est seulement établie à partir d'une étiquette et que les figurations des autres espèces faites par Léveillé (1837) sont conformes aux descriptions, le plus grand doute est permis sur l'identité de l'holotype supposé.

#### **Genre *Honoratia* Busnardo, Charollais, Weidmann & Clavel, 2003**

**Générotype :** *Honoratia honoratiana* (ORBIGNY, 1842) = *Toxoceras honoratianus* d'Orbigny, in d'Orbigny (1842, p. 483).

L'origine du genre reste à préciser. Les formes primitives sont à rechercher dans les *Emericiceras* de la Zone à *Balearites balearis*. *Honoratia honoratiana* (ORBIGNY, 1842) et *Honoratia thiollierei* (ASTIER, 1851) définissent une lignée dont l'extension stratigraphique connue s'étend de la Zone à *Balearites mortilleti* à la base de la Zone à *Nicklesia pulchella*.

**Genre *Paracrioceras* Spath, 1924**

**Générotype** : *Paracrioceras occultum* (SEELEY, 1865) = *Ammonites (Crioceras) occultus* in Seeley (1865, p. 246).

Le génotype diffère des espèces méditerranéennes du genre *Emericiceras* SARKAR, 1954 par une section transversale des tours plus haute, non sub-circulaire, par un enroulement plus accentué des tours juvéniles, par un plus grand nombre de côtes principales trituberculées par tour, par des côtes intercalaires moins fines et par la perte de la tuberculation latérale aux stades éphébétique et adulte. Sarkar (1977) note également des différences suturales mais ces différences ne peuvent pas être prises en compte car le spécimen figuré par Arkell *et al.* (1957) n'appartient probablement pas au genre *Paracrioceras* SPATH, 1924.

Les caractères morphologiques du groupe méditerranéen de "*Emericiceras*" *koechlini* (ASTIER, 1851), dont la phase acméique dans le Barrémien inférieur s'étend de la partie supérieure de la Zone à *Avramidiscus kiliani* à la base de la Zone à *Kotetishvilia nicklesi*, permettent son classement dans le genre *Paracrioceras* SPATH, 1924.

**Genre *Pedioceras* GERHARDT, 1897**

**Générotype** : ce genre a une histoire peu commune car Gerhardt (1897) n'a pas désigné de génotype et, successivement, Hyatt (1903), Roman (1938) et Royo y Gomez (1945) ont proposé comme génotype trois espèces différentes, respectivement, *Pedioceras cundinamarcae* GERHARDT, 1897, *Pedioceras caquesensis* (KARSTEN, 1858) et *Pedioceras ubaquensis* (KARSTEN, 1858). Kakabadzé et Hoedemaeker (1997, p. 63) ont choisi *Pedioceras caquesensis* (KARSTEN, 1858) en considérant que les trois espèces désignées antérieurement n'étaient que des variétés d'une même espèce, la plus ancienne. Si les deux espèces créées par Karsten (1858) sont très proche morphologiquement et peuvent éventuellement être mises en synonymie, il n'est pas possible de leur associer *Pedioceras cundinamarcae* GERHARDT, 1897 qui s'en distingue par une costulation juvénile alternante, côte principale – deux côtes secondaires – côte principale, absente chez les deux autres espèces.

Conformément à la règle de priorité c'est, de toute manière, *Pedioceras cundinamarcae* GERHARDT, 1897, première espèce désignée (Hyatt, 1903), qui reste le génotype du genre *Pedioceras* GERHARDT, 1897.

Des données biostratigraphiques précises manquent pour évaluer les variations intraspécifiques et temporelles des différentes espèces classées dans ce genre. Les caractères ornementaux et l'âge barrémien du génotype induisent le classement du genre *Pedioceras* GERHARDT, 1897 dans la famille des EMERICICERATIDAE VERMEULEN, 2004.

**Genre *Paraspiticeras* Kilian, 1910**

**Générotype** : *Paraspiticeras percevali* (UHLIG, 1883) = *Aspidoceras percevali* n. sp. in Uhlig (1883, p. 238)

La classification et l'origine du genre *Paraspiticeras* KILIAN, 1910 proposées par les auteurs sont très variables.

Pour Kilian (1910a, p. 7 ; 1910b, p. 255), le genre qu'il vient de créer est un descendant du genre *Spiticeras* UHLIG, 1903.

Wiedmann (1969, p. 580, text-fig 15) propose une filiation *Leptoceras* – *Paraspiticeras* – *Chelonicerases*, puis (1969, p. 581, text-fig. 16), les filiations *Leptoceras* gr. *pumilum* – *Paraspiticeras* – *Douvilleicerases*, *Paraspiticeras* – *Trochleicerases* et *Paraspiticeras* – *Acanthohoplites*. Ces hypothèses sont maintenant abandonnées.

Arkell *et al.* (1968) classent le genre *Paraspiticeras* KILIAN, 1910 dans la famille des DOUVILLEICERATIDAE PARONA & BONARELLI, 1897, sous-famille des CHELONICERATINAE SPATH, 1923, avec les genres *Prochelonicerases* SPATH, 1923, *Roloboceras* CASEY, 1954, *Megatyloceras* HUMPHREY, 1949, *Chelonicerases* HYATT, 1903 et *Diadochoceras* HYATT, 1900.

Aguirre-Urreta *in* Aguirre-Urreta et Rawson (1993) adopte la classification de Arkell *et al.* (1968).

Wright *et al.* (1996) classent le genre *Paraspiticeras* KILIAN, 1910 dans les DOUVILLEICERATIDAE PARONA & BONARELLI, 1897, sous-famille des ROLOBOCERATINAE CASEY, 1961, avec les genres *Roloboceras* CASEY, 1954 et *Megatyloceras* HUMPHREY, 1949.

Busnardo *et al.* (2003, p. 53, 54) classent avec doute le genre *Paraspiticeras* KILIAN, 1910 dans la famille des POLYPTYCHITIDAE WEDEKIND, 1918 et proposent une origine boréale, dans l'Hauterivien terminal, à partir du genre *Simbirskites* PAVLOW, 1892. Ces auteurs limitent également l'extension stratigraphique du genre *Paraspiticeras* KILIAN, 1910 de l'Hauterivien terminal au Barrémien basal. Ces hypothèses erronées sont induites par un manque de connaissance de l'extension stratigraphique réelle des espèces de ce genre et par l'absence de considération de l'enroulement du premier tour déroulé des coquilles qui génère un vide ombilical.

Vermeulen (2004) donne une caractérisation phylogénétique du genre *Paraspiticeras* KILIAN, 1910 et précise son extension stratigraphique, plus grande que celle affirmée par les auteurs précités. L'espèce la plus ancienne connue, *Paraspiticeras tuberosus* (Busnardo *et al.*, 2003), se situe dans l'Hauterivien supérieur, Zone à *Plesiospitidiscus ligatus* (= Zone à *Subsaynella sayni pro-parte in* Busnardo *et al.*, 2003). L'espèce la plus récente, *Paraspiticeras percevali* UHLIG, 1883, disparaît au Barrémien inférieur, dans la strate-horizon d'apparition (SHA) de *Holcodiscus caillaudianus*, située (Vermeulen, 2002) dans la Zone à *Kotetihvilia compressissima*, Sous-Zone à *Kotetishvilia compressissima*.

### **Genre *Protacrioceras* Sarkar, 1955**

**Générotype :** *Protacrioceras ornatum* (ORBIGNY, 1850) = *Ancyloceras ornatum*, d'Orb., 1847 *in* d'Orbigny (1850, p. 101).

Sarkar (1955) crée ce genre sans diagnose générique pour regrouper six espèces de petites tailles à port acriocératique et à costulation constituée de côtes principales trituberculées et d'intercalaires plus fines. Seules trois des six espèces classées originales appartiennent au genre *Protacrioceras* SARKAR, 1955 (Vermeulen, 2004) ; ce sont *Protacrioceras ornatum* (ORBIGNY, 1850), *Protacrioceras fromageti* SARKAR, 1955 et *Protacrioceras oosteri* SARKAR, 1955. La phylogénèse de ces trois espèces n'est pas connue. Le générotype est présent de la Zone à *Lyticoceras*

*nodosoplicatum* (Ropolo & Salomon, 1992) à la partie inférieure de la Zone à *Balearites balearis* (récoltes personnelles).

### 3.4. Les ACRIOCERATIDAE VERMEULEN, 2004

En fonction de son origine, une possibilité de classement de cette famille (Vermeulen, 2004) au rang de sous-famille, dans les CRIOCERATITIDAE GILL, 1871 ou dans les EMERICICERATIDAE VERMEULEN, 2004 a été envisagée ; elle est ici abandonnée. Les genres constituant la famille des ACRIOCERATIDAE VERMEULEN, 2004, qui dérive probablement des CRIOCERATITIDAE GILL, 1871, sont en effet bien distincts, par leurs morphologies et leurs extensions stratigraphiques, de ceux de ces deux autres familles.

#### Genre *Acrioceras* Hyatt, 1900

**Générotype** : *Acrioceras tabarelli* (ASTIER, 1851) = *Ancyloceras Tabarelli*, Astier in Astier (1851).

Ce genre est un synonyme majeur de *Mesocrioceras* BREISTROFFER, 1951, de *Paraspinoceras* BREISTROFFER, 1952 et de *Epacrioceras* EGOIAN, 1974. Les espèces de ce genre ont été considérées par de nombreux auteurs comme des microconches d'espèces du genre *Emericiceras* SARKAR, 1954. Cette interprétation qui se réfère aux similitudes ornementales mais qui occulte les différences ornementales ne peut être acceptée. L'origine spécifique de la lignée des *Acrioceras*, qui apparaît probablement dans la Zone à *Lyticoceras nodosoplicatum*, est encore inconnue. La première espèce bien connue est *Acrioceras pulcherrimum* (ORBIGNY, 1842) ; elle apparaît dans la Zone à *Subsaynella sayni* (Vermeulen, 2004). Au cours du temps, l'évolution se caractérise par un réenroulement partiel qui entraîne une augmentation du diamètre de la spire et une régression de la longueur de la hampe. Sur le plan ornemental, la trituberculation des côtes principales progresse des tours juvéniles de la spire jusqu'au sommet de la hampe. Sur la crosse, les constrictions bordées par des bourrelets disparaissent et une tuberculation péri-dorsale apparaît au cours de l'Hauterivien terminal. Vers l'avant, la progression de la trituberculation se manifeste, en particulier sur la hampe, soit par une zone à côtes bituberculées, soit par une zone où la distribution des tubercules est désordonnée. Dans ce processus évolutif, *Acrioceras ramkrishnai* SARKAR, 1955 développe essentiellement des côtes bituberculées. L'espèce la plus récente du genre est *Acrioceras terveri* (ASTIER, 1851) qui disparaît dans la Zone à *Nicklesia pulchella*.

#### Genre *Dissimilites* SARKAR, 1955

**Générotype** : *Dissimilites dissimilis* (ORBIGNY, 1842) = *Hamites dissimilis*, d'Orbigny in d'Orbigny (1842).

Le genre *Dissimilites* SARKAR, 1955 est issu du genre *Acrioceras* HYATT, 1900 ; il apparaît dans la partie inférieure de la Zone à *Nicklesia pulchella*.

Les données actuelles ne permettent pas de séparer taxinomiquement deux processus évolutifs mis récemment en évidence (Vermeulen, 2004).

Ce genre est à l'origine des genres *Argvethites* ROUCHADZE, 1933 et *Toxoceratoides* SPATH, 1924.

**Genre *Toxoceratoides* SPATH, 1924**

**Générotype :** *Toxoceratoides royerianum* (ORBIGNY, 1842) = *Toxoceras Royerianus*, d'Orbigny in d'Orbigny (1842).

L'origine spécifique du genre *Toxoceratoides* SPATH, 1924 reste à préciser. *Dissimilites trinodosus* (ORBIGNY, 1852), du Barrémien supérieur, sommet de la Zone à *Holcodiscus uhligi* (Vermeulen, 2002), est certainement une espèce ancestrale.

**Genre *Tonohamites* Spath, 1924**

**Générotype :** *Tonohamites decurrens* SPATH, 1924

Le genre *Tonohamites* SPATH, 1924 est, soit issu, en tant que lignée, du genre *Toxoceratoides* SPATH, 1924, soit correspond à une expression évoluée des espèces du genre *Toxoceratoides* SPATH, 1924. Dans le premier cas il conserve son statut générique ; dans le deuxième cas, il devient un synonyme mineur de *Toxoceratoides* SPATH, 1924.

**Genre *Argvethites* ROUCHADZE, 1933**

**Générotype :** *Argvethites lashensis* ROUCHADZE, 1933

Ce genre, originalement positionné dans l'Aptien, a longtemps été classé dans la famille des HETERO CERATIDAE SPATH, 1922 à cause de ses espèces dont la spire a un enroulement hélicoïdal. Ce mode d'enroulement se réalise, au cours du Barrémien supérieur, dans plusieurs genres appartenant à des familles différentes. L'espèce la plus ancienne connue du genre *Argvethites* ROUCHADZE, 1933, à spire plane, est *Argvethites furcatum* (ORBIGNY, 1842) dont un représentant a été récolté dans la Zone à *Toxancyloceras vandenheckii* (décision du groupe Kilian, Neuchâtel, 2005) qui correspond à la Zone à *Heinzia sayni* in Vermeulen (2002). Les derniers représentants de ce genre ont été récoltés (Delanoy, 1997, p. 167) dans la Zone à *Martelites sarasini*.

**3.5. Les ANCYLOCERATIDAE GILL, 1871**

Les différentes lignées de cette famille ne sont pas encore toutes connues et les spécimens récoltés dans le Barrémien supérieur sont souvent uniques ou très peu nombreux et la plupart du temps fragmentaires. Une classification phylogénétique est donc difficile à établir.

Dans cette famille sont classés les genres *Toxancyloceras* DELANOY, 2003, *Sarkariceras* gen. nov., *Audouliceras* THOMEL, 1964, *Kutatissites* KAKABADZE, 1970 (= *Simionescites* AVRAM, 1976), *Tonoceras* HYATT, 1900 (= *Pseudocrioceras* SPATH, 1924), *Ancyloceras* ORBIGNY, 1842, *Shastoceras* ANDERSON, 1938, *Epanisoceras* COLLIGNON, 1962 et les genres aptiens, *Australiceras* WHITEHOUSE, 1926, *Pseudoaustraliceras* KAKABADZE, 1981, *Tropaeum* SOWERBY, 1837, *Epitropaeum* KAKABADZE, 1977, *Ancylostropaeum* CASEY, 1980, *Helicancyloceras* KLINGER & KENNEDY, 1977, *Ammonitoceras* DUMAS, 1876, *Caspianites* CASEY, 1961, *Epancyloceras* SPATH, 1930, ? *Antarcticoceras* THOMSON, 1974 et *Huastecoceras* CANTU-CHAPA, 1976, non étudiés dans ce travail.

*Jaubertites* SARKAR, 1955 et *Lithancyclus* CASEY, 1960 sont *nomen dubium*.

**Genre *Toxancyloceras* DELANOY, 2003**

**Générotype :** *Toxancyloceras vandenheckii* (ASTIER, 1851) = *Ancyloceras Vanden-heckii*, Astier in Astier (1851).

Le genre *Toxancyloceras* DELANOY, 2003 caractérise une lignée dont l'espèce la plus ancienne connue est *Toxancyloceras vandenheckii* (ASTIER, 1851). L'évolution temporelle et la variabilité morphologique des espèces de ce genre sont mal connues car les spécimens collectés au dessus de l'épibole de *Toxancyloceras vandenheckii* (ASTIER, 1851) sont souvent très fragmentaires ou non localisés avec précision. *Ancyloceras bailense* VERMEULEN, 1996, classé antérieurement dans le genre *Barrancyloceras* VERMEULEN & BERT, 1998 est une espèce dont les caractéristiques ornementales impliquent maintenant le classement dans le genre *Toxancyloceras* DELANOY, 2003.

Ce genre est à l'origine des genres *Audouliceras* THOMEL, 1964 *emend* Vermeulen, ce travail, et *Sarkariceras* gen. nov.

**Genre *Audouliceras* THOMEL, 1964 *emend*.**

**Générotype :** *Audouliceras audouli* (ASTIER, 1851) = *Ancyloceras Audouli* Astier in Astier (1851).

Le genre *Audouliceras* THOMEL, 1964 apparaît dans le Barrémien supérieur, dans la Zone à *Gerhardtia sartousiana*, Sous-Zone à *Gerhardtia provincialis*. L'âge du générotype est plus récent mais non connu avec précision. Mes récoltes personnelles m'amènent à exclure du genre toutes les espèces, hormis le générotype, qui y ont été classées et de n'utiliser ce genre que pour les espèces possédant, sur la partie supérieure de la hampe et sur la crosse, des tubercules latéraux claviformes, très larges, que je qualifie d'auriculiformes.

**Remarque :** en créant le genre *Audouliceras*, Thomel (1964, p. 55-57, Pl. IX, fig. 2) a mal interprété le générotype en lui attribuant un spécimen récolté près d'Angles, Alpes de Haute-Provence, qui ne possède pas les tubercules auriculiformes caractéristiques du genre et qui doit donc en être exclu.

**Genre *Sarkariceras* gen. nov.**

**Générotype :** *Sarkariceras thomeli* sp. nov. = *Ancyloceras (Audouliceras) audouli* ASTIER in Thomel (1964, p. 56).

**Dénomination :** ce genre est dédié au paléontologue Satya Sarkar.

**Diagnose :** genre constitué d'espèces à coquilles tripartites, à croissance en hauteur des tours rapide et à enroulement juvénile plan-spiralé ; le diamètre maximum de la spire est petit par rapport à la hauteur totale des coquilles. Sur la spire, les tubercules, péri-ombilical, latéral et latéro-ventral sont à cheval sur deux ou trois côtes qui sont semblables à celles qui ne sont pas tuberculées. Chez les espèces évoluées, la tuberculation régresse à partir de la fin de la spire, ou avant, et elle peut même disparaître sur la plus grande partie de la hampe. Dans la partie terminale de la hampe et sur le coude, les tubercules se renforcent et ils occupent une surface large correspondant à plusieurs côtes atuberculées. Le tubercule latéral est souvent le plus vigoureux et il est allongé dans le sens spiral. Le rétroversum est généralement orné de très fortes côtes trituberculées et de rares côtes

intercalaires également très fortes. La ligne de suture est de type ancylocératique.

**Contenu spécifique :** dans l'attente d'une meilleure connaissance des différentes lignées des ANCYLOCERATIDAE du Barrémien supérieur, je propose de classer dans le genre *Sarkariceras* gen. nov. les espèces sans tubercules auriculiformes antérieurement classées par les auteurs dans le genre *Audouliceras* THOMEL, 1964.

**Affinités et différences :** les espèces du genre *Sarkariceras* gen. nov. sont proches de celles des autres genres de la famille par leurs coquilles tripartites. Elles diffèrent de celles du genre *Audouliceras* THOMEL, 1964 par l'absence de tubercules auriculiformes sur le sommet de la hampe et le coude. Elles diffèrent de celles des genres *Toxancyloceras* DELANOY, 2003 et *Ancyloceras* ORBIGNY, 1842 par une taille moindre en hauteur des coquilles, une croissance en hauteur des tours plus forte et l'absence de vraies côtes principales. Elles diffèrent de celles du genre *Kutatissites* KAKABADZE, 1970 par leur spire plan-spiralée.

**Répartition stratigraphique :** Barrémien supérieur, Zone à *Gerhardtia sartousiana* à Aptien inférieur.

#### **Caractérisation brève de *Sarkariceras thomeli* sp. nov**

**Holotype :** le spécimen décrit et figuré par Thomel (1964, p. 56-57, Pl. IX, fig. 2).

**Dénomination :** espèce dédiée à G. Thomel, paléontologue, Maître de conférences (retraité) à l'Université de Nice.

**Localité type :** Aptien inférieur de la Combe-Lambert près Angles, Alpes de Haute-Provence.

**Position stratigraphique :** l'holotype a été récolté dans l'Aptien inférieur (Bédoulien).

**Diagnose :** espèces à coquille tripartite, à croissance en hauteur des tours rapide et à petite spire à enroulement plan-spiralé. Les tubercules, péri-ombilical, latéral et latéro-ventral sont à cheval sur deux ou trois côtes qui sont semblables à celles qui ne sont pas tuberculées. La plus grande partie de la spire est trituberculée et le nombre de côtes intercalaires atuberculées est de six à huit. Sur la fin de la spire et la partie inférieure de la hampe le tubercule latéro-ventral est absent. Sur le reste de la hampe il ne reste qu'un tubercule latéral situé vers le tiers externe des flancs. Sur le coude les tubercules deviennent très vigoureux et le tubercule latéral, le plus volumineux est allongé dans le sens spiral. Le rétroversum est orné de fortes côtes, portant trois petits tubercules, et de rares côtes intercalaires également très fortes. La ligne de suture est de type ancylocératique.

#### **Genres *Tonoceras* HYATT, 1900 et *Pseudocrioceras* SPATH, 1924**

**Générotypage :** respectivement *Tonoceras duvalianus* (ORBIGNY, 1842) = *Ancyloceras duvalianus* d'Orbigny in d'Orbigny (1842) et *Pseudocrioceras abichii* SIMONOVICH & BATSEVICH, 1873 = *Scaphites abichii* n. sp. in Simonovich & Batsevich (1873).

L'*Ancyloceras duvalianus* de d'Orbigny (1842) est habituellement classé par les auteurs récents dans le genre *Pseudocrioceras* SPATH, 1924. Cette compréhension implique que le genre *Tonoceras* HYATT, 1900 est un synonyme majeur de *Pseudocrioceras* SPATH, 1924.

**Genres *Jaubertites* SARKAR, 1955 et *Lithancylus* CASEY, 1960**

**Générotypes** : respectivement, *Jaubertites dubius* SARKAR, 1955 et *Lithancylus grandis* SOWERBY, 1828 = *Hamites grandis* in Sowerby (1828). Les holotypes des générotypes de ces deux genres sont des fragments qui ne permettent pas avec certitude de préciser les caractéristiques génériques ; ces générotypes sont considérés comme non valides.

**3.6. Les HEMIOPLITIDAE SPATH, 1924**

Spath (1924, p. 84, 86) a originellement classé les genres *Pseudothurmannia* SPATH, 1923, *Metahoplites* SPATH, 1923, *Hoplocrioceras* SPATH, 1924 et *Hemihoplites* SPATH, 1924 dans la nouvelle famille des HEMIOPLITIDAE.

Le genre *Pseudothurmannia* SPATH, 1923 est maintenant classé dans la famille des CRIOCERATITIDAE GILL, 1871 *nom. correct* WRIGHT, 1952. Le genre *Metahoplites* SPATH, 1923 est classé (Arkell *et al.*, 1957 ; 1968 ; Wright *et al.*, 1996 ; Vermeulen et Thieuloy, 1999 ; Vermeulen 2000 ; 2001) dans les HOLCODISCIDAE SPATH, 1923. La famille des HEMIOPLITIDAE SPATH, 1924, dans sa conception actuelle, est issue de la famille des EMERICICERATIDAE VERMEULEN, 2004.

Kakabadzé et Hoedemaeker (2004, p. 82) considèrent la famille des HEMIOPLITIDAE SPATH, 1924 comme un synonyme mineur de la famille des ANCYLOCERATIDAE GILL, 1871. Cette position ne peut être suivie car ces deux familles, au cours du barrémien supérieur et de l'Aptien inférieur, évoluent indépendamment et de façon très différente.

De la Zone à *Holcodiscus uhligi* à la Zone à *Imerites giraudi*, les ANCYLOCERATIDAE GILL, 1871 réalisent des coquilles qui possèdent une spire bien déroulée et relativement réduite par rapport au reste de la coquille, hampe et crosse. Pendant ce même intervalle stratigraphique, les HEMIOPLITIDAE SPATH, 1924 réalisent des coquilles qui possèdent une spire qui d'abord déroulée devient ensuite enroulée et dont la taille, au cours du temps, devient de plus en plus importante par une régression simultanée de la longueur de la hampe. Le spécimen enroulé le plus ancien de la famille, un fragment, a été récolté au Clos de Barral près La Bastide, Var, dans l'inter-banc marneux et glauconieux du banc n° 152. Ce banc est corréléable avec les bancs n° 151-1, 2 et 3 de la coupe stratotypique d'Angles, Alpes de Haute-Provence, de la Zone à *Toxancyloceras vandenheckii*. A partir de la Zone à *Gerhardtia sartousiana*, la disparition totale de la hampe et de la crosse chez les HEMIOPLITIDAE SPATH, 1924 constitue un caractère distinctif majeur par rapport aux ANCYLOCERATIDAE GILL, 1871 qui conservent des coquilles tripartites jusqu'à la fin du Barrémien. Dans la Zone à *Imerites giraudi*, les derniers représentants de la famille des HEMIOPLITIDAE SPATH, 1924 sont ceux du genre *Imerites* ROUCHADZE, 1933 ; ils sont associés à des DOUVILLEICERATIDAE primitifs proches de *Spinocrioceras amadei* UHLIG, 1883. Les ANCYLOCERATIDAE GILL, 1871 vont, au delà de la Zone à *Imerites giraudi*, construire des coquilles chez lesquelles les rapports des tailles entre la spire, la hampe et la crosse sont très variables ; les espèces des genres *Kutatissites* KAKABADZE, 1970, *Tropaeum* SOWERBY, 1837 et *Ammonitoceras* DUMAS, 1876 illustrent bien cette forte variabilité morphologique.

Les HEMIHOPLITIDAE SPATH, 1924 sont à l'origine de la Super-famille des DOUVILLEICERATAE PARONA & BONARELLI, 1897.

Dans la famille des HEMIHOPLITIDAE SPATH, 1924 sont classés les genres *Barrancyloceras* VERMEULEN & BERT, 1998, *Leroyceras* gen. nov., *Ezeiceras* VERMEULEN & BERT, 1998, synonyme majeur (Vermeulen, 2003, p. 74, 75) de *Janusites* BERT & DELANOY, 2001, *Ancylezeiceras* gen. nov., *Camereiceras* DELANOY, 1990, *Pseudoshasticrioceras* DELANOY, 1999, *Hemihoplites* SPATH, 1924 (= *Matheronites* RENNIGARTEN, 1926), *Pachyhemihoplites* DELANOY, 1992, *Imerites* ROUCHADZE, 1933 (= *Escragnoilleites* SARKAR, 1955 ; = *Eristavia* KAKABADZE, 1971). Le genre *Pascoeites* SPATH, 1933 classé dans cette famille par Wright *et al.* (1996) a un statut périphérique.

#### **Genre *Barrancyloceras* VERMEULEN & BERT, 1998**

**Générotype** : *Barrancyloceras barremense* (KILIAN, 1896) = *Crioceras barremense* Kilian in Kilian & Leenhardt (1896) = *Crioceras sp. ind. aff. Römeri* Neum. Uhl. in Uhlig (1887).

Le genre *Barrancyloceras* VERMEULEN & BERT 1998 a été créé pour regrouper les espèces primitives à coquille déroulée de la famille des HEMIHOPLITIDAE SPATH, 1924. Les caractéristiques ornementales de *Ancyloceras steimani* SIMONOVICH & BATSEVITCH 1873 in Rouchadze (1933) impliquent son classement dans le genre *Barrancyloceras* VERMEULEN & BERT, 1998. Ce genre est ici éméndé par la création du genre *Leroyceras* gen. nov.

#### **Genre *Leroyceras* gen. nov.**

**Générotype** : *Leroyceras mascarellii* (VERMEULEN, 2006) = *Barrancyloceras mascarellii* sp. nov. in Vermeulen (2006)

**Dénomination** : ce genre est dédié au paléontologue Lucien Leroy de Talloire près Castellane, Alpes de Haute-Provence.

**Diagnose** : genre constitué d'espèces à coquilles probablement tripartites. La taille relative de la spire est petite à moyenne. Les tours de spire sont très peu déroulés à sub-tangents et à croissance des tours en hauteur rapide. La section transversale des tours de spire est sub-polygonale, plus haute que large, notamment sur le dernier tour. L'ornementation est constituée de côtes la plupart du temps simples et qui traversent le ventre, plat à concave. Les côtes principales sont trituberculées, avec un tubercule latéral proche du tubercule latéro-ventral. Les côtes intercalaires, plus fines que les côtes principales, peuvent posséder des tubercules latéro-ventraux. Sur le dernier tour de spire, les tubercules latéraux s'atténuent et tendent à disparaître. La hampe, lorsqu'elle existe, est de longueur moyenne, à section transversale plus haute que large. Les côtes sont droites et la tuberculation y est atténuée. Sur la crosse apparaissent des côtes très vigoureuse et la tuberculation est un peu plus forte. La ligne de suture est de type ancylocératique.

**Contenu spécifique** : dans le genre *Leroyceras* gen. nov. sont classées les espèces *Leroyceras mascarellii* (VERMEULEN, 2006) et *Leroyceras hoheneggeri* UHLIG, 1883 (Lectotype in Uhlig, 1883, Pl. XXXI). *Leroyceras dolloi* SARKAR, 1955 est une espèce périphérique.

**Affinités et différences** : la création du genre *Leroyceras* gen. nov. permet de séparer les espèces à coquilles probablement tripartites, à spire dont la

taille relative est petite à moyenne et à tuberculation latérale atténuée sur la fin de la spire et sur la hampe, des espèces du genre *Barrancyloceras* VERMEULEN & BERT, 1998, à coquilles peut-être simplement spiralées et à trituberculation vigoureuse jusqu'à un diamètre élevé. Ces deux genres ont probablement une origine commune.

**Répartition stratigraphique** : Le genre *Leroyceras* gen nov. n'est actuellement connu que dans la Zone à *Toxancyloceras vandenheckii*.

#### **Genre *Ezeiceras* VERMEULEN & BERT, 1998**

**Générotype** : *Ezeiceras heberti* (FALLOT, 1884) = *Crioceras Heberti*, E. Fall. in Fallot (1884).

Ce genre est un synonyme majeur de *Janusites* BERT & DELANOY, 2001 (Vermeulen, 2003, p. 74, 75). Les espèces de ce genre sont fréquentes au sommet de la Zone à *Toxancyloceras vandenheckii* et un peu moins dans la Zone à *Gerhardtia sartousiana*. Le fragment à tours jointifs, trouvé au clos de Barral, Var, permet de supposer une apparition du genre dans la Zone à *Toxancyloceras vandenheckii* vers la limite des Sous-Zones à *Heinzia sayni* et à *Barrancyloceras barremense*.

#### **Genre *Ancylezeiceras* gen. nov.**

**Générotype** : *Ancylezeiceras breistrofferi* (SARKAR, 1955) = *Acrioceras breistrofferi* n. sp. in Sarkar (1955).

**Dénomination** : espèces affines à celles du genre *Ezeiceras* VERMEULEN & BERT, 1998 mais qui réalisent de petites coquilles tripartites rappelant par leur ornementation celles du genre *Ancyloceras* ORBIGNY, 1842.

**Diagnose** : genre constitué d'espèces à coquilles tripartites, à tours de spire en contact. Selon les espèces, la hampe est plus ou moins longue et faiblement incurvée. Le rétroversum, lorsqu'il est complet, tend à rejoindre la spire. L'ornementation est constituée de côtes principales et de côtes intercalaires. Les côtes principales sont droites, vigoureuses et trituberculées. Les côtes intercalaires sont rares, droites et assez fines ; elles apparaissent le plus souvent vers la fin de la spire. Sur le coude et le rétroversum la tuberculation s'atténue. La ligne de suture n'a pas été observée.

**Contenu spécifique** : actuellement, seul le génotype, *Ancylezeiceras breistrofferi* (SARKAR, 1955) a été décrit.

**Affinités et différences** : l'ornementation des espèces du genre *Ancylezeiceras* gen. nov. est de type hémihoplitidien et celle des tours juvéniles est similaire à celle des espèces du genre *Ezeiceras* VERMEULEN & BERT, 1998. Elles diffèrent de ce dernier par leurs coquilles tripartites.

Les espèces du genre *Ancylezeiceras* gen. nov. diffèrent de celles du genre *Acrioceras* HYATT, 1900, dans lequel le génotype était classé originalement (Sarkar, 1955), par leurs tours de spire en contact, par leur ornementation juvénile constituée quasi-uniquement de côtes simples trituberculées et par leurs côtes très vigoureuses sur le coude et sur le rétroversum.

**Répartition stratigraphique** : Les espèces du genre *Ancylezeiceras* gen. nov. sont présentes dans la Zone à *Toxancyloceras vandenheckii*.

**Genres *Camereiceras* DELANOY, 1990**

**Générotipe :** *Camereiceras limentinus* (THIEULOUY, 1979) = *Matheronites limentinus* n. sp. in Thieuloy (1979).

Le genre *Camereiceras* DELANOY, 1990 est issu du genre *Ezeiceras* VERMEULEN & BERT, 1998 et il est à l'origine du genre *Hemihoplites* SPATH, 1924. *Hemihoplites intermedius* VERMEULEN, 2003 est l'espèce-mère de *Hemihoplites feraudianus* (ORBIGNY, 1841). La position stratigraphique de l'holotype de *Hemihoplites intermedius* VERMEULEN, 2003, située initialement (Vermeulen, 2003) dans la Zone à *Gerhardtia sartousiana*, Sous-Zone à *Gerhardtia provincialis*, est précisée ici par la corrélation du banc n° 164X/041 avec le banc n° 164-2/041 du stratotype du Barrémien, au sommet de la Sous-Zone à *Gerhardtia provincialis*.

**Genre *Pseudoshasticrioceras* DELANOY, 1999**

**Générotipe :** *Pseudoshasticrioceras magnini* DELANOY, 1992 = *Emericiceras magnini* sp. nov. in Delanoy (1992).

L'origine de ce genre a été située, avec doute (Vermeulen, 2000 ; 2001) dans le genre *Camereiceras* DELANOY, 1990. Actuellement, deux hypothèses peuvent être avancées :

- soit le genre *Pseudoshasticrioceras* DELANOY, 1999 est issu du genre *Barrancyloceras* VERMEULEN & BERT, 1998 constitué d'espèces à grandes coquilles déroulées ;

- soit il est issu du genre *Camereiceras* DELANOY, 1990, cette séparation étant marquée par un déroulement des coquilles.

**Remarque :** ces hypothèses ne prennent en considération que les caractéristiques du générotipe, *Pseudoshasticrioceras magnini* DELANOY, 1992.

***Hemihoplites* SPATH, 1924 et *Matheronites* RENNIGARTEN, 1926**

**Générotypes :** respectivement, *Hemihoplites feraudianus* (ORBIGNY, 1841) = *Ammonites ferau(n)dianus* d'Orb. in d'Orbigny (1841) et *Matheronites soulieri* (MATHERON, 1878) = *Ammonites Soulieri* Ph. Matheron, 1878 in Matheron (1878).

Le genre *Matheronites* RENNIGARTEN, 1926 a très longtemps été utilisé par les auteurs de l'Europe de l'Est. Kakabadzé et Hoedemaeker (2004, p. 83) translatent *Matheronites* RENNIGARTEN, 1926 au rang de sous-genre. L'holotype du générotipe de *Matheronites* RENNIGARTEN, 1926 n'a pas encore été retrouvé ; cependant, les figures de Matheron (1878, Pl. C-21, fig. 1a, 1B) montrent que ce générotipe est très proche de *Hemihoplites feraudianus* (ORBIGNY, 1841) et qu'il correspond sans doute à un spécimen juvénile de cette espèce. Pour ces raisons, le genre *Hemihoplites* SPATH, 1924 est considéré comme un synonyme majeur de *Matheronites* RENNIGARTEN, 1926.

**Genre *Pachyhemihoplites* DELANOY, 1992**

**Générotipe :** *Pachyhemihoplites thomeli* DELANOY, 1992.

Ce genre comprend des espèces à ornementation vigoureuse et son origine est à rechercher, soit dans le genre *Ezeiceras* VERMEULEN & BERT, 1998, soit dans le genre *Camereiceras* DELANOY, 1992. Le genre *Pachyhemihoplites* DELANOY, 1992, qui a une extension stratigraphique

limitée à la Sous-Zone à *Gerhardtia provincialis*, est probablement à l'origine des genres *Procheloniceras* SPATH, 1923 et *Spinocrioceras* KEMPER, 1973.

### **Genre *Imerites* ROUCHADZE, 1933**

**Générotype :** *Imerites giraudi* (KILIAN, 1889) = *Heteroceras Giraudi*, n. sp. in Kilian (1889).

Sarkar (1955, p. 620) a désigné *Escragnolleites cristatus* (ORBIGNY, 1842) comme générotype de *Escragnolleites* SARKAR, 1955. Les spécimens types et la figure originale de d'Orbigny ne montrent pas de turrïcône juvénile mais les tours plus âgés, similaires de ceux des spécimens du genre *Imerites* ROUCHADZE, 1933 impliquent, soit une synonymie de rang spécifique des deux générotypes, *Imerites giraudi* et *Escragnolleites cristatus*, soit une parenté étroite. Dans les deux cas, la synonymie majeure du genre *Imerites* ROUCHADZE, 1933 sur le genre *Escragnolleites* SARKAR, 1955 est évidente. Kakabadzé (1981) considère que *Imerites* ROUCHADZE, 1933 et *Eristavia* KAKABADZE, 1971 représentent deux lignées parallèles issues probablement du sous-genre tuberculé *Argvethites* ROUCHADZE, 1933. Les grandes différences morphologiques et ornementales entre les espèces du genre *Imerites* ROUCHADZE, 1933 et celles du genre *Argvethites* ROUCHADZE, 1933 ne permettent pas d'accepter cette hypothèse. D'autre part, l'ornementation des espèces du genre *Eristavia* KAKABADZE, 1971 se retrouve, plus ou moins développée, chez les espèces du genre *Imerites* ROUCHADZE, 1933 qui sont contemporaines. Ces deux genres sont donc synonymes, *Imerites* ROUCHADZE, 1933 est un synonyme majeur de *Eristavia* KAKABADZE, 1971.

Le genre *Imerites* ROUCHADZE, 1933 est resté longtemps classé dans la famille des HETERO CERATIDAE SPATH, 1922 à cause de l'enroulement hélicoïdal de ses tours juvéniles. Ce caractère qui apparaît à des moments divers chez les HETERO CERATIDAE, les ANCYLOCERATIDAE, les HEMIOPLITIDAE et les ACRIOCERATIDAE, ne peut plus être considéré comme un critère de classification exclusif des HETERO CERATIDAE.

### **3.7. Les ASTIERICERATIDAE BREISTROFFER, 1953**

La famille des ASTIERICERATIDAE BREISTROFFER, 1953, ne se justifie pas phylogénétiquement ; les spécimens du genre *Astiericeras* PARONA & BONARELLI, 1897 possèdent en effet des caractéristiques suturales et morphologiques qui les rattachent étroitement, hormis leur déroulement, aux DOUVILLEICERATIDAE PARONA & BONARELLI, 1897 et le genre *Astiericeras* PARONA & BONARELLI, 1897 n'a pas de descendance. La famille des ASTIERICERATIDAE BREISTROFFER, 1953 est donc considérée comme un synonyme mineur des DOUVILLEICERATIDAE PARONA & BONARELLI, 1897.

### **3.8. Les TROCHLEICERATIDAE BREISTROFFER, 1951**

La classification des TROCHLEICERATIDAE BREISTROFFER, 1951 est incertaine ; pour leur ligne de suture simplifiée, Wiedmann (1962b, p. 331) propose de classer, comme sous-famille, les TROCHLEICERATIDAE BREISTROFFER, 1951 dans les PULCHELLIIDAE DOUVILLE, 1890. Quelques

années plus tard (1969, p. 581, text-fig. 16), cet auteur propose la double filiation *Paraspiticer* - *Douvilleicer* et *Paraspiticer* - *Trochleicer*. Ces deux hypothèses sont maintenant dépassées et le genre *Paraspiticer* KILIAN, 1910 doit être classé (Vermeulen, 2004, p. 79, 80) dans la famille des EMERICICERATIDAE VERMEULEN, 2004.

La famille des TROCHLEICERATIDAE BREISTROFFER, 1951 n'est constituée que des genres *Trochleicer* FALLOT & TERMIER, 1923 et *Pseudoleymeriella* CASEY, 1957. Ces deux genres se rapprochent essentiellement par leur ligne de suture simplifiée mais leurs liens phylétiques restent à démontrer. Les espèces du genre *Trochleicer* FALLOT & TERMIER, 1923 se rapprochent plus de celles, peu ornées et à ligne de suture peu découpée, de la famille des SILESITIDAE HYATT, 1900 et de celles de la sous-famille des SILESITOIDINAE BREISTROFFER, 1953 que des espèces de la famille des DOUVILLEICERATIDAE PARONA & BONARELLI, 1897. Dans l'attente d'une clarification de la position systématique des TROCHLEICERATIDAE BREISTROFFER, 1951 cette famille a un statut périphérique au sein des DOUVILLEICERATACEAE PARONA & BONARELLI, 1897.

### 3.9. Les DOUVILLEICERATIDAE PARONA & BONARELLI, 1897

La classification des DOUVILLEICERATACEAE PARONA & BONARELLI, 1897 est problématique ; si la famille des TROCHLEICERATIDAE BREISTROFFER, 1951 n'a pas de lien phylétique direct avec celle des DOUVILLEICERATIDAE PARONA & BONARELLI, 1897, elle doit alors être exclue des DOUVILLEICERATACEAE PARONA & BONARELLI, 1897. Dans ce cas, la super-famille des DOUVILLEICERATACEAE PARONA & BONARELLI, 1897, réduite une seule famille, n'a plus de raison d'être et les DOUVILLEICERATIDAE PARONA & BONARELLI, 1897 devraient alors être classés dans les ANCYLOCERATACEAE GILL, 1871 à côté de leurs ancêtres directs, les HEMIHOPLITIDAE SPATH, 1924.

Dans cette famille sont classés les genres *Astiericer* PARONA & BONARELLI, 1897, *Diadochoceras* HYATT, 1900, *Cheloniceras* HYATT, 1903, *Procheloniceras* SPATH, 1923, *Megatyloceras* HUMPHREY, 1949, *Roloboceras* CASEY, 1954, *Walpenites* CASEY, 1962, *Vectisites* CASEY, 1962, *Douvilleicer* GROSSOUVRE, 1894 (= *Eodouvilleicer* CASEY, 1961) et *Spinocrioceras* KEMPER, 1973.

#### Genre *Spinocrioceras* KEMPER, 1973

**Générotype :** *Spinocrioceras polyspinosum* KEMPER, 1973.

Si le générotype, *Spinocrioceras polyspinosum* KEMPER, 1973, présente encore une ornementation hémihoplitifforme, les espèces qui lui succèdent acquièrent rapidement une ornementation cheloniceratiforme avec une quasi-disparition des tubercules latéro-ventraux et le renforcement très net de la largeur des côtes. A ces similitudes s'ajoutent des tours juvéniles à section transversale très basse et très large et un ombilic en forme d'entonnoir. En fonction de ces ressemblances, et compte-tenu que les genres *Spinocrioceras* KEMPER, 1973 et *Cheloniceras* HYATT, 1903 ne sont séparés stratigraphiquement que par la Zone à *Martelites sarasini*, la parenté *Spinocrioceras* - *Cheloniceras* est envisageable.

Le genre barrémien *Spinocrioceras* KEMPER, 1973 est donc classé dans la famille des DOUVILLEICERATIDAE PARONA & BONARELLI, 1897.

### 3.10. Les HETEROCERATIDAE SPATH, 1922

Le contenu générique de la famille des HETEROCERATIDAE SPATH, 1922 a été réduit par le transfert du genre *Imerites* ROUCHADZE, 1933 dans la famille des HEMIHOPLITIDAE SPATH, 1924 et celui du genre *Argvethites* ROUCHADZE, 1933 dans la famille des ACRIOCERATIDAE VERMEULEN, 2004. Malgré ces précisions taxinomiques récentes, plusieurs questions concernant l'origine et la phylogenèse des genres de la famille des HETEROCERATIDAE SPATH, 1922 restent encore sans réponse précise. La compréhension des genres qui restent classés dans cette famille sera certainement modifiée lorsqu'il sera possible d'établir un schéma phylogénétique précis.

L'origine de la famille des HETEROCERATIDAE SPATH, 1922 n'est pas connue avec précision ; sa classification est donc basée sur son devenir. La filiation *Martelites* (HETEROCERATIDAE) – *Deshayesites* (DESHAYESITIDAE) est un fait établi et la famille des HETEROCERATIDAE SPATH, 1922 est classée dans la super-famille des DESHAYESITACEAE STOYANOW, 1949.

Dans cette famille sont classés les genres *Heteroceras* ORBIGNY, 1849 (= *Colchidites* DJANELIDZE 1926, = *Martelites* CONTE, 1989), *Moutoniceras* SARKAR, 1954, *Pseudomoutoniceras* AUTRAN, DELANOY & THOMEL, 1986, et *Ewaldiceras* VERMEULEN, 2003.

Les genres *Uhligia* KOENEN, 1904 et *Toxoceras* ORBIGNY, 1850 ont un statut périphérique et le genre *Hemibaculites* HYATT, 1900 est *nomen dubium*.

#### Genres *Heteroceras* ORBIGNY, 1849 et *Colchidites* DJANELIDZE 1926

**Générotypes** : respectivement, *Heteroceras emerici* (ORBIGNY, 1842) = *Turrilites Emerici*, d'Orb. in d'Orbigny (1842) et *Colchidites colchicus* DJANELIDZE, 1926.

Dans son étude de la famille des HETEROCERATIDAE SPATH, 1922, Delanoy (1997) a montré que la variation morphologique des espèces des genres *Heteroceras* ORBIGNY, 1849 et *Colchidites* DJANELIDZE 1926 est suffisamment grande pour que certaines d'entre-elles puissent être classées indifféremment dans l'un ou l'autre de ces deux genres. Cet auteur a également montré que la morphologie du générotipe *Colchidites colchicus* DJANELIDZE, 1926 permet de le classer parfaitement dans le genre *Heteroceras* Orbigny, 1849. Le genre *Heteroceras* ORBIGNY, 1849 est donc un synonyme majeur de *Colchidites* DJANELIDZE, 1926. Dans la Zone à *Imerites giraudi*, l'évolution du genre *Heteroceras* ORBIGNY, 1849 se caractérise par la réalisation progressive d'un enroulement, plan-spiralé à tours déroulés, de la base de la hampe autour du turriconne.

#### Genre *Martelites* CONTE, 1989

**Générotipe** : *Martelites marteli* CONTE, 1989.

Le genre *Martelites* CONTE, 1989 se caractérise par un turriconne relativement réduit à résiduel entouré par des tours jointifs plan-spiralés et par la disparition de la hampe et de la crosse. Cette caractérisation ne s'applique qu'aux espèces tardives comme *Martelites sarasini* ROUCHADZE,

1933 et *Martelites marteli* CONTE, 1989. Il existe aussi (récoltes personnelles) des formes intermédiaires entre les espèces totalement enroulées et celles à spire plane déroulée du genre *Colchidites* DJANELIDZE, 1926. Ces formes intermédiaires représentées, très partiellement, par "*Colchidites*" *riosuarezi* KAKABADZE & HOEDEMAEKER, 2004, chez lesquelles les tours plan-spiralés sont en contact puis ultérieurement se déroulent caractérisent un processus anagénétique d'enroulement qui suit celui, moins avancé, des espèces du genre *Heteroceras* ORBIGNY, 1849. Kakabadze et Hoedemaeker (2004, p. 85) ont d'ailleurs établi la synonymie majeure du genre *Colchidites* DJANELIDZE, 1926 sur le genre *Martelites* CONTE, 1989.

Dans une classification à fondement phylogénétique, le processus d'enroulement des coquilles, sans cladogenèse, et les propositions des différents auteurs cités entraînent de fait une synonymie majeure du genre *Heteroceras* ORBIGNY, 1849 sur les genres *Colchidites* DJANELIDZE, 1926 et *Martelites* CONTE, 1989.

### **Genre *Moutoniceras* SARKAR, 1954**

**Générotype :** *Moutoniceras moutonianum* (ORBIGNY, 1850) = *Toxoceras moutonianus*, d'Orb. 1847 in d'Orbigny (1850).

Le genre *Moutoniceras* SARKAR, 1954 apparaît brusquement dans le Barrémien inférieur, dans la partie inférieure de la Zone à *Nicklesia pulchella*. Les espèces les plus anciennes, comme *Moutoniceras nodosum* (ORBIGNY, 1850) sont tuberculées et l'espèce la plus récente, *Moutoniceras moutonianum* (ORBIGNY, 1850) disparaît dans le Barrémien supérieur, dans la Zone à *Holcodiscus uhligi*.

En fonction de ses caractères morphologiques, l'origine du genre ne peut être située que dans le genre *Pseudomoutoniceras* AUTRAN, DELANOY & THOMEL, 1986 dont la position stratigraphique est lointaine, dans l'Hauterivien supérieur, dans la Zone à *Balearites balearis*.

### **A propos de la filiation *Moutoniceras* – *Heteroceras***

Le devenir du genre *Moutoniceras* SARKAR, 1954 est mal connu mais quelques précisions peuvent être apportées. *Moutoniceras marii* VERMEULEN, 1997 s'isole, dans la Zone à *Coronites darsi*, des espèces de grande taille cogénériques. Il est peut-être à l'origine d'espèces de tailles comparables à la sienne, présentes dans le Barrémien supérieur, dans la Zone à *Holcodiscus uhligi*, comme *Ewaldiceras eigenheeri* VERMEULEN, 2003.

Company (2005, communication orale) a proposé la filiation *Moutoniceras moutonianum* – *Toxancyloceras vandenheckii*. Cette filiation, qui reste à confirmer, entrainerait des modifications importantes dans la classification et pourrait même remettre en cause l'existence de la famille des HETERO CERATIDAE SPATH, 1922.

Par le passé, les espèces du genre *Moutoniceras* SARKAR, 1955 étaient séparées de celles du genre *Heteroceras* ORBIGNY, 1849 par un important intervalle stratigraphique qui, dans la zonation actuelle, s'étend de la partie supérieure de la Zone à *Coronites darsi* à la base de la Zone à *Imerites giraudi*. Dans une période plus récente, Delanoy (1997) a signalé la présence de spécimens du genre *Heteroceras* ORBIGNY, 1849 dans la partie

supérieure de la Zone à *Hemihoplites feraudianus*. Mes récoltes personnelles ont permis la découverte d'espèces affines aux *Moutoniceras* et aux *Heteroceras* dans la Zone à *Holcodiscus uhligi* (Vermeulen, 2003) ainsi que la découverte de spécimens appartenant au genre *Heteroceras* Orbigny, 1849 dans la moitié inférieure de la Sous-Zone à *Gerhardtia provincialis*. Dans le stratotype d'Angles, j'ai également observé une empreinte, inaccessible, d'un spécimen de morphologie hétérocératique dans la partie inférieure dans la Sous-Zone à *Gerhardtia sartousiana*. L'intervalle stratigraphique séparant les derniers représentants du genre *Moutoniceras* SARKAR, 1955 de ceux du genre *Heteroceras* ORBIGNY, 1849 est donc restreint, curieusement, à une seule zone, la Zone à *Toxancyloceras vandenheckii*, ce qui permet de défendre aussi la parenté directe *Moutoniceras* – *Heteroceras*.

C'est donc dans la Zone à *Toxancyloceras vandenhecki* que se trouvent les solutions aux problèmes, de l'origine précise du genre *Heteroceras* ORBIGNY, 1849 et de la parenté générique de *Heteroceras astieri* ORBIGNY, 1851 et *Heteroceras emerici* ORBIGNY, 1842.

#### **Genre *Pseudomoutoniceras* AUTRAN, DELANOY & THOMEL, 1986**

**Générotype** : *Pseudomoutoniceras annularis* (ORBIGNY, 1842) = *Toxoceras annularis*, d'Orbigny in d'Orbigny (1842). Le générotype est un synonyme mineur de *Pseudomoutoniceras honorati* (LEVEILLE, 1837) = *Crioceratites Honoratii* in Léveillé (1837).

Ce genre, d'âge Hauterivien supérieur est considéré ici comme un ancêtre potentiel du genre *Moutoniceras* SARKAR, 1954, d'âge Barrémien inférieur.

#### **Genre *Hemibaculites* HYATT, 1900**

**Générotype** : *Hemibaculites obliquatum* (ORBIGNY, 1842) = *Toxoceras obliquatum* d'Orb in d'Orbigny (1842).

Ce genre, malheureusement défini à partir d'une espèce peu caractérisée et dont l'holotype est perdu ne peut pas être validé.

### **3.11. Les DESHAYESITIDAE STOYANOW, 1949 et les PARAHOPLITIDAE SPATH, 1922.**

Ces familles, directement liées, ne sont pas étudiées dans ce travail.

## **4 – SOUS-ORDRE TURRILITINA BEZNOZOV & MICHAILOVA, 1983**

Ce sous-ordre regroupe l'ensemble des ammonites hétéromorphes à lobe latéral essentiellement bifide de celles à lobe latéral trifide classées dans les ANCYLOCERATINA WIEDMANN, 1966. Dans le sous-ordre TURRILITINA BEZNOZOV & MICHAILOVA, 1983 sont classées les super-familles LYTOCRIOCERATACEAE VERMEULEN, 2000, TURRILITACEAE GILL, 1871 et SCAPHITACEAE GILL, 1871 *nom. transl.* WRIGHT & WRIGHT, 1951.

Dans la super-famille des LYTOCRIOCERATACEAE VERMEULEN, 2000 sont classées les familles des HAMULINIDAE GILL, 1871, des MACROSCAPHITIDAE HYATT, 1900 et des PTYCHOCERATIDAE GILL, 1871. Les MEGACRIOCERATIDAE fam. nov. ont un statut périphérique.

Les Super-familles TURRILITACEAE GILL, 1871 et SCAPHITACEAE GILL, 1871 ne sont pas révisées et leur contenu familial et sub-familial sont ceux donnés par Wright *et al.* (1996).

#### 4.1. Les HAMULINIDAE GILL, 1871

Dans cette famille sont classés les genres *Hamulina* ORBIGNY, 1850, *Anahamulina* HYATT, 1900, *Vasicekina* VERMEULEN, 2005, *Amorina* VERMEULEN, 2005, *Ptychohamulina* VERMEULEN, 2005, *Duyeina* VERMEULEN, 2005, *Terrestrina* gen. nov. dont le générotype est *Terrestrina quenstedti* UHLIG, 1883 et *Leptohamulina* gen. nov. dont le générotype est *Leptohamulina distans* HOHENEGGER, 1855.

##### **Genre *Hamulina* ORBIGNY, 1850**

**Générotype :** en 1938 Roman désigne *Hamulina astieri* ORBIGNY, 1850 comme générotype mais, la même année, Anderson (1938) désigne *Hamulina subcylindrica* ORBIGNY, 1850 comme générotype. La désignation d'Anderson n'est pas valide car Hyatt (1900) a désigné *Hamulina subcylindrica* ORBIGNY, 1850 comme générotype de *Anahamulina* HYATT, 1900.

Ce genre est constitué des espèces dont les coquilles sont les plus grandes de la famille. Il apparaît dans l'Hauterivien supérieur, dans la Zone à *Balearites balearis*, et il disparaît dans le Barrémien inférieur, dans la Zone à *Kotetishvilia nicklesi*.

##### **Genre *Anahamulina* HYATT, 1900**

**Générotype :** *Anahamulina subcylindrica* ORBIGNY, 1850 = *Hamulina subcylindrica* d'Orb., 1849 in d'Orbigny, 1850.

Pendant longtemps, toutes les espèces d'Hamulines de petite taille ont été classées dans le genre *Anahamulina* HYATT, 1900. Il existe cependant des différences morphologiques importantes marquant l'existence de plusieurs lignées dont les liens phylétiques ne sont pas encore établis.

**Principaux caractères génériques :** dans le genre *Anahamulina* HYATT, 1900 ne sont classées maintenant que les espèces de petite taille, à hampe et rétroversum parallèles et très proches et à taux d'accroissement assez élevé. Les côtes sont fines et proverses sur la hampe, puis vigoureuses et pincées, de direction radiale, sur le rétroversum. Les côtes sont très vigoureuses sur le coude où une constriction, bordée par deux varices, est très souvent présente.

**Contenu spécifique :** les espèces les plus fréquentes sont *Anahamulina subcylindrica* (ORBIGNY, 1850) et *Anahamulina davidsoni* (COQUAND in MATHERON, 1878) = *Anahamulina lorioli* (UHLIG, 1883).

**Répartition stratigraphique :** ce genre apparaît dans les niveaux à ammonites pseudothurmanniformes (= Hauterivien terminal) et disparaît dans la Zone à *Kotetishvilia nicklesi*.

**Genre *Vasicekina* VERMEULEN, 2005**

**Générotype :** *Vasicekina paxillosa* (UHLIG, 1883) = *Hamulina paxillosa* n. sp. in Uhlig, 1883.

**Principaux caractères génériques :** le genre *Vasicekina* VERMEULEN, 2005 comprend des espèces à hampe et rétroversum divergents à parallèles et éloignés et à taux de croissance très faible. Sur la hampe, les côtes sont fines, égales, arrondies et de direction proverse. Elles deviennent plus vigoureuses sur le coude qui est orné d'une constriction bordée par deux varices. Au-delà de ces ornements, et sur le rétroversum, les côtes sont égales, arrondies et de direction radiale.

**Critères distinctifs :** les critères distinctifs de ce genre sont, le taux de croissance très faible, le grand éloignement de la hampe et du rétroversum, la constriction bordée par deux varices, les côtes régulières, arrondies et fines.

**Contenu spécifique :** Dans ce genre sont classées *Vasicekina paxillosa* (UHLIG, 1883) et *Vasicekina subcincta* (UHLIG, 1883), qui est une espèce périphérique.

**Répartition stratigraphique :** les espèces connues de ce genre se répartissent de la Zone à *Avramidiscus kiliani* à la Zone à *Coronites darsi*.

**Genre *Amorina* VERMEULEN, 2005**

**Générotype :** *Amorina cincta* (Orbigny, 1850) = *Hamulina cincta* d'Orb., 1849 in d'Orbigny (1850) = *Hamulina cincta*, d'Orb. 1849 in d'Orbigny (1852) ; non *Ancyloceras cinctus*, d'Orbigny in d'Orbigny (1842)..

**Principaux caractères génériques :** ce genre comprend des espèces à hampe et rétroversum parallèles à faiblement divergents, peu éloignés et à taux de croissance moyen. Sur la hampe, les côtes sont fines, faiblement proverses et, à intervalles à peu près réguliers, certaines sont plus fortes. Ce dernier caractère n'est pas général. Sur le coude, une forte constriction est bordée par deux varices. Sur le rétroversum, des côtes vigoureuses, à peu près régulièrement espacées, sont séparées par des côtes intercalaires plus fines. Des strictions peuvent être associées aux côtes principales.

**Critères distinctifs :** le critère distinctif majeur de ce genre est la présence de côtes principales sur la hampe et/ou sur le rétroversum. Un critère annexe, non exprimé systématiquement, est la présence de constriction sur la hampe et/ou le rétroversum.

**Contenu spécifique :** dans ce genre sont classées les espèces *Amorina cincta* (ORBIGNY, 1842), *Amorina hoheneggeri* (UHLIG, 1883), *Amorina uhligi* (VASICEK, SKUPIEN & SULGAN, 2004) et *Amorina pindulensis* (VASICEK, SKUPIEN & SULGAN, 2004). *Amorina fumisugium* (HOHENEGGER, 1855) est une espèce périphérique.

**Répartition stratigraphique :** les espèces connues de ce genre se répartissent de la Zone à *Avramidiscus kiliani* à la Zone à *Coronites darsi*.

**Genre *Ptychohamulina* VERMEULEN, 2005**

**Générotype :** *Ptychohamulina ptychoceroides* (HOHENEGGER in UHLIG, 1883).

**Principaux caractères génériques :** ce genre comprend des espèces de très petite taille, à hampe et rétroversum proches et parallèles à très faiblement divergents et à très faible taux de croissance. Sur la hampe, les côtes sont

finer, plus rarement robustes, plus ou moins espacées et proverses. Le coude est orné d'une grosse côte, très élevée et pincée. Sur le rétroversum, les côtes sont le plus souvent rétroverses et leur vigueur est variable d'une espèce à l'autre.

**Critères distinctifs** : le critère distinctif majeur de ce genre est la présence sur le coude d'une côte très élevée et pincée. La costulation très fine et la proximité de la hampe et du rétroversum sont des critères mineurs.

**Contenu spécifique** : dans ce genre sont classées les espèces *Ptychohamulina ptychoceroides* (HOHENEGGER in UHLIG, 1883) et *Ptychohamulina acuaria* (UHLIG, 1883).

**Répartition stratigraphique** : les spécimens de mes récoltes personnelles se répartissent de la Zone à *Toxancyloceras vandenheckii* à la Zone à *Gerhardtia sartousiana*.

### Genre *Duyeina* VERMEULEN, 2005

**Générotype** : *Duyeina glembachensis* (IMMEL, 1987) = *Anahamulina glembachensis* n. sp. in Immel (1987).

**Principaux caractères génériques** : ce genre comprend des espèces à hampe et rétroversum parallèles à fortement divergents. La costulation est robuste, proverse sur la hampe et radiale sur le rétroversum. Les côtes les plus vigoureuses sont situées sur le coude.

**Critères distinctifs** : les critères distinctifs de ce genre sont les côtes très vigoureuses et l'absence de constriction et de varice sur le coude.

**Contenu spécifique** : dans ce genre sont classées les espèces *Duyeina glembachensis* (IMMEL, 1987), *Duyeina kleini* VERMEULEN, 2006. *Duyeina boutini* (MATHERON, 1879) est une espèce périphérique.

**Répartition stratigraphique** : les spécimens bien repérés stratigraphiquement indiquent une répartition de la Zone à *Gerhardtia sartousiana* (Vermeulen, 2006) au Barrémien terminal (Aguado, Company, Sandoval & Tavera, 1997).

### Genre *Terrestrina* gen. nov.

**Générotype** : *Terrestrina quenstedti* (UHLIG, 1883) = *Hamites (Hamulina) quenstedti* n. sp. in Uhlig (1883).

**Dénomination** : ce genre est dédié à la mémoire de Roger Terrestri, mon premier maître, professeur passionné de Sciences Naturelles au Lycée Saint-Exupéry de Saint-Raphael, Var.

**Diagnose** : genre constitué d'espèces à hampe et rétroversum parallèles. Les côtes sont fines et proverses sur la hampe puis fines et radiales sur les rétroversum. Sur le coude, sans constriction ni varice, les côtes sont d'abord proverses puis radiales à très faiblement rétroverses ; leur renforcement est très faible.

**Critères distinctifs** : les critères distinctifs sont, une costulation fine qui persiste sur le rétroversum, une hampe et un rétroversum peu éloignés et l'absence de constriction et de côte vigoureuse sur le coude.

**Contenu spécifique** : ce genre ne comprend actuellement que le génotype, *Terrestrina quenstedti* (UHLIG, 1883) et une espèce, de statut périphérique, *Terrestrina beskydensis* (VASICEK, 1972).

**Répartition stratigraphique** : *Terrestrina quenstedti* (UHLIG, 1883) est présente dans le Barrémien basal, dans la Zone à *Avramidiscus kiliani*, et des

fragments de spécimens affines ont été observés dans l'Hauterivien supérieur, dans la Zone à "*Parathurmannia*" *ohmi*. *Terrestrina beskydensis* (VASICEK, 1972) est positionnée par Vasicek (1972) dans le Barrémien supérieur.

**Genre *Leptohamulina* gen. nov.**

**Générotype :** *Leptohamulina distans* HOHENEGGER in VASICEK, 1972 = *Anahamulina distans* HOHENEGGER in litt. in Vasicek (1972).

**Dénomination :** pour la forme des coquilles qui rappelle celles des LEPTOCERATOIDIDAE THIEULOUY, 1966.

**Diagnose :** genre constitué d'espèces à hampe et rétroversum divergents et à taux de croissance très faible. Les côtes sont régulières. Elles sont fines au début de la hampe et se renforcent progressivement au cours de la croissance.

**Critères distinctifs :** les critères distinctifs sont, la hampe et le rétroversum divergents, la costulation régulière qui se renforce avec l'âge et l'absence de constriction et de varice sur le coude.

**Contenu spécifique :** Dans ce genre sont classées les espèces *Leptohamulina distans* HOHENEGGER in VASICEK, 1972 et *Leptohamulina rothi* (VASICEK, 1972).

**Répartition stratigraphique :** ce genre n'est présent que dans le Barrémien supérieur (Vasicek, 1972).

**4.2. Les MACROSCAPHITIDAE HYATT, 1900**

La plupart des genres classés originellement par Hyatt dans les MACROSCAPHITIDAE HYATT, 1900 ont été classés dans d'autres familles et la classification de cette famille a fluctué (Vermeulen, 2000, p. 124) entre les super-familles LYTOCERATACEAE NEUMAYR, 1875, TURRILITACEAE GILL, 1871 et ANCYLOCERATACEAE GILL, 1871. Cette famille est maintenant classée (Vermeulen, 2000, p. 130) dans les LYTOCRIOCERATACEAE VERMEULEN, 2000.

Dans cette famille sont classés les genres *Macroscaphites* MEEK, 1876, *Costidiscus* UHLIG, 1882 *nom. transl.* UHLIG, 1883, *Acantholytoceras* SPATH, 1923, *Lytocrioceras* SPATH, 1924 et *Rugacrioceras* VERMEULEN, 1990 *nom. transl.* DELANOY, 1992.

**Genre *Macroscaphites* Meek, 1876**

**Générotype :** *Macroscaphites yvani* (PUZOS, 1832) = *Scaphites yvanii*, in Puzos (1832).

Ce genre ne comprend que des espèces à tours de spire jointifs, prolongés par une hampe et une crosse.

Les spécimens du genre *Macroscaphites* MEEK, 1876, bien repérés stratigraphiquement, se répartissent du Barrémien inférieur, Zone à *Coronites darsi*, à l'Aptien inférieur, Zone à *Dufrenoya furcata*.

**Genre *Costidiscus* UHLIG, 1882 *nom. transl.* UHLIG, 1883**

**Générotype :**

Les espèces du genre *Costidiscus* UHLIG, 1882 ont une costulation proche de certaines espèces du genre *Macroscaphites* MEEK, 1876 et cette ressemblance indique peut-être une origine commune pour ces deux genres. Le dimorphisme sexuel *Costidiscus-Macroscaphites* admis par de nombreux

auteurs pour ces ressemblances ne peut être retenu ; en effet les espèces de morphologie semblable appartenant à ces deux genres, parfois sub-contemporaines, montrent très souvent des extensions stratigraphiques très différentes qui rendent caduque l'hypothèse d'un dimorphisme sexuel.

Les espèces classées par les auteurs dans le genre *Costidiscus* UHLIG, 1882 sont *Costidiscus reticostatus* (ORBIGNY, 1841), *Costidiscus grebenianus* (TIETZE, 1872), *Costidiscus microcostatus* (SIMONOVITSCH, BACEVITSCH & SOROKIN, 1875), *Costidiscus rakusi* UHLIG, 1883, *Costidiscus olcostephanoides* UHLIG, 1883, *Costidiscus nodosostriatum* UHLIG, 1883, *Costidiscus latus* ROUCHADZE, 1933, *Costidiscus tardus* AVRAM, 1978, et *Costidiscus madyae* sp. nov.

*Costidiscus nodosocostatus* KARAKASCH, 1907 (Pl. XXIII, fig. 28) est peut-être un *Macroscephites* (Avram, 1984, p. 70, 71).

Les espèces du genre *Costidiscus* UHLIG, 1882 se répartissent actuellement du Barrémien supérieur, base de la Zone à *Toxancyloceras vandenheckii* à l'Aptien inférieur, Zone à *Dufrenoya furcata*.

Deux spécimens représentant probablement les espèces ancestrales du genre *Costidiscus* UHLIG, 1882 ont été récoltés, l'un dans la Zone à *Coronites darsi*, sur la plate-forme ennoyée sud-vocontienne, l'autre dans la Zone à *Holcodiscus uhligi* du stratotype d'Angles ; cependant, la mauvaise conservation du premier et l'état fragmentaire du second ne permettent pas des indications plus précises. Je précise toutefois que l'un des spécimens au moins, celui d'Angles, est une ammonite déroulée. Selon la classification de Wright *et al.*, 1996, *Costidiscus* UHLIG, 1882 est à l'origine du genre *Cicatriles* ANTHULA, 1899.

### **Genre *Acantholytocras* SPATH, 1923**

**Générotype** : *Acantholytocras longispinum* (UHLIG, 1883) = *Pictetia longispina* n. sp. in Uhlig (1883).

Le genre *Acantholytocras* SPATH, 1923 est un synonyme majeur de *Pseudocrioceratites* EGOIAN, 1969. Ce genre est constitué d'espèces à coquilles tripartites de grande taille. Il apparaît brusquement au sommet de la Zone à *Avramidiscus kiliani*, Sous-Zone à *Psilotissotia colombiana* et disparaît dans l'Aptien supérieur (Egoian, 1969 ; Avram, 2002)

### **Genre *Lytocrioceras* SPATH, 1924**

**Générotype** : *Lytocrioceras jauberti* (ASTIER, 1851) = *Ancyloceras jauberti* Astier in Astier (1851).

La classification du genre *Lytocrioceras* SPATH, 1924 a été très fluctuante et les exemples suivants ne sont pas exhaustifs :

- Sarkar (1955, p. 24) classe le genre dans la famille des ANCYLOCERATIDAE GILL, 1871, dans la sous-famille des ANCYLOCERATINAE GILL, 1871, *nom. transl.* Sarkar, 1955 ;

- Arkell *et al.* (1957 ; 1968, p. L211) classent le genre dans la famille des ANCYLOCERATIDAE GILL, 1871, dans la sous-famille des ANCYLOCERATINAE GILL, 1871 *nom. transl.* SARKAR, 1955 ;

- Delanoy et Poupon (1992, p. 368) classent le genre dans la famille des PTYCHOCERATIDAE GILL, 1871 et considèrent que "le tronc *Hamulina-Anahamulina*" est la souche probable du genre.

- Wright *et al.* (1996, p. 223) classent le genre dans la famille des ANCYLOCERATIDAE GILL, 1871, dans la sous-famille des HELICANCYLINAE HYATT, 1894 *nom. transl.* CASEY, 1961.

- Ebbo *et al.* (2000, p. 2) classent le genre dans la famille des HAMULINIDAE GILL, 1871 (datée de 1900 par erreur).

- Vermeulen (2000, p. 125 ; 2005, p. 163) classe le genre dans les MACROSCAPHITIDAE HYATT, 1900.

C'est cette dernière classification qui est retenue dans ce travail.

Des spécimens récoltés dans l'Hauterivien supérieur, dans la Zone à *Balearites balearis*, et classés actuellement dans le genre *Megacrioceras* DELANOY, AUTRAN & THOMEL, 1987 possèdent une ornementation qui annonce celle du genre *Lytocrioceras* SPATH, 1924. Une affirmation de parenté entre ces deux genres serait toutefois prématurée.

### **Genre *Rugacrioceras* VERMEULEN, 1990 *nom. transl.* DELANOY, 1992**

Dans l'ensemble des espèces de petite taille à enroulement tripartite classées antérieurement (Thomel *et al.*, 1990) dans le genre *Acrioceras* HYATT, 1900, Vermeulen (1990, p. 100) a distingué le groupe d'*Acrioceras martinsi* (REYNES, 1876) et proposé pour ce dernier le nouveau sous-genre *Rugacrioceras*. G. Delanoy (1992, p. 137) a pu observer des spécimens de ce genre avec leur ligne de suture et, à cause de leurs lobes latéraux bifides, les a placés au voisinage du genre *Acantholytoceras* SPATH, 1923.

**Générotype** : *Rugacrioceras martinsi* (REYNES, 1876) = *Ancyloceras martinsii* in Reynès (1876, p. 106).

**Dénomination** : l'ornementation vigoureuse des coquilles du génotype lui donne un aspect rugueux.

**Diagnose** : genre constitué d'espèces à coquilles tripartites, à section transversale des tours sub-circulaire. La spire, à tours plus ou moins distants, est de taille moyenne ; la hampe, droite ou incurvée, est le plus souvent courte et la crosse forme un U le plus souvent à branches divergentes. L'ornementation est constituée de côtes, principales et intercalaires, et de tubercules. Les côtes principales sont larges, plus ou moins vigoureuses, unituberculées à trituberculées ; elles se ressèrent sur la crosse en s'élevant fortement. Les côtes intercalaires sont très fines et atuberculées ; entre deux côtes principales leur nombre est variable. La ligne de suture est de type lytocératique avec un lobe latéral bifide.

**Affinités et différences** : les espèces du genre *Rugacrioceras* VERMEULEN, 1990 se rapprochent de celles du genre *Acrioceras* HYATT, 1900, dans lequel elles avaient été originalement classées (Vermeulen, 1990 ; Thomel *et al.*, 1990) par leurs coquilles tripartites et leur costulation constituée de côtes principales trituberculées et d'intercalaires. Elles en diffèrent par des côtes intercalaires souvent plus fines, par leur crosse à costulation vigoureuse, généralement trituberculée, ainsi que par leurs lignes de suture à lobe latéral bifide.

**Contenu spécifique** : dans ce genre sont classées les espèces *Rugacrioceras martinsi* (REYNES, 1876), *Rugacrioceras monopujaae* (SARKAR, 1955), *Rugacrioceras piveteaui* (SARKAR, 1955) et *Rugacrioceras dreloni* VERMEULEN, 2006.

**Origine et devenir** : le genre *Rugacrioceras* VERMEULEN, 1990 est issu du genre *Lytocrioceras* SPATH, 1924. Son devenir n'est pas connu.

Les différentes modalités évolutives des espèces du genre *Rugacrioceras* VERMEULEN, 1990 ne sont pas encore parfaitement connues mais les caractéristiques ornementales et la position stratigraphique de *Lytocrioceras verdonii* EBBO & al., 1999 la désignent comme une espèce ancestrale fort probable de la lignée *Rugacrioceras* VERMEULEN, 1990.

**Répartition stratigraphique :** Dans sa conception actuelle, le genre *Rugacrioceras* VERMEULEN, 1990 est cantonné dans le Barrémien supérieur, de la base de la Sous-Zone à *Barrancyloceras barremense* à la Zone à *Imerites giraudi*.

#### 4.3. Famille des PTYCHOCERATIDAE GILL, 1871

Dans cette famille sont classés les genres *Ptychoceras* ORBIGNY, 1842 et *Pseudoptychoceras* ETAYO SERNA, 1979.

##### **Genre *Ptychoceras* ORBIGNY, 1842**

**Générotype :** *Ptychoceras emericianum* ORBIGNY, 1842.

Des spécimens primitifs, affines à *Ptychoceras natrice* ANDERSON, 1938, ont été récoltés dans le Barrémien supérieur, à la base de la Zone à *Gerhardtia sartousiana*.

Les espèces du genre *Ptychoceras* ORBIGNY, 1842 sont morphologiquement très proches de celles du genre *Euptychoceras* BREISTROFFER, 1952 à proximité desquelles elles ont longtemps été classées ; cependant, les convergences morphologiques entre les espèces du genre *Ptychohamulina* VERMEULEN, 2005 et celles du genre *Ptychoceras* ORBIGNY, 1842 ne permettent pas d'exclure l'hypothèse d'une parenté *Ptychohamulina-Ptychoceras*.

##### **Genre *Pseudoptychoceras* ETAYO SERNA, 1979**

**Générotype :** *Pseudoptychoceras gilberti* ETAYO SERNA, 1979.

Etayo Serna figure (1979, p. 121, fig. 3T) la ligne de suture du génotype, *Pseudoptychoceras gilberti* ETAYO SERNA, 1979, avec un lobe latéral L subtrifide, dissymétrique, large, peu profond, indenté par des lobules également larges et peu profonds. Kakabadzé (2004, p. 19) a montré que le lobe latéral des espèces du genre *Ptychoceras* ORBIGNY, 1842 présente des variations importantes dans son tracé et que parfois il se rapproche d'une forme tricuspide, mais en restant très dissymétrique. C'est le cas de *Pseudoptychoceras gilberti* ETAYO SERNA, 1979 et rien ne permet d'affirmer franchement, comme le fait Etayo Serna, que le lobe L est trifide. D'autre part, la position stratigraphique du génotype, Aptien supérieur, indiquée par Etayo Serna éloigne le genre *Pseudoptychoceras* ETAYO SERNA, 1979 des genres valangino-hauteriviens à lobe latéral nettement trifide de la famille des BOCHIANITIDAE SPATH, 1922. Ce genre n'est pas un synonyme mineur de *Euptychoceras* BREISTROFFER, 1952 comme le préconisent Wright *et al.* (1996, p. 231) et il est donc classé dans les PTYCHOCERATIDAE GILL, 1871.

#### 4.4. Les MEGACRIOCERATIDAE fam. nov.

Dans cette nouvelle famille sont classés des genres dont la ligne de suture est mal connue, et qu'il n'est pas possible de classer, même avec un statut périphérique, dans une autre famille et dont la position phylogénétique reste à préciser. Ces genres se répartissent dans un intervalle allant de la Zone à *Plesiospidiscus ligatus* au sommet de la Zone à *Avramidiscus kiliani*.

Dans les MEGACRIOCERATIDAE fam. nov. sont classés les genres, *Megacrioceras* DELANOY, AUTRAN & THOMEL, 1987 (= ? *Garroniceras* VERMEULEN, 1990), *Paracostidiscus* BUSNARDO, CHAROLLAIS, WEIDMANN & CLAVEL, 2003, *Shasticrioceras* ANDERSON, 1938 et *Acanthoptychoceras* MANOLOV, 1962.

## CONCLUSIONS

Une bonne compréhension des lignées génériques phylogénétiques ne peut se faire qu'à partir d'une conception biologique des espèces.

Contrairement à une classification strato-phénétique, la répartition stratigraphique des genres dans une classification phylogénétique n'est plus un critère déterminant ; ce n'est que la conséquence, en fonction des données actuelles, de l'apparition puis de la disparition d'une lignée. Hormis les cas de disparition totale ou de connaissance partielle d'une lignée, ces limites de lignées sont déterminées par des points cladogénétiques et non par des limites stratigraphiques.

Ce travail ne constitue pas une finalité. Il est au contraire une porte ouverte vers un nouveau système taxinomique bien différent de celui, strato-phénétique, employé habituellement. Il induira, je l'espère, de nouvelles discussions scientifiques qui permettront de l'affiner pour aller, au plus près, vers une classification correspondant aux réalités biologiques.

**Remarque :** Certains genres d'ammonites hétéromorphes du crétacé inférieur ne sont pas cités dans ce travail. La plupart correspondent à des genres peu connus, constitués d'espèces peu connues, ou mis en synonymie in Wright *et al.* (1996). Ils doivent rester pour l'instant dans les familles où ils ont été classés, avec le statut attribué par ces auteurs.

## BIBLIOGRAPHIE

- AGUADO R., COMPANY M., SANDOVAL J. & TAVERA J. M.** (1997). – Biostratigraphic events at the Barremian/Aptian boundary in the Betic Cordillera, southern Spain. *Cretaceous Research*, **18**, 309-329.
- AGUIRRE-URRETA M. B. & RAWSON P. F.** (1993). – The Lower Cretaceous Ammonite *Paraspiticeras* from the Neuquen Basin, West-Central Argentina. *N. Jb. Geol. Paläont Abh.* **188**, 1, 51-69, 4 Pl., Stuttgart.
- ANDERSON F. M.** (1938). – Lower Cretaceous deposits in California and Oregon. *Geol. Soc. America*, special papers, **16**, 1-328, 83 Pl..
- ARKELL W. J., KUMMEL B. & WRIGHT C. W.** (1957) réimpression 1968. – Mesozoic Ammonoidea. Treatise on Invertebrate Paleontology, **Part. L**, Mollusca 4, Cephalopoda, Ammonoidea. 80-490. Géol. Soc. of America and Univ. of Kansas Press, R. C. Moore édit., Boulder.
- ASTIER J. E.** (1851). - Catalogue descriptif des *Ancyloceras* appartenant à l'étage Néocomien d'Escragnolles et des Basses-Alpes. 1-27, Barret impr., Lyon.
- AVRAM E.** (2002). - The Taxonomic Position and Biostratigraphic Value of the Genus *Pseudocrioceratites* Egoian, 1969 (*Lytoceratina*, Lower Cretaceous). *Abh. Geol. B.-A.*, **57**, 257-264, Wien.
- COLLIGNON M.** (1949). – Recherches sur les faunes albiennes de Madagascar. I. – L'Albien d'Ambarimaninga. *Extr. Ann. Géol. Serv. Mines*, **XVI**, 1-119, 22 Pl., Paris.
- BUSNARDO R. & DAVID L.** (1957). - Contribution à l'étude des faunes d'ammonoïdes de Medjez Sfa (est constantinois). *Publ. Serv. C. Géol. Algérie*, N. S., n° **13**, 67-123, 3 Pl., Alger.
- BUSNARDO R., CHAROLLAIS J., WEIDMANN M. & CLAVEL B.** (2003). – Le Crétacé inférieur de la Veveysse de Châtel (Ultrahelvétique des Préalpes externes ; canton de Fribourg, Suisse). *Revue Paléobiol.*, **22**, 1, 1-174, 32 Pl., Genève.
- CECCA F., FARAONI P. & MARINI A.** (1998). – Latest Hauterivian (Early Cretaceous) ammonites from Umbria-Marche Apennines (Central Italy). *Paleontographia Italica*, **85**, 61-110, 5 Pl., Pise.
- COMPANY M.** (1987). – Los ammonites del Valanginiense del sector oriental de las Cordilleras beticas (SE de España). Universidad de Granada, 1-295, 19 Pl., Granada

**COTTREAU J.** (1934). – Types du Prodrome de paléontologie stratigraphique universelle de d'Orbigny, tome III. *Ann. Paléontologie*, **XXIII**, 45-80, 4 Pl., Paris.

**DELANOY G.** (1992). – Les Ammonites du Barrémien supérieur de Saint-Laurent-de-l'Escarène (Alpes-Maritimes, Sud-Est de la France). *Ann. Mus. Hist. Nat. Nice*, **IX**, 1-148, 40 Pl., Nice.

**DELANOY G. & POUPON A.** (1992). – Sur le genre *Lytocrioceras* SPATH, 1924 (AMMONOIDEA, ANCYLOCERATINA). *Géobios*, n° **25**, 3, 367-382, 6 Pl., Lyon.

**DELANOY G.** (1997). – Biostratigraphie des faunes d'Ammonites à la limite Barrémien-Aptien dans la région d'Angles-Barrême-Castellane. Etude particulière de la famille des *Heteroceratina* Spath, 1922 (Ancyloceratina, Ammonoidea). *Ann. Mus. Hist. Nat. Nice*, **XII**, 1-270, 62 Pl., Nice.

**DIMITROVA N.** (1967). – Les fossiles de Bulgarie, IV, Crétacé inférieur, Cephalopoda (Nautiloidea et Ammonoidea). *Acad. Bulgare des Sciences*, 1-236, 93 Pl., Sofia.

**DIMITROVA N.** (1970). – Phylogenèse des Ammonites hétéromorphes du Crétacé inférieur. *Bull. Géol. Institut, Paleontology*, **XIX**, 71-108.

**DRUCHTCHITZ V. V. & KOUDRIAVTZEV M. P.** (1960). – Atlas de la faune du Crétacé inférieur du Caucase et de la Crimée. Cephalopoda. *Trud. V. N. I. I. G.*, 265-271, 90 Pl.

**DURAND DELGA M.** (1954). – A propos de "*Bochianites*" *superstes* Perv. : Remarques sur les ammonites droites du Crétacé inférieur. *C. R. Somm. S. Soc. Géol. France*, 134, 137, Paris.

**EBBO L., POUPON A., DELANOY G. & GONNET R.** (2000). – Nouvelles données sur le genre *Lytocrioceras* SPATH, 1924 dans le Barrémien inférieur du Sud-Est de la France.

**ETAYO SERNA F.** (1979). – Zonation of the Cretaceous of Central Colombia by ammonites. *Publ. Geol. Esp. Ingeominas*, **2**, 1-188, 15 Pl., Bogota.

**FALLOT E.** (1884). – Note sur un gisement crétacé fossilifère des environs de la gare d'Eze (Alpes-Maritimes). *Bull. Soc. Géol. France*, (3), **XII**, 289-300, 1 Pl., Paris.

**FALLOT P. & TERMIER H.** (1923). – Ammonites nouvelles des Iles Baléares. *Trab. Mus. Nac. Cienc. Nat.*, série géologique, **32**, 1-84, 6 Pl., Madrid.

**GERHARDT K.** (1897). – Beitrag zur Geologie und Paleontologie von Sudamerika, VI, Beitrag zur Kenntniss der Kreideformation in Columbien. *N. Jahr. Für Min.*, **XI**, 118-208, 5 Pl., Stuttgart.

**GILL T.** (1871). – Arrangement of the families of Mollusks. Smithsonian Miscellaneous Collections 227, **I-XVI**, 1-49.

**HOEDEMAEKER PH. J.** (1995). – Ammonite distribution about the Hauterivian-Barremian boundary along the Rio Argos (Caravaca, SE Spain). *Géologie Alpine*, mém. H. S., **20**, 1994, 219-277, Grenoble.

**HYATT A.** (1900). – Cephalopoda (in K. A. von Zittel). *Text book of Palaeontology*, **I**, 505-592, Eastman C. R. édit, Londres.

**HYATT A.** (1903). – Pseudoceratites of the Cretaceous. U. S. Geol. Surv. Monogr., **44**, 128-144, Washington.

**IMMEL H.** (1979). – Die Ammonitengliederung des mediterranen und borealen Hauterive und Barreme unter besonderer Berücksichtigung heteromorpher Ammoniten der Gattung *Crioceratites* Léveillé. *Newsl. Stratigr.*, **7**, 121-141, 9 Pl., Stuttgart.

**IMMEL H.** (1987). – Die Kreideammoniten der Nördlichen Kalkalpen. *Zitteliana*, **15**, 3-163, 14 Pl., München.

**KAKABADZÉ M. V.** (1967). – On the problem of the systematic position and classification of the colchidits. *Soobsh. Akad. N. Gruz. SSR*, **48**, 437-442.

**KAKABADZE M. V.** (1981). – The Ancyloceratids of the south of the USSR and their stratigraphical significance. *Akad. N. Gruz. CCP*, 173-196, 22 Pl..

**KAKABADZE M. V.** (2004). – Intraspecific and intrageneric variabilities and their implication for the systematics of Cretaceous heteromorph ammonites ; a review. *Scripta Geologica*, **128**, 17-37, Leiden.

**KAKABADZE M. V. & HOEDEMAEKER PH. J.** (1997). – New and less known Barremian-Albian ammonites from Colombia. *Scripta Geologica*, **114**, 57-117, 16 Pl., Leiden.

**KAKABADZE M. V. & HOEDEMAEKER PH. J.** (2004). – . Heteromorphic ammonites from the Barremian and Aptian strata of Colombia. *Scripta Geologica*, **128**, 39-182, 77 Pl., Leiden

**KARSTEN H.** (1858). – Über die geognostischen verhältnisse des westlichen Columbien, der heutigen Republiken Neu-Granada und Equador. *Versamm. Deutsch. Natur. Wien 1856*, 80-116, 6Pl., Wien.

**KILIAN W.** (1888). – Sur quelques fossiles du Crétacé inférieur de la Provence. *Bull. Soc. Géol. France*, (3), **XVI**, 663-691, 5 Pl., Lagny.

- KILIAN W.** (1910a). – Sur l'origine du groupe de *l'Ammonites percevali* Uhlig du Barrémien. *Bull. Soc. Géol. France*, 4, **10**, p. 7, Paris.
- KILIAN W.** (1910b). – Unterkreide (Paleocretacicum), I. Allgemeines über Cretacicum. *Lethaea Geognostica*, 1-398, 17 Pl., Stuttgart.
- KILIAN W. & LEENHARDT F.** (1896). – Sur le Néocomien des environs de Moustiers Sainte-Marie (Basses-Alpes). *Bull. Soc. Géol. France*, (3), **XXIII**, 970-984, Paris.
- LEVEILLE C.** (1837). – Description de quelques nouvelles coquilles-fossiles du département des Basses-Alpes. *Mém. Soc. Géol. France*, **II**, 1, 313-315, Pl. XXII-XXIII, Paris.
- MATHERON PH.** (1878). – Recherches paléontologiques dans le Midi de la France. A. Matheron impr., Marseille.
- ORBIGNY A. D'** (1841). – Paléontologie française, Terrains Crétacés, I, Céphalopodes, 121-456, Pl. 31-113, Masson édit., Paris.
- ORBIGNY A. D'** (1842). – Paléontologie française, Terrains Crétacés, I, Céphalopodes, 457-662, Pl. 114-148, Masson édit., Paris.
- ORBIGNY A. D'** (1850). – Terrains Crétacés. Dix-septième étage : - Néocomien A, B. *Prodr. Paléont. Stratigr. Univers. Animaux Mollusques et Rayonnés*, **II**, 62-111, Masson V., Paris.
- ORBIGNY A. D'** (1852). – Notice sur le genre *Hamulina*. *Journ. Conchyl.*, **III**, 207-228, 4 Pl., M. Petit de la Saussaye édit., Paris.
- PARONA C. F.** (1898). – Descrizione di alcune ammoniti del Neocomiano veneto. *Extr. Palaeontographia Italica*, **III**, 137(1)-144(8), 2 Pl., Pise.
- PARONA C. F. & BONARELLI G.** (1897). – Fossili albiani d'Escragnolles, del Nizzardo e della Liguria occidentale. *Palaeontographia Italica, Mém. Pal.*, **II**, 53-112, 5 Pl., Pise.
- REBOULET S.** (1996). – L'évolution des ammonites du Valanginien-Hauterivien inférieur du bassin vocontien et de la plate-forme provençale (Sud-Est de la France). Relations avec la stratigraphie séquentielle et implications biostratigraphiques. *Docum. Lab. Geol. Lyon*, 1995, n° 137, 1-371, 38 Pl., Lyon.
- ROMAN F.** (1938). – Les Ammonites jurassiques et crétacées. Essai de genera. 1-554, 53 Pl., Masson édit., Paris.

- ROPOLO P. & SALOMON M.** (1992). – Evolution du déroulement – Passage du stade criocératique au stade subaspino-cératique ou protacriocératique – chez certaines populations d'ammonites hétéromorphes de l'Hauterivien moyen (zones à *Nodosoplicatum* et à Sayni). *Géologie Méditerranéenne*, **XIX**, 3, 189-227, 9 Pl., Marseille.
- ROUCHADZE J.** (1933). – Les Ammonites aptiennes de la Géorgie Occidentale. *Bull. Institut Géol. Géorgie*, **I**, 3, 165-273, 22 Pl., Tbilissi.
- ROYO Y GOMEZ J.** (1945). – Fósiles del Barremiense Colombiano. *Estud. Geol. Colombia*, **VI**, 33, 457-494, 6 Pl..
- SARKAR S.** (1954). – Some new genera of uncoiled ammonites from Lower Cretaceous. *Science and Culture*, **19**, 618-620.
- SARKAR S.** (1955). – Révision des Ammonites déroulées du Crétacé inférieur du Sud-Est de la France. *Mém. Soc. Géol. France*, N. S., n° **72**, 1-176, 11 Pl., Paris.
- SARKAR S.** (1977). – Sur *Binelliceras* genre nouveau d'Heteromorpha et sur la validité du genre *Emericiceras* Sarkar, 1954. *Paläont. Z.*, **51**, 3/4, 258-261, Stuttgart.
- SEELEY H. G.** (1865). – On Ammonites from the Cambridge Greensand. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 3, **16**, 225-247, Pl. 10, 11.
- SIMIONESCU I.** (1898). – Studiul faunei neocomiene din basenul Dimbovicioarei. *Pub. Acad. Româna*, **II**, 56-145, 8 Pl., Bucarest.
- SIMIONESCU I.** (1900). – La faune néocomienne du bassin de Dimbovicioara. *Ann. Univ. Jassy*, 1-15, 8 Pl., P. Iliescu & D. Grossu impr..
- SIMONOVICH S. E. & BATSEVICH L. F.** (1873). – Geological description of the Okriba region. *Mat. Geol. Kavkasa*, 1-36.
- THIEULOY J. P.** (1972). – Biostratigraphie des lentilles à périgrinelles (Brachiopodes) de l'Hauterivien de Rottier (Drôme, France). *Geobios*, **5**, 1, 5-53, 5 Pl., Lyon.
- THIEULOY J. P.** (1977). – La zone à *callidiscus* du Valanginien supérieur vocontien (Sud-Est de la France). Lithostratigraphie, ammonitofaune, limite Valanginien-Hauterivien, corrélations. *Géologie Alpine*, **53**, 83-143, 7 Pl., Grenoble.
- THIEULOY J. P.** (1979). – *Matheronites limentinus* n. sp. (Ammonoidea) espèce-type d'un horizon-repère Barrémien supérieur du Vercors méridional (massif subalpin français). *Geobios*, Mém. Spéc., **3**, 305-317, 2 Pl., Lyon.

**THIEULOY J. P. & BULOT L.** (1992). – Ammonites du Crétacé inférieur du Sud-Est de la France : 1. Nouvelles espèces à valeur stratigraphique pour le Valanginien et l'Hauterivien. *Géologie Alpine*, **68**, 85-103, 4 Pl., Grenoble.

**THOMEL G.** (1964). – Contribution à la connaissance des Céphalopodes crétacés du Sud-Est de la France, note sur les Ammonites déroulées du Crétacé inférieur vocontien. *Mém. Soc. Géol. France*, N. S., **101**, 1-80, 12 Pl., Paris.

**TURNER J.** (1962). – Quelques remarques sur les genres *Bochianites* d'Orbigny et *Baculina* d'Orbigny. *Trav. Lab. Géol. Univ. Grenoble*. 241-248, 1 Pl., Grenoble.

**UHLIG V.** (1883). – Die Cephalopodenfauna der Wernsdorfer schichten. *Denk. K. Akad. Wissensch.*, **XLVI**, 1-166, 32 Pl., Vienne.

**UHLIG V.** (1887). – Ueber neocome Fossilien vom Gardenazza in Südtirol. *Jahr. Der K. K. Geol. Reichsanstalt*, **XXXVII**, 69-108, 3 Pl., Vienne, Autriche.

**VASICEK Z.** (1972). – Ammonoidea of the Tesin-Hradiste Formation (Lower Cretaceous) in the Moravskoslezské Beskydy Mts. *Rozpr. Ustr. Ust. Geol.*, **38**, 1-103, 16 Pl., Prague.

**VASICEK Z. & WIEDMANN J.** (1994). – The Leptoceratoidinae : Small Heteromorph Ammonites from the Barremian. *Paleontology*, **37**, 1, 203-239, 4 Pl..

**VERMEULEN J.** (1996). – Le Barrémien de Saint-Martin, Escragnolles (Alpes-Maritimes, France). *Riviéra scientifique*, **XII**, 53-76, 3 Pl., Nice.

**VERMEULEN J.** (2000). – Nouvelles données sur les répartitions stratigraphiques, les évolutions et les classifications de trois familles d'ammonites du Crétacé inférieur. *Géologie Alpine 1999*, **75**, 123-132, Grenoble.

**VERMEULEN J.** (2001). – Nouvelles données sur l'origine, l'évolution et la classification des HEMIHOPLITIDAE SPATH, 1924 (AMMONOIDEA, ANCYLOCERATAEAE). *Ann. Mus. Hist. Nat. Nice 2000*, **15**, 91-101, Nice.

**VERMEULEN J.** (2002). – Etude stratigraphique et paléontologique de la famille des PULCHELLIIDAE (AMMONOIDEA, AMMONITINA, ENDEMOCERATAEAE). *Géologie Alpine*, Mém. H. S. n° **42**, 1-333, 57 Pl., Grenoble.

**VERMEULEN J.** (2003). – Ammonites nouvelles ou peu connues du Barrémien méditerranéen. *Ann. Mus. Hist. Nat. Nice*, **XVIII**, 57-109, 5 Pl., Nice.

- VERMEULEN J.** (2004). – Vers une nouvelle classification à fondement phylogénétique des ammonites hétéromorphes du Crétacé inférieur méditerranéen. Le cas des CRIOCERATITIDAE GILL, 1871, *nom. correct.* WRIGHT, 1952, des EMERICICERATIDAE fam. nov. et des ACRIOCERATIDAE fam. nov. (ANCYLOCERATACEAE GILL, 1871). *Riviéra Scientifique*, **88**, 69-92, 4 Pl., Nice.
- VERMEULEN J.** (2005). - Boundaries, ammonite fauna and main subdivisions of the stratotype of the Barremian. *Géologie Alpine*, série Colloques et excursions, **7**, 147-173, 7 Pl., Grenoble.
- VERMEULEN J.** (2006). – Sur quatre espèces particulières d'ammonites du Barrémien du sud-est de la France. *Ann. Mus. Hist. Nat. Nice 2005*, **XX**, 1-24, 1 Pl., Nice.
- VERMEULEN J. & BERT D.** (1998). - Sur l'ammonitofaune du Barrémien de La Saurée près de Tourrette-Levens (Alpes-Maritimes, France). *Riviéra Scientifique*, **XII**, 77-88, 2Pl., Nice.
- VERMEULEN J. & THIEULOY J. P.** (1999). – Conceptions nouvelles de l'évolution et de la classification de la famille des Holcodiscidae Spath, 1923 (Ammonoidea, Desmocerataceae). *C. R. Acad. Sci. Paris*, Série IIa, **329**, 363-367, Paris.
- WIEDMANN J.** (1962a). – Unterkreide-Ammoniten von Mallorca, 1. Lieferung : Lytoceratina, Aptychi. *Akademie Wissensch. Litt.*, **1**, 1-150, 10 Pl., Wiesbaden.
- WIEDMANN J.** (1962b). – Habitus, Skulptur und Sutura bei Kreide-Ammonoideen. *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, **114**, 3, 317-332, 1 Pl., Stuttgart.
- WIEDMANN J.** (1968). – Evolucion y clasificación de los Ammonites del Cretácico. *Bol. Geol. Univ. Santander*, **24**, 23-51, 2 Pl., Santander.
- WIEDMANN J.** (1969). – The heteromorphs and ammonoid extinction. *Biol. Rev.*, **44**, 563-602, 3 Pl., Tübingen.
- WRIGHT C. W., CALLOMON J. H. & HOWARTH M. K.** (1996). - Treatise on Invertebrate Paleontology, L, Mollusca 4, Cretaceous Ammonoidea, 1-362, Kaesler R. L. édit., Boulder, Colorado, Lawrence, Texas.