

Données nouvelles sur la famille des Ancyloceratidae (Ammonoidea, Ancyloceratoidea) du Barrémien supérieur/Aptien inférieur du sud-est de la France

New data on the family Ancyloceratidae (Ammonoidea, Ancyloceratoidea) from the Upper Barremian/Lower Aptian of south-eastern France

GÉRARD DELANOY¹ & CYRIL BAUDOUIN²

Résumé — L'étude de nouveaux spécimens d'ammonites hétéromorphes de la famille des Ancyloceratidae GILL, 1871, collectés dans le Barrémien supérieur et l'Aptien inférieur du S-E de la France, ainsi que la révision des spécimens-types de certaines espèces de la littérature, ont permis de reconsidérer certaines conceptions génériques habituellement admises. Il en ressort que le genre *Audouliceras* THOMEL, 1964, est bien à considérer comme un synonyme mineur de *Jaubertites* SARKAR, 1954, ainsi que le genre *Coopericeras* VERMEULEN, 2006. Le genre *Sarkariceras* VERMEULEN, 2006, est maintenu et l'hypothèse d'une différenciation à partir de *Jaubertites* est avancée. L'attribution générique d'un certain nombre d'espèces reconnues comme des *Audouliceras* est discutée. Cette étude a permis également d'individualiser dans le Barrémien supérieur le genre *Virgonisites* gen. nov. (espèce-type : *V. sippae* sp. nov.). *Ancyloceras matheronianum* D'ORBIGNY, 1842, l'espèce-type du genre *Ancyloceras* D'ORBIGNY, 1842, est également redécrite et révisée. Le genre *Ulyanovskiceras* gen. nov. est créé pour des formes endémiques au bassin de la Volga (Russie).

Mots-clefs — Ammonoidea, Ancyloceratidae, *Virgonisites*, *Ancyloceras*, *Jaubertites*, *Audouliceras*, *Sarkariceras*, Barrémien supérieur, Aptien inférieur, Sud-Est France.

Abstract — The study of new specimens of heteromorphic ammonites of the family Ancyloceratidae GILL, 1871, collected in the Upper Barremian and Lower Aptian of south-eastern France, as well as the revision of type specimens of certain species in the literature, have enabled us to reconsider certain commonly accepted generic concepts. The result is that the genus *Audouliceras* THOMEL, 1964, should be considered as a minor synonym of *Jaubertites* SARKAR, 1954, as well as the genus *Coopericeras* VERMEULEN, 2006. The genus *Sarkariceras* VERMEULEN, 2006, is maintained and the hypothesis of differentiation from *Jaubertites* is put forward. The generic attribution of a number of species recognised as *Audouliceras* is discussed. This study also enabled the genus *Virgonisites* gen. nov. to be individualised in the Upper Barremian (type species: *V. sippae* sp. nov.). *Ancyloceras matheronianum* D'ORBIGNY, 1842, the type species of the genus *Ancyloceras* D'ORBIGNY, 1842, has also been redescribed and revised. The genus *Ulyanovskiceras* gen. nov. is created for forms endemic to the Volga basin (Russia).

Keywords — Ammonoidea, Ancyloceratidae, *Virgonisites*, *Ancyloceras*, *Jaubertites*, *Audouliceras*, *Sarkariceras*, Upper Barremian, Lower Aptian, South-East France.

¹ 284, Chemin du Pestrier, 06670 Levens, France, et Centre d'Etudes Méditerranéennes, c/o Madoux E., Rue Haute, 04330 Barrême. E-mail: gerard.delanoy06@orange.fr

² 16, rue Frédéric Mistral, 26200 Montélimar, France, et Centre d'Etudes Méditerranéennes, c/o Madoux E., 04330 Barrême. E-mail: cyril.baudouin@gmail.com

INTRODUCTION

Les Ancyloceratidae GILL, 1871, restent un groupe imparfaitement connu, en particulier dans le Barrémien supérieur (Crétacé inférieur), notamment à cause de l'aspect le plus souvent fragmentaire des spécimens-types de nombreuses espèces et de la rareté des spécimens complets de cette famille. Les représentants du Barrémien supérieur non terminal du domaine téthysien ont cependant fait l'objet d'un certain nombre d'études (Astier, 1851 ; Sarkar, 1955 ; Thomel, 1964, 1980 ; Avram, 1976 ; Klinger & Kennedy, 1977 ; Kakabadze, 1978 ; Delanoy, 1992, 2003 ; Vermeulen, 2006 ; Vermeulen & Lazarin, 2007 ; Vermeulen *et al.*, 2011, 2015 ; Bert *et al.*, 2018).

Ces différents travaux ont conduit à la création de nombreux genres : *Audouliceras* THOMEL, 1964, *Berthouceras* VERMEULEN *et al.*, 2011, *Breskovskiceras* VERMEULEN & LAZARIN, 2007, *Coopericeras* VERMEULEN & LAZARIN, 2007, *Jaubertites* SARKAR, 1954, *Lazariniceras* VERMEULEN *et al.*, 2011, *Sarkariceras* VERMEULEN, 2006, et *Toxancyloceras* DELANOY, 2003. La découverte de plusieurs spécimens relativement complets dans le Barrémien supérieur du sud-est de la France nous permet ici d'approfondir la connaissance de ce groupe, et notamment de mieux cerner les liens entre certaines de ces coupures génériques ainsi que leur éventuelle synonymie.

D'autre part, ce travail sera aussi l'occasion de réviser le taxon *Ancyloceras matheronianum* D'ORBIGNY, 1842, l'espèce-type du genre *Ancyloceras* D'ORBIGNY, 1842, et notamment son lectotype, désigné par Roman (1938).

Le cadre biostratigraphique du Barrémien supérieur et de l'Aptien inférieur employé ici est celui développé par le IUGS Lower Cretaceous Ammonite Working Group, the Kilian Group (Reboulet *et al.*, 2018) (Tabl. 1).

1. ÉTUDE PALÉONTOLOGIQUE

Order Ammonoidea ZITTEL, 1884

Suborder Ancyloceratina WIEDMANN, 1966

Super-famille Ancyloceratoidea GILL, 1871

Famille Ancyloceratidae GILL, 1871

Sous famille Ancyloceratinae MEEK, 1876

Genre *Ancyloceras* d'ORBIGNY, 1842

Espèce-type : *Ancyloceras matheronianum* D'ORBIGNY, 1842, par désignation subséquente de Haug, 1889, p. 212.

Diagnose :

Formes ancylocératiques dont la coquille est composée d'une spire crioconique, suivie d'un *proversum* assez long et d'une crosse composée d'un *versus* et d'un *retroversum*. L'ornementation des premiers tours et du *proversum* se compose de côtes principales trituberculées entre lesquelles s'intercalent de une à cinq côtes fines et non tuberculées. Sur le *retroversum*, les côtes intercalaires disparaissent et les côtes principales tuberculées deviennent plus fortes et plus espacées. À l'extrémité du *retroversum*, la tuberculation s'estompe et, dans certains cas, les tubercules disparaissent totalement. La ligne de suture est de type ancylocératique avec un important lobe latéral.

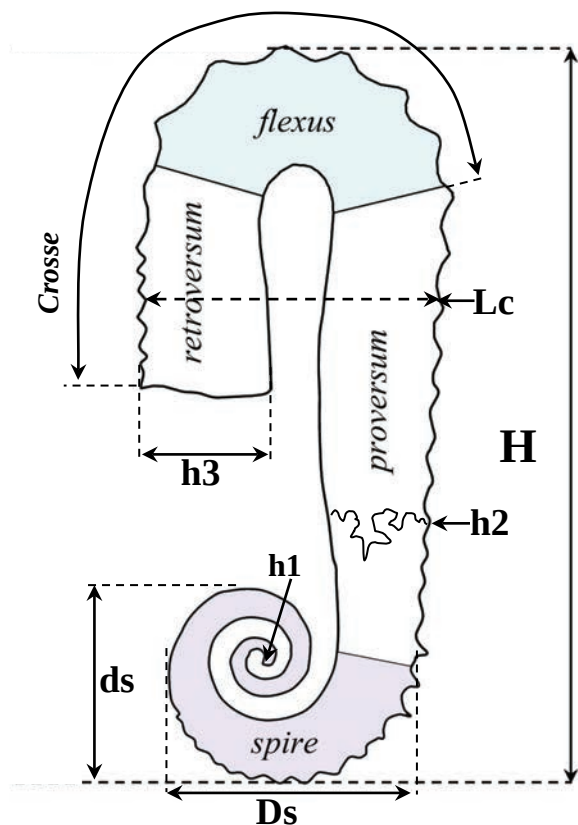


Figure 1 : terminologie utilisée et différentes mesures effectuées : H = hauteur totale ; O = ombilic ; D = diamètre ; Ds et ds = grand et petit diamètres de la spire ; h = hauteur du tour ; h1 = plus petite hauteur de tour mesurable ; h2 = hauteur à la fin du phragmocône ; h3 = plus grande hauteur de tour mesurable ; Lc = largeur de la crosse.

	Zones	Sous-zones
Aptien inférieur	<i>Dufrenoyia furcata</i>	<i>D. dufrenoyi</i>
		<i>D. furcata</i>
	<i>Deshayesites deshaysi</i>	<i>D. grandis</i>
	<i>Deshayesites forbesi</i>	<i>R. hambrovi</i>
Barrémien supérieur	<i>Martelites sarasini</i>	<i>D. luppovi</i>
	<i>Imerites giraudi</i>	<i>P. waagenoides</i>
		<i>M. sarasini</i>
	<i>Gerhardtia sartousiana</i>	<i>H. emerici</i>
		<i>I. giraudi</i>
		<i>H. feraudianus</i>
	<i>Toxancyloceras vandenheckii</i>	<i>G. provincialis</i>
		<i>G. sartousiana</i>
		<i>G. alpinum</i>
		<i>T. vandenheckii</i>

Tableau 1 : zonation du Barrémien supérieur et de l'Aptien inférieur selon Reboulet *et al.* (2018)

***Ancyloceras matheronianum* d'ORBIGNY, 1842 (Fig. 2)**

Synonymie :

- 1842. *Ancyloceras Matheronianus* sp. nov. - d'Orbigny, p. 497, pl. 122, fig. 1-5.
- 1848. *Ancyloceras Matheronianus* D'ORBIGNY - von Quenstedt, p. 284, pl. 21, fig. 2.
- 1849. *Ancyloceras Matheronianus* D'ORBIGNY - d'Orbigny, fig. 164.
- 1852. *Ancyloceras Matheronianum* D'ORBIGNY - Bronn, p. 327, pl. XXXII, fig. 16.
- 1854. *Ancyloceras Matheronianus* D'ORBIGNY - Pictet, p. 704, pl. LV, fig. 9.
- 1859. *Ancyloceras Matheronianus* D'ORBIGNY - Chenu, p. 92, fig. 402.
- non 1860. *Ancyloceras Matheronianum* D'ORBIGNY - Ooster, p. 66, pl. 55, fig. 1-5.
- 1880. *Ancyloceras Matheronianum* D'ORBIGNY - Wright, fig. 89, 166.
- 1885. *Ancyloceras Matheronianus* D'ORBIGNY - von Quenstedt, p. 584, pl. 45, fig. 22.
- 1888. *Ancyloceras Matheronianum* D'ORBIGNY - Von Gümbel, pl. 438, fig. 11.
- non 1890. *Crioceras (Ancyloceras) Matheroni* D'ORBIGNY - Pavlow, p. 176, pl. VI, fig. 2.
- 1898. *Ancyloceras Matheronianum* D'ORBIGNY - Crick, p. 80, pl. 17, fig. 14-16.

1900. *Ancyloceras Matheronianum* D'ORBIGNY - Hyatt, p. 588, fig. 1230.
 non 1904. *Ancyloceras* cf. *Matheroni*? D'ORBIGNY - von Koenen, p. 53, pl. IV, fig. 5.
 1910. *Ancyloceras Matheronianum* D'ORBIGNY - Kilian, pl. 10, fig. 7, text-fig.
 non 1927. *Ancyloceras Matheronianum* D'ORBIGNY var. *Derognati* - Roch, p. 23, pl. III, fig. 1, text-fig. I-V.
 non 1927. *Ancyloceras Matheronianum* D'ORBIGNY var. *Moreti* - Roch, p. 24, pl. III, fig. 2, text-fig. VI.
 1938. *Ancyloceras Matheroni* D'ORBIGNY - Roman, p. 354, pl. XXXV, fig. 338, text-fig. 338.
 1942. *Ancyloceras matheronianum* D'ORBIGNY - Dacqué, pl. 2, fig. 5.
 1949. *Ancyloceras matheronianum* D'ORBIGNY - Yenne, pl. 102, fig. 7.
 non 1951. *Ancyloceras matheronianus* D'ORBIGNY - Petkovic & Markovic, p. 30, pl. IV, fig. 2-4.
 1952. *Ancyloceras matheroni* D'ORBIGNY - Basse, p. 609, pl. III, fig. 11.
 1957. *Ancyloceras matheronianum* D'ORBIGNY - Arkell *et al.*, p. L211, fig. 240: 1.
 non 1958. *Ancyloceras* cf. *matheroni* D'ORBIGNY - Sazonova, p. 131, pl. XII, fig. 1.
 1958. *Ancyloceras matheronianum* D'ORBIGNY - Luppov & Drushchits, p. 105, fig. 836.
 ? 1960. *Ancyloceras matheronianus* D'ORBIGNY - Drushchits, p. 291, pl. XXXIV, fig. 2.
 1960. *Ancyloceras matheronianum* D'ORBIGNY - Casey, p. 22, text-fig. 6.
 ? 1966. *Ancyloceras matheronianum* D'ORBIGNY - *urbani* (NEUMAYR & UHLIG)-Kreises - Kemper, p. 256, text-fig. 7.
 1971. *Ancyloceras matheroni* D'ORBIGNY - Gouvernet *et al.*, pl. III, fig. 20.
 ? 1980. *Ancyloceras* (*Ancyloceras*) cf. *matheronianum* D'ORBIGNY - Casey, p. 633, pl. CI, fig. 3.
 1980. *Ancyloceras matheronianum* D'ORBIGNY - Fischer, p. 224, pl. 105, fig. 6.
 1981. *Ancyloceras matheronianum* D'ORBIGNY - Müller, fig. 401.
 ? 1988. *Ancyloceras matheronianus* D'ORBIGNY - Khalilov, p. 355, pl. XII, fig. 1.
 ? 1989. *Ancyloceras matheroni* D'ORBIGNY - Conte, p. 47, fig. 1 (p. 48).
 non 1995. *Ancyloceras matheronianum* D'ORBIGNY - Kemper, pl. 1, fig. 1.
 ? 1995. *Ancyloceras* ? gr. *matheroni* D'ORBIGNY - Delanoy, pl. 5, fig. 3.
 1996. *Ancyloceras matheronianum* D'ORBIGNY - Hoedemaeker & Bemmél, p. 36, fig. K2.
 1996. *Ancyloceras* (*Ancyloceras*) *matheronianum* D'ORBIGNY - Wright *et al.*, p. 216, fig. 167: 2.
 ? 1998. *Ancyloceras* gr. *matheroni* D'ORBIGNY - Delanoy, pl. 6, fig. 7.
 ? 1998. *Ancyloceras matheroni* D'ORBIGNY - Ropolo *et al.*, fig. F.
 ? 1998. *Ancyloceras* gr. *matheronianum* D'ORBIGNY - Arnaud *et al.*, pl. 7, fig. 7.
 ? 2002. *Ancyloceras matheronianum* D'ORBIGNY - Mikhailova & Baraboshkin, p. 543, pl. 1, fig. 7.
 ? 2002. *Ancyloceras matheronianum* D'ORBIGNY - Baraboshkin & Mikhailova, p. 607, pl. VI, fig. 7.
 ? 2004. *Ancyloceras* cf. *matheronianum* D'ORBIGNY - Kakabadze & Hoedemaeker, p. 47, pl. 8, fig. 1, pl. 9, fig. 1, pl. 12, fig. 1, pl. 13, fig. 1, pl. 14, fig. 1, pl. 15, fig. 1, text-fig. 2.
 ? 2006. *Ancyloceras matheronianum* D'ORBIGNY - Lukeneder & Aspmaier, pl. 6, fig. 2-4.
 2006. *Ancyloceras matheronianum* D'ORBIGNY - Busnardo *in* Gauthier, p. 147, pl. 28, fig. 1, non pl. 29, fig. 1, text-fig. 68.
 ? 2018. *Ancyloceras matheronianum* D'ORBIGNY - Arkadiev, pl. 54, fig. 3.

Matériel étudié (N = 1) : lectotype, spécimen MNHN.F.B46086, coll. d'Orbigny, conservé dans les collections du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris ; Aptien inférieur, Roquefort la Bédoule (Bouche du Rhône).

Dimensions (en mm) :

Spécimen	H	Ds	ds	Lc	h1	h2	h3
MNHN. F. B46086	330	147	107	--	14*	69	71

Description :

Le lectotype est une forme ancylocératique de grande taille (H = 330 mm), presque complète et ayant subi une assez importante compression *post-mortem*. Le phragmocône est constitué de la spire et d'environ le tiers inférieur du *proversum* ; sa croissance est de 15,2 %. La loge d'habitation, qui comprend la plus grande partie du *proversum* et de la crosse a une croissance quasi nulle.

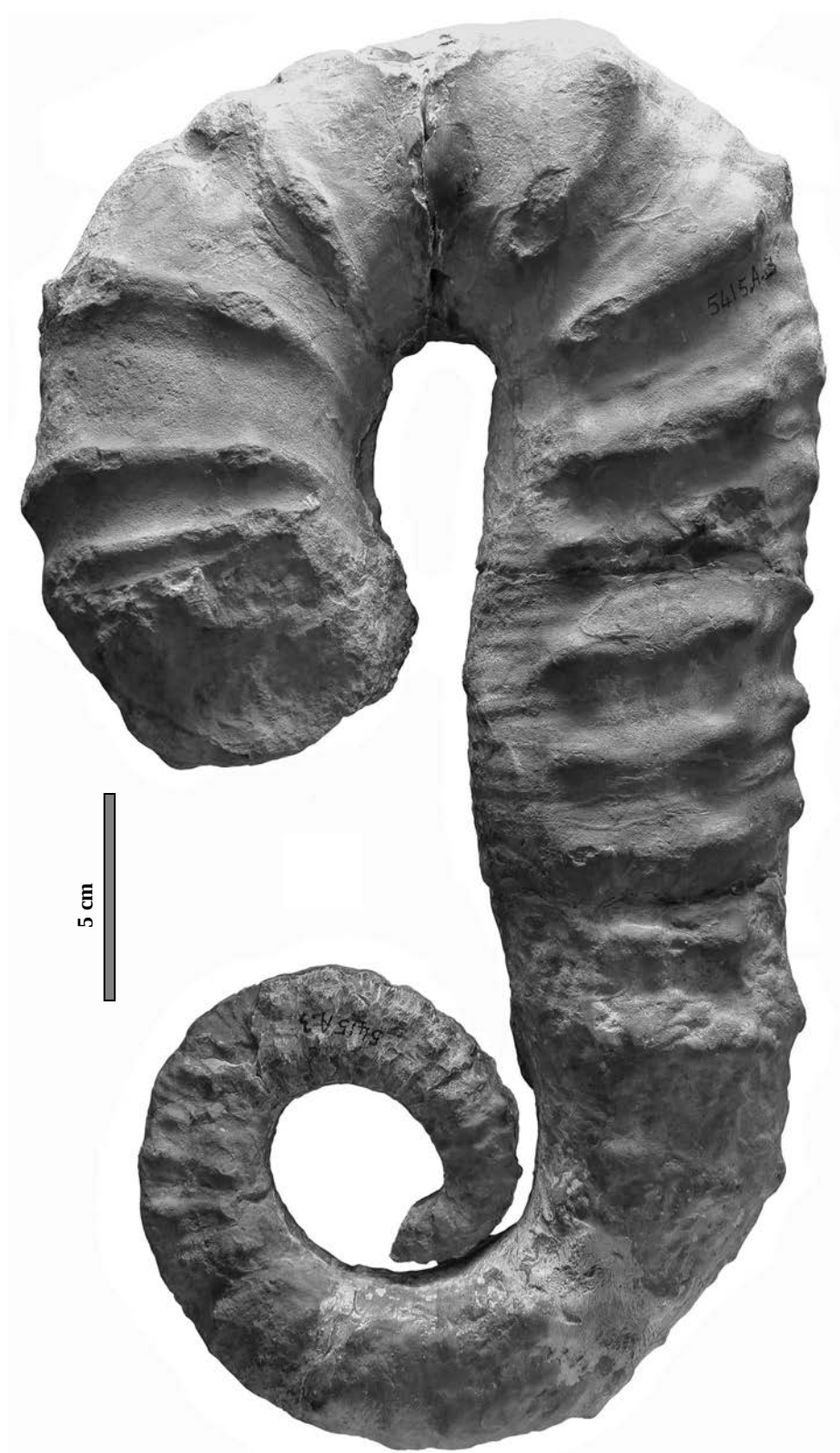


Figure 2 : *Ancyloceras matheronianum* d'ORBIGNY, 1842, lectotype, MNHN.F.B46086, coll. d'Orbigny, Roquefort la Bédoule (Bouche du Rhône).

La spire est proportionnellement assez importante. Sa conservation est médiocre et elle a été en partie reconstituée. Les premiers développements de la spire, entre $h = 13,5$ mm et $h = 18$ mm, montrent des côtes fortes, épaisses et trituberculées portant un tubercule péri-dorsal, un latéral et un tubercule externe fort et conique. Les côtes intercalaires semblent rares et irrégulièrement disposées.

La portion de spire entre $h = 18$ mm et $h = 27$ mm a été reconstruite avec du plâtre mais à partir de cette dernière hauteur de tour on observe bien une alternance constituée de côtes principales trituberculées et de côtes intercalaires inermes en nombre variable (de 1 à 3). Toutes sont faiblement rétroverses. Le tubercule latéral donne parfois naissance à une côte intercalaire. Les bases des tubercules sont relativement larges et circulaires. La région ventrale n'est pas observable avec précision. La fin de la spire/début du *proversum* montre un fort épaississement des côtes principales et des tubercules. Les côtes intercalaires sont alors au nombre de 3 à 5.

Le *proversum* est faiblement cambré et correspond en grande partie à la loge d'habitation. L'ornementation semble assez uniforme et est constituée de côtes principales fortes, larges, portant 3 gros tubercules :

- un péri-dorsal sur lequel se rejoignent deux côtes dorsales plus fines ;
- un latéral situé dans le tiers supérieur des flancs, d'où est issue une côte secondaire qui va traverser le ventre ;
- un marginal situé en bordure de l'aire ventrale, qui va donner naissance à deux côtes ventrales qui traversent le ventre et se connectent au tubercule marginal de l'autre face.

Entre ces côtes principales se trouvent 1 ou 2 côtes intercalaires inermes, plus fines et qui semblent traverser la région ventrale fortement comprimée *post-mortem*.

La crosse voit d'abord la disparition progressive mais rapide des côtes intercalaires. Les côtes principales sont encore épaisses dans la première moitié du *retroversum*, avec des tubercules encore relativement forts en bordure de la région dorsale et sur les flancs. Les tubercules marginaux semblent persister mais la région ventrale est mal conservée sur le *flexus*. Sur le *retroversum* la force des côtes et des tubercules diminue fortement, notamment les péri-dorsaux qui se changent en long bullae alors que les tubercules latéraux et marginaux se transforment en renflements anguleux, le tout indiquant la région péristoméale.

Affinités, discussion :

Lors de la Révision de la Paléontologie Française (Busnardo *in* Gauthier, 2006), a été désigné comme lectotype du taxon *Ancyloceras matheronianum* d'ORBIGNY, 1842, un spécimen incomplet (n° LPMP-B46085 ; ex n°5605-5, coll. d'Orbigny) correspondant à un *proversum* et une loge d'habitation d'une forme ancylocératique dont la partie spiralée de la coquille n'est pas préservée (Busnardo *in* Gauthier, 2006, pl. 29, fig. 1). Dans le même travail, un autre spécimen de la collection d'Orbigny presque complètement conservé (LPMP-B46086 ; ex n°5415 A-3, coll. d'Orbigny) a été figuré pl. 28, fig. 1.

Pacaud *in* Klein (2022), en application de l'art. 74.5 du CINZ (désignations de lectotypes avant 2000), a considéré la désignation de Busnardo comme invalide puisque Roman (1938, p. 354, fig. 338) avait déjà désigné comme lectotype le spécimen figuré par d'Orbigny (1842, p. 497, pl. 122, fig. 1-5). Celui désigné par Busnardo étant invalide, c'est donc le spécimen LPMP-B46086 qui représente le lectotype de l'espèce. Il s'agit du seul spécimen presque complet conservé dans les collections du Museum National d'Histoire Naturelle de Paris qui s'accorde bien avec la figuration originale de d'Orbigny (1842) désignée comme « type » par Roman (1938, p. 354, fig. 338). Les autres spécimens considérés comme des paralectotypes sont tous plus ou moins incomplets et leur conspécificité avec le lectotype est incertaine.

Répartition stratigraphique et géographique :

Le lectotype provient de l'Aptien inférieur (« Bédoulien ») de la Bédoule (Bouches-du-Rhône, S-E France) sans plus de précisions. En 1984, Busnardo a choisi *Ancyloceras matheronianum* d'ORBIGNY, 1842, comme espèce-index d'une Zone à *Ancyloceras matheroni* caractérisant le Bédoulien moyen (Aptien inférieur) de Cassis-la Bédoule où l'espèce-index serait présente dans les bancs 107 à 148. Des travaux plus récents sur la même aire stratotypique (Moullade *et al.*, 1998 ; Frau *et al.*, 2015,

2023) ont abouti à des interprétations biostratigraphiques différentes de l'Aptien inférieur de Cassis-La Bédoule. Selon les travaux les plus récents (Frau *et al.*, 2015, 2023) la répartition donnée par Busnardo couvrirait la Zone à *Deshayesites oglanlensis pro parte*, la Zone à *Deshayesites forbesi* et la Zone à *Deshayesites deshaysi pro parte*. Il est fort probable que la répartition stratigraphique d'*Ancyloceras matheronianum* soit en réalité plus restreinte que celle donnée par Busnardo (1984 ; *in* Gauthier, 2006) qui ne résulte en fait que de la récolte et l'examen d'échantillons le plus souvent incomplets et mal interprétés comme le démontrent les collections conservées dans les institutions comme le Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris.

La répartition géographique d'*Ancyloceras matheronianum* est également délicate à cerner car, malgré les nombreuses citations et figurations de la littérature faisant état de sa présence dans diverses régions géographiques du monde, très peu de spécimens peuvent être rapportés avec certitude à l'espèce décrite par d'Orbigny.

Ancyloceras matheronianum n'est de fait connu avec certitude que dans le sud-Est de la France.

***Ancyloceras souyrisorum* (VERMEULEN & LAZARIN, 2007) comb. nov.
(Fig. 3)**

Synonymie :

2007. *Sarkariceras souyrisorum* sp. nov. - Vermeulen & Lazarin, p. 53, pl. 5, fig. 1.

Holotype : par monotypie, le spécimen n° AN006, coll. Vermeulen, Barrémien supérieur, Zone à *Gerhardtia sartousiana*, Sous-Zone à *Gerhardtia provincialis*, Vergons, Alpes de Haute-Provence.

Affinités, discussion :

Cette espèce qui n'est connue que par un unique exemplaire a été décrite et figurée par Vermeulen & Lazarin en 2007 sous *Sarkariceras souyrisorum*. Le genre *Sarkariceras* a été créé par Vermeulen en 2006 et a pour espèce type *Sarkariceras thomeli* VERMEULEN, 2006 (= *Ancyloceras (Audouliceras) audouli* ASTIER, 1851, *in* Thomel, 1964, p. 56). La comparaison des caractéristiques ornementales et morphologiques de ces deux taxons nous incite à les considérer comme des espèces appartenant à des entités génériques différentes. L'espèce-type de *Sarkariceras* est très proche par ses particularités ornementales et morphologique de *Jaubertites* SARKAR, 1954 (*infra*) alors que celle de *S. souyrisorum*, notamment la présence de côtes principales trituberculées tout au long du développement ontogénétique sont très proches de celles du genre *Ancyloceras* D'ORBIGNY, 1842, dans lequel nous l'incluons, bien que les liens phylétiques avec les taxons de l'Aptien restent hypothétiques.

Répartition stratigraphique et géographique :

Selon Vermeulen & Lazarin (2007) : « Barrémien supérieur, Coupe-type de la Zone à *Gerhardtia sartousiana*, Sous-Zone à *Gerhardtia provincialis*, Vergons, Alpes de Haute-Provence. »

**« *Ancyloceras* » sp.
(Fig. 4)**

Matériel étudié (N = 1) : spécimen JYV.Ver150, Coll. Vourgeres, conservé dans les collections du Musée Promenade de Digne les Bains (Alpes de Haute Provence), Barrémien supérieur, Zone à *Gerhardtia sartousiana*, Sous-Zone à *Gerhardtia provincialis*. Un moulage est conservé dans la collection Delanoy sous le n° 28668.

Dimensions (en mm) :

Spécimen	H	Ds	ds	Lc	h1	h2	h3
JYV.Ver150	320	130	86	200	23,7*	76,2	84,7



Figure 3 : *Ancyloceras souyrisorum* (VERMEULEN & LAZARIN, 2007), holotype, AN006, coll. Vermeulen, Barrémien supérieur, Zone à *Gerhardtia sartousiana*, Sous-Zone à *Gerhardtia provincialis*, Vergons (A.H.P.) (d'après Vermeulen & Lazarin, 2007).

Description :

Forme ancylocératique de grande taille (H = 320 mm) de conservation presque complète, seul le début de la spire est manquant. Le phragmocône est composé de la spire et de la plus grande partie du *proversum*, la dernière cloison se situant pratiquement au début du *flexus*. La croissance du phragmocône est de 18,5%, celle de la loge est très lente : 2,8%.

La spire est représentée par un peu plus d'un tour de spire de croissance rapide (18,55%) mais sa conservation est assez frustrée et elle a été en partie restaurée. La section du tour semble d'abord subcylindrique puis devient ovoïde, plus haute que large à l'approche du *proversum*. L'ornementation est délicate à observer à cause de la conservation assez médiocre de cette partie de la coquille. Elle semble constituée de côtes fines, simples, inermes mais certaines montrent un petit renflement tuberculiforme dans le tiers supérieur des flancs. La présence d'autres tubercules et même d'une alternance de côtes simples et de côtes tuberculées n'est pas exclue mais n'a pu être mise en évidence avec certitude.

Le *proversum* est droit, sa partie inférieure a subi une certaine compression *post-mortem*. L'ornementation y est constituée de côtes principales au relief peu marqué, et de côtes intercalaires plus fines au nombre de 6 à 8 par intervalle. Les côtes principales portent deux tubercules, un dans le tiers inférieur des flancs et un dans le tiers supérieur. Ce dernier donne naissance à deux côtes plus fines, de même grosseur que les côtes intercalaires, semblant traverser la région ventrale qui est mal conservée. Il est possible que ces côtes secondaires portent un petit tubercule dans la région latéro-ventrale des flancs comme cela est visible au début du *proversum* mais la conservation du spécimen ne permet pas de le confirmer. La deuxième côte intercalaire fine située après une principale porte deux tubercules discrets, de même position que les tubercules des côtes principales. La zone dorsale n'est pas observable.

A la fin du *proversum*, la costulation se renforce. La dernière côte principale est épaisse, de section arrondie. Le tubercule situé dans le tiers inférieur est gros, conique, un peu étiré radialement et relié à deux fines côtes dorsales. Le tubercule situé dans le tiers supérieur est à peine plus gros que les précédents. On distingue nettement qu'il donne naissance à deux côtes fines, celle située adoralement montrant un petit tubercule latéro-ventral. Un fort renforcement des petits tubercules latéraux préalablement observés sur les côtes intercalaires est observable. Toutes les côtes, y compris les intercalaires, traversent la région ventrale maintenant visible. Une partie observable du dos montre la présence de côtes fines.

Au début de la crosse, les côtes intercalaires se raréfient et s'atténuent fortement, la section est maintenant subcirculaire. On observe alors la présence d'une seule côte très large, surélevée, plate à faiblement bombée, résultant de la fusion d'une côte principale et d'une intercalaire bituberculée. Cette large côte porte deux paires de tubercules plus ou moins coniques, une dans le tiers inférieur des flancs et une dans le tiers supérieur, le tubercule en position adorale étant alors le plus gros. On note aussi la présence d'un petit tubercule conique en bordure de l'aire ventrale. La zone dorsale est maintenant totalement lisse.

Dans la première moitié du *flexus* il n'existe plus que des côtes principales simples, très fortes, séparées par de larges espaces intercostaux lisses. Ces côtes se surélèvent progressivement sur les flancs à partir de la région dorsale et portent de très gros tubercules coniques. Elles disparaissent sur le ventre, puis réapparaissent très timidement dans la seconde moitié du *flexus*, montrant l'apparition d'un tubercule péri-ventral. Peu développé à son apparition, ce tubercule va prendre beaucoup de force sur les deux dernières côtes du *flexus* en même temps que réapparaît une épaisse costulation ventrale. Dans le même temps le tubercule péri-dorsal se pince radialement. Le dos est lisse.

A la fin du *retroversum*, les côtes diminuent progressivement mais rapidement d'épaisseur, les tubercules péri-dorsaux se transforment en bullae tranchants, les tubercules latéraux disparaissent progressivement tout comme les tubercules ventraux qui se fondent dans les côtes ventrales qui deviennent crétifformes et anguleuses à la jonction du ventre et des flancs. La zone péristoméale est matérialisée par une côte simple de faible relief, plus épaisse sur la zone ventrale. L'aire dorsale jusqu'à présent lisse montre d'assez nombreuses côtes fines incurvées vers le péristome.



Figure 4 : « *Ancyloceras* » sp., JYV.Ver.150, coll. Vourgeres, Barrémien supérieur, Zone à *Gerhardtia sartousiana*, Sous-Zone à *Gerhardtia provincialis*, Vergons (A.H.P.).

Affinités, discussion :

« *Ancyloceras* » sp. montre quelques affinités avec *Ancyloceras souyrisorum* (VERMEULEN & LAZARIN, 2007) en particulier au niveau du *proversum* et du *retroversum*. Mais ce dernier taxon montre l'existence de nombreuses côtes principales trituberculées bouclées tout au long du développement de la spire et du *proversum* alors que chez « *Ancyloceras* » sp. les côtes principales sont larges, non bouclées et apparemment seulement bituberculées. En revanche, les crosses de ces deux taxons montrent de grandes similitudes ornementales.

« *Ancyloceras* » sp. présente également des similitudes morphologiques avec *A. lithancyliforme* IMMEL, 1987. Il diffère de ce dernier par l'absence apparente de côtes principales trituberculées, un nombre sensiblement plus important de côtes principales sur le *proversum*, un nombre moindre de côtes intercalaires sur la même partie de la coquille, la présence de côtes secondaires très faiblement tuberculées situées après les côtes primaires qui seront à l'origine des 2 paires de tubercules visibles au début du *versus*.

Répartition stratigraphique et géographique :

« *Ancyloceras* » sp. provient de la coupe Vergons 1 (Delanoy, 1998, p. 223) et a été collecté au sommet de la Zone à *Gerhardtia sartousiana*, Sous-Zone à *Gerhardtia provincialis*, dans des niveaux sous-jacents à ceux dans lesquels apparaît *Hemihoplites feraudianus* qui caractérise la Sous-Zone à *Hemihoplites feraudianus*.

Genre *Virgonisites* gen. nov.

Espèce-type : *Virgonisites sippae* gen. nov. sp. nov.

Derivatio nominis : de Villa Virgonis, nom de la commune de Vergons au 9^{ème} siècle, au sein de laquelle fut collecté l'holotype de l'espèce.

Diagnose :

Forme ancylocératique de taille moyenne à grande. La coquille est constituée d'une spire criocératique, d'un *proversum* droit à légèrement cambré, d'un *retroversum* assez ouvert avec un retour assez court.

Sur la spire, la section du tour est plus haute que large, subtrapézoïdale à ovale avec des flancs faiblement convexes. Si l'ornementation des tours les plus internes n'est pas connue, les parties préservées montrent la présence de côtes trituberculées avec des petits tubercules discrets et des côtes intercalaires fines, simples, ou bien issues de petits tubercules péri-dorsaux et/ou se réunissant par 2 ou 3 à des petits tubercules péri-ventraux subcirculaires. Les côtes fines, simples, forment en bordure de l'aire siphonale des petits renflements anguleux, tuberculiformes en même temps que leur épaisseur diminue sur l'aire siphonale donnant alors un pseudo méplat ventral. A la fin de la spire et sur tout le *proversum*, la section du tour est ovale, l'ornementation est constituée de nombreuses côtes simples, non tuberculées, proverses, qui traversent la région ventrale dans leur maximum d'épaisseur, les renflements péri-ventraux ayant disparu.

La *crosse* est assez ouverte. La section est plus haute que large. Son ornementation est d'abord constituée de côtes identiques à celles du *proversum*. Dans le *versus*, ces côtes disparaissent très rapidement et des gros tubercules, plutôt coniques, apparaissent, d'abord au nombre de deux, un latéro-dorsal et un latéral, puis 3 avec l'apparition d'un tubercule latéro-ventral dans la dernière moitié du *versus*. Dans la région préépistoméale la costulation perd très rapidement de sa force, les tubercules ne sont plus que des renflements anguleux puis disparaissent.

Discussion :

Virgonisites gen. nov. se distingue de *Jaubertites* SARKAR, 1954, par l'absence du stade ornemental « jaubertites », la présence sur la spire de discrètes côtes principales portant des petits tubercules et de côtes intercalaires fines très irrégulièrement tuberculées et/ou bifurquées, portant de

très petits tubercules situés en bordure de la région ventrale. La fin de la spire et le *proversum* ne portent pas de tubercules.

Ancyloceras d'ORBIGNY, 1842, est caractérisé par la présence sur la spire et le *proversum* d'une alternance de côtes principales fortes et trituberculées et de côtes intercalaires plus fines et non tuberculées.

Hoheneggericeras DELANOY, BAUDOUIN, GONNET & BERT, 2008, est constitué de formes ancylocératiques dont l'ornementation des tours internes de la spire est constituée de côtes principales trituberculées et de côtes intercalaires simples et fines. Les tubercules sont assez gros et ronds. Cette ornementation disparaît assez vite et est remplacée sur tout le reste de la spire et sur le *proversum* par des côtes simples, de section arrondie et non tuberculées.

***Virgonisites sippae* sp. nov.**
(Fig. 5A-C, 6A, B, 7a-f)

Derivatio nominis : espèce dédiée à Renée Sipp (1939-2022), de Lipsheim (Alsace) et Noyers-sur-Jabron (Alpes-de-Haute-Provence), paléontologue amateur spécialisée dans les oursins, ainsi que dans les céphalopodes de l'Oxfordien moyen.

Matériel étudié (N = 2) : l'holotype, JYV.106, coll. Vourgeres, Barrémien supérieur, Zone à *Gerhardtia sartousiana*, Sous-Zone à *Hemihoplites feraudianus*, Vergons (A.H.P.) ; le paratype, spécimen 28415, coll. Delanoy, Barrémien supérieur, Zone à *Gerhardtia sartousiana*, Sous-Zone à *Hemihoplites feraudianus*, Blaron (A.H.P.).

Diagnose : *Virgonisites* de grande taille dont la spire montre d'abord une ornementation composée de nombreuses côtes fines dont certaines portent en bordure de l'aire ventrale de petits tubercules circulaires à cheval sur 2 ou 3 côtes plus ou moins régulièrement disposés. Cette ornementation est remplacée ensuite une costulation uniforme de nombreuses côtes simples, concaves portant un renflement tuberculiforme en bordure de l'aire ventrale disparaissant à la fin de la spire. *Proversum* légèrement cambré ornée de côtes simples, de section arrondie qui traversent la région ventrale. *Versus* et *retroversum* ornée de côtes fortes bi- puis trituberculées.

Dimensions (en mm) :

Spécimen	H	Ds	ds	Lc	h1	h2	h3
JYV. Ver106	335	145	96,9	192	11	74,8	77,9
28415	C400	154	C120	--	21	75	--

Description :

Forme ancylocératique de grande taille. La spire est connue à partir d'une hauteur de 11 mm (holotype). Elle est alors ornée de très nombreuses côtes fines, radiées puis devenant concaves. Ces côtes semblent traverser la région ventrale mais la conservation de celle-ci n'est pas très bonne. Des petits tubercules sont visibles en bordure de la région ventrale, à cheval sur 2 ou 3 côtes fines. Entre ces tubercules se trouvent des côtes intercalaires inermes au nombre de 4 à 6 par intervalle. Cette ornementation est bien visible autour d'une hauteur de tour de 16 mm sur l'holotype. Sur le reste de la spire, l'ornementation n'est plus ensuite constituée que de côtes fines, d'épaisseur égale sur toute leur longueur, simples, droites à concaves, radiées puis prorsiradiées et qui traversent la région ventrale en s'épaississant faiblement en bordure de l'aire ventrale formant ainsi un très petit tubercule. Dans le même temps leur relief s'atténue au niveau de l'axe siphonal, formant alors un pseudo méplat ventral qui disparaît vers h = 25 mm.

Le *proversum* est cambré, avec des flancs faiblement convexes. L'ornementation est semblable à celle de la fin de la spire, constituée de nombreuses côtes simples, droites, prorsiradiées, un peu

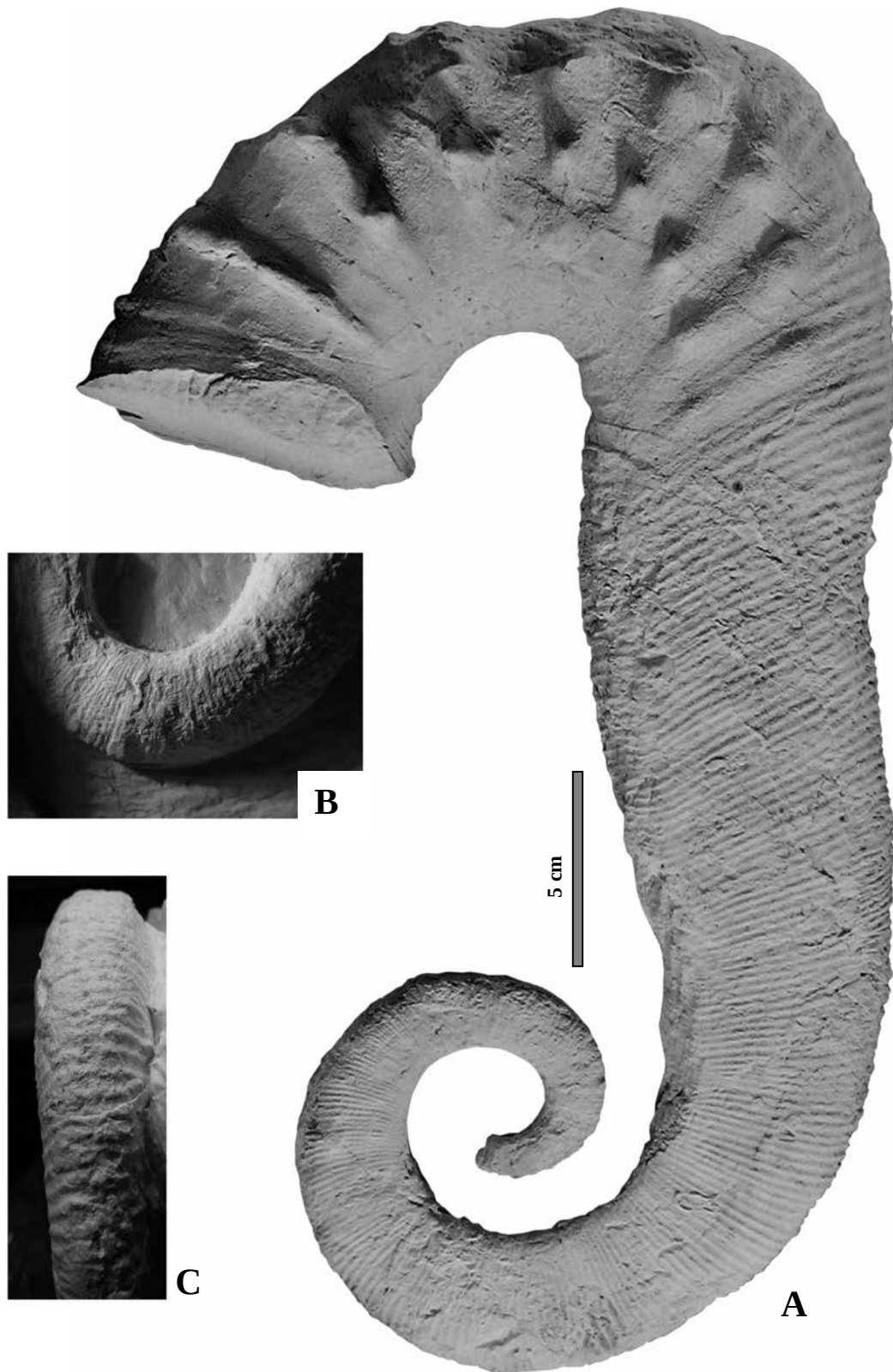


Figure 5 : A-C : *Virgonisites sippae* gen. nov. sp. nov., holotype, JYV.106, coll. Vourgeres, Barrémien supérieur, Zone à *Gerhardtia sartousiana*, Sous-Zone à *Hemihoplites feraudianus*, Vergons (A.H.P.) ; B : tours internes montrant les tubercules péri-ventraux circulaires, h = 21 mm ; C : vue ventrale de la spire montrant les 2 rangées de petits épaississements tuberculiformes péri-ventraux, h = 30 mm.

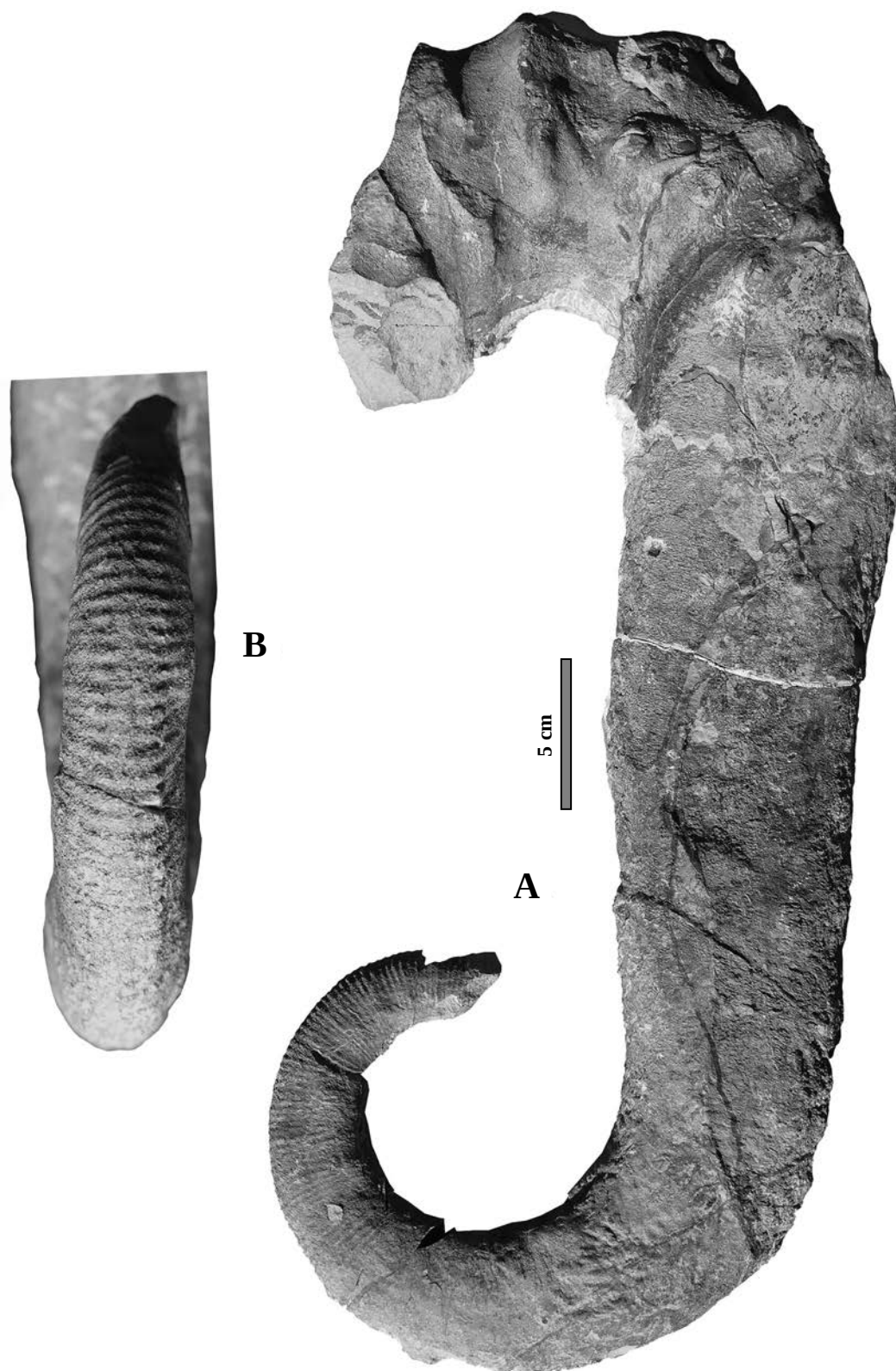


Figure 6 : A, B : *Virgonisites sippae* gen. nov. sp. nov., paratype, 28415, coll. Delanoy, Barrémien supérieur, Zone à *Gerhardtia sartousiana*, Sous-Zone à *Hemihoplites feraudianus*, Blaron (A.H.P.) ; B : vue ventrale de la spire montrant les épaisissements tuberculiformes péri-ventraux, h = 30 mm.

convexes dans la partie supérieure du phragmocône. Elles traversent les flancs et le ventre dans la même épaisseur mais sont un peu plus fines dans la région dorsale qu'elles traversent en formant une convexité adorale. Bien que les sutures soient difficilement discernables, il apparaît quand même que les dernières coïncident avec la fin du *proversum*/début du *versus*.

La crosse correspond à la loge d'habitation. Le *retroversum* est court et ouvert. Au tout début de celui-ci, se trouvent des côtes semblables à celles du *proversum* mais un peu plus épaisses. Puis l'ornementation change brutalement. Des côtes épaisses bituberculées, radiées, apparaissent sur les flancs, à cheval sur 2-4 côtes plus fines bien visibles, présentes uniquement dans le tiers supérieur des flancs et le ventre.

Le tubercule situé dans le tiers supérieur des flancs est noduleux, toujours plus gros que celui situé dans le tiers inférieur qui est d'abord plus pincé radialement mais devient plus proéminent à la fin du *retroversum*. L'évolution de la tuberculation dans la région latéro-ventrale est difficile à cerner car cette partie de la coquille est érodée. Il semble néanmoins que le tubercule supérieur devienne de plus en plus gros. L'apparition d'un troisième renflement tuberculiforme sur le ventre à la fin du *versus* est envisageable. La région dorsale est quasiment lisse.

La fin du *retroversum* montre un changement rapide et important de l'ornementation indiquant la région prépéristoméale. L'avant dernière côte observable perd brutalement de sa force, les tubercules ne sont plus que des renflements anguleux. La dernière côte présente un très faible relief sur les flancs, plus prononcé sur le ventre. Elle est suivie de la zone péristoméale sur laquelle sont visibles des côtes fines. Sur la région dorsale elles forment une nette convexité adorale.

Affinités, discussion :

Virgonisites sippae sp. nov. se distingue de *Virgonisites* sp. fa 1 et fa 2 par sa plus grande taille, par la concavité de la costulation de la spire et par la présence sur cette même spire des tubercules péri-ventraux circulaires à cheval sur 2-3 côtes fines. Cette ornementation laisse place ensuite au stade à très petits tubercules péri-ventraux caractéristiques du genre. Malgré l'état de la région ventrale de la spire de l'holotype, mal préservée et comprimée, un examen minutieux de celle-ci révèle bien la présence de ce stade ornemental (Fig. 5B, C), qui est en revanche très bien exprimé sur le paratype.

Répartition stratigraphique et géographique :

Virgonisites sippae gen. nov. sp. nov. est présent dans la Zone à *Gerhardtia sartousiana*, à la base de la Sous-Zone à *Hemihoplites feraudianus*. L'espèce n'est connue que dans le Sud-est de la France.

Virgonisites sp. fa 1 (Fig. 8A, B, 9A)

Matériel étudié (N = 1) : un spécimen collecté par L. Ebbo (un moulage se trouve dans la collection Delanoy sous le n° GD6848) ; Barrémien supérieur, Zone à *Gerhardtia sartousiana*, Sous-Zone à *Hemihoplites feraudianus*, Méouilles, St-André-les-Alpes (A.H.P.).

Dimensions (en mm) :

Spécimen	H	Ds	ds	Lc	h1	h2	h3
Coll. Ebbo	215	104,6	70,5	129,9	13,2	--	57,9

Description :

Forme ancylocératique de taille moyenne. La spire n'est conservée qu'à partir de h = 14 mm. Sa section est plus haute que large, subtrapézoïdale. Les flancs sont convexes, en pente vers la région ventrale étroite et bombée. Jusqu'à h = 23 mm l'ornementation consiste en côtes principales trituberculées avec des petits tubercules pincés radialement, en position dorsale, latérale et latéro-ventrale, et en côtes intercalaires simples ou bifurquées à partir d'un petit tubercule ombilical. L'ensemble semble assez irrégulièrement disposé. Toutes les côtes intercalaires forment en bordure de

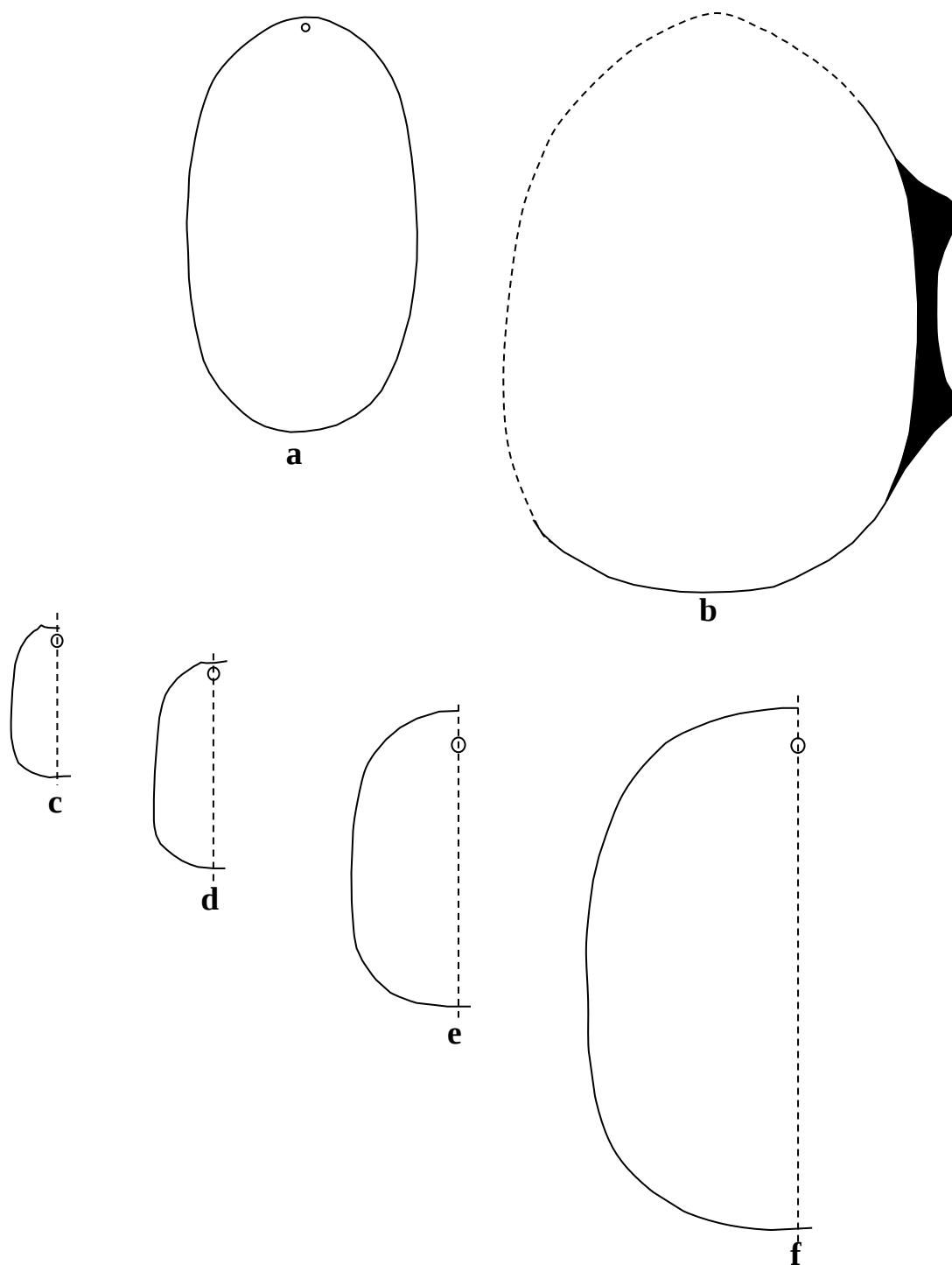


Figure 7 : Sections du tour de *Virgonisites sippae* gen. nov. sp. nov. ; a, b : holotype, JYV.106 ; c-f : paratype, 28415. Toutes les figures X 1.



Figure 8 : A, B : *Virgonisites* sp. fa 1, spécimen non référencé, coll. Ebbo, Barrémien supérieur, Zone à *Gerhardtia sartousiana*, Sous-Zone à *Hemihoplites feraudianus*, Méouilles, St-André-les-Alpes (A.H.P.) ; B : vue ventrale de la spire montrant la tuberculation latéro-ventrale.

l'aire ventrale un petit épaississement anguleux à partir duquel elles franchissent la région ventrale où elles sont très atténuées. Cette dernière particularité ornementale donne l'illusion d'une aire ventrale presque plate ou faiblement bombée. Jusqu'aux alentours de $h = 40$ mm (base du *proversum*), l'ornementation est assez mal conservée et il est très difficile de distinguer la costulation. La présence de discrètes côtes trituberculées, très espacées est possible, tout comme la présence de petits renflements situés en bordure de l'aire ventrale.

Le *proversum* est courbe à sa base, droit dans sa moitié supérieure qui correspond au début de la loge d'habitation. Sa section est plus haute que large, les flancs convexes et la région ventrale bombée. Il est orné de nombreuses côtes simples, de section arrondie, prorsiradiées et qui traversent le ventre sans interruption. La zone dorsale, plus large que le ventre, est traversée par de nombreuses côtes à l'origine des côtes latérales mais moins épaisses et qui montrent une nette convexité adorale.

La crosse est relativement ouverte. L'ornementation est constituée au début de côtes larges de faible relief, bituberculées avec un tubercule péri-dorsal conique, un peu pincé radialement, et un tubercule latéral plus gros dont seules les basses circulaires sont visibles. Entre ces deux côtes se trouve une côte intercalaire inerme. Sur le ventre on distingue deux côtes de faible relief issues du tubercule latéral. Cette costulation intercalaire et secondaire disparaît totalement après la deuxième côte du *versus*.

Sur le *versus*, les côtes principales portent deux tubercules bien visibles ; un troisième apparaît sur le ventre mais celui-ci est érodée, et ce tubercule est peu discernable. Le tubercule péri-dorsal est pincé radialement et le latéral est beaucoup plus gros, conique ce qui donne aux côtes un aspect triangulaire. Puis très vite la force des côtes et des tubercules diminue, ceux-ci n'étant plus que de faibles épaississements anguleux annonçant la région péristoméale.

Affinités, discussion :

Virgonisites sp. fa 1 diffère de *Virgonisites sippae* sp. nov. par sa taille plus réduite mais surtout par l'ornementation de la partie conservée de sa spire qui ne montre pas le stade à côtes fines rassemblées par 2 ou 3 à un petit tubercule péri-ventral.

Virgonisites sp. fa 1 présente quelques similitudes ornementales au niveau de la spire avec *Virgonisites* sp. fa 2. Il n'est pas exclu que ces deux formes soient conspécifiques mais devant le manque de précisions concernant le niveau stratigraphique de *Virgonisites* sp. fa 1, sa conservation un peu défectueuse et l'état très fragmentaire de *Virgonisites* sp. fa 2 il semble préférable de maintenir séparées ces deux formes.

Répartition stratigraphique et géographique :

Virgonisites sp. fa 1 provient de la Zone à *Gerhardtia sartousiana*, Sous-Zone à *Hemihoplites feraudianus* de la coupe de Méouilles (coupe MEO in Delanoy, 1998), St-André-les-Alpes (A.H.P.). Le niveau précis de collecte ne peut cependant être précisé. Ce taxon n'est actuellement connu que dans le Sud-Est de la France.

Virgonisites sp. fa 2 (Fig. 9B, C)

Matériel étudié (N = 1) : le spécimen GD6038, coll. Delanoy; Barrémien supérieur, Zone à *Gerhardtia sartousiana*, Sous-Zone à *Hemihoplites feraudianus*, Horizon à *Pseudoshasticrioceras autrani*, Méouilles, St-André-les-Alpes (A.H.P.).

Dimensions (en mm) :

Spécimen	H	Ds	ds	Lc	h1	h2	h3
GD6038	--	77	--	--	13	--	29

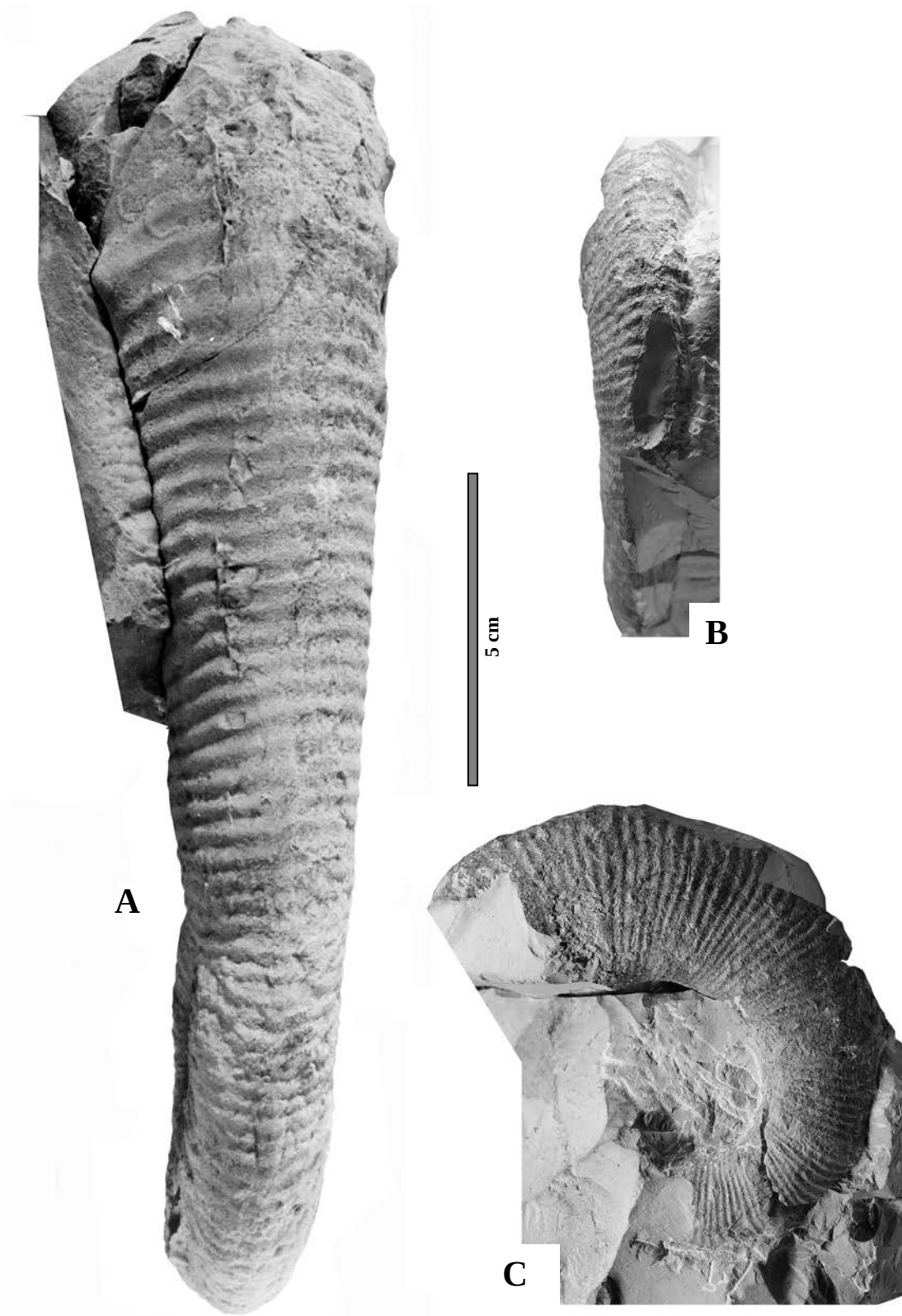


Figure 9: A: *Virgonisites* sp. fa 1, spécimen non référencé, coll. Ebbo (voir Fig. 8); B, C: *Virgonisites* sp. fa 2, GD6038, coll. Delanoy, Barrémien supérieur, Zone à *Gerhardtia sartousiana*, Sous-Zone à *Hemihoplites feraudianus*, Horizon à *Pseudoshasticrioceras autrani*, Méouilles, St-André-les-Alpes (A.H.P.).

Description :

Le spécimen est représenté par un peu plus d'un demi-tour de spire à la section plus haute que large, le maximum de largeur se trouvant dans la région dorsale. Les flancs sont en pente douce vers la région ventrale, bombée. L'ornementation est constituée de nombreuses côtes fines, majoritairement simples, portant ou non des tubercules. Certaines, un peu plus épaisses, sont trituberculées, d'autres sont bi- ou unituberculées, le tout avec une grande irrégularité. Les tubercules sont petits et étirés radialement. On observe ça et là des bifurcations à partir de la base des flancs. Toutes les côtes portent en bordure de l'aire ventrale le renflement tuberculiforme caractéristique du genre.

Affinités, discussion :

Virgonisites sp. fa 2 diffère de *Virgonisites* sp. fa. 1 par ses côtes plus fines, plus nombreuses, plus sinueuses et la présence de nombreux très petits tubercules disposés irrégulièrement semble-t-il sur les côtes. Il est possible que ces deux spécimens de *Virgonisites* appartiennent à la même espèce et que ces divergences soient l'expression d'une certaine variabilité intraspécifique. L'état très incomplet du spécimen GD6038, la préservation insatisfaisante de la spire du spécimen de la coll. Ebbo, et le manque de précisions sur sa position stratigraphique ne nous autorisent pas à les considérer comme conspécifiques.

Répartition stratigraphique et géographique :

Virgonisites sp. fa 2 a été collecté avec *Heteroceras coulleti* DELANOY, 1992, au sommet de la Zone à *Gerhardtia sartousiana*, Sous-Zone à *Hemihoplites feraudianus*, Horizon à *Pseudoshasticioceras autrani*.

Genre *Jaubertites* SARKAR, 1954

Espèce-type : *Jaubertites dubius* SARKAR, 1954.

Synonymes :

1964 - *Audouliceras* Thomel, p. 55.

2007 - *Coopericeras* Vermeulen & Lazarin, p. 60.

Discussion :

Le genre *Jaubertites* a été créé en 1954 par S. Sarkar dans une publication très peu diffusée où il en a donné (p. 2) la diagnose suivante :

« The genus is characterized by whorls which are clearly disjointed but usually closer comparatively. The growth of the shell is rapid which resembles that of *Crioceras fallauxi* UHLIG. The ribs more or less resemble each other and they pass over the siphonal side as well the umbilical side, without interruption. The tubercles are large or very large, which are situated on several ribs together or also found in regions having no ribs at all. There are 3 ranges of tubercles on each side of the shell which may be equal or differing in size, sometimes very greatly.

The section is oval or rounded, the lateral sides and the siphonal side are ordinarily convex. The suture is known imperfectly.

Genotype : *J. dubium* JAUBERT in coll. »

Mais c'est principalement par son mémoire de 1955 que les travaux de S. Sarkar sont connus. Il donne à nouveau la diagnose du genre *Jaubertites* SARKAR, 1954 :

« Genre caractérisé par des tours nettement disjoints mais en général relativement serrés. Croissance des tours rapide, donnant aux espèces un port analogue à celui de *C. fallauxi* UHLIG. Ornementation formée de côtes toutes semblables ou à peu près, passant sur les régions siphonale et antisiphonale sans interruption. Tubercules gros ou très gros, à cheval sur plusieurs côtes ou bien occupant des zones sans côtes. Il y a trois tubercules dans chaque rangée : ils sont ou bien tous égaux ou bien

inégaux et parfois d'une façon considérable. La section est ovale ou arrondie, les flancs et la région externe ordinairement convexes. La cloison est mal connue. »

A sa création le genre qui repose uniquement sur des spires plus ou moins complètes comprend les taxa suivants : *Jaubertites dubius* SARKAR, 1955, *Jaubertites dubius* var. *tuberculata* SARKAR, 1955, *Jaubertites* cf. *dubius*, *Jaubertites collignoni* SARKAR, 1955, et *Jaubertites* cf. *collignoni*.

En 1964, Thomel a créé le sous-genre *Audouliceras* pour un groupe d'Ancyloceratidae présentant des caractères particuliers et dont l'origine serait « peut-être à rechercher dans le Barrémien inférieur, parmi les formes du type « *Jaubertites* » *dubius* SARKAR. ». Il en donne la diagnose suivante :

« Le sous-genre *Audouliceras*, créé pour les formes du groupe d'*Ancyloceras audouli* ASTIER, est caractérisé par une spire à croissance très rapide conférant, à cette partie de la coquille, un port remarquable. L'ornementation de la spire est également particulière; elle consiste en côtes fines, simples, toutes semblables, sur lesquelles on observe, de place en place, des tubercules plus ou moins volumineux à cheval sur deux ou trois côtes consécutives. La hampe, de section elliptique, est ornée de côtes simples, obliques, vigoureuses, généralement dépourvues de tubercules, du moins sur la partie cloisonnée. La crosse est connue seulement chez *A. audouli* où elle porte des tubercules très vigoureux, et chez *A. renauxianum*. »

Et d'ajouter plus loin (p. 55) après avoir remarqué les affinités ornementales entre les deux entités génériques : « Les échantillons étudiés par Sarkar et utilisés, par cet auteur, pour définir le genre *Jaubertites* correspondent vraisemblablement, à mon avis, à des portions de spire d'*Ancyloceras* voisins d'*A. audouli*. Pour l'une au moins des formes rangées par Sarkar dans le genre *Jaubertites* (*J. collignoni*), cette supposition est étayée par la découverte d'un spécimen montrant, outre la spire conforme au type, une hampe de 20 cm entièrement cloisonnée ».

Thomel estime ensuite que *Jaubertites* devrait être limitée à l'espèce-type (*J. dubius*) tout en estimant que le « genre *Jaubertites* est insuffisamment caractérisé pour être maintenu ».

En 1977, Klinger & Kennedy proposent de considérer l'absence de tubercules ou d'une forte costulation sur le *proversum* et le mode d'ornementation des tours internes (i.e. celui décrit par Thomel en 1964) comme principale caractéristique d'*Audouliceras* THOMEL, 1964, également regardé comme sous-genre d'*Ancyloceras* D'ORBIGNY, 1842. Un nouveau taxon attribué au sous-genre *Audouliceras* est créé : *Ancyloceras* (*A.*) *cooperi* sp. nov. dont les affinités avec les formes décrites par Thomel (1964) sont soulignées.

Kakabadze (1978, p. XXXIV-3) s'est quelque peu étonné de la position systématique prise par Thomel (1964) et reconnaît que les deux genres *Jaubertites* et *Audouliceras* étaient très proches morphologiquement et ornementalement ; il estime qu'il était « clearly very difficult to establish the limit between these two genera without having well-preserved material » et de conclure « if in future it proves feasible to ascertain that all the species attributed by S. Sarkar to *Jaubertites* have a similar uncoiled ontogenic stage, they will clearly constitute synonyms and according to the International Code of Zoological Nomenclature, the older name, *Jaubertites* SARKAR, 1955 will have to be retained ». Kakabadze incorpore alors à *Audouliceras* des espèces caucasiennes : *A. tzotnei* (ROUCHADZE, 1933), *A. tsaltsithelense* (ROUCHADZE, 1933), *A. aff. renauxianum* (ROUCHADZE, 1933), *A. ? colchidense* (ROUCHADZE, 1933), *A. renauxianum caucasicum* (EGOIAN, 1959) et une nouvelle espèce *A. georgicum* sp. nov.

Delanoy (1992, p. 45), en se basant également sur certaines similitudes ornementales pose également le problème des relations entre les genres *Jaubertites* et *Audouliceras*. Il estime que s'il était prouvé que *Jaubertites dubius* soit une hétéromorphe du Barrémien supérieur, et que le type corresponde à la spire d'une forme ancylocératique, comme l'a d'ailleurs sous-entendu Thomel (1964), c'est la validité du genre *Audouliceras* qui serait alors à reconsidérer.

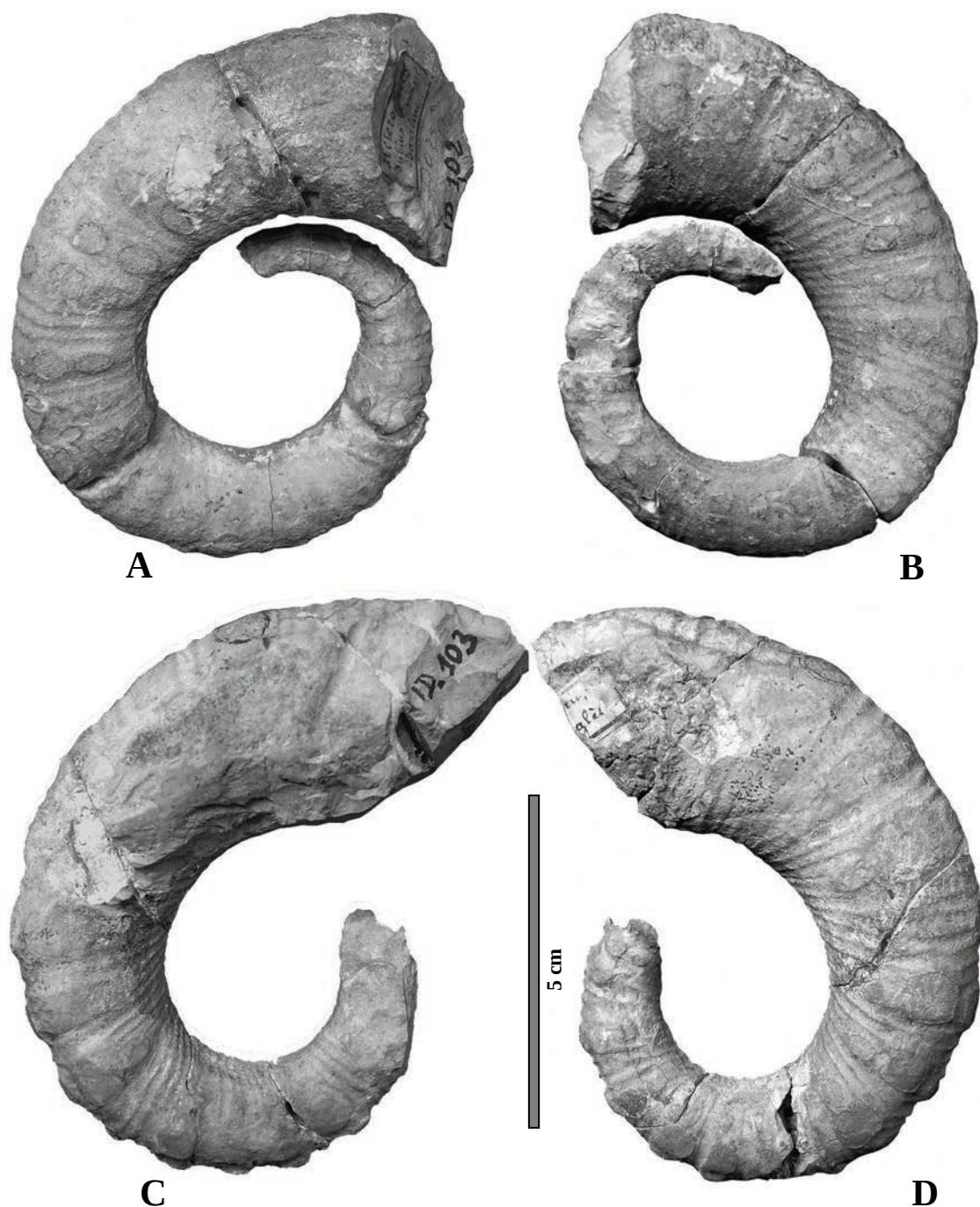


Figure 10 : A, B : *Jaubertites dubius* SARKAR 1955, holotype, UJF-ID.102, coll. Jaubert, “Barrémien”, Barrême (A.H.P.) ; C, D : *Jaubertites tuberculatum* SARKAR, 1955, holotype, UJF-ID.102, coll. Nolan, « Barrémien inférieur », Angles (A.H.P.) (= *Jaubertites dubius* var. *tuberculata* SARKAR, 1955). (Documents photographiques OSUG, Grenoble).

Pour Wright *et al.* (1996), *Audouliceras* et *Jaubertites* ne sont que des sous-genres d'*Ancyloceras* de même que le genre *Tonoceras* HYATT, 1900. Dans le même temps ils supposent que *Jaubertites* ne pourrait être qu'un synonyme majeur d'*Audouliceras* avant de considérer finalement le genre érigé par Sarkar comme *nomen dubium*.

En 2006, Vermeulen, estimant lui aussi que l'espèce-type de *Jaubertites* (fig. 10A, B) est fondée sur un spécimen fragmentaire qui ne permet pas avec certitude de préciser les caractéristiques génériques, considère comme invalide le générotype du genre. Le genre *Sarkariceras* VERMEULEN, 2006, est créé dont l'espèce-type est *Sarkariceras thomeli* VERMEULEN, 2006 (= *Ancyloceras (Audouliceras) audouli* ASTIER, 1851, in Thomel, 1964, p. 56).

En 2007, Vermeulen & Bulot (p. 108) considèrent le genre *Jaubertites* à nouveau comme « valide » suite à la découverte d'un spécimen (une spire) « quasi-identique à l'holotype de par son ornementation ».

Puis en 2007, Vermeulen & Lazarin créent le genre *Coopericeras* dont l'espèce-type est *Coopericeras cooperi* (KLINGER & KENNEDY, 1977) (= *Audouliceras cooperi* KLINGER & KENNEDY, 1977) et qui comprend alors *C. kaliae* (SARKAR, 1955), *C. tuberculatum* (SARKAR, 1955) (= *Jaubertites dubius* var. *tuberculata* in Sarkar, 1955, p. 99, pl. VII, fig. 11), *C. tsaltsithelense* (ROUCHADZE, 1933) et *C. georgicum* (KAKABADZE, 1976). Le contenu spécifique de *Sarkariceras* est élargi et maintenant composé de *Sarkariceras souyrisorum* VERMEULEN & LAZARIN, 2007, et *Sarkariceras elephas* (ANDERSON, 1938). *Sarkariceras tzotnei* (ROUCHADZE, 1933) et *Sarkariceras lithancyliforme* (IMMEL, 1987) sont considérées comme des « espèces périphériques ».

Dans ce même travail les auteurs laissent envisager que l'origine de *Jaubertites* pourrait se trouver parmi les genres *Toxancyloceras* DELANOY, 2003, ou *Breskovskiceras* VERMEULEN & LAZARIN, 2007.

Toujours selon Vermeulen & Lazarin (2007) le genre *Jaubertites* :

« ... diffère du genre *Sarkariceras* VERMEULEN, 2006 par ses côtes principales juvéniles élevées qui s'affaissent et s'élargissent fortement sur la fin de la spire, par une costulation fine plus vigoureuse, par ses tubercules, latéraux et latéro-ventraux plus larges et plus affaissés sur la fin de la spire et, sur la hampe, probablement par une tuberculation plus fine » ;

« ... diffère du genre *Coopericeras* gen. nov. par une spire plus développée à taux de croissance en hauteur plus faible, par une tuberculation moins vigoureuse sur les tours de spire juvéniles qui chevauchent, à ce stade, des côtes fines, au nombre de deux ou trois » ;

« ... diffère du genre *Audouliceras* THOMEL, 1964 par une spire plus développée, par l'absence des tubercules auriculiformes sur le sommet de la hampe et sur la crosse, par des tubercules beaucoup plus volumineux sur la fin de la spire et par une croissance en hauteur de tour, plus faible de la hampe ».

Les caractères ornementaux et morphologiques invoqués par Vermeulen & Lazarin (2007) pour différencier ces unités génériques sont très ténus et portent principalement sur l'importance de la spire et sa vitesse de croissance, sur la taille et la vigueur des gros tubercules sur la spire, sur le nombre de côtes qu'ils chevauchent, sur la durée du stade tuberculé sur la spire et à la base du *proversum*. Enfin, sur l'éventuelle présence de tubercules pincés longitudinalement (tubercules auriculiformes) sur le *retroversum*. Il est à noter que l'importance de ce dernier caractère est difficile à évaluer puisque très peu de spécimens ont été collectés avec leur loge.

Il résulte de cela une perception assez floue de l'interprétation de ces genres et de leur contenu spécifique, d'autant plus que beaucoup des taxons cités ne sont connus que par des spécimens très incomplets, le plus souvent représentés par leur spire. En outre leur intégration au sein de certaines

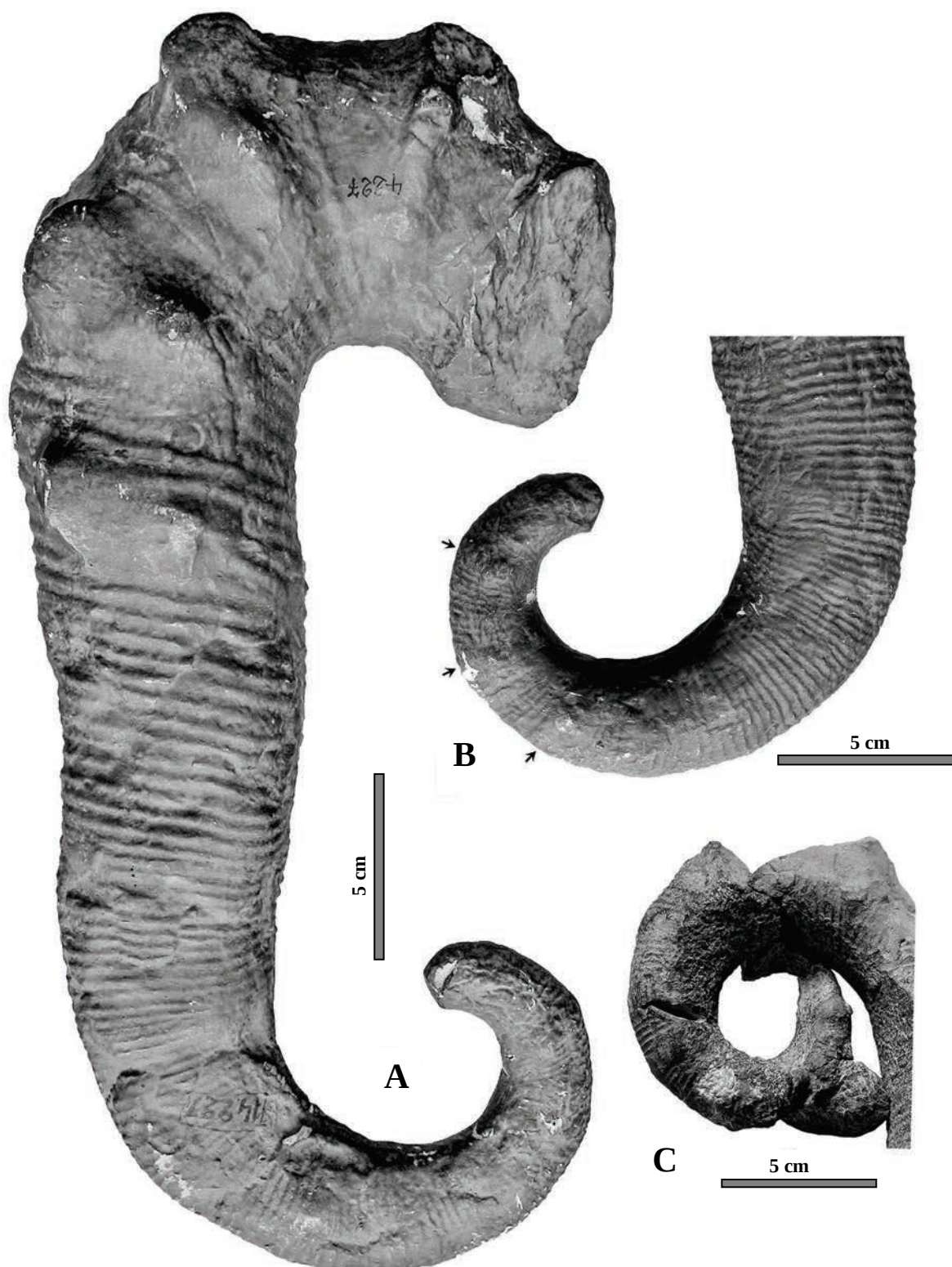


Figure 11 : A, B : *Jaubertites audouli* (ASTIER, 1851), moulage FSL 14227 de l'holotype BMNH C73806, coll. Astier, « Néocomien », Cheiron, Castellane (A.H.P.) ; B : détail de la spire montrant la présence des côtes fortement tuberculées ; C : *Jaubertites* aff. *audouli* (ASTIER, 1851) : spire du spécimen GD6050, coll. Delanoy-Pictet, Barrémien supérieur, St. Laurent de l'Escarène (A.M) (voir fig. 12).

entités génériques est pour moins curieuse (exemple de l'*Ancyloceras lithancyliforme* attribué à *Sarkariceras*).

À la lecture des diagnoses et à l'examen des figurations des espèces citées par ces auteurs il apparaît clairement que tous ces taxons ont comme particularité la présence sur la spire de gros tubercules subcirculaires, aplatis, parfois « à cheval sur 2 ou 3 côtes fines » ainsi que la disparition ou une atténuation plus moins progressive de la tuberculation sur le *proversum* à l'exception de quelques espèces dont l'attribution aux genres précédemment cités sera par ailleurs discutée dans ce travail. Il convenait donc de se pencher à nouveau sur les espèces-types de ces genres :

- Nous avons pu étudier un moulage du type d'*Audouliceras audouli* conservé dans les collections de la Faculté des Sciences de Lyon sous le n° FSL 14227 (Fig. 11A, B). Il représente une forme ancylocératique montrant une spire bien développée, large et de croissance assez rapide, un *proversum* cambré, et un *retroversum* partiellement préservé mais s'élargissant de façon importante dans le *flexus* et ornée de grosses côtes auriculiformes. La conservation du spécimen est relativement bonne, excepté au niveau de la spire partiellement érodée et dont les premiers tours ne sont pas conservés. Les figures d'Astier (1851) sont très fidèles à l'original si ce n'est en ce qui concerne la partie ventrale de la crosse (assez mal conservée) mais surtout de la spire qui montre un profil à pans coupés associé à la présence de quelques nodosités. Ce profil est souvent présent sur les spires bien conservées de formes attribués dans la littérature au genre *Audouliceras sensu* Thomel (1964) et sur lesquelles on observe la présence de bourrelets formés par les côtes principales plates ornées de trois gros tubercules très rapprochés, voire tangents, représentés par des bases subcirculaires larges, et entre lesquels se trouvent un nombre variable de côtes intercalaires fines qui peuvent porter à leur tour des tubercules plus petits (Thomel, 1964 ; Klinger & Kennedy, 1977 ; Kotetishvili, 1970 ; Kakabadze, 1978 ; Delanoy, 1992, 1994, 1998 ; ce travail).

- Le type de *Jaubertites dubius* a été assez bien décrit par Sarkar (1954). L'échantillon type n° UJF-ID 102 (Fig. 10A, B), autrefois conservé dans les collections de l'Institut Dolomieu (Grenoble) mais maintenant dans celles de l'Observatoire des Sciences de l'Univers de Grenoble (OSUG), a subi une compression *post-mortem*. Sur le premier tiers de la spire, l'ornementation paraît constituée d'une alternance de côtes principales vigoureusement trituberculées et de côtes intercalaires en nombre réduit, 1 par intervalle, non tuberculées. L'ornementation typique de l'espèce est bien visible à partir de 17 mm. On observe alors des côtes principales faiblement surélevées (caractère qui tend à disparaître dans les parties les plus comprimées de la coquille) portant chacune trois tubercules très proches, aux bases circulaires à subcirculaires de taille importante. Entre ces côtes principales s'observent de 1 à 3 côtes intercalaires.

- Le genre *Coopericeras* a pour générotpe *Audouliceras cooperi*, une forme de l'Aptien inférieur du Mozambique. Chez l'holotype (SAM-PCM5317), les tout premiers tours sont inconnus, mais à un diamètre d'environ 20 mm, la section est subcirculaire, plus large que haute et l'ornementation consiste en côtes principales radiales, simples, larges et basses, chacune portant trois rangées de tubercules bas et arrondis, séparés par 1 à 4 côtes intercalaires fines. A une hauteur de tour de 23 mm, il ne subsiste plus que les tubercules péri-dorsaux. En établissant *Coopericeras*, Vermeulen & Lazardin (2007) ont aussi argumenté l'absence chez le taxon sud-africain de côtes auriculiformes sur le *retroversum* afin de le différencier d'*Audouliceras*. Or, parmi tous les *proversum* et *retroversum* figurés par Klinger & Kennedy (1977, fig. 15 à 24) sous *Ancyloceras* (*Adouliceras*) gr. ex. *mozambiquense-cooperi*, aucun d'eux ne montre la spire et leur appartenance au taxon *cooperi* ne peut être envisagée avec certitude et encore moins faire partie intégrante de la diagnose de *Coopericeras*. Certains de ces spécimens figurés appartiennent sans doute à des taxons très différents (voir Klinger & Kennedy, 1977, fig. 21 et 22). Vermeulen & Lazardin (2007) ont aussi attribué à *Coopericeras* le taxon *Jaubertites dubius* var. *tuberculata*, créé par Sarkar en 1955, p. 99, pl. VII, fig. 11, (Fig. 10C, D) et conservé dans les collections de l'OSUG sous le n° JUF-ID.103. Il correspond à une spire de petite

taille dont les premiers développements ne sont pas préservés. Il présente une ornementation très semblable à celle de *J. dubius* mais en diffère par un développement excessif des tubercules des côtes principales dans le premier demi-tour de spire conservé et entre lesquels s'intercalent des côtes fines non tuberculées. L'effacement des côtes principales et de leurs tubercules sur la fin de la partie préservée, qui a sans doute conduit Vermeulen & Lazarin (2007) à l'intégrer dans *Coopericeras*, n'est due qu'à une faible usure de cette partie du spécimen.

- En créant *Sarkariceras*, Vermeulen (2006) choisit comme générotipe *Ancyloceras* (*Audouliceras*) *audouli* ASTIER in Thomel (1964, p. 56) et en le rebaptisant *S. thomeli* (Fig. 19A). Et dans la diagnose de ce nouveau genre, il écrit « ... 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... ». Et plus loin dans la diagnose du générotipe : « Les tubercules, périombilical, 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. ».

Thomel a soigneusement décrit le spécimen qu'il a attribué à *Ancyloceras* (*Audouliceras*) *audouli* et en a aussi donné une figure schématique (fig. 7C, p. 58) qui précise son ornementation. Un examen attentif de cette figure montre qu'elle représente assez fidèlement l'ornementation de la spire du spécimen. Il en ressort que celle-ci est d'abord bien composée de côtes trituberculées espacées, alternant avec des côtes fines non tuberculées assez nombreuses (de 6 à 11). Elles sont ensuite remplacées sur le dernier demi-tour de spire par des côtes bituberculées portant des tubercules subcirculaires à ovalaire liés par un épaississement costal. Le tubercule latéral donne ensuite naissance à 2, plus souvent 3, côtes fines qui traversent le ventre. Ces côtes bituberculées sont séparées par 4 à 7 côtes généralement simples, parfois bifurquées à des hauteurs variables sur les flancs. Ce type d'ornementation va perdurer dans la partie inférieure du *proversum*. En aucun cas le stade ornemental caractéristique de *Jaubertites* n'est présent sur la spire du spécimen figuré par Thomel.

En conclusion, la collecte et l'examen d'un certain nombre de spécimens ainsi que des types décrits et figurés par Sarkar (1955) nous ont conduit à mieux cerner les caractères génériques et à considérer que les caractères différentiels avancés par Vermeulen & Lazarin (2007) s'inscrivent plutôt dans les particularités spécifiques et/ou dans la variabilité intraspécifique de diverses espèces appartenant à une seule unité générique, *Jaubertites* SARKAR, 1954, par application du Principe de Priorité (art. 23 du Code ICZN). Par conséquent les genres *Audouliceras* THOMEL, 1964, et *Coopericeras* VERMEULEN & LAZARIN, 2007, sont considérés comme des synonymes mineurs de *Jaubertites*.

En revanche le genre *Sarkariceras* VERMEULEN, 2006 (espèce type : *S. thomeli* VERMEULEN, 2006) est maintenu. Il se distingue de *Jaubertites* par l'absence du stade « jaubertites » (*infra*).

Diagnose :

Genre constitué de formes ancylocératiques dont la spire criocératique, de section subcirculaire, est d'abords ornée dans les tours internes de côtes simples trituberculées, rapprochées, portant des petits tubercules forts, et de côtes intercalaires peu nombreuses parfois absentes (stade « toxancyloceras »). Puis apparaît le stade « jaubertites », caractéristique du genre, constitué de côtes principales larges, basses, plates ou de section arrondie, également trituberculées, et dont les tubercules péri-ombilicaux et péri-ventraux sont « à cheval » sur 2-3 côtes. Les bases des tubercules sont proportionnellement importantes, subcirculaires, de tailles variables, plates ou faiblement bombées, souvent contiguës, les côtes devenant alors d'épais bourrelets ou n'étant plus discernables. Entre ces côtes principales se trouvent des côtes intercalaires fines, en nombre variable, pouvant porter aussi des tubercules de plus petite taille, de forme variable et plus ou moins régulièrement disposés. La fin de la spire et la partie inférieure du *proversum* montrent un affaiblissement de la tuberculation et des côtes principales. Le *proversum* est droit, courbe ou faiblement cambré, la section du tour est plus haute que large, ovalaire, orné de côtes simples plates ou de section arrondie montrant en général dans la partie

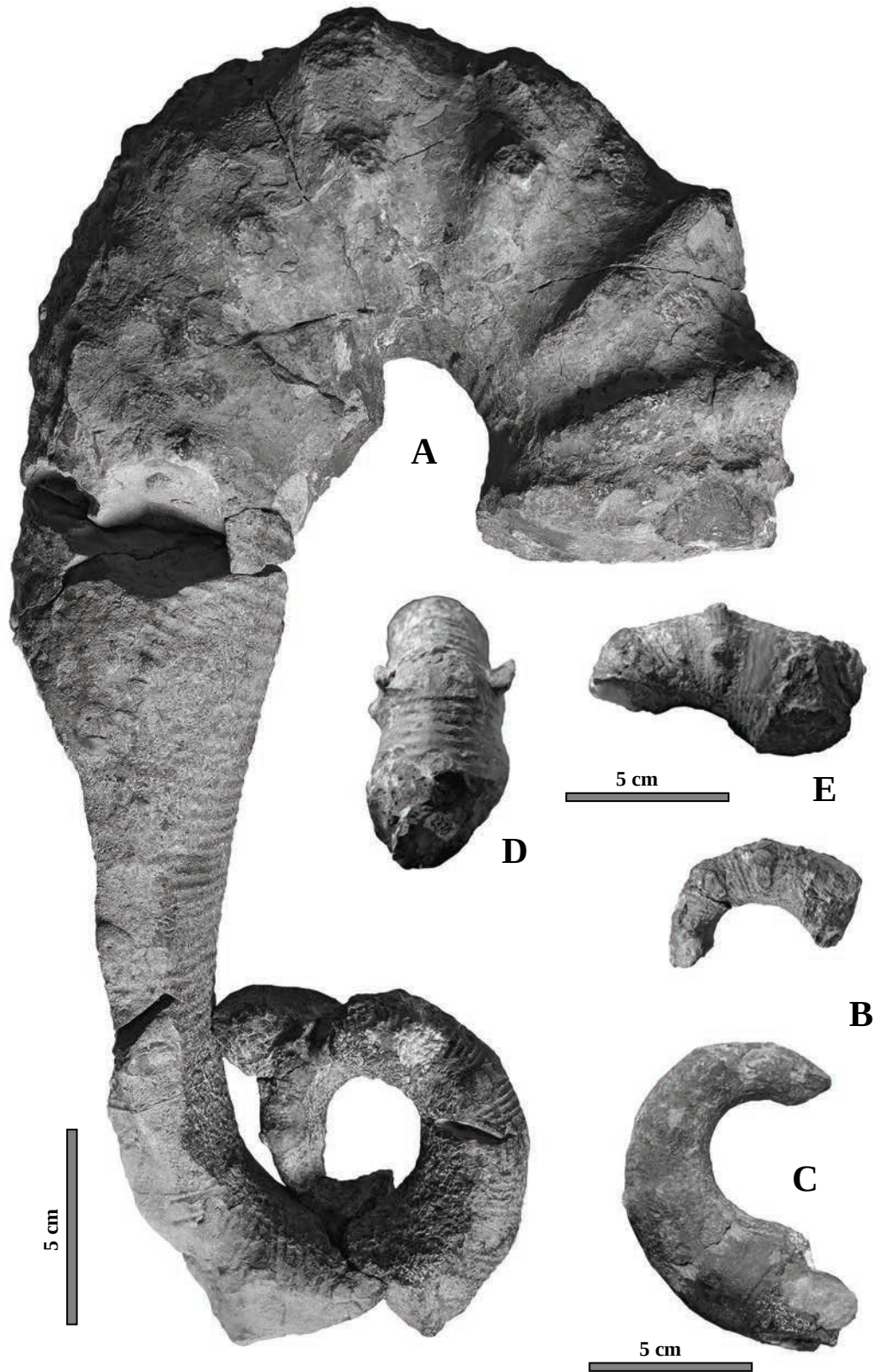


Figure 12 : A-C : *Jaubertites* aff. *audouli* (ASTIER, 1851); A : GD6050, coll. Delanoy-Pictet ; B : 276711 et C : 28795, coll. Delanoy ; D, E : *Jaubertites* aff. *collignoni* SARKAR, 1955, 27719, coll. Delanoy, montrant les tubercules latéro-ventraux. Tous les spécimens : Barrémien supérieur, St. Laurent de l'Escarène (A.M).



Figure 13 : *Jaubertites pericaudi* (VERMEULEN & LAZARIN, 2007), AN003, coll. Vermeulen, Zone à *Gerhardtia sartousiana*, Sous-Zone à *Gerhardtia provincialis*, Vergons (A.H.P.) (selon Vermeulen & Lazarin, 2007).

inférieure du *proversum*, plus rarement sur toute sa longueur, la présence de 2 ou le plus souvent 3 tubercules peu développés disposés de façon plus ou moins aléatoire sur 1 ou 2 côtes.

La crosse est plus ou moins ouverte, ornée de côtes fortes et épaisses d'abord bi- puis trituberculées avec de gros tubercules péri-dorsaux, latéraux, et latéro-ventraux. Le tubercule latéral est pincé dans le sens de l'enroulement (auriculiforme), les autres sont plus ou moins coniques.

Des côtes fines inermes sont présentes en nombre variable au début du *flexus*. A l'approche du péristome les côtes tuberculées perdent très rapidement de leur vigueur tout comme les tubercules qui disparaissent presque totalement.

Les sutures sont de type ancylocératique.

Note : les tubercules ne sont généralement connus que par leur base. On peut cependant les observer, au moins partiellement, sur un fragment de spire collecté à St-Laurent de l'Escarène, dans les environs de Nice (Alpes-Maritimes) (Delanoy, 1992, p. 43, pl. 31, fig. 5). Ce spécimen montre des tubercules courts (mais sans doute incomplets) plats, pincés dans le sens de l'enroulement, élargis en forme d'éventail et dont la surface est striée longitudinalement (Fig. 12D, E).

Contenu spécifique :

L'examen de la littérature conduit à considérer comme appartenant à *Jaubertites* SARKAR, 1954, les taxons suivants :

- *Jaubertites dubius*, SARKAR, 1954,
- *Jaubertites collignoni* SARKAR, 1955,
- *Ancyloceras audouli* ASTIER, 1851,
- *Ancyloceras (Audouliceras) cooperi* KLINGER & KENNEDY, 1977,
- *Audouliceras georgicum* KAKABADZE, 1978,
- *Ancyloceras tsaltsithelense* ROUCHADZÉ, 1933,
- *Coopericeras tuberculatum* SARKAR, 1955 (= *J. dubius* var. *tuberculatus* SARKAR, 1955),
- *Ancyloceras tzotnei* ROUCHADZÉ, 1933,
- *Audouliceras pericauli* VERMEULEN & LAZARIN, 2007, est une espèce particulièrement intéressante par l'ornementation de son *proversum* constituée d'une alternance de côtes principales en doublets, trituberculées et d'intercalaires non tuberculées. La présence de ces côtes principales sur toute la longueur du *proversum* n'est pas caractéristique des *Audouliceras* (*sensu* Thomel 1964) (Fig. 13), la costulation trituberculée disparaissant en général dans la moitié inférieure du *proversum*. En revanche, les tubercules latéraux auriculiformes présents sur le *retroversum* considérés comme caractéristiques d'*Audouliceras* ont clairement incité les auteurs à intégrer ce spécimen dans le genre créé par Thomel (1964), malgré une spire mal conservée. Nous reviendrons plus loin sur ce taxon.

Ne peuvent également être considérés comme des *Jaubertites* les taxons suivants :

- *Ancyloceras thomeli* MURPHY, 1975, inclus dans *Audouliceras* par Klein *et al.*, 2007 ; il s'agit d'un taxon californien représentant probablement un genre endémique dont la spire est ornée de nombreuses côtes fines qui portent des petits tubercules latéro-ventraux ainsi que 2 gros tubercules latéraux à cheval sur 2 côtes fines. Ces côtes bituberculées sont séparées par 4-6 côtes intercalaires. Tous les tubercules disparaissent à la fin de la spire/début du *proversum*. La présence des petits tubercules latéro-ventraux sur la spire n'est pas sans évoquer *Virgonisites* gen. nov. mais il serait imprudent d'évoquer un quelconque lien de parenté même si la position stratigraphique du taxon californien au sein des zones à *Shasticrioceras poniente* et à *S. roddai* (Murphy, 1975) indique un âge Barrémien supérieur.
- *Audouliceras thomeli* AVRAM, 1976, du "Bédoulien basal" du Couloir de la Dimbovicioara (Roumanie) ne montre pas la présence du stade « jaubertites » après le stade « toxancyloceras » et montre plus d'affinités ornementales et morphologiques avec le genre *Sarkariceras* VERMEULEN, 2006, dans lequel nous l'incluons avec doute.
- *Crioceras kaliae* SARKAR, 1955, du « Néocomien » de Castellane (A.H.P.) a été considéré comme un *Audouliceras* par Thomel (1964, p. 57), puis comme un *Coopericeras* par Vermeulen & Lazarin



Figure 14 : *Jaubertites* sp. 1, moulage GD6049, Barrémien supérieur, Zone à *Gerhardtia sartousiana*, base de la Sous-Zone à *Hemihoplites feraudianus*, Vergons (A.H.P.) (coll. privée).

(2007, p. 60), genre considéré dans ce travail comme synonyme mineur de *Jaubertites*. L'étude du spécimen-type conservé dans les collections du MNHN Paris (ex collection de la Sorbonne) sous le n° MNHN.F.R52707 (Fig. 19B, C) nous incite à le considérer également avec doute comme un *Sarkariceras* (*infra*).

Les formes originaires de la région d'Ulyanovsk (Russie), décrites sous *Audouliceras renauxianum* (D'ORBIGNY, 1841) par Mikhailova & Baraboshkin (2002) et Baraboshkin & Mikhailova (2002) et sous *Audouliceras vyrystaykense* sp. nov., *A. brusyankense* sp. nov. et *A. mordovense* sp. nov. par Stenshin, Shumilkin & Uspensky (2014) ne peuvent être considérées comme des *Jaubertites*. Elles représentent une nouvelle unité générique, visiblement endémique à l'Aptien inférieur, Zone à *Deshayesites deshayesi*/*Audouliceras renauxianum* de la Moyenne Volga, pour laquelle nous proposons le nom de *Ulyanovskiceras* gen. nov.

Espèce-type : *Audouliceras vyrystaykense* STENSHIN, SHUMILKIN & USPENSKY, 2014.

Derivatio nominis : de la région d'Ulyanovsk (Russie).

Diagnose :

Ammonites à la morphologie ancylocératique à aspinocératique ; la loge d'habitation commence dans la partie médiane du *proversum*. La section du tour est subcirculaire sur la spire devenant ovalaire à subtrapézoïdale sur le *proversum*, puis à nouveau circulaire à la fin de la loge. Spire à tours rapprochés, presque tangents, dont l'ornementation est constituée de côtes simples d'abord trituberculées puis bituberculées et enfin unituberculées en bordure de l'aire ventrale, puis d'une alternance irrégulière de côtes simples et de côtes bifurquées, de section arrondie sur le *proversum*. Celle-ci est droite à faiblement courbée, ornée d'une alternance irrégulière de côtes simples et de côtes bifurquées. Crosse assez ouverte, conservant l'ornementation du *proversum* dans la première partie du *flexus* puis montrant l'apparition d'une forte costulation trituberculée sur le *retroversum*.

Ulyanovskiceras gen. nov. est composé des espèces : *U. vyrystaykense* (STENSHIN, SHUMILKIN & USPENSKY, 2014), *U. brusyankense* (STENSHIN, SHUMILKIN & USPENSKY, 2014) et *U. mordovense* (STENSHIN, SHUMILKIN & USPENSKY, 2014).

Le genre se distingue principalement par sa spire aux tours presque jointifs et l'apparition tardive d'une forte costulation accompagnée d'une forte tuberculation sur le retour de la loge d'habitation.

Enfin il existe dans la littérature un certain nombre de taxons attribués au genre *Audouliceras* THOMEL, 1964, mais dont l'attribution générique peut être considérée comme douteuse soit qu'ils sont trop incomplets soit qu'ils nécessiteraient un examen des spécimens (comme par exemple *Audouliceras renauxianum caucasicum* (EGOIAN, 1959), *Audouliceras renauxianum elegans* KAKABADZE, 1981, ...).

***Jaubertites collignoni* SARKAR, 1955 (Fig. 15A-D, 16A, B, 17A, B)**

Synonymie :

1955. *Jaubertites collignoni* sp. nov. - Sarkar, p. 99, pl. VII, fig. 25.

? 1955. *Jaubertites* cf. *collignoni* sp. nov. - Sarkar, p. 100, pl. IX, fig. 5.

1964. *Ancyloceras* (*Audouliceras*) aff. *collignoni* SARKAR - Thomel, p. 58, pl. IX, fig. 1, text-fig. 7a.

1970. *Jaubertites collignoni* SARKAR - Kotetishvili, p. 73, pl. VIII, fig. 2.

?1992. *Audouliceras collignoni* SARKAR - Delanoy, p. 42, pl. 31, fig. 5a-c.

1995. *Audouliceras collignoni* SARKAR - Delanoy, p. 293, pl. 2, fig. 7.

1998. *Audouliceras collignoni* SARKAR - Delanoy, pl. 32, fig. 3.

1998. *Audouliceras* sp. aff. *collignoni* SARKAR - Delanoy, pl. 15, fig. 4.

Holotype : par monotypie, le spécimen FSL 13346, « Barrémien », Barrême (A.H.P.)

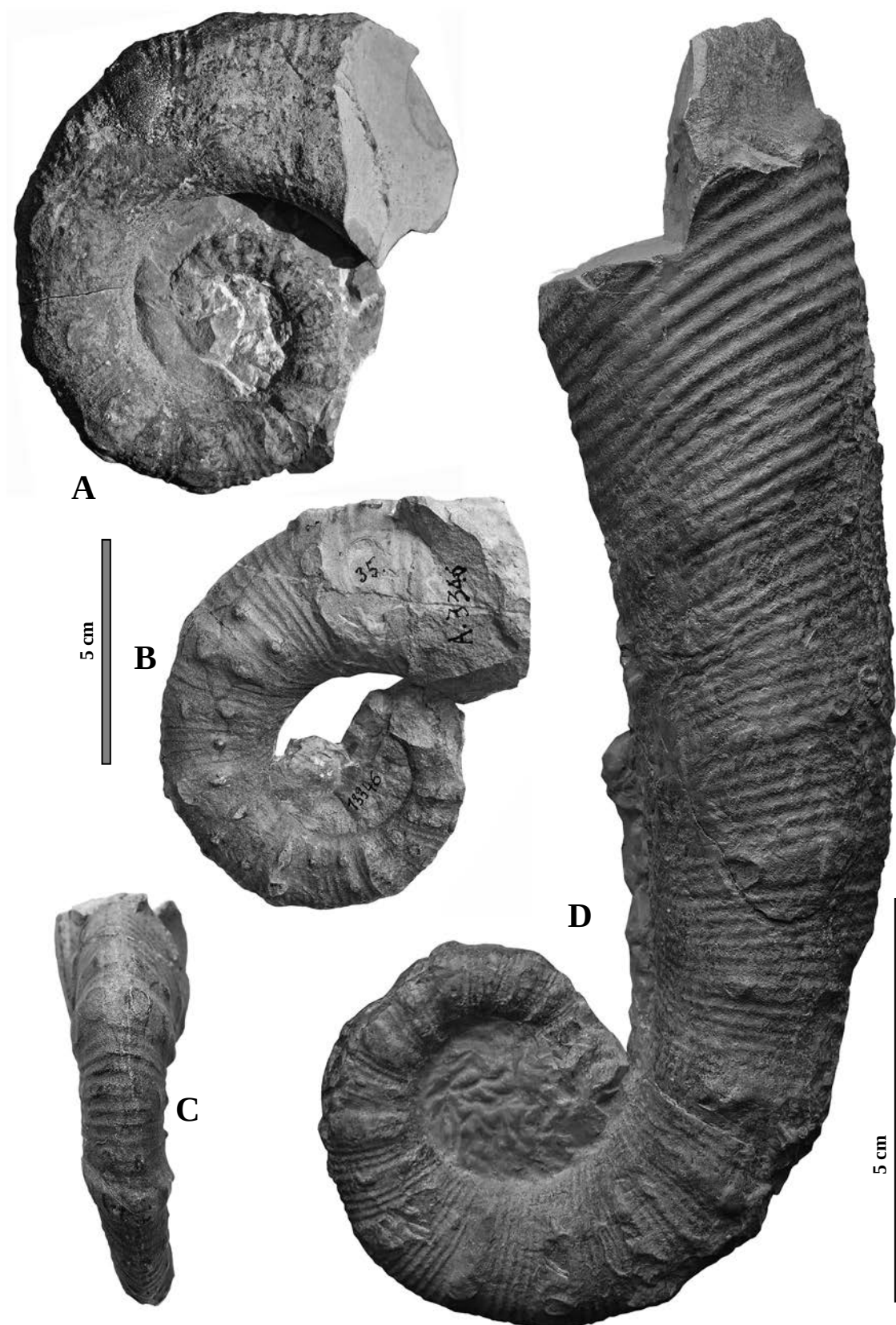


Figure 15 (légende : voir page ci-contre ►)

Dimensions :

Spécimen	H	Ds	ds	Lc	h1	h2	h3
Holotype FSL 13346	--	87	67	200	40	--	--
2015.0.1.30	385	105	79	--	12	72	C79
GD6039	--	80		--	10		30,3
moulage spécimen Thomel	228	101	82	--	14	62	--
spécimen coll. Lazarin	175	99	C70	--	7	C50	--
28460	--	71	C50	--	6	--	--

Matériel (N = 6) : L'holotype, éch. FSL 13346, « Barrémien », Barrême (A.H.P.) ; éch. 28460, coll. Delanoy, Barrémien supérieur, Zone à *Imerites Giraudi*, Horizon à *Imerites Giraudi*, La Grande Terre, La Baume, Castellane (A.H.P.) ; éch. 6039, coll. Delanoy, Barrémien supérieur, Zone à *Imerites Giraudi*, Horizon à *Imerites Giraudi*, Méouilles, St-André-les-Alpes (A.H.P.) ; éch. non répertorié, coll. Lazarin, Barrémien supérieur, Zone à *Imerites Giraudi*, Horizon à *Heteroceras emerici*, Moriez (A.H.P.) ; éch. non répertorié, coll. Thomel (moulage), Barrémien, Saint-André-les-Alpes (A.H.P.) ; éch. 2015.0.1.30, coll. Selebran (Mus. Dép. Var., Toulon), Barrémien supérieur, Zone à *Imerites Giraudi*, Horizon à *Imerites Giraudi*, Vergons, (A.H.P.).

Description :

Forme ancylocératique dont la spire, proportionnellement peu importante, est de croissance rapide. Sa section est subcirculaire à ovale, plus haute que large. L'ornementation consiste dans les tours internes en une alternance régulière de côtes principales trituberculées et de côtes intercalaires très fines en nombre restreint (0-1). Les tubercules sont ronds, régulièrement disposés. Puis vers h = 10 mm, la taille des tubercules s'accroît au point de se rejoindre et les côtes principales, légèrement rétroverses, deviennent alors de gros bourrelets épais, leur épaisseur augmentant plus ou moins régulièrement au cours de la croissance. Sur le ventre les tubercules marginaux sont quasiment accolés. Entre ces côtes principales s'intercalent de nombreuses côtes fines en nombre croissant (de 2 à 6) au cours du développement de la spire. Ces côtes traversent les flancs mais quelques-unes trouvent leur origine dans le tubercule latéral. Certaines de ces intercalaires un peu plus épaisses portent des petits tubercules dont la disposition, la forme et le nombre (1 à 2) sont irréguliers. Sur la région dorsale, se trouvent de nombreuses côtes fines, certaines se liant par 2 ou 3 aux tubercules latéro-dorsaux. Cette ornementation se poursuit jusqu'à la fin de la spire avec une augmentation relativement constante de la force des tubercules latéraux et latéro-dorsaux.

Le *proversum* montre un net changement d'ornementation. Les côtes principales trituberculées sont progressivement de moins en moins épaisses au point de se confondre avec les côtes intercalaires. Parallèlement, les tubercules perdent assez rapidement de leur force dès la fin de la spire pour finir par disparaître en même temps que les côtes principales, alors droites et prorsiradiées, sensiblement au début de la loge d'habitation (h = 50-60 mm). La partie terminale du *proversum* et le début du *retroversum* sont ornés de côtes simples de section arrondies, droites et prorsiradiées.

La crosse n'est connue que sur le seul spécimen 2015.0.1.30 ; elle est peu développée, relativement courte mais peut-être incomplète, la conservation n'étant pas optimale. Elle est ornée au début du *flexus* de très grosses côtes, épaisses, surélevées, bituberculées, pincées radialement avec un très gros

◀ Figure 15 : A-D : *Jaubertites collignoni* SARKAR, 1955 ; A : GD6039, Barrémien supérieur, Zone à *Imerites Giraudi*, Horizon à *Imerites Giraudi*, Méouilles, St-André-les-Alpes (A.H.P.) ; B, C : holotype, FSL 13346, « Barrémien », Barrême (A.H.P.) ; D : éch. non répertorié, coll. Thomel (moulage), Barrémien, Saint-André-les-Alpes (A.H.P.)

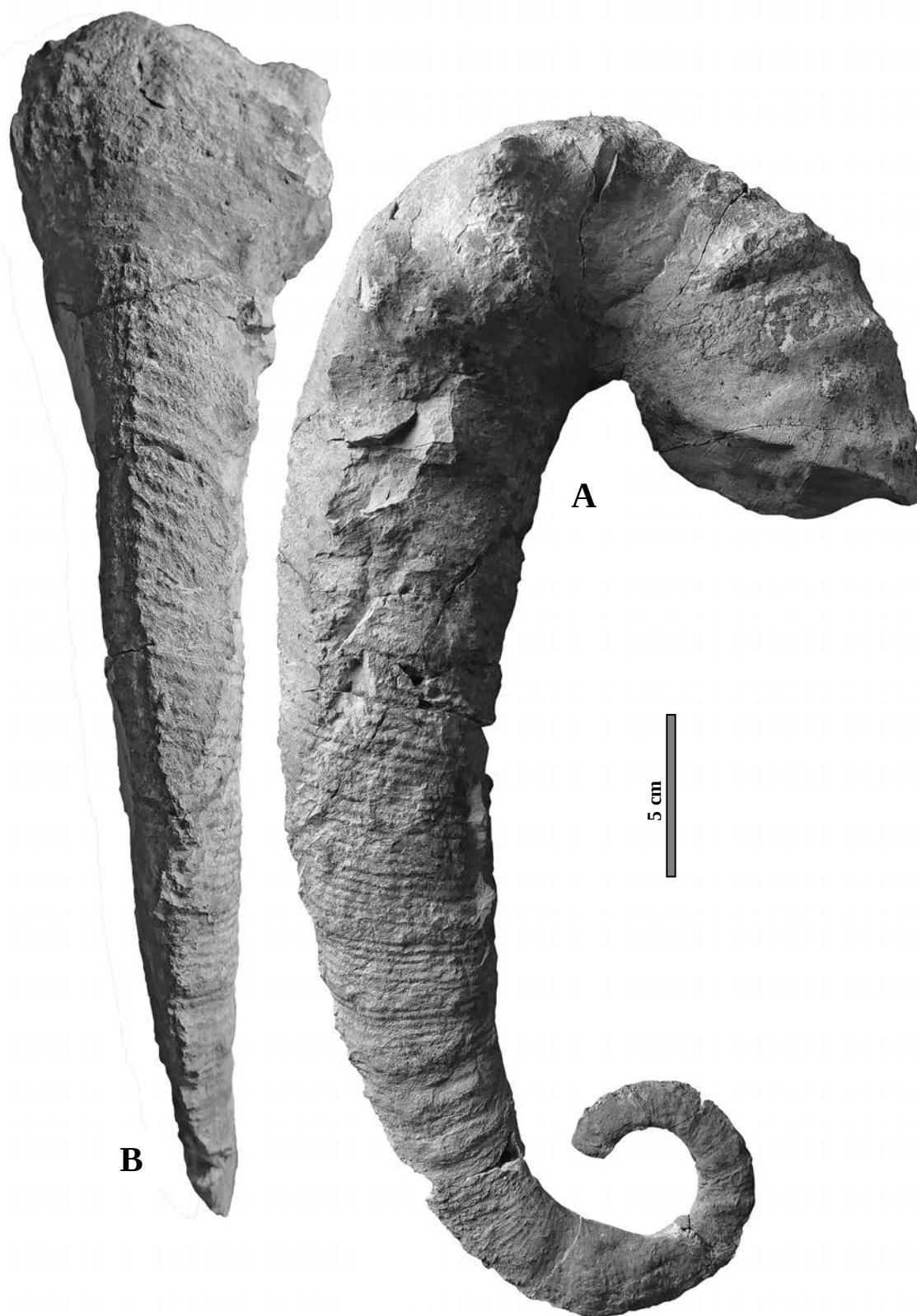


Figure 16 : A-B : *Jaubertites collignoni* SARKAR, 1955, éch. 2015.0.1.30, coll. Selebran (Mus. Dép. Var., Toulon), Barrémien supérieur, Zone à *Imerites Giraudi*, Horizon à *Imerites Giraudi*, Vergons, (A.H.P.).

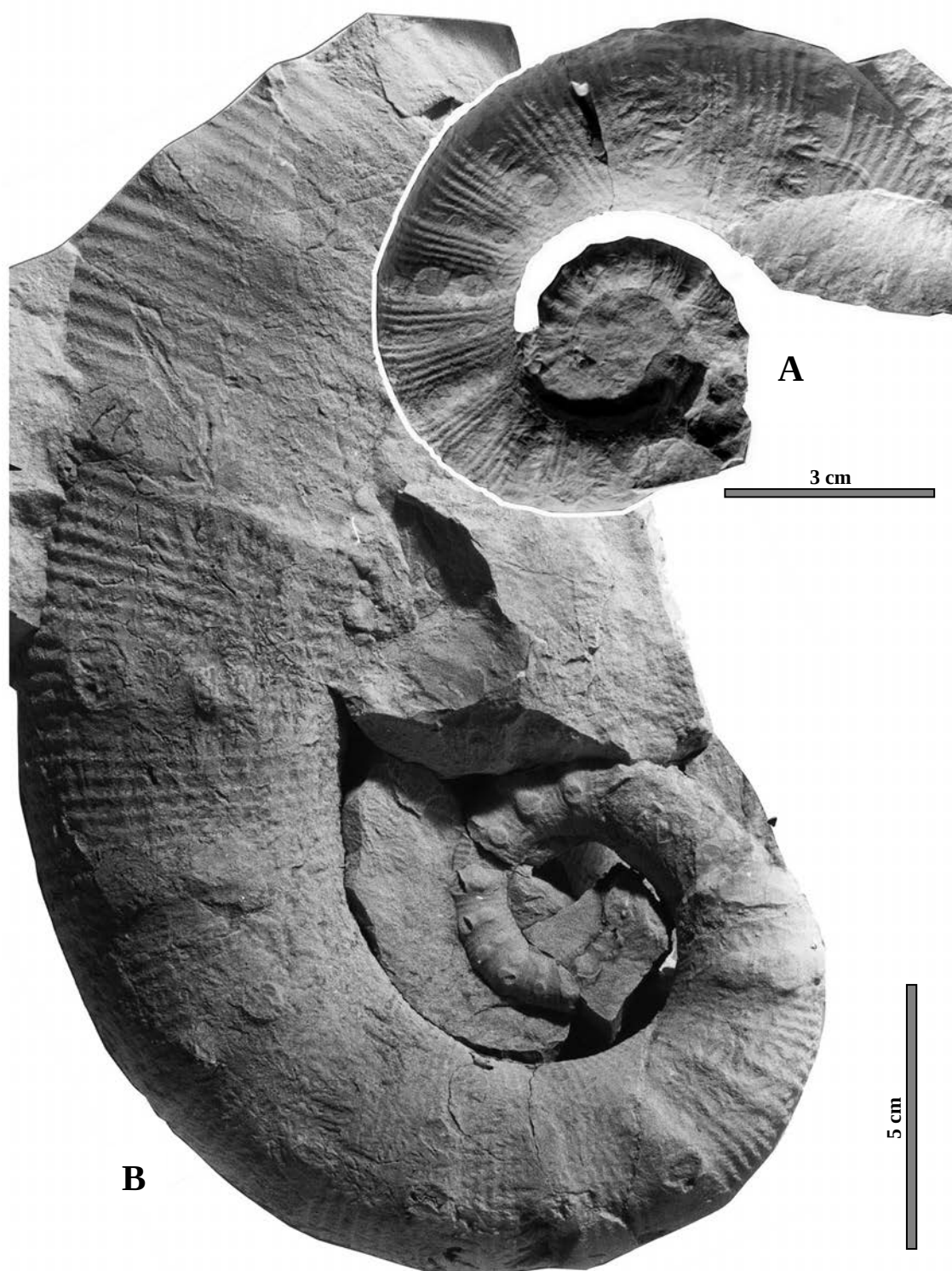


Figure 17 : A, B : *Jaubertites collignoni* (SAKAR, 1955) ; A : 28460, coll. Delanoy, Barrémien supérieur, Zone à *Imerites giraudi*, Sous-Zone à *Heteroceras emerici*, La Baume, Castellane (A.H.P.) ; B : spécimen non référencé, coll. Lazarin, Barrémien supérieur, Zone à *Imerites giraudi*, Sous-Zone à *Heteroceras emerici*, Moriez (A.H.P.).

tubercule latéral un peu pincé dans le sens de l'enroulement et un gros tubercule latéro-dorsal noduleux. Les côtes intercalaires ont disparu et la région ventrale est maintenant lisse. Le milieu du *flexus* est lisse, dénué de toute ornementation. Le *retroversum* est orné de côtes espacées et droites, apparemment non tuberculées, qui représentent sans doute la région prépéristoméale.

Affinités, discussion :

Les quelques spécimens collectés dans la Zone à *Imerites Giraudi* paraissent parfaitement s'inscrire dans l'espèce décrite par Sarkar en 1955 en dépit du fait que le type n'apporte que peu de précision quant à son niveau stratigraphique. La présence de côtes intercalaires bituberculées paraît la caractéristique de cette espèce de *Jaubertites*. Celles-ci sont en nombre important sur l'holotype, mais nous avons néanmoins pu observer parmi les spécimens étudiés que la présence de ces côtes est assez irrégulière et peut être considérée comme représentative de la variabilité intraspécifique de l'espèce.

Le spécimen décrit et figuré par Thomel (1964, p. 58, pl. IX, fig. 1, text-fig. 7a) sous *Ancyloceras* (*Audouliceras*) aff. *collignoni* SARKAR, 1955, dont nous avons pu examiner un moulage, s'intègre parfaitement par son ornementation à l'espèce *collignoni*.

Répartition stratigraphique et géographique :

Jaubertites collignoni SARKAR, 1955, semble restreint à la Zone à *Imerites Giraudi*, horizons à *Imerites Giraudi* et à *Heteroceras emerici*.

Genre *Sarkariceras* VERMEULEN, 2006

Espèce-type : *Sarkariceras thomeli* VERMEULEN, 2006.

Diagnose : (d'après Vermeulen, 2006, émend.)

Genre constitué d'espèces à coquille tripartite, à croissance en hauteur de tour rapide et à enroulement juvénile plan-spiralé. Au début de la spire, l'ornementation est constituée d'une alternance de côtes trituberculées et de côtes simples et inermes, en nombre variable. Cette ornementation est vite remplacée par un stade bituberculé dans lequel le tubercule latéro-ventral disparaît. Seuls subsistent alors les tubercules péri-ombilicaux et latéraux à cheval sur deux ou trois côtes fines similaires aux côtes intercalaires simples non tuberculées. Entre les deux tubercules, les côtes forment un épaississement.

Proversum faiblement arqué, ornée de côtes simples et de côtes bituberculées dans la partie inférieure de celui-ci, pouvant devenir unituberculées dans sa partie supérieure. Dans la partie terminale du *proversum* et sur le *flexus*, les tubercules se renforcent et 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. La crosse est généralement ornée de très fortes côtes trituberculées et de rares côtes intercalaires également très fortes.

Les sutures sont de type ancylocératique.

Les taxons *Crioceras kaliae* SARKAR, 1955, et *Audouliceras thomeli* AVRAM, 1976, sont considérés avec doute comme des *Sarkariceras*.

Discussion :

Sarkariceras VERMEULEN, 2006, se différencie de *Jaubertites* SARKAR, 1954, par l'absence du stade « *jaubertites* » qui caractérise ce dernier genre.

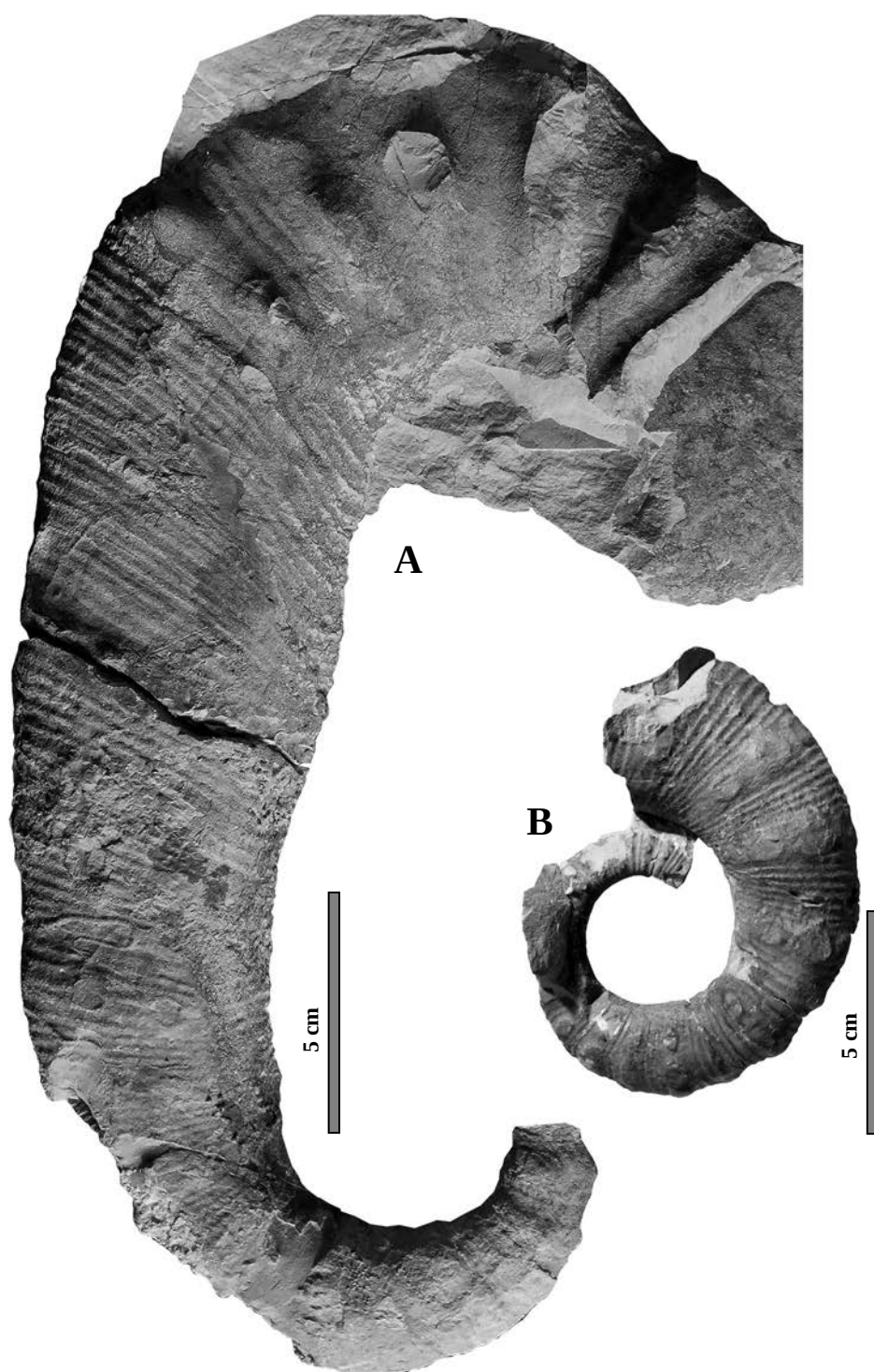


Figure 18 :A : *Jaubertites* sp. 2, 28436, coll. Delanoy, Barrémien supérieur, Zone à *Martelites sarasini*, La Grande Terre, La Baume, Castellane (A.H.P.) ;
B : *Jaubertites* sp. 3, COM108.1, coll. Delanoy, Aptien inférieur, zone à *Deshayesites oglanlensis*, La Combe Lambert, Angles, (A.H.P.)

?*Sarkariceras kaliae* SARKAR, 1955
(Fig. 19B, C)

Matériel étudié (N = 1) : holotype, spécimen MNHN. F.R52707, anciennement conservé dans les collections de la Sorbonne, « Néocomien » de Castellane (A.H.P.).

Dimensions (en mm) :

Spécimen	H	Ds	ds	Lc	h1	h2	h3
MNHN. F. F.R52707	--	124	73	--	11	42	56

Description :

L'étude du spécimen-type conservé dans les collections du MNHN Paris (ex collection de la Sorbonne) sous le n° MNHN.F.R52707 (Fig. 19B, C) témoigne qu'il est assez fortement comprimé. La face droite figurée par Sarkar (1955) montre des côtes épaisses portant de gros tubercules noduleux. En revanche sa face gauche présente une ornementation plus complète. Dans les tours jeunes, celle-ci se compose de côtes principales épaisses, peu marquées, portant un tubercule latéro-dorsal et un tubercule latéral plus gros duquel partent 2-3 côtes fines, dont une porte un petit tubercule externe. Entre ces côtes principales se trouvent une côte intercalaire fine, non tuberculée et parfois une deuxième identique mais ayant pour origine le tubercule latéral. Vers h = 17 mm, le tubercule latéro-dorsal disparaît et le tubercule latéral devient plus gros, donnant naissance à 3-4 côtes fines inermes qui vont traverser la région ventrale. Entre ces côtes tuberculées s'intercalent 2-3 côtes fines non tuberculées. On retrouve alors l'ornementation visible sur la face droite du spécimen qui semble se prolonger en s'atténuant presque jusqu'à la fin de la partie conservée de la spire comme l'atteste la présence de deux très discrètes nodosités situées sur la face gauche près de l'ouverture.

Affinités, discussion :

Il convient en premier de noter que le diamètre donné par Sarkar (1955, p. 60) correspond au petit diamètre de la spire pour lequel nous avons trouvé une valeur sensiblement équivalente.

Crioceras kaliae SARKAR, 1955, a été considéré comme un *Audouliceras* THOMEL, 1964, par Thomel (1964, p. 57), sans doute abusé par la figuration de Sarkar (pl. V, fig. 24) qui ne montre que la face droite du type montrant des côtes épaisses, de section arrondies, portant deux gros tubercules noduleux. Il a également été considéré comme un *Coopericeras* VERMEULEN & LAZARIN, 2007, (Vermeulen & Lazarin, 2007, p. 60), genre considéré dans ce travail comme synonyme mineur de *Jaubertites* SARKAR, 1954. « *Crioceras* » *kaliae* ne montre pas le stade « jaubertites » et présente certaines affinités ornementales avec *Sarkariceras thomeli* VERMEULEN, 2006, mais c'est avec doute que nous l'incluons dans le genre *Sarkariceras* VERMEULEN, 2006, vu la préservation médiocre et le manque de précisions stratigraphique le concernant. Enfin, le spécimen décrit et figuré sous *Ancyloceras* (*Audouliceras*) *kaliae* par Thomel (1964, p. 57, pl. X, fig. 1 ; text-fig. 7B) ne peut être considéré comme conspécifique avec le taxon de Sarkar et appartient sans doute au genre *Jaubertites*.

Répartition stratigraphique et géographique :

?*Sarkariceras kaliae* SARKAR, 1955, n'est connu que par le spécimen type, originaire du « Néocomien » de Castellane (A.H.P.).

2. SCHÉMA PHYLÉTIQUE ET ÉVOLUTION

L'espèce la plus ancienne connue du genre *Jaubertites* SARKAR, 1954, est *J. dubius* SARKAR, 1955, sur laquelle Vermeulen & Lazarin (2007, p. 48) ont apporté des précisions sur sa possible position stratigraphique grâce à la découverte d'un spécimen assez comparable au type de l'espèce dans la Zone à *Gerhardtia sartousiana*, partie inférieure de la Sous-Zone à *Gerhardtia provincialis*. Il s'agit d'une spire sur laquelle le stade « jaubertites » est pleinement exprimé comme sur l'holotype de l'espèce, ce qui peut laisser supposer que ces spires ne sont pas complètement préservées. Les développements ultérieurs (fin de spire, *proversum* et *retroversum*) ne sont pas connus.

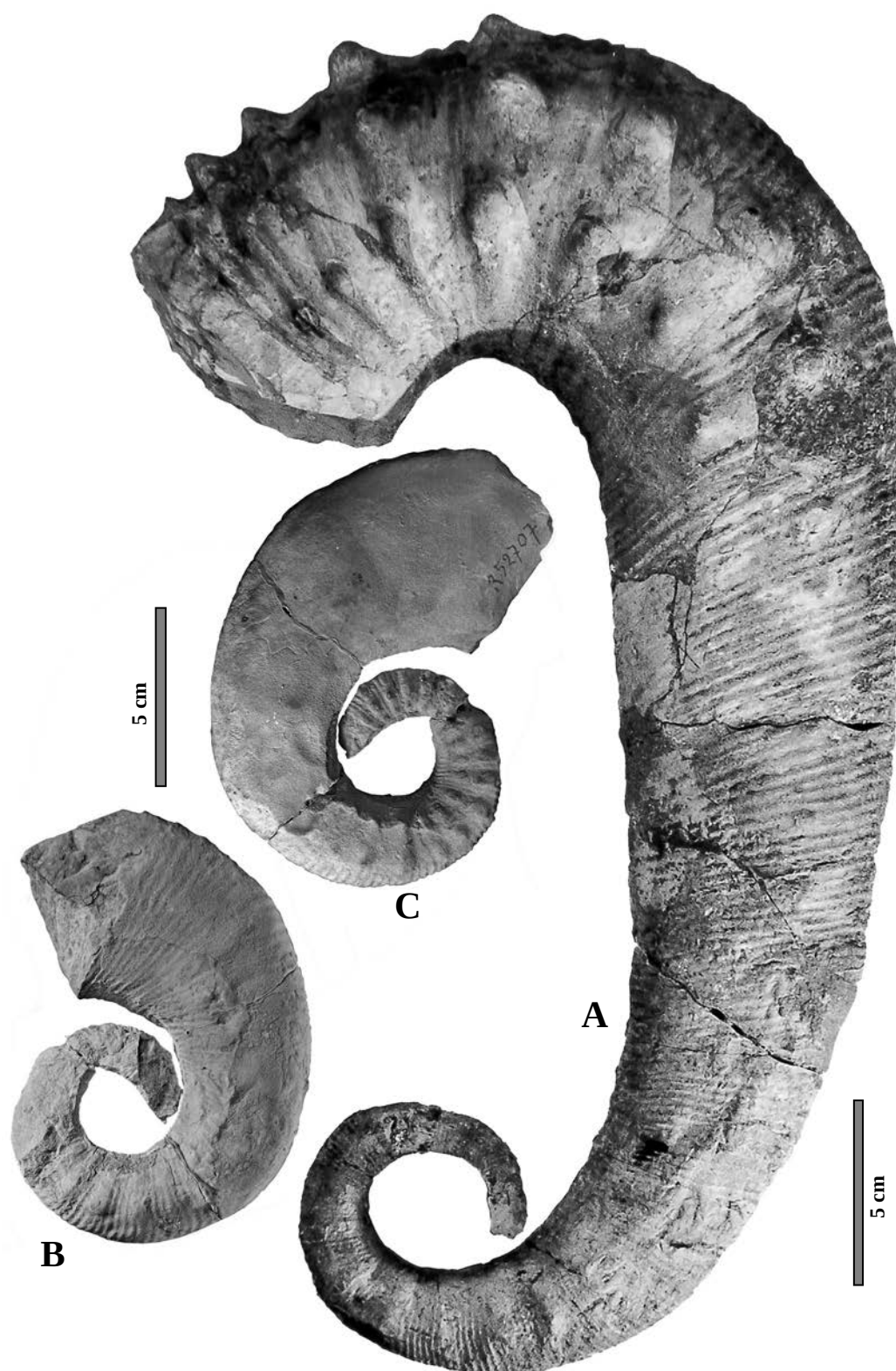


Figure 19 : A : *Sarkariceras thomeli* VERMEULEN, 2006, holotype, coll. Thomel (original de Thomel, 1964, pl. IX, fig. 2), « Aptien inférieur, la Combe Lambert », Angles (A.H.P.).
 B, C : ?*Sarkariceras kaliae* (SARKAR, 1955), holotype, MNHN.F.R52707, « Néocomien » de Castellane (A.H.P.).

Dans la Zone à *Gerhardtia sartousiana*, Sous-Zone à *Gerhardtia provincialis* se trouve « *Audouliceras* » *pericaudi* VERMEULEN & LAZARIN, 2007, attribué ici au genre *Jaubertites*. La spire du spécimen type n'est pas conservée, seul subsiste la fin de celle-ci qui fait transition avec le *proversum*. Cette partie de la coquille et la base du *proversum* montrent une ornementation semblable à ce que l'on peut observer chez *Jaubertites* : des côtes principales de faible relief ou plates avec des gros tubercules circulaires de faible relief, plats. La partie médiane de ces côtes montre un faible sillon radial, ces côtes résultant de la fusion de deux côtes intercalaires. Les doublets de côtes trituberculées caractéristiques de l'espèce apparaissent ensuite dans la moitié inférieure du *proversum*, tout d'abord discrets mais beaucoup plus forts en se rapprochant du *retroversum*. La crosse est ornée de grosses côtes auriculiformes, caractéristiques du genre *Audouliceras* THOMEL, 1964 (= *Jaubertites*, ce travail). Dans la Zone à *Gerhardtia sartousiana*, la base de la Sous-Zone à *Hemihoplites feraudianus* a livré un *Jaubertites* à spire relativement importante (*Jaubertites* sp. 1, Fig. 14) » montrant des côtes principales au stade « *jaubertites* » bien développé, régulièrement espacées, entre lesquelles se trouvent des côtes intercalaires inermes relativement nombreuses. La fin de la spire montre un changement progressif d'ornementation caractérisé par un affaiblissement des tubercules et des côtes principales de très faible relief. Dans les tours internes les côtes principales du stade « *jaubertites* » sont épaissies et surélevées, donnant à la région ventrale ce profil « à pans coupés » du type d'*Audouliceras audouli* ASTIER, 1851 (*supra*).

Dans la Zone à *Imerites giraudi*, *Jaubertites collignoni* SARKAR, 1955, se caractérise par une spire de taille plus réduite, résultant sans doute d'un resserrement des premiers tours. Le *proversum* montre une tuberculation évanescence dans sa partie inférieure qui disparaît totalement dans la partie supérieure.

La Zone à *Martelites sarasini* n'a livré que très peu de spécimens pouvant être considérés comme des *Jaubertites* et souvent beaucoup trop fragmentaires pour être étudiés à l'exception du *Jaubertites* sp. 2 (Fig. 18A) figuré dans ce travail.

Le genre *Jaubertites* est encore présent à la base de l'Aptien inférieur (Zone à *Deshayesites oganlensis*) comme l'atteste une spire collectée à la Combe Lambert, près d'Angles. La morphologie et l'ornementation de cette spire est très comparable à celle des taxons collectés dans le Barrémien supérieur (*Jaubertites* sp. 3, Fig. 18B).

Ces éléments nous autorisent à envisager avec prudence une hypothèse évolutive de *Jaubertites* :

Selon Vermeulen & Lazarin (2007, p. 47), l'origine du genre pourrait se trouver parmi les genres *Toxancyloceras* DELANOY, 2003, ou *Breskovskiceras* VERMEULEN & LAZARIN, 2007, dont la répartition stratigraphique se situe dans des niveaux plus bas du Barrémien supérieur (Zone à *Toxancyloceras vandenheckii*). Le nombre important de côtes principales tuberculées chez la forme la plus anciennement connue, *Jaubertites dubius* et la persistance de la trituberculation sur le *proversum* de « *Audouliceras* » *pericaudi* sont des éléments en faveur de cette hypothèse.

A la base de la Sous-Zone à *Hemihoplites feraudianus*, *Jaubertites* est représenté par des morphologies qui s'accordent avec les formes ancestrales supposées mais le stade « *jaubertites* » est maintenant fortement exprimé avec de gros tubercules qui donnent à la zone ventrale le profil typique en pans coupés. On peut raisonnablement penser que le type de *Jaubertites audouli* (ASTIER, 1851) pourrait se situer dans une population de la Sous-Zone à *Hemihoplites feraudianus*. En outre la tuberculation du *proversum* ne serait plus limitée qu'à la partie inférieure de celui-ci.

La population de la Zone à *Imerites giraudi*, principalement connue au travers de *J. collignoni*, montre un faible resserrement des tours de la spire qui a sans doute pour conséquence une diminution du nombre de côtes intercalaires, du moins dans les tours internes. Sur le *proversum*, la tuberculation est toujours limitée à la partie inférieure.

Les spécimens collectés dans la Sous-Zone à *Martelites sarasini* et dans la Zone à *Deshayesites oglanlensis* n'apportent que peu d'éléments. Le spécimen 28436 (*Jaubertites* sp. 2, Fig. 18A) récolté dans la Sous-Zone à *Martelites sarasini*, malgré sa conservation déféctueuse, montre que sur le *proversum*, les côtes tuberculées sont limitées à la base de celui-ci. Le stade « jaubertites », mal préservé semble constitué de côtes principales larges et d'un nombre très réduit de côtes intercalaires. De même le spécimen cur03 figuré dans Baudouin *et al.* (2012, p. 639, pl. XI, fig. 1), incomplet et de conservation médiocre, ne permet pas d'observer correctement l'ornementation de la spire et n'est attribuable qu'avec doute à *Jaubertites audouli*.

Dans la Zone à *Deshayesites oglanlensis* (*Jaubertites* sp. 3, Fig. 18B), le seul spécimen attestant de la présence de *Jaubertites* est une spire dont la morphologie et l'ornementation est assez similaire aux formes de la Zone à *Imerites Giraudi*.

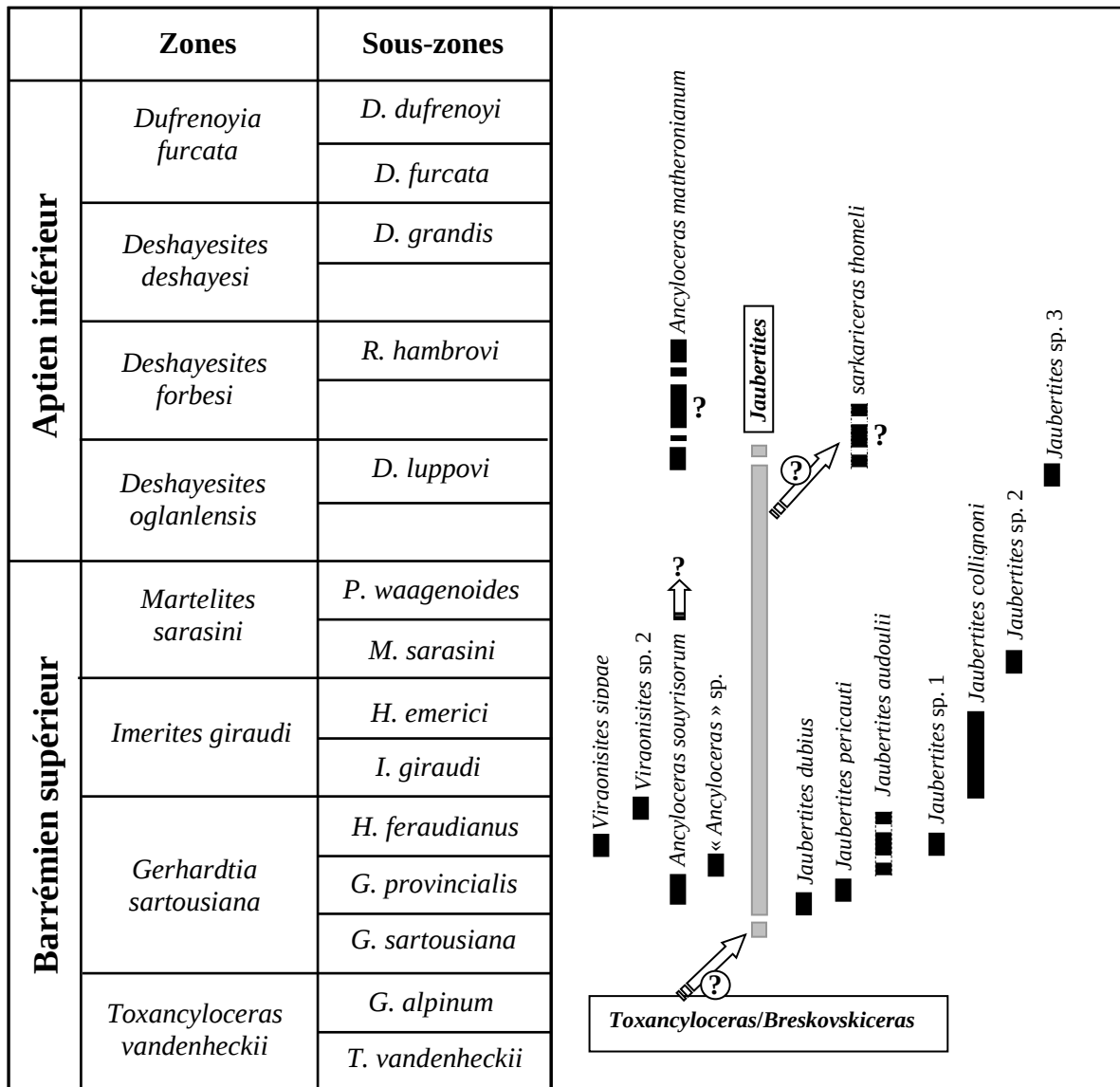


Tableau 2 : Répartition stratigraphique des espèces étudiées et/ou figurées dans le texte et leurs possibles relations phylétiques.

L'évolution de *Jaubertites* pourrait alors se résumer comme suit :

- 1 - apparition du stade « jaubertites » sur les spires des formes ancylocératiques comme *Toxancyloceras* ou *Breskovskiceras* ;
- 2 - perte plus ou moins progressive de la tuberculation dans la partie supérieure du *proversum* ;
- 3 - resserrement des tours de la spire entraînant une réduction de la taille de celle-ci.

Il est enfin possible d'envisager que *Sarkariceras thomeli* VERMEULEN, 2006, dérive de *Jaubertites* par disparition du stade « jaubertites ».

Ce schéma évolutif reste bien entendu encore hypothétique et il faudrait la récolte de nombreux spécimens assez bien conservés dans un cadre stratigraphique précis pour éventuellement le confirmer.

CONCLUSION

Les genres *Audouliceras* THOMEL, 1964, et *Jaubertites* SARKAR, 1954, ont depuis longtemps été l'objet de nombreuses controverses, nombre d'auteurs s'interrogeant sur l'éventuelle synonymie de ces deux unités génériques. Ces interrogations légitimes s'appuyaient sur les convergences ornementales des spires des deux genres dont les représentants étaient pour la plupart connus que par des spécimens très incomplets, en général par les spires. A cette difficulté s'ajoutait le manque d'information stratigraphique concernant les types conservés dans des collections anciennes. Les recherches menées depuis quelques décennies dans les dépôts du Crétacé inférieur vocontien (région d'Angles-Barrême-Castellane), associé à l'examen des spécimens types de la littérature, ont permis aujourd'hui de confirmer la synonymie des genres *Audouliceras* et *Jaubertites*, d'apporter des précisions sur l'identité de certaines espèces, leur position stratigraphique et d'entrevoir avec beaucoup de prudence les grandes lignes de l'évolution du genre *Jaubertites*.

Cette étude montre cependant clairement que la faune d'Ancyloceratidae du Barrémien supérieur, si l'on excepte la Zone à *Toxancyloceras vandenheckii*, est de fait encore mal connue, comme le démontre la mise en évidence du nouveau taxon *Virgonisites* gen. nov. dans la Sous-Zone à *Hemihoplites feraudianus* ou la présence dans la Zone à *Gerhardtia sartousiana* de formes pouvant s'intégrer dans le genre *Ancyloceras*. De même les relations phylétiques entre les différentes unités génériques de la famille des Ancyloceratidae GILL, 1871, dans le Barrémien supérieur sont le plus souvent encore difficiles à cerner.

Remerciements — Nous remercions A. Pictet (Musée Cantonal de Géologie, Lausanne), J.-M. Pacaud (Museum national d'Histoire naturelle, Paris), W. J. Kennedy (University Museum, Oxford), J.-L. Pelissier et J. Migliore (Musée Départemental du Var, Toulon), O. Gerriet et J. Defay (Musée d'Histoire naturelle de Nice) pour leurs aides diverses.

Référence bibliographie

ARKADIEV V. V. (2018) - Catalogue of the collection to the E. I. Eichwald's monograph by "Lethaea Rossica ou Paléontologie de la Russie", 1865-1868 (ammonites). *LEMA Publishing House* : 168 p.

ARKELL W. J., KUMMEL B. & WRIGHT C. W. (1957) - Mesozoic Ammonoidea. In : MOORE R. C., ed., *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part L, Mollusca 4, Cephalopoda, Ammonoidea. Geological Society of America & University of Kansas Press, New York & Lawrence* : p. 80-437.

ARNAUD H., ARNAUD-VANNEAU A., BLANC-ALETRU M.-C., ADATTE T., ARGOT M., DELANOY G., THIEULOY J.-P., VERMEULEN J., VIRGONE A., VIRLOUVET B. & WERMEILLE S. (1998) - Répartition stratigraphique des orbitolinidés de la plate-forme urgonienne subalpine et jurassienne (SE de la France). *Géologie Alpine*, 74 : p. 3-89.

- ASTIER J. E. (1851) - Catalogue descriptif des *Ancyloceras* appartenant à l'étage Néocomien d'Escagnolles et des Basses-Alpes. *Annales de la Société Nationale d'Agriculture, d'Histoire Naturelle et des Arts Utiles de Lyon*, 3(2) : p. 435-456.
- AVRAM E. (1976) - Nouvelles ammonites hétéromorphes bédouliennes du couloir de la Dimbovicioara. *Mémoires de l'Institut de Géologie et de Géophysique*, Bucarest, 24 : p. 75-82.
- BARABOSHKIN E. J. & MIKHAILOVA I. A. (2002) - New Stratigraphic Scheme of the Lower Aptian in the Volga River Middle Courses. *Stratigraphy and Geological Correlation*, 10(6) : p. 603-626.
- BASSE E. (1952) - Ammonoidea. In : PIVETEAU J. (Ed.), *Traité de Paléontologie*, vol. 2. Masson, Paris : p. 581-688.
- BAUDOUIN C., DELANOY G., BOSELLI P., BERT D. & BOSELLI M. (2012) - Les faunes d'ammonites de la sous-zone à Sarasini (Barrémien supérieur) dans les Baronnies (Drôme, France). *Revue de Paléobiologie*, Genève, 31(2) : p. 601-677.
- BERT D., BERSAC S., JUAREZ-RUIZ J. & HUGHES Z. (2018) - Size reduction and ornamental oscillation within a Barremian lineage of giant heteromorphic ammonites (Early Cretaceous, northwestern Tethyan margin). *Cretaceous Research*, 88 : p. 173-186.
- BRONN H. G. (1852) - Lethaea geognostica oder Abbildung und Beschreibung der für die Gebirgs-Formationen bezeichnendsten Versteinerungen. Zweiter Band. 3. Meso-Lethaea : V. Theil : Kreide-Periode. Cephalopoda Tetrabranchia. E. Schweizerbart'sche Verlagshandlung und Druckerei, Stuttgart : p. 316-337.
- BUSNARDO R. (1984) - Ammonites in Chapitre Crétacé inférieur. Synthèse géologique du Sud-Est de la France. *Mém. BRGM*, 125 : p. 292-294.
- CASEY R. (1960) - A monograph of the Ammonoidea of the Lower Greensand 1. *Palaeontographical Society* : p. 1-44.
- CASEY R. (1980) - A monograph of the Ammonoidea of the Lower Greensand 9. *Palaeontographical Society* : p. 633-660.
- CHENU J. (1859) - Manuel de Conchyliologie et de Paléontologie conchyliologique. Tome premier. *Librairie Victor Masson*, Paris : 508 p.
- CONTE G. (1989) - Fossiles du plateau d'Albion. *Les Alpes de Lumière*, 99 : 72 p.
- CRICK G. CH. (1898) - On the muscular attachment of the animal to its shell in some fossil cephalopoda (Ammonoidea). *The Transactions of the Linnean Society of London*, Second Series Zoology, 7(4) : p. 71-113.
- DACQUÉ E. (1942) - Wirbellose der Kreide. In : GURICH G. (Ed.), 8. Lieferung. Leitfossilien, Berlin-Zehlendorf (Borntraeger) : p. 1-102.
- DELANOY G. (1992) - Les ammonites du Barrémien supérieur de Saint-Laurent de l'Escarene (Alpes-Maritimes, sud-est de la France). *Annales du Museum d'Histoire Naturelle de Nice*, 9 : 148 p.

- DELANOY G. (1994) - Les zones à Feraudianus, Giraudi et Sarasini du Barrémien supérieur de la région stratotypique d'Angles-Barrême-Castellane (Sud-Est de la France). *Géologie Alpine*, Mémoire HS n° 20 : p. 279-319.
- DELANOY G. (1995) - About some significant ammonites from the Lower Aptian (Bedoulian) of the Angles-Barrême area (South-East France). *Memorie descrittive della Carta Geologica d'Italia*, 51 : p. 65-101.
- DELANOY G. (1998) - 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). *Annales du Museum d'Histoire Naturelle de Nice*, 12 : 270 p.
- DELANOY G. (2003) - *Toxancyloceras* gen. nov. (Ammonoidea, Ancyloceratina) un nouveau genre du Barrémien supérieur. *Annales du Museum d'Histoire Naturelle de Nice*, 18 : p. 1-19.
- DRUSHCHITS V. V. (1960) - Ammonites. In : DRUSHCHITS V. V. & KUDRIAVTSEV M. P. (Eds.), Atlas of the Lower Cretaceous faunas of the northern Caucasus and the Crimea. *Vsesoyuznyi Nauchno-Issledovatel'skii Institut Prirodnykh Gasov*, Moskva : p. 249-355.
- FISCHER J.-C. (1980) - Fossiles de France. *Masson*, Paris : 444 p.
- FRAU C., DELANOY G. & HOURQUEIG E. (2015) - Le genre *Macroscaphites* MEEK, 1876 (Ammonoidea) dans l'Aptien inférieur de Cassis-La Bédoule (Bouches-du-Rhône, France). Proposition d'un nouveau schéma zonal pour la série stratotypique. *Revue de Paléobiologie*, Genève, 34(1) : p. 45-57.
- FRAU C., DELANOY G. & BAUDOUIN C. (2023) - A new insight into the lower Aptian Roloboceratinae CASEY, 1961 (Douvilleiceratidae, Ammonoidea) from southern France *STRATA*, série 2e, 59 : p. 1-21.
- GAUTHIER H. avec la collaboration de BUSNARDO R., COMBEMOREL R., DELANOY G., FISCHER J.-C., GUERIN-FRANIATTE S., JOLY B., KENNEDY W. J., SORNAY J. & TINTANT H. (2006) - Publication dirigée par FISCHER J.-C. Première Partie - Révision critique de la Paléontologie française d'Alcide d'Orbigny, volume IV. Céphalopodes crétacés. *Backhuys Publishers*, Leiden, Pays-Bas : 292 p.
- GOUVERNET C., GUIEU G. & ROUSSET C. (1971) - Provence. Guides géologiques Régionaux. *Masson* : 229 p.
- GÜMBEL K. W. VON (1888) - Geologie von Bayern. Erster Theil : Grundzüge der Geologie. *Kassel* : 1144 p.
- HAUG E. (1889) - Beitrag zur Kenntniss der oberneocomen Ammonitenfauna der Puezalpe bei Corvara (Südtirol). *Beiträge zur Paläontologie Österreich-Ungarns und des Orients*, 7 : p. 193-231.
- HOEDEMAEKER PH. J. & BEMMEL J. VAN (1996) - Ammonieten, een zee van verscheidenheid. *GEA*, 29(1) : p. 1-36.
- HYATT A. (1900) - Cephalopoda. In : ZITTEL K. A. VON, Textbook of Palaeontology, English ed., translated and edited by C. R. Eastman. *Macmillan and co.*, London & New York : p. 502-592.
- KAKABADZE M. V. (1978) - On the systematic and stratigraphical significance of the genera *Pseudocrioceras* SPATH, *Audouliceras* THOMEL and *Kutatissites* KAKABADZE. *Annales du Museum d'Histoire naturelle de Nice*, 4(34) : p. 1-9.

- KAKABADZE M. V. & HOEDEMAEKER PH. J. (2004) - Heteromorphic ammonites from the Barremian and Aptian strata of Colombia. *Scripta Geologica*, 128 : p. 39-182.
- KEMPER E. (1966) - Beobachtungen an Unterkreide-Ammoniten im deutsch-holländischen Grenzgebiet zwischen Rheine, Bentheim und Winterswijk. *Grondboor en Hamer* (5) : p. 224-228; (6) : p. 256-258.
- KEMPER E. (1995) - Die Entfaltung der Ammoniten und die Meeresverbindungen im borealen Unter- und Mittel-Apt. *Geologisches Jahrbuch Reihe A*, 141 : p. 171-199.
- KHALILOV A. G. (1988) - Nautiloids and ammonites. In : ALIZADE A. A. (Ed.), Cretaceous fauna of Azerbaydzhan : p. 330-389.
- KILIAN W. (1910) - Erste Abteilung: Unterkreide (Palaeocretacicum). Lieferung 2: Das bathyale Palaeocretacicum im südöstlichen Frankreich; Valendis-Stufe; Hauterive-Stufe; Barreme-Stufe; Apt-Stufe. In: FRECH F., Lethaea Geognostica. II. Das Mesozoicum, Band 3 (Kreide) (1907-1913). *Schweizerbart*, Stuttgart : p. 169-288.
- KLEIN J., BUSNARDO R., COMPANY M., DELANOY G., KAKABADZE M., REBOULET S., ROPOLO P., VAŠÍČEK Z. & VERMEULEN J. (2007) - Fossilium Catalogus I: Animalia pars 144. Lower Cretaceous Ammonites III: Bochianitoidea, Protancyloceratoidea, Ancyloceratoidea, Ptychoceratoidea. *Backhuys Publishers*, Leiden : 381 p.
- KLINGER H. C. & KENNEDY W. J. (1977) - Cretaceous faunas from Zululand, South Africa, and southern Mozambique, the Aptian Ancyloceratidae (Ammonoidea). *Annals of the South African Museum*, 73(9) : p. 215-359.
- KOENEN A. VON (1904) - Über die untere Kreide Helgolands und ihre Ammonitiden. *Abhandlungen der Königlichen Gesellschaft der Wissenschaften zu Göttingen. Mathematisch-Physikalische Klasse*. Neue Folge, 3(2) : p. 1-62.
- KOTETISHVILI E. (1970) - Stratigraphy and fauna of the colchiditic and adjacent horizons of Western Georgia. *Akademiya Nauk Gruzinskoi SSR. Trudy Geologicheskogo Instituta*, 25 : 115 p.
- LUKENEDER A. & ASPMAIR CH. (2006) - Stratigraphic implications of a new Lower Cretaceous ammonoid fauna from the Puez area (Valanginian - Aptian, Dolomites, Southern Alps, Italy). *Geo.Alp*, 3 : p. 55-83.
- LUPPOV N. P. & DRUSHCHITS V. V. (1958) - Mollusca-Cephalopoda II. Ammonoidea (ceratites and ammonites) and Endocochlia. In : ORLOV Y. A. (Ed.), Fundamentals of Paleontology, vol. 6. *Gosudarstvennoe Nauchno-tekhicheskoe Izdatel'stvo Literatury po Geologii i Okhrane Nedr*, Moskva : 360 p.
- MIKHAILOVA I. A. & BARABOSHKIN E. J. (2002) - *Volgoceratoides* and *Koenenicerias* - New Small-Size Lower Aptian Heteromorphs from the Ulijanovsk Region (Russian Platform). *Abhandlungen der Geologischen Bundesanstalt*, 57 : p. 539-553.
- MOULLADE M., MASSE J.-P., TRONCHETTI G., KUHN W., ROPOLO P., BERGEN J. A., MASURE E. & RENARD M. (1998) - Le stratotype historique de l'Aptien inférieur (Région de Cassis-La Bédoule) : Synthèse stratigraphique. *Géologie Méditerranéenne*, 25(3/4) : p. 289-298.

- MÜLLER A. (1981) - Lehrbuch der Paläozoologie Band II: Invertebraten Teil 2: Mollusca 2 - Arthropoda 1. Jena : 550 p.
- MURPHY M. A. (1975) - Paleontology and stratigraphy of the lower Chickabally mudstone (Barremian-Aptian) in the Ono Quadrangle, northern California. *University of California Publications in Geological Sciences*, 113 : 52 p.
- OOSTER W. A. (1860) - Catalogue des Céphalopodes fossiles des Alpes suisses. Couches Crétacées. La description et les figures des espèces remarquables. V^{ème} Partie : Céphalopodes tentaculifères, Ammonitides. *Nouveaux Mémoires de la Société helvétique des sciences naturelles* : p. 1-100.
- ORBIGNY A. D' (1840-1842) - Paléontologie française, Description zoologique et géologique de tous les animaux mollusques et rayonnés fossiles de France. Terrains Crétacés, Vol. I. Céphalopodes. *Arthus-Bertrand* ; d'Orbigny : 662 p.
- ORBIGNY A. D' (1849) - Cours élémentaire de paléontologie et de géologie stratigraphiques, vol. I. *Masson*, Paris : 382 p.
- PACAUD J.-M. (2022) - Nomenclatural remarks. In : KLEIN J. : On the revision by Gauthier *et al.* (2006) of d'Orbigny's Paléontologie française volume IV. Note 7: Bochianitoidea, Ancyloceratoidea, Ptychoceratoidea, Fossilium Catalogus I: Animalia. Pars 144. Lower Cretaceous Ammonites III: Bochianitoidea, Protancyloceratoidea, Ancyloceratoidea, Ptychoceratoidea (2007). *Backhuys Publishers, Margraf Publishers*, Leiden, p. 1-16.
- PAVLOW A. P. (1890) - Néocomien des montagnes de Worobiewo. *Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou* (nouvelle série) 4(2) : p. 173-186.
- PETKOVIC K. V. & MARKOVIC B. (1951) - La faune des Céphalopodes de l'Hauterivien et du Barrémien des couches argilo-marneuses de Strazevica. *Annales géologiques de la Péninsule Balkanique*, 19 : p. 19-44.
- PICTET F. J. (1854) - Traité de Paléontologie. Tome deuxième, 5^e famille - Ammonitides. Seconde édition. *J.-B. Baillière*, Paris : p. 654-716.
- QUENSTEDT F. A. VON. (1845-1849) - Petrefactenkunde Deutschlands. Erste Abtheilung. Erster Band. Cephalopoden. *L. F. Fues*, Tübingen : 580 p.
- QUENSTEDT F. A. VON. (1885) - Handbuch der Petrefaktenkunde. Dritte umgearbeitete und vermehrte Auflage. *Verlag der H. Laupp'schen Buchhandlung*, Tübingen : 1239 p.
- REBOULET S., SZIVES O., AGUIRRE-URRETA B., BARRAGÁN R., COMPANY M., FRAU C., KAKABADZE M. V., KLEIN J., MORENO-BEDMAR J. A., LUKENEDER A., PICTET A., PLOCH I., RAISOSSADAT S. N., VAŠIČEK Z., BARABOSHKIN E. J. & MITTA V. V. (2018) - Report on the 6th International Meeting of the IUGS Lower Cretaceous Ammonite Working Group, the Kilian Group (Vienna, Austria, 20th August 2017). *Cretaceous Research*, 91 : p. 100-110.
- ROCH E. (1927) - Étude stratigraphique et paléontologique de l'Aptien inférieur de la Bédoule (près Cassis) (Bouches-du-Rhône). *Mémoires de la Société géologique de France*, 4(8) : 37 p.
- ROMAN F. (1938) - Les ammonites jurassiques et crétacées. Essai de genera. *Masson et Cie*, Editeurs, Paris : 554 p.

- ROPOLO P., SALOMON M. & GONNET R. (1998) - Les ammonites hétéromorphes du Crétacé inférieur. *Minéraux & Fossiles* : p. 5-17.
- SARKAR S. S. (1954) - Some new genera of uncoiled ammonites from Lower Cretaceous. *Science and Culture*, 19(12) : p. 618-620.
- SARKAR S. S. (1955) - Révision des ammonites déroulées du Crétacé inférieur du sud-est de la France. *Mémoires de la Société géologique de France*, série 5(34), mémoire 72 : p. 1-176.
- SAZONOVA J. G. (1958) - Lower Cretaceous sediments of the Central Russian Platform. In : FLEROVOI O. V., Mesozoic and Tertiary sediments of the Central Russian Platform : p. 31-136.
- STENSHIN I. M., SHUMILKIN I. A. & USPENSKY G. N. (2014) - New Ancyloceratidae (Ammonoidea) from the Aptian of the Ulyanovsk Region, Middle Volga. *Paleontological Journal*, 48(4) : p. 389-395.
- 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. *Mémoires de la Société géologique de France*, nouvelle série 43(2), mémoire 101 : 80 p.
- THOMEL G. (1980) - Ammonites. *Editions Serre*, Nice : 227 p.
- VERMEULEN J. (2006) - Nouvelle classification à fondement phylogénétique des ammonites hétéromorphes du Crétacé inférieur. *Annales du Muséum d'Histoire Naturelle de Nice*, 21 : p. 137-178.
- VERMEULEN J. & BULOT L. G. (2007) - Données nouvelles sur la classification phylogénétique des ammonites du Crétacé inférieur. *Annales du Muséum d'Histoire Naturelle de Nice*, 22 : p. 101-112.
- VERMEULEN J. & LAZARIN P. (2007) - Nouvelles données sur les Ancyloceratoidea GILL, 1871 (Ancyloceratina WIEDMANN, 1966 emend VERMEULEN, 2005) du Barrémien supérieur et de l'Aptien inférieur. *Annales du Muséum d'Histoire Naturelle de Nice*, 22 : p. 27-86.
- VERMEULEN J., LEPINAY P. & MASCARELLI E. (2011) - *Lazarinicerias rouvieri* sp. nov. et *Berthoucerias leroi* sp. nov. deux ammonites particulières du Barrémien supérieur du sud-est de la France. *Annales du Muséum d'Histoire Naturelle de Nice*, 26 : p. 95-106.
- VERMEULEN J., DAMAIS L. & LEPINAY P. (2015) - Nouvelles données sur le genre *Breskovskicerias* VERMEULEN & LAZARIN, 2007 et sur son espèce-type. *Annales du Muséum d'Histoire Naturelle de Nice*, 30 : p. 13-28.
- WRIGHT T. (1880) - Modern classification of the Ammonitidae. In : Monograph on the Lias Ammonites of the British Islands. *Palaeontographical Society*, London : p. 219-262.
- WRIGHT C. W., CALLOMON J. H. & HOWARTH M. K. (1996) - Cretaceous Ammonoidea. Treatise on Invertebrate Paleontology. Part L, Mollusca 4 Revised. *The Geological Society of America & The University of Kansas*, Boulder, Colorado & Lawrence, Kansas : 362 p.
- YENNE K. A. (1949) - *Pedioceras*, a synonym of *Crioceras* (*Pseudocrioceras*). *Journal of Paleontology*, 23(6) : p. 623-624.