

Nouvelles données sur l'évolution et la classification de la sous-famille des Paraspiticeratinæ VERMEULEN, 2009 (Ancyloceratinæ, Ancyloceratoidea, Emericiceratidae)

New data on the evolution and on the classification of the subfamily Paraspiticeratinæ VERMEULEN, 2009 (Ancyloceratinæ, Ancyloceratoidea, Emericiceratidae)

JEAN VERMEULEN¹, PIERRE LAZARIN², LUCIEN LEROY³ & EMILE MASCARELLI⁴

Résumé — En fonction de l'évolution des espèces de la sous-famille des Paraspiticeratinæ VERMEULEN, 2009 sont créés les genres *Lepinayceras* gen. nov. et *Blascoceras* gen. nov. dont les espèces représentatives n'ont été récoltées que dans l'Hauterivien supérieur.

Les espèces décrites, *Lepinayceras sandovali* sp. nov., espèce-type, *Lepinayceras rouxelae* sp. nov., *Lepinayceras chamateuilensis* sp. nov. et *Lepinayceras precrassispinum* (ROCH, 1930), sont classées dans le genre *Lepinayceras* gen. nov. qui regroupe les espèces les plus anciennes de la sous-famille des Paraspiticeratinæ VERMEULEN, 2009. *Lepinayceras groeberi* (AGUIRRE-URRETA, 1993) espèce d'Argentine, est classée dans ce genre avec un statut d'espèce périphérique.

Les espèces décrites, *Blascoceras nodulosum* (CATULLO, 1848), espèce-type et *Blascoceras laevis* (FALLOT & TERMIER, 1923) sont classées dans le genre *Blascoceras* gen. nov., et *Blascoceras voironensis* (PICTET & LORIOL, 1858) est une espèce périphérique.

Mots-clés — Mots clés : Ancyloceratinæ, Ancyloceratoidea, Emericiceratidae, Paraspiticeratinæ, Hauterivien supérieur.

Abstract — According to the evolution of the species of the subfamily Paraspiticeratinæ VERMEULEN, 2009, the genera *Lepinayceras* gen. nov. and *Blascoceras* gen. nov. are created; their representative species were collected only in Upper Hauterivian.

In the genus *Lepinayceras* gen. nov., which gathers the oldest species of the subfamily Paraspiticeratinæ VERMEULEN, 2009, the described species *Lepinayceras sandovali* sp. nov., type species, *Lepinayceras rouxelae* sp. nov., *Lepinayceras chamateuilensis* sp. nov. and *Lepinayceras precrassispinum* (ROCH, 1930) are classified. *Lepinayceras groeberi* (AGUIRRE-URRETA, 1993), an Argentinian species, is classified in this genus with a peripheral status.

In the genus *Blascoceras* gen. nov. are classified the described species, *Blascoceras nodulosum* (CATULLO, 1848), type species and *Blascoceras laevis* (FALLOT & TERMIER, 1923); *Blascoceras voironensis* (PICTET & LORIOL, 1858) is a peripheral species.

Key-words — Ancyloceratinæ, Ancyloceratoidea, Emericiceratidae, Paraspiticeratinæ, Upper Hauterivian.

INTRODUCTION

Le genre *Paraspiticeras* KILIAN, 1910 est resté, depuis maintenant plus d'un siècle, le seul genre utilisé pour classer l'ensemble des populations à coquille sub-globuleuse et à tours en contact qui se répartissent de l'Hauterivien supérieur au Barrémien inférieur et dont l'origine ancestrale se situe dans les Emericiceratinæ VERMEULEN, 2004. Les spécimens récoltés banc par banc on montré que les morphologies des différentes espèces distinguées se modifient avec le temps et que ces changements traduisent des processus évolutifs différents qu'il est possible de distinguer au rang générique. Le but de ce travail est donc de décrire les nouveaux taxa, de rangs spécifique et générique, qui permettent de mieux comprendre l'évolution et la classification des espèces de la sous-famille des Paraspiticeratinæ VERMEULEN, 2009.

¹ Grand rue, 04330 Barrême, France.

² 04170 Moriez, France.

³ Taloire, 04120 Castellane, France.

⁴ 9 rue Jeanne Jugan, 06130 Grasse, France

ÉTUDE SYSTÉMATIQUE

Ordre Ammonitida ZITTEL, 1884

Sous-Ordre Ancyloceratina WIEDMANN, 1966 *emend.* VERMEULEN, 2005

Super-Famille-type : Ancyloceratoidea GILL, 1871 *nom. transl.* WRIGHT, 1957

Les super-familles classées dans les Ancyloceratina WIEDMANN, 1966 *emend.* VERMEULEN, 2005 sont (Vermeulen, 2006), les Ancyloceratoidea GILL, 1871 *nom. transl.* WRIGHT, 1957, les Deshayesitoidea STOYANOW, 1949 *nom. transl.* WIEDMANN, 1966 et les Douvilleiceratoidea PARONA & BONARELLI, 1897.

Super-Famille Ancyloceratoidea GILL, 1871

Les familles classées dans les Ancyloceratoidea GILL, 1871 sont les Crioceratitidae GILL, 1871 *nom. correct.* WRIGHT, 1952, les Emericiceratidae VERMEULEN, 2004, les Acrioceratidae VERMEULEN, 2004, les Ancyloceratidae GILL, 1871, les Pedioceratidae HYATT, 1900 et les Hemihoplitidae SPATH, 1924.

Famille Emericiceratidae VERMEULEN, 2004

Genre-type : *Emericiceras* SARKAR, 1954.

La famille des Emericiceratidae VERMEULEN, 2004 est divisée en deux sous-familles :

- les Emericiceratinæ VERMEULEN, 2004 *nom. transl.* qui comprennent des espèces à coquilles toujours déroulées et dont le genre-type est *Emericiceras* SARKAR, 1954 ;
- les Paraspiticeratinæ VERMEULEN, 2009, dont le genre-type est *Paraspiticeras* KILIAN, 1910 et qui comprennent des espèces à coquilles évolutes dont les tours sont généralement en contact.

Remarques : Kakabadzé et Hoedemaeker (2010, p. 6) ont récemment considéré non nécessaire la famille des Emericiceratidae VERMEULEN, 2004 sans argumentation scientifique. Nous réfutons cette affirmation dans l'attente d'arguments précis.

Ces auteurs ont aussi proposé une synonymie majeure du genre *Emericiceras* SARKAR, 1954 sur le genre *Davouxiceras* VERMEULEN, 2004.

Indépendamment du fait que ces auteurs utilisent un mode de classification non phylogénétique et qu'ils ne semblent pas connaître l'extension stratigraphique de certains taxa concernés, ces propositions ne peuvent être suivies à cause des faits suivants :

- l'extension stratigraphique de la famille des Crioceratitidae VERMEULEN, 2004 débute au Valanginien terminal (Reboulet, 1996) et elle prend fin, avec la disparition des Crioceratitidae pseudothurmanniformes, au sommet de l'Hauterivien terminal, dans la partie inférieure de la Zone à *Pseudothurmannia angulicostata*, espèce-index conçue selon la compréhension spécifique de Vermeulen *et al.* (2009).

- l'extension stratigraphique de la famille des Emericiceratidae VERMEULEN, 2004 débute avec l'apparition du genre *Davouxiceras* VERMEULEN, 2004, qui apparaît, selon Ropolo et Salomon (1992, p. 195), dès l'Hauterivien inférieur, dans la Zone à *Acanthodiscus radiatus*, avec des espèces à coquilles déroulées plan spiralées, et les premiers représentants du genre *Emericiceras* SARKAR, 1954 apparaissent dans l'Hauterivien supérieur, dans la Zone à *Subsaynella sayni*. Cette famille disparaît avec l'extinction du genre *Paraspiticeras* KILIAN, 1910, dans le Barrémien inférieur, dans la Zone à *Kotetishvilia compressissima*, Sous-Zone à *Kotetishvilia compressissima*.

- Le genre *Davouxiceras* VERMEULEN, 2004 est bien le genre souche du genre *Emericiceras* SARKAR, 1954 mais il perdure jusque dans la Zone à *Balearites balearis*, bien après l'apparition des populations primitives du genre *Emericiceras* SARKAR, 1954. Ces deux genres correspondent donc à deux lignées génériques distinctes dont les histoires évolutives sont différentes et dont les ornements sont bien différents et facilement différenciables. La mise en synonymie de ces deux genres ne

correspond donc pas à une démarche acceptable dans une classification, qu'elle soit à fondement phylogénétique ou à fondement stratophénétique.

- L'argumentation (Kakabadzé et Hoedemaeker, 2010, p. 6) selon laquelle l'un de nous (Vermeulen, 2004 ; 2005 ; 2006) a ignoré le dimorphisme sexuel et les variations intra-spécifiques et intra-génériques couvre un domaine de réflexions et d'hypothèses très vaste, qui dépasserait le cadre de ce travail. Des réponses seront apportées dans des publications en préparation.

Origine et devenir : la famille des Emericiceratidae VERMEULEN, 2004 est issue de la famille des Crioceratitidae GILL, 1871 ; elle est à l'origine des Ancyloceratidae GILL, 1871 et des Hemihoplitiidae SPATH, 1924.

Sous-famille Paraspiticeratinæ VERMEULEN, 2009

Genre-type : *Paraspiticeras* KILIAN, 1910.

Critères distinctifs : les Paraspiticeratinæ VERMEULEN, 2009 se distinguent des Emericiceratinæ VERMEULEN, 2004 *nom. transl.* VERMEULEN, 2009, à coquilles toujours déroulées, par leurs espèces à coquilles évolutes, plan-spiralées, dont les tours sont généralement en contact. La section transversale des tours des Paraspiticeratinæ VERMEULEN, 2009 est très souvent plus large que haute, sauf parfois au stade adulte tardif, contrairement à celle des Emericiceratinæ VERMEULEN, 2004 qui ont le plus souvent une section transversale des tours subcirculaire ou plus haute que large.

Ces deux sous-familles, dont les plus anciens représentants ont été récoltés dans l'Hauterivien supérieur, se distinguent aussi par leurs répartitions stratigraphiques différentes ; les Emericiceratinæ VERMEULEN, 2004 *nom. transl.* VERMEULEN, 2009 apparaissent dans la Zone à *Subsaynella sayni* et disparaissent dans la partie supérieure de la Zone à *Nicklesia pulchella* et les Paraspiticeratinæ VERMEULEN, 2009 apparaissent dans la Zone à *Plesiospitiidiscus ligatus* et disparaissent dans la Zone à *Kotetishvilia compressissima*.

Contenu générique : l'évolution des Paraspiticeratinæ VERMEULEN, 2009 permet de distinguer trois genres :

- le genre *Lepinayceras* gen. nov. qui regroupe les espèces primitives qui possèdent un stade ontogénétique bituberculé plus ou moins développé, qui peut parfois précéder un stade ontogénétique trituberculé, souvent peu développé, ou absent, témoin de l'ornementation ancestrale ;
- le genre *Blascoceras* gen. nov. dont les espèces perdent leur bituberculation pour réaliser une monotuberculation latérale, souvent très vigoureuse, associée à un effacement souvent très marqué de la costulation ;
- le genre *Paraspiticeras* KILIAN, 1910 qui regroupe les espèces les plus récentes, chez lesquelles la costulation reste bien exprimée et dont la tuberculation, ténue à robuste, ne se manifeste le plus souvent qu'au stade juvénile et parfois au stade éphébétique.

Genre *Lepinayceras* gen. nov.

Espèce-type : nous désignons *Lepinayceras sandovali* sp. nov. comme espèce-type du genre *Lepinayceras* gen. nov.

Dénomination : ce genre est dédié à Patrick Lepinay de Montpellier, Hérault, membre du Groupe d'Etude des Ammonites du Crétacé Inférieur.

Diagnose : genre constitué d'espèces hauteriviennes à enroulement évolué et à section transversale des tours moins haute que large à plus haute que large. Les côtes se différencient en côtes principales et en côtes intercalaires, de direction rétroverse à radiale. Les tours juvéniles ont des côtes principales bituberculées chez les espèces les plus anciennes. Chez les espèces les plus récentes, les tours juvéniles ont des côtes principales monotuberculées auxquelles succèdent, au stade éphébétique, des côtes bituberculées puis, au stade adulte, certaines espèces expriment une trituberculation plus ou moins marquée des côtes principales. Chez d'autres espèces, la bituberculation des côtes principales

perdure au stade adulte. Le stade adulte tardif est très mal connu mais une disparition de la tuberculation et une diminution de la largeur et de la vigueur des côtes principales s'observent parfois sur des spécimens suffisamment âgés. Les côtes intercalaires sont peu nombreuses, parfois absentes et, le plus souvent, moins longues moins vigoureuses et moins larges que les côtes principales.

Sur les spécimens où elle est observable, la ligne de suture possède un lobe siphonal large et profond, échancré en son milieu par une selle siphonale sub-rectangulaire, une première selle latérale assez élevée, fortement échancrée en son milieu mais assez peu découpée et un lobe latéral trifide, large dans sa partie supérieure et dont les trois terminaisons sont étroites.

Contenu spécifique : dans le genre *Lepinayceras* gen. nov. sont classées les espèces *Lepinayceras sandovali* sp. nov., espèce-type, *Lepinayceras rouxelae* sp. nov., *Lepinayceras chameauilensis* sp. nov., *Lepinayceras precrassispinum* (ROCH, 1930) et *Lepinayceras groeberi* (AGUIRRE-URRETA, 1993) est une espèce de statut périphérique.

Origine et devenir : une des tendances évolutives majeures exprimée chez le genre *Lepinayceras* gen. nov. consiste en la perte de la trituberculation ancestrale des côtes principales des *Emericiceratinae* primitifs. Cette évolution est révélée par l'ornementation juvénile de *Lepinayceras rouxelae* sp. nov. qui a été récoltée dans la partie moyenne de la Zone à *Plesiospitidiscus ligatus* et qui possède un stade juvénile à côtes principales bituberculées. Ce type ornemental juvénile se situe, sur les plans morphologique et stratigraphique, entre celui des côtes principales trituberculées des tours juvéniles des *Emericiceras* primitifs et celui des côtes principales monotuberculées des tours juvéniles des espèces plus récentes du genre *Lepinayceras* gen. nov., comme *Lepinayceras sandovali* sp. nov., *Lepinayceras chameauilensis* sp. nov. et *Lepinayceras precrassispinum* (ROCH, 1930).

Le genre primitif des *Paraspiticeratinæ* VERMEULEN, 2009, *Lepinayceras* gen. nov., est donc issu du genre *Emericiceras* SARKAR, 1954 ; il est à l'origine des genres co-familiaux *Blascoceras* gen. nov. et *Paraspiticeras* KILIAN, 1910.

Répartition stratigraphique : les espèces qui sont classées dans le genre *Lepinayceras* gen. nov. se répartissent dans l'Hauterivien supérieur, de la Zone à *Plesiospitidiscus ligatus* à la Zone à *Pseudothurmannia angulicostata*.

Affinités et différences : les espèces du genre *Lepinayceras* gen. nov. se rapprochent de celles du genre *Blascoceras* gen. nov. par leur enroulement évolutive, par leur section transversale des tours souvent plus large que haute, par leurs stades juvéniles le plus souvent à côtes principales à tubercules latéraux vigoureux ; elles en diffèrent le plus souvent par l'existence d'un plus grand nombre de stades ontogénétiques, par la présence de côtes principales bituberculées à l'un de ces stades, par leur costulation plus vigoureuse et par leur paroi péri-ombilicale qui devient rapidement abrupte ou sub-abrupte.

Les espèces du genre *Lepinayceras* gen. nov. diffèrent aussi de celles du genre *Blascoceras* gen. nov. par leur répartition stratigraphique, de la Zone *Plesiospitidiscus ligatus* au sommet de la Zone à *Balearites mortilleti*.

Les espèces du genre *Lepinayceras* gen. nov. se rapprochent de celles du genre *Paraspiticeras* KILIAN, 1910 par leur enroulement évolutive, par leur section transversale des tours souvent plus large que haute et par leur stade ontogénétique à côtes principales portant des tubercules latéraux vigoureux ; elles en diffèrent par un nombre de stades ontogénétiques souvent plus faible, par une costulation plus régulière, par l'absence très dominante de la tuberculation latéro-ventrale résiduelle, par la tendance, lors de l'évolution générique, à une régression des tubercules latéraux et à une disparition des tubercules péri-ombilicaux, par une paroi péri-ombilicale plus abrupte, plus arrondie et très souvent rentrante à l'approche de la suture ombilicale.

Les espèces du genre *Lepinayceras* gen. nov. diffèrent aussi de celles du genre *Paraspiticeras* KILIAN, 1910 par leur répartition stratigraphique, de la Zone *Plesiospitidiscus ligatus* au sommet de la Zone à *Balearites mortilleti*.

Lepinayceras sandovali sp. nov.

Fig. 1, 2

Holotype : le spécimen n° EM023, récolté dans le banc n° 72/831, sommet de la Zone à *Balearites balearis*, Hauterivien supérieur, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var. Leg José Sandoval.

Dénomination : cette espèce est dédiée au professeur José Sandoval du département de Stratigraphie et de Paléontologie de la Faculté des Sciences de l'Université de Grenade, Espagne, qui a récolté l'holotype.

Localité type : Hauterivien supérieur, sommet de la Zone à *Balearites balearis*, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var.

Strate type : le banc n° 72/831, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var.

Position stratigraphique : Hauterivien supérieur, sommet de la Zone à *Balearites balearis*.

Matériel étudié : l'holotype n° EM023, Leg J. Sandoval, collection Vermeulen.

Mensurations

N°	Dmax	D	H	L	O	NP	CI	L/H%	O/H%
EM023	75,4	67,1	25,6	33,3	27	5	2-4	130,1	105,5

Dmax : diamètre maximum ; D : diamètre référentiel ; H : hauteur du tour au diamètre référentiel ; L : largeur du tour au diamètre référentiel ; O : diamètre de l'ombilic au diamètre référentiel ; NP : nombre de côtes principales sur le dernier demi-tour, au diamètre référentiel ; CI : nombre de côtes intercalaires entre deux côtes principales, sur le dernier demi-tour ; L/H% : rapport L/H, en pourcentage ; O/H% : rapport O/H, en pourcentage.

Diagnose : espèce à coquille évolute, à tours sub-tangents et à section transversale des tours beaucoup plus large que haute à tous les stades ontogénétiques connus. Les côtes sont observables à partir de la suture ombilicale puis, à partir de la fin du deuxième stade ontogénétique et jusqu'à l'ouverture, elles s'effacent rapidement pour n'apparaître que vers le sommet de la paroi péri-ombilicale. Elles ont une direction dominante radiale et elles sont différenciées en côtes principales, en côtes intermédiaires et en côtes intercalaires. Au stade le plus juvénile connu, les côtes principales, parfois fibulées, sont à peine plus larges que les autres ; elles s'en distinguent par de vigoureux tubercules latéraux. Les côtes intermédiaires, comparables aux côtes intercalaires dans leur vigueur, portent un tubercule latéral épineux et plus petit que celui des côtes principales. Les côtes intercalaires sont fines, atuberculées et très peu nombreuses. Le deuxième stade ontogénétique est caractérisé par une élévation progressive de la largeur et de la vigueur des côtes principales et surtout, par une forte augmentation de la taille et de la vigueur des tubercules latéraux et par l'apparition progressive des tubercules péri-ombilicaux qui, au cours de la croissance s'accroissent fortement tout en restant plus petits que les tubercules latéraux. Entre les tubercules latéraux de chaque flanc, la costulation est très atténuée à effacée. A partir de ce stade, la vigueur des tubercules latéraux des côtes intermédiaires diminue fortement.

Le stade ontogénétique suivant est caractérisé par un renforcement de la costulation sur la région latéro-ventrale et sur le ventre, par une bifurcation, ou une trifurcation, des côtes principales entre les tubercules latéraux, par la formation de boucles peu marquées entre les tubercules péri-ombilicaux et les tubercules latéraux et par l'apparition d'élévations latéro-ventrales sub-tuberculeuses des côtes, qui sont présentes sur les côtes principales et les côtes intermédiaires. Les côtes intermédiaires sont simples et à peine plus vigoureuses que les côtes intercalaires, lorsque ces dernières sont présentes.

Le dernier stade ontogénétique connu, qui débute vers 25 mm de hauteur de tour, se caractérise par la perte progressive des bifurcations, ou des trifurcations, des côtes principales à partir des tubercules latéraux.

Le ventre est convexe, d'abord presque lisse puis traversé par des côtes peu vigoureuses.

L'ombilic est large et la paroi péri-ombilicale, régulièrement arrondie, est convexe et abrupte près de la suture ombilicale ; sa limite supérieure avec le reste des flancs est indistincte au stade le plus juvénile puis, aux stades ontogénétiques suivants, elle est marquée par la présence des tubercules péri-ombilicaux.

La ligne de suture possède un lobe siphonal large et profond, échancré en son milieu par une selle siphonale sub-rectangulaire, une première selle latérale assez élevée, fortement échancrée en son milieu mais assez peu découpée et un lobe latéral trifide, large dans sa partie supérieure et dont les trois terminaisons sont étroites.



Figures 1 et 2 : *Lepinayceras sandovali* sp. nov., spécimen n° EM023, **holotype**, banc n° 72/831, sommet de la Zone à *Balearites balearis*, Hauterivien supérieur, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var, collection Vermeulen, leg J. Sandoval. **x 1.**

Description : holotype, n° EM 023 ; spécimen à coquille évolutive, à tours sub-tangents et à section transversale des tours plus large que haute à tous les stades ontogénétiques connus. Les côtes sont observables à partir de la suture ombilicale puis, à partir de la fin du deuxième stade ontogénétique et jusqu'à l'ouverture, elles s'effacent rapidement pour n'apparaître que vers le sommet de la paroi péri-ombilicale. Elles ont une direction dominante radiale et elles sont différenciées en côtes principales, en côtes intermédiaires et en côtes intercalaires. Les côtes intermédiaires sont, à tous les stades ontogénétiques connus, au nombre de une dans chaque intervalle entre deux côtes principales.

Au stade ontogénétique le plus juvénile connu, qui s'étend sur environ le demi-tour le plus jeune de l'avant dernier tour, les côtes principales, parfois fibulées, sont à peine plus larges que les autres ; elles s'en distinguent par de très gros et vigoureux tubercules latéraux. Les côtes intermédiaires sont moins larges que les côtes principales ; elles portent un tubercule latéral épineux et plus petit que celui des côtes principales ; Les côtes intercalaires sont fines, atuberculées, très peu nombreuses, au nombre de une entre les côtes principales et les côtes intermédiaires et elles tendent à s'effacer en arrivant à la hauteur des tubercules latéraux.

Le deuxième stade ontogénétique, débute vers 8,5 mm de hauteur de tour ; il est caractérisé par une élévation progressive de la largeur et de la vigueur des côtes principales, et surtout par une forte augmentation de la taille et de la vigueur des tubercules latéraux et par l'apparition de tubercules péri-ombilicaux plus petits et moins élevés que les tubercules latéraux. Entre les tubercules latéraux de

chaque flanc, la costulation est très atténuée à effacée. A partir de ce stade, la vigueur des tubercules latéraux des côtes intermédiaires diminue fortement.

Le troisième stade ontogénétique, qui débute vers 18mm de hauteur de tour, est caractérisé par un renforcement de la costulation sur la région latéro-ventrale et sur le ventre, par une bifurcation, ou une trifurcation, des côtes principales entre les tubercules latéraux, par la formation de boucles peu marquées entre les tubercules péri-ombilicaux et les tubercules latéraux, par l'apparition d'élévations latéro-ventrales sub-tuberculeuses des côtes, qui sont présentes sur les côtes principales et les côtes intermédiaires et qui peuvent être interprétées comme des témoins de la trituberculation ancestrale. Les côtes intermédiaires sont simples et à peine plus vigoureuses que les côtes intercalaires, lorsque ces dernières sont présentes.

Le dernier stade ontogénétique connu, qui débute vers 25 mm de hauteur de tour, se caractérise par la perte progressive des bifurcations, ou des trifurcations, des côtes principales à partir des tubercules latéraux.

Le ventre est convexe, d'abord presque lisse puis traversé par des côtes peu vigoureuses.

L'ombilic est large et la paroi péri-ombilicale, régulièrement arrondie, est convexe et abrupte près de la suture ombilicale ; sa limite supérieure avec le reste des flancs est indistincte au stade le plus juvénile puis, aux stades ontogénétiques suivants, elle est marquée par la présence des tubercules péri-ombilicaux.

La ligne de suture possède un lobe siphonal large et profond, échancré en son milieu par une selle siphonale sub-rectangulaire, une première selle latérale assez élevée, fortement échancrée en son milieu mais assez peu découpée et un lobe latéral trifide, large dans sa partie supérieure et dont les trois terminaisons sont étroites.

Affinités et différences : *Lepinayceras sandovali* sp. nov. se rapproche de *Lepinayceras rouxelae* sp. nov. par son enroulement évolué, par ses tours plus larges que hauts et par ses côtes principales bituberculées ; elle en diffère par ses tours plus évolutes et relativement moins larges, par une section transversale des tours plus arrondie, par ses côtes principales bituberculées beaucoup plus espacées et séparées par des côtes intercalaires et intermédiaires et par ses tubercules latéraux à base plus large. *Lepinayceras sandovali* sp. nov. diffère aussi de *Lepinayceras rouxelae* sp. nov. par sa position stratigraphique plus élevée, dans la partie supérieure de la Zone à *Balearites balearis*.

Lepinayceras sandovali sp. nov. se rapproche de *Lepinayceras precrassispinum* (ROCH, 1930) par son enroulement évolué, par ses tours plus larges que hauts et par ses côtes principales bituberculées ; elle en diffère par un stade juvénile à côtes monotuberculées très restreint et, à ce stade, par ses tubercules latéraux moins volumineux, par son stade à côtes bituberculées beaucoup plus précoce, par ses côtes principales plus espacées et séparées par des côtes intercalaires et intermédiaires, par l'apparition d'une trituberculation plus précoce et par ses côtes plus atténues sur le ventre.

Lepinayceras sandovali sp. nov. se rapproche de *Lepinayceras chamateuilensis* sp. nov. par son enroulement évolué, par ses côtes principales bituberculées et par ses côtes peu marquées sur le ventre ; elle en diffère par un enroulement plus évolué, par sa section transversale des tours plus large que haute, par son stade ontogénétique à côtes principales bituberculées plus précoce et plus étendu et par ses côtes principales plus espacées et séparées par des côtes intercalaires et intermédiaires.

Lepinayceras sandovali sp. nov. se distingue aussi de *Lepinayceras chamateuilensis* sp. nov. par sa position stratigraphique plus ancienne, dans la partie supérieure de la Zone à *Balearites balearis*.

Origine et devenir : *Lepinayceras rouxelae* sp. nov. est un ancêtre potentiel de *Lepinayceras sandovali* sp. nov. et le devenir de cette dernière espèce n'est pas connu.

Aire de distribution : *Lepinayceras sandovali* sp. nov. n'est connue que dans le sud-est de la France.

***Lepinayceras rouxelae* sp. nov.**

Fig. 3

Holotype : le spécimen n° EM 025, récolté dans le banc n° 147/042, Ravin de Valbonnette près Barrême, Alpes de Haute-Provence.

Dénomination : cette espèce est dédiée à Véronique Rouxel de Moriez, Alpes de Haute-Provence.

Localité-type : Hauterivien supérieur, Zone à *Plesiospitidiscus ligatus*, coupe n° 042, Ravin de Valbonnette près Barrême, Alpes de Haute-Provence.

Strate-type : banc n° 147/042, coupe n° 042, ravin de Valbonnette près Barrême, Alpes de Haute-Provence.

Position stratigraphique : *Lepinayceras rouxelae* sp. nov. a été récoltée dans la partie supérieure de la Zone à *Plesiospitidiscus ligatus*.

Matériel étudié : l'holotype n° EM 025, collection Vermeulen, leg. Lazarin.

Mensurations

N°	Dmax	D	H	L	O	NP	CI	L/H%	O/H%
EM025	52,3	44	16,4	25*	16	9	1	152,4	97,6

Dmax : diamètre maximum ; D : diamètre référentiel ; H : hauteur du tour au diamètre référentiel ; L : largeur du tour au diamètre référentiel ; O : diamètre de l'ombilic au diamètre référentiel ; NP : nombre de côtes principales sur le dernier demi-tour, au diamètre référentiel ; CI : nombre de côtes intercalaires entre deux côtes principales, sur le dernier demi-tour ; L/H% : rapport L/H, en pourcentage ; O/H% : rapport O/H, en pourcentage ; * : mesure approximative.

Diagnose : espèce à coquille évolute, à tours en contact qui recouvrent le ventre des tours antérieurs. La section transversale des tours est sub-trapézoïdale, beaucoup plus large que haute à tous les stades ontogénétiques connus. L'ornementation se différencie en côtes principales bituberculées de direction radiale et en côtes intercalaires atuberculées.

Au premier stade ontogénétique, les côtes principales naissent à la suture ombilicale et sont serrées, arrondies et vigoureuses et portent un tubercule péri-ombilical épineux, de section arrondie, et un très gros tubercule latéral arrondi. Entre ces deux rangées de tubercules, les côtes principales, d'abord élevées, tendent à devenir concaves dans le sens de leur longueur et donc à s'affaîsser. Au-delà des tubercules latéraux, sur la région latéro-ventrale, les côtes s'affaiblissent rapidement et, sur le ventre, elles sont difficilement distinguables. Vers le milieu de ce stade, entre deux côtes principales, s'exprime une constriction étroite et un peu profonde, précédée d'une côte fine et suivie d'une côte beaucoup plus large et peu élevée qui rejoint les tubercules latéraux de la côte principale située en avant. Les côtes intercalaires naissent à partir de la suture ombilicale ; elles sont simples, arrondies, au nombre de une par intervalle. Vers la fin de ce stade ontogénétique, les côtes intercalaires forment des boucles entre les deux rangées de tubercules, avec la côte principale située en arrière. Le deuxième stade ontogénétique s'exprime jusqu'à l'ouverture. Les côtes principales s'espacent brusquement et ne sont bien visibles qu'à partir de la base des flancs. Elles s'élargissent en arrivant aux tubercules péri-ombilicaux puis, entre ces derniers et les tubercules latéraux, elles deviennent plus larges, peu élevées au milieu de cet intervalle et elles s'élèvent fortement en formant les tubercules latéraux épineux et vigoureux. Sur la région latéro-ventrale, la vigueur des côtes principales s'atténue très rapidement et, sur le ventre, elles sont fantomatiques à effacées. Les côtes intercalaires ne sont plus visibles sur la paroi péri-ombilicale et la base des flancs et, très peu vigoureuses, elles forment des boucles avec la côte principale située en arrière. Le ventre est large, arrondi, et les côtes le

traversent très atténues ou y sont effacées. La paroi péri-ombilicale, costulée au premier stade ontogénétique et presque lisse au deuxième, est peu élevée et faiblement inclinée vers l'ombilic. La ligne de suture n'est pas connue.



3

Figure 3 : *Lepinayceras rouxelae* sp. nov., spécimen n° EM 025, **holotype**, banc n° 147/042, coupe n° 042, Hauterivien supérieur, Zone à *Plesiospitidiscus ligatus*, Ravin de Valbonnette près Barrême, Alpes de Haute-Provence, collection Vermeulen, leg. P. Lazarin. **x 2.**

Description : holotype n° EM 025 ; spécimen de petite taille, à coquille évolutive, à tours en contact qui recouvrent le ventre des tours antérieurs. La section transversale des tours est sub-trapézoïdale, beaucoup plus large que haute à tous les stades ontogénétiques connus. L'ornementation n'est bien observable qu'à partir de 8,5mm de hauteur de tour ; elle se différencie en côtes principales bituberculées de direction radiale et en côtes intercalaires atuberculées.

Au premier stade ontogénétique qui s'étend sur un peu moins de l'avant-dernier demi-tour, les côtes principales naissent à la suture ombilicale et sont serrées, arrondies et vigoureuses et portent un tubercule péri-ombilical épineux, de section arrondie, et un très gros tubercule latéral arrondi. Entre ces deux rangées de tubercules, les côtes principales, d'abord élevées, tendent à devenir concaves dans le sens de leur longueur et donc à s'affaisser. Au-delà des tubercules latéraux, sur la région latéro-ventrale, les côtes s'affaiblissent rapidement et, sur le ventre, elles sont difficilement distinguables. Vers le milieu de ce stade, entre deux côtes principales, une constriction étroite et un peu profonde, très peu marquée sur la paroi péri-ombilicale, est précédée d'une côte fine peu élevée et suivie d'une côte beaucoup plus large et peu élevée qui rejoint les tubercules latéraux de la côte principale située en avant. Les côtes intercalaires naissent à partir de la suture ombilicale ; elles sont simples, arrondies, au nombre de une par intervalle et seulement bien exprimées sur la partie des flancs située entre les rangées des tubercules péri-ombilicaux et latéraux et elles s'effacent très rapidement en arrivant sur la région latéro-ventrale. Vers la fin de ce stade ontogénétique, les côtes intercalaires forment des boucles entre les deux rangées de tubercules, avec la côte principale située en arrière.

Le deuxième stade ontogénétique débute vers 14,6mm de hauteur de tour et il s'exprime jusqu'à l'ouverture. Les côtes principales s'espacent brusquement et ne sont bien visibles qu'à partir de la base

des flancs. Elles s'élargissent en arrivant aux tubercules péri-ombilicaux puis, entre ces derniers et les tubercules latéraux, elles deviennent plus larges, peu élevées au milieu de cet intervalle et elles s'élèvent fortement en formant les tubercules latéraux épineux et vigoureux. Sur la région latéro-ventrale, la vigueur des côtes principales s'atténue très rapidement et, sur le ventre, elles sont fantomatiques à effacées. Les côtes intercalaires ne sont plus visibles sur la paroi péri-ombilicale et la base des flancs et, très peu vigoureuses, elles forment des boucles avec la côte principale située en arrière entre les deux rangées de tubercules. Il est aussi possible de distinguer l'existence d'une boucle, formée par la côte principale et la même côte intercalaire, ébauchée à partir de la région latéro-ventrale et qui s'efface en traversant le ventre.

Le ventre est large, arrondi, et les côtes le traversent très atténuées ou y sont effacées.

La paroi péri-ombilicale, costulée au premier stade ontogénétique et presque lisse au deuxième, est peu élevée et faiblement inclinée vers l'ombilic.

La ligne de suture n'est pas observable.

Affinités et différences : *Lepinayceras rouxelae* sp. nov. se rapproche de *Lepinayceras sandovali* sp. nov. par son enroulement évolute, par ses tours plus larges que hauts et par ses côtes principales bituberculées ; elle en diffère par ses tours relativement plus larges et d'enroulement plus involute, par une section transversale des tours sub-trapézoïdale, par ses côtes principales bituberculées beaucoup plus serrées, par l'absence de côtes intercalaires et intermédiaires, par ses tubercules latéraux à base plus petite et par l'effacement très marqué des côtes sur la partie supérieure des flancs et sur le ventre.

Lepinayceras rouxelae sp. nov. diffère aussi de *Lepinayceras sandovali* sp. nov. par sa position stratigraphique plus basse, dans la partie supérieure de la Zone à *Plesiospitidiscus ligatus*.

Lepinayceras rouxelae sp. nov. se rapproche de *Lepinayceras precrassispinum* (ROCH, 1930) par son enroulement évolute, par ses tours plus larges que hauts et par ses côtes principales bituberculées ; elle en diffère par sa section transversale des tours sub-trapézoïdale, par un stade juvénile à côtes monotuberculées très restreint et, à ce stade, par ses côtes principales qui portent des tubercules latéraux beaucoup moins volumineux, et qui ne sont pas séparées par des côtes intercalaires. Elle en diffère aussi, par son stade à côtes bituberculées beaucoup plus précoce, par ses côtes principales beaucoup plus serrées et non séparées par des côtes intercalaires et intermédiaires et par l'effacement très marqué des côtes sur la partie supérieure des flancs et sur le ventre.

Lepinayceras rouxelae sp. nov. se distingue aussi de *Lepinayceras precrassispinum* (ROCH, 1930) par sa position stratigraphique plus basse, dans la partie supérieure de la Zone à *Plesiospitidiscus ligatus*.

Lepinayceras rouxelae sp. nov. se rapproche de *Lepinayceras chameauilensis* sp. nov. par son enroulement évolute, par ses côtes principales non séparées par des côtes intercalaires et qui sont très effacées sur le ventre et par son stade ontogénétique à côtes bituberculées ; elle en diffère par sa section transversale des tours sub-trapézoïdale, par un stade juvénile à côtes monotuberculées très restreint et, à ce stade, par ses côtes principales qui portent des tubercules latéraux beaucoup moins volumineux, par son stade à côtes bituberculées beaucoup plus précoce et plus étendu et par ses tubercules péri-ombilicaux petits et épineux au stade juvénile et qui deviennent de plus en plus volumineux lors de la croissance.

Lepinayceras rouxelae sp. nov. se distingue aussi de *Lepinayceras chameauilensis* sp. nov. par sa position stratigraphique plus basse, dans la partie supérieure de la Zone à *Plesiospitidiscus ligatus*.

Origine et devenir : *Lepinayceras rouxelae* sp. nov. est actuellement l'espèce la plus ancienne connue. Sa bituberculation en fait un jalon intermédiaire entre les *Emericeras* primitifs, à côtes principales trituberculées, et les espèces co-génériques à côtes principales juvéniles monotuberculées. *Lepinayceras rouxelae* sp. nov. est un ancêtre potentiel des espèces co-génériques plus récentes.

Aire de distribution : *Lepinayceras rouxelae* sp. nov. n'est connue que dans le sud-est de la France.

***Lepinayceras precrassispinum* ROCH, 1930**

Fig. 4

Synonymie1930 - *Crioceras precrassispina* n. sp. ; Roch, p. 317, Pl. XIV, fig. 2a, b.1993 - *Paraspiticeras precrassispinum* (Roch) ; Autran, Pl. 12, fig. 3.

Lectotype : le spécimen décrit et figuré par Roch (1930, p. 317, Pl. XIV, fig. 2a, b) et conservé dans les collections de l'Institut Dolomieu, Université Joseph Fourier, Grenoble, sous le numéro UJF-ID163.

Dénomination : Pour sa ressemblance supposée (Roch, 1930, p. 317, 318) avec *Crioceras crassisepina* KOENEN, 1902 in Koenen (1902, Pl. IX, fig. 6a, b, c) = *Paracrioceras crassisepina* (KOENEN, 1902) in Klein et al., 2007.

Localité type : Hauterivien supérieur d'Igueni Ouram, Maroc.

Strate type : non précisée à l'origine.

Position stratigraphique : *Lepinayceras precrassispinum* (ROCH, 1930) a été récolté dans l'Hauterivien supérieur, dans la Zone à *Balearites balearis* (Autran, 1993).

Matériel étudié : le lectotype, n° ID163, collection Roch, Institut Dolomieu, Université de Grenoble, France.

Mensurations

N°	Dmax	D	H	N	O	O/H%
ID163	110,3	95	38	18	35	92,1

Dmax : diamètre maximum des spécimens ; D : diamètre référentiel ; H : hauteur de tour au diamètre référentiel ; L : largeur du tour au diamètre référentiel ; N : nombre de côtes ventrales sur le dernier demi-tour ; O : diamètre de l'ombilic au diamètre référentiel ; L/H% : rapport L/H en pourcentage ; O/H% : rapport O/H, en pourcentage.

Diagnose : espèce à coquille évolutive, à tours faiblement en contact et à section transversale des tours plus large que haute au stade juvénile et à peu près aussi large que haute aux stades plus âgés. La costulation, de direction rétroverse sur la paroi péri-ombilicale, devient sub-radiale sur les flancs et le ventre ; elle se différencie en côtes principales tuberculées et en côtes intercalaires atuberculées qui sont visibles, à tous les stades, à partir de la suture ombilicale. Au premier stade ontogénétique connu, qualifié ici de juvénile, les côtes principales sont larges, simples, peu élevées, peu vigoureuses et de direction sub-radiale ; elles portent un très gros tubercule latéral arrondi et élevé. Une côte intercalaire fine et peu élevée s'intercale entre deux côtes principales. Le deuxième stade ontogénétique est caractérisé par l'apparition de tubercules péri-ombilicaux épineux sur les côtes principales, par l'effacement des côtes intercalaires sur la paroi péri-ombilicale et sur la base des flancs. Les côtes principales sont très élevées entre les tubercules péri-ombilicaux et les tubercules latéraux puis elles s'amincissent un peu et elles s'atténuent entre les tubercules latéraux de chaque flanc. Leurs tubercules latéraux sont plus petits qu'au stade précédent. Les côtes intercalaires, le plus souvent au nombre de une entre deux côtes principales, naissent entre la base et le sommet du tiers interne des flancs et, pour la plupart, elles s'élargissent fortement et tendent à devenir identiques aux côtes principales entre les tubercules latéraux de chaque flanc. Au troisième stade ontogénétique les côtes principales sont fines et vigoureuses sur la paroi péri-ombilicale et elles portent un tubercule péri-ombilical petit et épineux. Entre les tubercules péri-ombilicaux et les tubercules latéraux elles sont plus étroites qu'au

stade précédent et leurs tubercules latéraux deviennent rapidement petits et épineux. Bien qu'un peu atténues après les tubercules latéraux, elles restent vigoureuses jusqu'à la région latéro-ventrale où elles s'élèvent faiblement en formant une nodosité mousse, allongée dans les sens des côtes puis elles s'atténuent en traversant le ventre. Les côtes intercalaires naissent vers le sommet du quart interne des flancs ; elles sont très fines et très peu vigoureuses jusqu'à la hauteur des tubercules latéraux puis elles se renforcent sur le reste des flancs et s'atténuent en traversant le ventre. Elles sont toujours un peu moins élevées que les côtes principales. Le quatrième stade ontogénétique, le plus âgé connu, se caractérise par une atténuation des tubercules latéraux et des nodosités latéro-ventrales, par un rapprochement des côtes principales et une diminution de leur vigueur et par une disparition des côtes intercalaires. L'ombilic est très large et la paroi péri-ombilicale, d'abord convergente vers le centre de l'ombilic, devient abrupte lors de la croissance à partir du deuxième stade ontogénétique. Le ventre est convexe et il est traversé par les côtes qui, à cet endroit, s'atténuent de plus en plus lors de la croissance. La ligne de suture n'est pas connue.



4

Figure 4 : *Lepinayceras precrassispinum* (ROCH, 1930), spécimen n° ID163, moulage du lectotype, Hauterivien supérieur d'Igueni Ouram, Maroc, collections de l'Institut Dolomieu, Université Joseph Fourier, Grenoble, France, collection Roch. **x 1.**

Description : holotype, n° ID163 ; spécimen à coquille évolute, à tours faiblement en contact et à section transversale des tours plus large que haute au stade juvénile et à peu près aussi large que haute aux stades plus âgés. La costulation, de direction rétroverse sur la paroi péri-ombilicale, devient subradiale sur les flancs et le ventre ; elle se différencie en côtes principales tuberculées et en côtes intercalaires atuberculées qui sont visibles, à tous les stades, à partir de la suture ombilicale.

Au premier stade ontogénétique connu, qualifié ici de juvénile et observable vers 10mm de hauteur de tour, les côtes principales sont larges, simples, peu élevées, peu vigoureuses et de direction subradiale ; elles sont au nombre de six sur un demi-tour. Ces côtes portent un très gros tubercule latéral arrondi et élevé. Une côte intercalaire fine et peu élevée s'intercale entre deux côtes principales.

Le deuxième stade ontogénétique qui débute vers 19mm de hauteur de tour, est caractérisé par l'apparition de tubercules péri-ombilicaux épineux sur les côtes principales, par l'effacement des côtes intercalaires sur la paroi péri-ombilicale et sur la base des flancs. Les côtes principales, au nombre de cinq, sont très élevées entre les tubercules péri-ombilicaux et les tubercules latéraux puis elles s'amincissent un peu et elles s'atténuent entre les tubercules latéraux de chaque flanc. Leurs tubercules

latéraux sont plus petits qu'au stade précédent. Les côtes intercalaires, le plus souvent au nombre de une entre deux côtes principales, naissent entre la base et le sommet du tiers interne des flancs et, pour la plupart, elles s'élargissent fortement et tendent à devenir identiques aux côtes principales entre les tubercules latéraux de chaque flanc.

Au troisième stade ontogénétique, qui débute vers 29,5mm de hauteur de tour, les côtes principales sont fines et vigoureuses sur la paroi péri-ombilicale ; elles sont au nombre de cinq et elles portent un tubercule péri-ombilical petit et épineux. Entre les tubercules péri-ombilicaux et les tubercules latéraux ces côtes sont plus étroites qu'au stade précédent et leurs tubercules latéraux deviennent rapidement petits et épineux. Bien qu'un peu atténuées après les tubercules latéraux, elles restent vigoureuses jusqu'à la région latéro-ventrale où elles s'élèvent faiblement en formant une nodosité mousse, allongée dans les sens des côtes puis elles s'atténuent en traversant le ventre. Les nodosités ainsi formées rendent ces côtes sub-trituberculées et rappellent ainsi la trituberculation des côtes principales des *Emericiceras* ancestraux. Les côtes intercalaires naissent vers le sommet du quart interne des flancs ; elles sont très fines et très peu vigoureuses jusqu'à la hauteur des tubercules latéraux puis elles se renforcent sur le reste des flancs et s'atténuent en traversant le ventre. Elles sont toujours un peu moins élevées que les côtes principales.

Le quatrième stade ontogénétique, le plus âgé connu, est orné, sur ce spécimen, de quatre côtes principales ; il débute à une hauteur de tour de 36mm. Ce stade se caractérise par une atténuation des tubercules latéraux et des nodosités latéro-ventrales, par un rapprochement des côtes principales par une diminution de leur vigueur et par une disparition des côtes intercalaires.

L'ombilic est très large et la paroi péri-ombilicale, d'abord convergente vers le centre de l'ombilic, devient abrupte lors de la croissance à partir du deuxième stade ontogénétique. Le ventre est convexe et il est traversé par les côtes qui, à cet endroit, s'atténuent de plus en plus lors de la croissance.

La ligne de suture n'est pas connue.

Affinités et différences : *Lepinayceras precrassispinum* (ROCH, 1930) se rapproche de *Lepinayceras sandovali* sp. nov. par son enroulement évolué, par ses stades ontogénétiques à côtes principales successivement monotuberculées, bituberculées, puis trituberculées et par sa position stratigraphique dans la Zone à *Balearites balearis* ; elle en diffère par un stade juvénile à côtes monotuberculées plus développé et, à ce stade, par ses tubercules latéraux plus volumineux, par son stade à côtes bituberculées beaucoup plus tardif, par ses côtes principales moins espacées et séparées, avant le stade adulte, par une seule côte intercalaire, par l'absence de côtes intermédiaires, par l'apparition d'une trituberculation peu exprimée et plus tardive et par ses côtes qui sont peu atténuées sur le ventre.

Lepinayceras precrassispinum (ROCH, 1930) se distingue aussi de *Lepinayceras sandovali* sp. nov. par une position un peu plus basse dans la Zone à *Balearites balearis*.

Lepinayceras precrassispinum (ROCH, 1930) se rapproche de *Lepinayceras rouxelae* sp. nov. par son enroulement évolué, par ses stades ontogénétiques à côtes principales successivement monotuberculées, bituberculées, puis trituberculées et par l'absence de côtes intermédiaires ; elle en diffère par son enroulement plus évolué, par sa section transversale des tours non trapézoïdale, qui devient rapidement plus haute que large, par son stade ontogénétique à côtes principales monotuberculées beaucoup plus développé et, à ce stade, par ses côtes principales qui portent des tubercules latéraux beaucoup plus robustes, par son stade à côtes bituberculées beaucoup plus tardif, par des côtes principales qui sont plus espacées et qui ne sont séparées que par une seule côte intercalaire aux stades juvénile monotuberculé et aux stades ultérieurs bituberculé et trituberculé et par ses côtes qui traversent le ventre peu atténuées.

Lepinayceras precrassispinum (ROCH, 1930) se distingue aussi de *Lepinayceras rouxelae* sp. nov. par sa position stratigraphique plus élevée, dans la Zone à *Balearites balearis*.

Lepinayceras precrassispinum (ROCH, 1930) se rapproche de *Lepinayceras chameauilensis* sp. nov. par son enroulement évolué, par ses tours plus larges que hauts qui deviennent ensuite plus hauts que larges, par un stade juvénile à côtes monotuberculées dont les côtes principales portent de vigoureux tubercules latéraux, par l'absence de côtes intermédiaires et par un stade à côtes principales bituberculées ; elle en diffère par ses tours plus évolutes, par son stade à côtes bituberculées beaucoup

plus développé, par ses côtes principales moins serrées et régulièrement séparées par une seule côte intercalaire, par des tubercules péri-ombilicaux épineux et élevés et par ses côtes qui traversent le ventre très peu atténues.

Lepinayceras precrassispinum (ROCH, 1930) se distingue aussi de *Lepinayceras chameauensis* sp. nov. par sa position stratigraphique plus basse, dans la Zone à *Balearites balearis*.

Origine et devenir : Une des tendances évolutives majeures exprimée chez le genre *Lepinayceras* gen. nov. consiste en la perte de la trituberculation ancestrale des côtes principales des *Emericiceratinae* primitifs. Cette évolution est révélée par l'ornementation juvénile de *Lepinayceras rouxelae* sp. nov. qui a été récoltée dans la partie moyenne de la Zone à *Plesiospitidiscus ligatus* et qui possède un stade juvénile à côtes principales bituberculées. Ce type ornemental juvénile se situe, sur les plans morphologique et stratigraphique, entre celui des espèces à côtes principales trituberculées des *Emericiceras* primitifs et celui à tours juvéniles à côtes principales monotuberculées des espèces plus récentes du genre *Lepinayceras* gen. nov., comme *Lepinayceras sandovali* sp. nov., *Lepinayceras chameauensis* sp. nov. et *Lepinayceras precrassispinum* (ROCH, 1930). Les tours les plus jeunes observables sur le lectotype possèdent de très gros tubercules latéraux qui annoncent l'apparition des espèces du genre *Blascoceras* gen. nov. dont l'ornementation monotuberculée est généralisée.

Aire de distribution : *Lepinayceras precrassispinum* (ROCH, 1930) est connue en France et au Maroc.

***Lepinayceras* sp. ind. aff. *Lepinayceras precrassispinum* (ROCH, 1930)**

Fig. 5

Le spécimen n° PL6, récolté par Pierre Lazarin est très proche du lectotype de *Lepinayceras precrassispinum* (ROCH, 1930). Son intérêt particulier réside dans le fait que l'ornementation du deuxième stade ontogénétique de ce spécimen est très proche de l'ornementation du spécimen n° MLP 20343b figuré et identifié à *Paraspiticeras groeberi* n. sp. par Aguirre-Urreta (1993, p. 62, fig. 6d, e).

Localité : environs du Haut-Ourgeas, montagne de Tourap, Barrême, Alpes de Haute-Provence.

Position stratigraphique : Hauterivien supérieur, probablement Zone à *Balearites balearis*.

Matériel étudié : le spécimen n° PL 6, récolté dans l'Hauterivien supérieur, environs du Haut-Ourgeas, montagne de Tourap, Barrême, Alpes de Haute-Provence, collection Lazarin.

Mensurations

N°	Dmax	D	H	L	N	O	L/H%	O/H%
PL6	113	108,7	42,8	43,2*	15	41,5	101	97

Dmax : diamètre maximum des spécimens ; D : diamètre référentiel ; H : hauteur de tour au diamètre référentiel ; L : largeur du tour au diamètre référentiel ; N : nombre de côtes ventrales sur le dernier demi-tour ; O : diamètre de l'ombilic au diamètre référentiel ; L/H% : rapport L/H en pourcentage ; O/H% : rapport O/H, en pourcentage ; * : mesure approximative.



5

Figure 5 : *Lepinayceras* sp. ind. aff. *Lepinayceras precrassisspinum* (ROCH, 1930), spécimen n° PL6, environs du Haut-Ourgeas, montagne de Tourap, Barrême, Alpes de Haute-Provence, collection Lazarin. x 1.

Description : n° PL6 ; spécimen à coquille très évolue, à tours sub-tangents et à section transversale des tours un peu plus large que haute. La costulation, de direction rétroverse sur la paroi péri-ombilicale, devient sub-radiale sur les flancs et le ventre ; elle se différencie en côtes principales tuberculées et en côtes intercalaires atuberculées qui sont visibles, à tous les stades, à partir de la suture ombilicale.

Le premier stade ontogénétique est observable à partir de 7,3mm de hauteur de tour environ et la section transversale des tours est plus haute que large. Pendant ce stade, l'ornementation est constituée de gros tubercules latéraux positionnés sur une ou deux côtes principales, plus ou moins larges et qui sont séparées par deux à trois côtes intercalaires plus fines.

Le deuxième stade ontogénétique, qui débute vers 9,5mm de hauteur de tour, se caractérise par une section transversale relativement moins large qu'au stade précédent, par une atténuation brusque et très forte des tubercules latéraux qui sont remplacés par de très faibles élévations, par des côtes principales concaves vers l'avant, flexueuses, assez fines, qui précèdent une constriction peu profonde et élargie au niveau des tubercules latéraux et par des côtes intercalaires très irrégulières dans leur vigueur et leur largeur. Il n'est pas possible d'affirmer si ce stade ontogénétique, rarissime chez les Paraspiticeratinae VERMEULEN, 2009 est dû à un quelconque traumatisme.

Le troisième stade ontogénétique, qui débute vers 14 mm de hauteur de tour, s'étend sur presque trois-quarts de tour ; il se caractérise par l'apparition brusque de vigoureux tubercules latéraux, un peu plus gros que les tubercules péri-ombilicaux qui tous sont bien exprimés et épineux. Les côtes principales qui portent ces tubercules sont simples, assez larges, espacées, arrondies et vigoureuses sur les flancs

et sur les bords du ventre où elles s'affaisent ensuite brusquement. Pendant ce stade, quelques rares côtes intermédiaires, vigoureuses mais moins larges et moins élevées que les côtes principales, peuvent porter l'ébauche d'un petit tubercule latéral. Les côtes intercalaires, très fines et très atténues sont à peine discernables.

Le quatrième stade ontogénétique, le plus âgé connu débute à une hauteur de tour de 38mm ; il est orné de quatre côtes principales plus serrées et dont les tubercules latéraux et péri-ombilicaux sont moins vigoureux qu'au stade ontogénétique précédent. Deux côtes intermédiaires, atuberculées, sont présentes. Pendant ce stade, l'atténuation des côtes sur le ventre est moins marquée qu'au stade précédent.

L'ombilic est très large et la paroi péri-ombilicale, convergente vers le centre de l'ombilic au premier stade ontogénétique, devient abrupte lors de la croissance à partir du deuxième stade ontogénétique et faiblement rentrante près de la suture ombilicale au troisième stade ontogénétique ; elle redevient convergente vers le centre de l'ombilic au quatrième stade ontogénétique.

Le ventre est convexe et il est traversé par les côtes qui, à cet endroit, s'atténuent ou s'effacent.

La ligne de suture n'est pas observable.

Affinités et différences : par l'ornementation de son troisième stade ontogénétique, le plus développé, ce spécimen est proche de *Lepinayceras precrassispinum* (ROCH, 1930). L'ornementation des deux stades plus jeunes, notamment celle du deuxième font de ce spécimen le représentant possible d'une nouvelle espèce. Cependant, le manque de connaissance précise de la répartition stratigraphique et de la variabilité intra-spécifique des populations du genre *Lepinayceras* gen. nov. de la Zone à *Balearites balearis* ne nous permettent pas de créer une nouvelle espèce.

Lepinayceras chamateuilensis sp. nov.

Fig. 6

Holotype : le spécimen n° L Cas 193, récolté dans le banc n° 91/044, coupe n° 044, Ravin de Savoye, Chamateuil près Castellane, Alpes de Haute-Provence. Collection L. Leroy.

Dénomination : du nom du quartier de Castellane où a été récolté l'holotype.

Localité-type : Hauterivien supérieur, sommet de la Zone à *Balearites mortilleti*, Ravin de Savoye près Castellane, Alpes de Haute-Provence.

Strate-type : le banc n° 91/044, coupe n° 044, Ravin de Savoye, Chamateuil près Castellane, Alpes de Haute-Provence.

Position stratigraphique : *Lepinayceras chamateuilensis* sp. nov. n'est connue qu'au sommet de la Zone à *Balearites mortilleti*.

Matériel étudié : l'holotype n° L Cas 193, collection L. Leroy.

Mensurations

N°	Dmax	D	H	L	O	NP	CI	L/H%	O/H%
LCas193	133,2	133,2	61	57,5	41,4	/	0-1	94,3	67,9
		100,4	43,8	43,3	36,5	9	0-1	98,9	83,3

Dmax : diamètre maximum ; D : diamètre référentiel ; H : hauteur du tour au diamètre référentiel ; L : largeur du tour au diamètre référentiel ; O : diamètre de l'ombilic au diamètre référentiel ; NP : nombre de côtes principales sur le dernier demi-tour, au diamètre référentiel ; CI : nombre de côtes intercalaires entre deux côtes principales, sur le dernier demi-tour ; L/H% : rapport L/H, en pourcentage ; O/H% : rapport O/H, en pourcentage.



6

Figure 6 : *Lepinayceras chamateuilensis* sp. nov. spécimen n° L Cas 193, **holotype**, récolté dans le banc n° 91/044, coupe n° 044, Ravin de Savoye, Chamateuil près Castellane, Alpes de Haute-Provence. Collection L. Leroy. x 1

Diagnose : espèce à tours évolutes qui recouvrent environ la moitié de la hauteur des tours précédents. La section transversale des tours est à peu près aussi large que haute dans les tours les plus jeunes connus et un peu plus haute que large au stade le plus âgé. Le premier stade ontogénétique s'étend environ, sur le dernier demi-tour de l'avant-dernier tour et sur le premier quart du dernier tour. A ce stade, pendant lequel la limite entre la paroi péri-ombilicale et la base des flancs est indistincte, la costulation est constituée quasi-exclusivement de côtes principales simples, droites et de direction radiale, qui naissent à des hauteurs diverses sur la paroi péri-ombilicale et qui s'élargissent et s'élèvent très rapidement jusqu'à un très gros tubercule latéral arrondi. En allant vers le ventre, ces côtes restent élevées et larges et elles pourraient porter des tubercules latéro-ventraux mais la conservation de l'holotype ne permet pas d'être totalement affirmatif sur ce point. Pendant ce stade, il n'y a que trois côtes intercalaires, atuberculées, plus étroites et moins élevées que les côtes principales, situées chacune entre deux côtes principales. Le deuxième stade ontogénétique s'étend sur environ un quart de tour. Il se caractérise par une costulation irrégulière, par un espacement des côtes principales qui sont concaves vers l'avant et qui s'effacent sur le ventre, par une vigueur des côtes principales qui s'exprime plus rapidement à partir de la paroi péri-ombilicale, par l'apparition, sur ces côtes, d'élévations péri-ombilicales très peu marquées qui s'effacent à la fin de ce stade et par une diminution très forte de la vigueur des tubercules latéraux, qui disparaissent à la fin de ce stade. Trois côtes intercalaires se placent, une par une, entre les côtes principales de la dernière partie de ce stade ; elles sont moins élevées et souvent plus fines que les côtes principales. Le troisième stade ontogénétique s'étend sur moins d'un quart de tour. Il se caractérise par la disparition des côtes

principales, et de leur tuberculation, et des côtes intercalaires qui sont remplacées par des côtes fines, plus ou moins effacées sur la paroi péri-ombilicale, faiblement concaves vers l'avant sur le reste des flancs, très peu élevées, de largeur irrégulière et de direction globale radiale à très faiblement proverse. Le quatrième stade ontogénétique débute à 52mm de hauteur de tour ; il se caractérise par l'apparition de côtes atuberculées, très larges, arrondies, très peu élevées de direction rétroverse sur la paroi péri-ombilicale et concaves vers l'avant. Ces côtes sont effacées sur le ventre.

Le ventre est large et arrondi et semble lisse à partir du deuxième stade ontogénétique.

L'ombilic est ouvert et assez profond et la paroi péri-ombilicale, d'abord fortement inclinée vers l'ombilic, se redresse rapidement à la fin du premier stade ontogénétique et s'élève en restant faiblement inclinée vers l'ombilic. La ligne de suture n'est pas connue.

Description : espèce à tours évolutes qui recouvrent environ la moitié de la hauteur des tours précédents. La section transversale des tours est à peu près aussi large que haute dans les tours les plus jeunes connus et un peu plus haute que large au stade le plus âgé.

Le premier stade ontogénétique est observable à partir de 10,3mm de hauteur de tour environ, sur le dernier demi-tour de l'avant-dernier tour et sur le premier quart du dernier tour. A ce stade, pendant lequel la limite entre la paroi péri-ombilicale et la base des flancs est indistincte, la costulation est constituée quasi-exclusivement de treize côtes principales simples, droites et de direction radiale, qui naissent à des hauteurs diverses sur la paroi péri-ombilicale et qui s'élargissent et s'élèvent très rapidement jusqu'à un très gros tubercule latéral arrondi. En allant vers le ventre, ces côtes restent élevées et larges et elles pourraient porter des tubercules latéro-ventraux mais la conservation de l'holotype ne permet pas d'être totalement affirmatif sur ce point. Pendant ce stade, il n'y a que trois côtes intercalaires, atuberculées, plus étroites et moins élevées que les côtes principales, situées chacune entre deux côtes principales et qui naissent près de la suture ombilicale.

Le deuxième stade ontogénétique débute vers 24,2mm de hauteur de tour et s'étend sur environ un quart de tour. Il se caractérise par une costulation irrégulière, par un espacement des côtes principales qui sont concaves vers l'avant et qui s'effacent sur le ventre, par une vigueur des côtes principales qui s'exprime plus rapidement à partir de la paroi péri-ombilicale, par l'apparition sur ces côtes d'élévations péri-ombilicales très peu marquées qui s'effacent à la fin de ce stade et par une diminution très forte de la vigueur des tubercules latéraux, qui disparaissent à la fin de ce stade. Trois côtes intercalaires se placent, une par une, entre les côtes principales de la dernière partie de ce stade ; elles naissent entre la base des flancs et la mi-flanc et sont moins élevées et souvent plus fines que les côtes principales.

Le troisième stade ontogénétique débute à 43,3mm de hauteur de tour et s'étend sur moins d'un quart de tour. Il se caractérise par la disparition des côtes principales, et de leur tuberculation, et des côtes intercalaires qui sont remplacées par des côtes fines, plus ou moins effacées sur la paroi péri-ombilicale, faiblement concaves vers l'avant sur le reste des flancs, très peu élevées, de largeur irrégulière et de direction globale radiale à très faiblement proverse.

Le quatrième stade ontogénétique débute à 52mm de hauteur de tour ; il se caractérise par l'apparition de côtes atuberculées, très larges, arrondies, très peu élevées de direction rétroverse sur la paroi péri-ombilicale, concaves vers l'avant, de direction rétroverse sur la partie interne des flancs, brièvement radiales vers le sommet du tiers interne des flancs et proverges sur le reste des flancs. Ces côtes sont effacées sur le ventre.

Le ventre est large et arrondi et semble lisse à partir du deuxième stade ontogénétique.

L'ombilic est ouvert et assez profond et la paroi péri-ombilicale, d'abord fortement inclinée vers l'ombilic, se redresse rapidement à la fin du premier stade ontogénétique et s'élève en restant faiblement inclinée vers l'ombilic.

La ligne de suture n'est pas observable.

Affinités et différences : *Lepinayceras chamateuilensis* sp. nov. se rapproche de *Lepinayceras sandovali* sp. nov. par son enroulement évoluté, par ses côtes principales bituberculées et par ses côtes peu marquées sur le ventre ; elle en diffère par un enroulement plus évoluté, par sa section transversale des tours à peine plus large que haute qui devient ensuite plus haute que large, par une expression courte et à peine ébauchée des tubercules péri-ombilicaux, par son stade ontogénétique à côtes principales bituberculées plus tardif et moins étendu, par ses côtes principales plus serrées non

séparées par des côtes intermédiaires et très rarement par des côtes intercalaires, et par son stade ontogénétique à côtes principales trituberculées mal exprimées.

Lepinayceras chamateuilensis sp. nov. se distingue aussi de *Lepinayceras sandovali* sp. nov. par sa position stratigraphique plus récente, dans la partie supérieure de la Zone à *Balearites mortilleti*.

Lepinayceras chamateuilensis sp. nov. se rapproche de *Lepinayceras precrassispinum* (ROCH, 1930) par son enroulement évolutive, par ses tours plus larges que hauts qui deviennent ensuite plus hauts que larges, par un stade juvénile à côtes monotuberculées dont les côtes principales portent de vigoureux tubercules latéraux, par l'absence de côtes intermédiaires et par un stade à côtes principales bituberculées ; elle en diffère par ses tours plus involutes, par son stade à côtes bituberculées beaucoup moins développé, par ses côtes principales plus serrées et rarement séparées par une côte intercalaire, par une expression courte et à peine ébauchée des tubercules péri-ombilicaux et par ses côtes qui traversent le ventre très atténues.

Lepinayceras chamateuilensis sp. nov. se distingue aussi de *Lepinayceras precrassispinum* (ROCH, 1930) par sa position stratigraphique plus récente, dans la partie supérieure de la Zone à *Balearites mortilleti*.

Lepinayceras chamateuilensis sp. nov. se rapproche de *Lepinayceras rouxelae* sp. nov. par son enroulement évolutive, par sa section transversale des tours à peine plus large que haute et qui devient plus haute que large lors de la croissance, par ses côtes principales rarement séparées par des côtes intercalaires et qui sont effacées sur le ventre et par son stade ontogénétique à côtes bituberculées ; elle en diffère par un stade juvénile à côtes monotuberculées plus développé et, à ce stade, par ses côtes principales qui portent des tubercules latéraux beaucoup plus volumineux, par son stade à côtes bituberculées beaucoup plus tardif et plus fugace et par une expression courte et à peine ébauchée des tubercules péri-ombilicaux.

Lepinayceras chamateuilensis sp. nov. se distingue aussi de *Lepinayceras rouxelae* sp. nov. par sa position stratigraphique plus récente, dans la partie supérieure de la Zone à *Balearites mortilleti*.

Origine et devenir : l'origine précise de *Lepinayceras chamateuilensis* sp. nov. n'est pas connue ; elle est l'espèce ultime du genre *Lepinayceras* gen. nov. et n'a pas de descendance connue.

Aire de distribution : *Lepinayceras chamateuilensis* sp. nov. n'est connue que dans le sud-est de la France.

Genre *Blascoceras* gen. nov.

Espèce-type : *Blascoceras nodulosum* (CATULLO, 1848).

Dénomination : ce genre est dédié à Pierre Blasco de Fréjus, Var, antérieurement à Pra Loup, Alpes de Haute-Provence (Vermeulen, 2003, p. 91).

Diagnose : genre constitué d'espèces à enroulement des tours semi-évolutes à évolutives, à section transversale des tours plus large que haute. Le maximum de largeur se situe entre les tubercules latéraux. Les tours les plus jeunes sont ornés d'une rangée de tubercules latéraux, plus ou moins gros, qui peuvent être claviformes chez le jeune et qui sont portés par des côtes principales, le plus souvent très atténues à effacées, qui s'élèvent à l'approche de ces tubercules. Ces tubercules latéraux augmentent de taille avec l'âge. De rares côtes intercalaires fines et peu vigoureuses peuvent être présentes. La vigueur des tubercules latéraux diminue ensuite progressivement et, corrélativement, les côtes principales, arrondies et très distantes, qui restent peu élevées sur la moitié interne des flancs, peuvent s'élever et traverser le ventre. L'atténuation importante des tubercules latéraux, puis leur disparition, correspondent à la réalisation de côtes principales très espacées, assez fines, simples, qui naissent sur la paroi péri-ombilicale ou à la base des flancs.

Le ventre est large, arrondi, d'abord lisse ou traversé par des côtes fantomatiques dont on ne peut pas suivre le tracé puis il est traversé par les côtes qui s'expriment lors de la régression des tubercules.

L'ombilic est large et la paroi péri-ombilicale est le plus souvent lisse, presque abrupte près de la suture ombilicale ; elle se raccorde progressivement au reste des flancs sans que la limite entre ces deux parties soit bien discernable. Des tubercules latéraux à la suture ombilicale, la moitié inférieure des flancs et la paroi péri-ombilicale sont inclinées vers l'ombilic ce qui confère à cette partie de la coquille une forme en entonnoir bien caractéristique.

La ligne de suture possède des selles latérales massives, très larges et denticulées régulièrement.

Contenu spécifique : dans le genre *Blascoceras* gen. nov. sont classées les espèces *Blascoceras nodulosum* (CATULLO, 1848), espèce-type et *Blascoceras laevis* (FALLOT & TERMIER, 1923). *Blascoceras voironensis* (PICTET & LORIOL, 1858) est une espèce périphérique.

Origine et devenir : le genre *Blascoceras* gen. nov. est issu du genre *Lepinayceras* gen. nov. ; son devenir précis n'est pas connu.

Répartition stratigraphique : les premiers représentants du genre *Blascoceras* gen. nov. ont été récoltés dans la partie basale de la Zone à *Balearites mortilleti*. Les spécimens les plus récents ont été récoltés au sommet de la même zone.

Affinités et différences : les espèces du genre *Blascoceras* gen. nov. ont en commun, avec différentes espèces du genre *Lepinayceras* gen. nov., leur enroulement évolué, leur section transversale des tours plus large que haute et un stade à côtes principales qui portent de vigoureux tubercules latéraux ; elles en diffèrent par un stade ontogénétique à côtes monotuberculées seul représenté, par une costulation exprimée seulement aux abords des tubercules latéraux et par une répartition stratigraphique plus élevée, dans la partie supérieure de l'Hauterivien terminal.

Les espèces du genre *Blascoceras* gen. nov. se rapprochent de celles du genre *Paraspiticeras* KILIAN, 1910 par leur enroulement évolué, par leur section transversale des tours plus large que haute, et par la présence de tubercules latéraux ; elles en diffèrent par une section transversale des tours moins arrondie, par la présence constante des tubercules latéraux, par un effacement des côtes sur les parties inférieure et supérieure des flancs, et sur le ventre.

Les espèces du genre *Blascoceras* gen. nov. se distinguent aussi de celles du genre *Paraspiticeras* KILIAN, 1910 par une répartition stratigraphique limitée à la partie supérieure de l'Hauterivien terminal.

***Blascoceras nodulosum* (CATULLO, 1848)**

Fig. 7

Synonymie

1848 - *Ammonites nodulosus*, nob. ; Catullo, p. 6, Pl. XII, fig. 5a, b.

2003 - *Paraspiticeras guerinianum* (D'ORB.) ; Busnardo, p. 54, Pl. XII, fig. 4.

Lectotype : le spécimen décrit et figuré par Catullo (p. 6, Pl. XII, fig. 5a, b.).

Dénomination : très probablement pour ses tubercules latéraux noduleux.

Localité-type : Hauterivien supérieur de Valle Pantena près Véronèse, Italie (Catullo, 1848, p. 7).

Strate-type : non précisée à l'origine.

Position stratigraphique : des fragments de *Blascoceras nodulosum* (CATULLO, 1848) ont été récoltés dans la partie basale de la Zone à *Balearites mortilleti*.

Matériel étudié : le spécimen n° 17343, récolté à Angles, Alpes de Haute-Provence et conservé dans la collection Pictet au Muséum d'Histoire Naturelle de Genève, Suisse.

Mensurations

N°	Dmax	D	H	L	O	NT	L/H%	O/H%
17343	112,4	92,8	37	42,8	38,4	15	115,7	103,8

Dmax : diamètre maximum ; D : diamètre référentiel ; H : hauteur du tour au diamètre référentiel ; L : largeur du tour au diamètre référentiel ; O : diamètre de l'ombilic au diamètre référentiel ; NT : nombre de tubercules sur le dernier tour, au diamètre référentiel ; L/H% : rapport L/H en pourcentage; O/H% ; rapport O/H, en pourcentage.

Diagnose : espèce à enroulement des tours médio-évolutive et à section transversale des tours plus large que haute. Le maximum de largeur se situe entre les tubercules latéraux et les limites paroi péri-ombilicale - base des flancs et flancs - ventre sont indistinctes.

Au premier stade ontogénétique connu, l'ornementation est dominée par une rangée de très gros tubercules latéraux dont la base est faiblement allongée dans la direction longitudinale. Ces tubercules peuvent être portés par des côtes principales larges arrondies, très peu élevées sauf dans leur proximité, qui s'effacent rapidement en allant vers la suture ombilicale.

Le deuxième stade se caractérise par un arrondissement de la base des tubercules latéraux, par leur taille relative qui diminue faiblement, par des côtes de direction radiale qui, à partir des tubercules latéraux, sont plus élevées et plus étroites qu'au stade précédent et qui s'atténuent fortement en atteignant la suture ombilicale. Ainsi que l'a dessiné Catullo (1848, Pl. XII, fig. 5a) quelques rares fibulations peuvent être présentes. Vers la fin de ce stade, entre les tubercules latéraux de chaque flanc, de très faibles ondulations transversales indiquent la présence de côtes fantomatiques dont certaines pourraient être bifurquées.

Le troisième et dernier stade connu se caractérise par une diminution rapide de la vigueur des tubercules latéraux qui disparaissent avant l'ouverture. Les côtes, de direction radiale, sont alors assez fines, simples et sont bien exprimées sur toute la largeur des flancs et elles traversent le ventre.

Le ventre est large, arrondi, d'abord lisse puis traversé par des côtes fantomatiques dont on ne peut pas suivre le tracé ; au dernier stade ontogénétique, il est traversé par les côtes qui s'expriment lors de la régression des tubercules et qui s'abaissent un peu et s'élargissent à cet endroit. La limite entre la partie supérieure des flancs et du ventre est indistincte entre les tubercules à tous les stades ontogénétiques ; à partir ces derniers, l'effacement des côtes en direction du ventre peut, par convention, marquer la limite supérieure des flancs.

L'ombilic est large et la paroi péri-ombilicale est assez peu indentée par les côtes, arrondie et presque abrupte près de la suture ombilicale ; elle se raccorde progressivement au reste des flancs sans que la limite entre ces deux parties soit bien discernable. Des tubercules latéraux à la suture ombilicale, la moitié inférieure des flancs et la paroi péri-ombilicale sont inclinées vers l'ombilic ce qui confère à cette partie de la coquille une forme en entonnoir bien caractéristique.

La ligne de suture n'est pas connue.



7

Figure 7 : *Blascoceras nodulosum* (CATULLO, 1848), spécimen n° 17343, Angles, Alpes de Haute-Provence, collection Pictet, Muséum d'Histoire Naturelle de Genève, Suisse. **x 1.**

Description : spécimen n° 17343 ; spécimen à enroulement des tours médio-évolutive et à section transversale des tours plus large que haute. Le maximum de largeur se situe entre les tubercules latéraux, et les limites paroi péri-ombilicale - base des flancs et flancs - ventre sont indistinctes.

Le premier stade ontogénétique correspond à des tours jeunes observables dans l'ombilic et il s'étend sur plus d'un tour de spire. Il se caractérise par des côtes larges et arrondies, très peu élevés sauf près de très gros tubercules latéraux dont la base est faiblement allongée dans la direction longitudinale. Ces côtes s'effacent rapidement en allant vers la suture ombilicale. Sur le premier tour observable, le nombre de tubercules latéraux est de treize.

Le deuxième stade, qui correspond à environ deux tiers de tour de spire, est orné de sept tubercules latéraux ; il se caractérise par un arrondissement de la base des tubercules latéraux, par leur taille relative qui diminue faiblement, par des côtes de direction radiale qui, à partir des tubercules latéraux, sont plus élevées et plus étroites qu'au stade précédent et qui s'atténuent fortement en atteignant la suture ombilicale. Vers la fin de ce stade, entre les tubercules latéraux de chaque flanc, de très faible ondulations transversales indiquent la présence de côtes fantomatiques dont certaines pourraient être bifurquées.

Le troisième et dernier stade connu se caractérise par une diminution rapide de la vigueur des tubercules latéraux qui disparaissent avant l'ouverture à 39,7mm de hauteur de tour. Les côtes au nombre de quatre, de direction radiale, sont alors assez fines, simples, plus serrées qu'au stade précédent et sont bien exprimées sur toute la largeur des flancs.

Le ventre est arrondi, d'abord lisse puis traversé par des côtes fantomatiques dont on ne peut pas suivre le tracé ; au dernier stade ontogénétique, il est traversé par les côtes qui s'expriment lors de la régression des tubercules et qui s'abaissent un peu et s'élargissent à cet endroit. La limite entre la partie supérieure des flancs et du ventre est indistincte entre les tubercules ; à partir ces derniers, l'effacement des côtes en direction du ventre peut, par convention, marquer la limite supérieure des flancs, ce qui lui donne une grande largeur.

L'ombilic est large et la paroi péri-ombilicale est assez peu indentée par les côtes, arrondie et presque abrupte près de la suture ombilicale ; elle se raccorde progressivement au reste des flancs sans que la limite entre ces deux parties soit bien discernable. Des tubercules latéraux à la suture ombilicale, la moitié inférieure des flancs et la paroi péri-ombilicale sont inclinées vers l'ombilic ce qui confère à cette partie de la coquille une forme en entonnoir bien caractéristique.

La ligne de suture n'est pas observable.

Variabilité intra-spécifique : elle n'est que peu connue et s'exprime par une faible variation de la taille des tubercules et de leur nombre et par la présence ou non de fibulations des côtes sur la partie interne des flancs.

Affinités et différences : *Blascoceras nodulosum* (CATULLO, 1848) se rapproche de *Blascoceras laevis* (FALLOT & TERMIER, 1923) par ses tours médio-évolutes dont la section transversale est plus large que haute, par ses tubercules latéraux bien développés, par la base des flancs et la paroi péri-ombilicale en forme d'entonnoir, par ses côtes peu vigoureuses et par son ventre arrondi et presque lisse dans les tours les plus jeunes ; elle s'en distingue par sa section transversale des tours moins large et plus élevée, par ses côtes moins bien exprimées sur la moitié interne des flancs, et par ses tubercules latéraux plus gros et plus espacés, par des fibulations costales plus fréquentes et par un ventre plus arrondi.

Origine et devenir : *Blascoceras nodulosum* (CATULLO, 1848) a pour origine une espèce du genre *Lepinayceras* gen. nov., ornée de très gros tubercules latéraux aux stades les plus jeunes ; son devenir précis n'est pas connu.

Aire de distribution : *Blascoceras nodulosum* (CATULLO, 1848) est connue en Italie et en France.

***Blascoceras laevis* (Fallot & Termier, 1923)**

Fig. 8

Synonymie

1923 - *Himalayites* (?) *laevis* n. sp. ; Fallot & Termier, p. 13, Pl. I, fig. 3a, b.

1937 - *Ammonites Guerinianus* d'Orb. ; Cottreau, p. 19, text-fig. sans numéro.

1998 - *Paraspiticeras laeve* Fallot & Termier ; Cecca, Faraoni & Marini, p. 96, Pl. 3, fig. 27.

2003 - *Paraspiticeras guerinianum* (D'ORBIGNY, 1850) ; Busnardo in Busnardo *et al.*, p. 54, Pl. XII, fig. 4.

Holotype : par monotypie, le spécimen décrit et figuré par Fallot et Termier (1923, Pl. I, fig. 3a, b, p. 13), récolté par Nolan dans l'Hauterivien supérieur de Bendinat près Majorque, Iles Baléares, Espagne, Collection Nolan, et conservé dans les collections de l'Institut Dolomieu, sous le numéro UJF - ID 1962, Université Joseph Fourier, Grenoble, Isère.

Localité type : Hauterivien supérieur de Bendinat près Majorque, Iles Baléares, Espagne.

Strate type : non désignée à l'origine.

Position stratigraphique : non connue actuellement.

Matériel étudié : l'holotype, numéro UJF - ID 1962, collection Nolan, conservé dans les collections de l'Institut Dolomieu, Université Joseph Fourier, Grenoble, Isère.

Dénomination : non précisée à l'origine.

Mensurations

N°	Dmax	D	H	L	O	NT	CI	L/H%	O/H%
F & T		43	14	24	17	/		171,4	121,4
ID1962	46,8	38	13,3	22,9	14	8	0-1	172,2	105,3

Dmax : diamètre maximum ; D : diamètre référentiel ; H : hauteur du tour au diamètre référentiel ; L : largeur du tour au diamètre référentiel ; O : diamètre de l'ombilic au diamètre référentiel ; NT : nombre de tubercules sur le dernier demi-tour, au diamètre référentiel ; CI : nombre de côtes intercalaires entre deux côtes principales, sur le dernier demi-tour ; L/H% : rapport L/H, en pourcentage ; O/H% : rapport O/H, en pourcentage.



8

Figure 8 : *Blascoceras laevis* (Fallot & Termier, 1923), moulage de l'holotype, n° UJF - ID 1962, collection Nolan, Institut Dolomieu, Université Joseph Fourier, Grenoble, Isère. x 2.

Diagnose : espèce à enroulement des tours médio-évolutive et à section transversale des tours sub-trapézoïdale, plus large que haute. Le maximum de largeur se situe entre les tubercules latéraux et la limite paroi péri-ombilicale - base des flancs est indistincte. Les tours les plus jeunes sont ornés d'une rangée de tubercules assez gros et serrés auxquels aboutissent des côtes internes arrondies et larges. Lors de la croissance, les tubercules latéraux augmentent de taille et les côtes internes s'effacent progressivement pour n'être ensuite bien marquées qu'à l'approche des tubercules latéraux. La limite flancs - ventre est indistincte mais l'empreinte d'une ligne de suture sur l'holotype permet de limiter le ventre à une bande assez étroite située entre deux selles très larges. La moitié inférieure des flancs et la paroi péri-ombilicale forment un entonnoir dont la continuité est perturbée par la rangée de tubercules latéraux des tours précédents.

Description : holotype n° UJF - ID 1962 ; spécimen à enroulement des tours médio-évolutive et à section transversale des tours sub-trapézoïdale, plus large que haute dont le rapport L/H% est de 172,2. Le maximum de largeur se situe entre les tubercules latéraux, et la limite paroi péri-ombilicale - base des flancs est indistincte.

Les tours les plus jeunes sont ornés d'une rangée de tubercules assez gros et serrés au nombre de 8 sur le dernier demi-tour au diamètre référentiel. A ces tubercules aboutissent des côtes internes arrondies et larges.

Lors de la croissance, les tubercules latéraux augmentent de taille et les côtes internes s'effacent progressivement pour n'être ensuite bien marquées qu'à l'approche des tubercules latéraux.

La limite flancs - ventre est indistincte mais l'empreinte d'une ligne de suture sur l'holotype permet de limiter le ventre à une bande assez étroite, d'environ 6mm de largeur, située entre deux selles massives et très larges.

La moitié inférieure des flancs et la paroi péri-ombilicale forment un entonnoir dont la continuité est perturbée par la rangée de tubercules latéraux des tours précédents.

Affinités et différences : *Blascoceras laevis* (FALLOT & TERMIER, 1923) se rapproche de *Blascoceras nodulosum* (CATULLO, 1848) par ses tours semi-évolutes dont la section transversale sub-trapézoïdale est plus large que haute, par ses tubercules latéraux bien développés, par la base des flancs et la paroi péri-ombilicale en forme d'entonnoir, par ses côtes peu vigoureuses et par son ventre arrondi et presque lisse dans les tours les plus jeunes ; elle s'en distingue par sa section transversale des tours plus large et moins élevée, par ses côtes plus marquées sur la moitié interne des flancs, par ses tubercules latéraux plus petits et plus serrés, par l'absence de fibulations costales et par un ventre moins arrondi.

Origine et devenir : l'origine et le devenir directs de *Blascoceras laevis* (FALLOT & TERMIER, 1923) sont inconnus. Sa section transversale sub-trapézoïdale permet de penser que *Lepinayceras rouxelae* sp. nov. en est un ancêtre lointain.

Aire de distribution : *Blascoceras laevis* (FALLOT & TERMIER, 1923) n'est connu qu'aux Baléares, Espagne.

CONCLUSIONS

Cette étude montre la grande variabilité morphologique des différentes populations de la sous-famille des Paraspiticeratinæ VERMEULEN, 2009 ; leurs développements ontogénétiques confirment, par l'existence plus ou moins fugace d'un stade tardif à côtes trituberculées, ou sub-trituberculées, que les populations les plus anciennes, classées dans le genre *Lepinayceras* gen. nov., s'enracinent dans les Emericeratinæ VERMEULEN, 2004. A partir du genre *Lepinayceras* gen. nov., la réduction de la costulation et de la tuberculation induit l'apparition de la lignée *Blascoceras* gen. nov., qui est peut-être à l'origine des *Paraspiticeras* monotuberculés.

Si la sous-famille des Paraspiticeratinæ VERMEULEN, 2009 est maintenant mieux comprise, des études complémentaires sont nécessaires pour pouvoir en établir un schéma phylogénétique global.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

AGUIRRE-URRETA M. B. & RAWSON P. F. (1993). – The Lower Cretaceous Ammonite Paraspiticeras from the Neuquen Basin, West-Central Argentina. *Neue Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abh.* 188, 1, 51-69, 4 Pl., Stuttgart.

AUTRAN G. (1993). - L'évolution de la marge nord-est provençale (Arc de Castellane) du Valanginien moyen à l'Hauterivien à travers l'analyse biostratigraphique des séries de la région de Peyroules : séries condensées, discontinuités et indices d'une tectogenèse distensive. Paléobiologie. *Annales du Muséum d'Histoire Naturelle de Nice*, X, 1-240, 13 Pl., Nice.

BUSNARDO R. *in* BUSNARDO R., CHAROLLAIS J., WEIDMANN M. & CLAVEL B. (2003). – Le Crétacé inférieur de la Veveyse de Châtel (Ultrahelvétique des Préalpes externes ; canton de Fribourg, Suisse). *Revue de Paléobiologie*, 22, 1, 1-174, 32 Pl., Genève.

CATULLO T. A. (1848). - Geognostico Paleozoica sulle Alpi Venete, Appendice al catalogo degli ammoniti delle Alpi Venete (specie neocomiane). *Memorie della Società Italiana delle Scienze*, 1-7, Modena.

*Nouvelles données sur l'évolution et la classification de la sous-famille
des Paraspiticeratinae VERMEULEN, 2009 (Ancyloceratina, Ancyloceratoidea, Emericiceratidae)*

COMPANY M., SANDOVAL J. & TAVERA J. M. (2003). - Ammonite biostratigraphy of the uppermost Hauterivian in the Betic Cordillera (SE Spain). *Géobios*, 36, 685-694.

FALLOT P. & TERMIER H. (1923). - Ammonites nouvelles des Iles Baléares. *Trabajos del Museo Nacional de Ciencias Naturales*, série géologique, 32, 1-84, 6 Pl., Madrid.

KAKABADZE & HOEDEMAEKER (2010). - New data on Early Cretaceous (Hauterivian-Barremian) heteromorphic ammonites from northern Germany. *Scripta Geologica*, 140, 1-168, Leiden.

KLEIN J., BUSNARDO R., COMPANY M., DELANOY G., KAKABADZE M., REBOULET S., ROPOLO P., VASICEK Z. & VERMEULEN J. (2007). - Lower Cretaceous Ammonites III, Bochianitoidea, Protancyloceratoidea, Ancyloceratoidea, Ptychoceratoidea. 1-381, Riegraf édit., Leiden.

KOENEN A. (1902). - Die Ammonitiden des Norddeutschen Neocom (Valanginien, Hauterivien, Barrémien und Aptien). *Abhandlungen des Königlichen Preussischen Geologischen Landesanstalt und Bergakademie zu Berlin* (nouvelle série), 24, 1-449.

REBOULET S. (1996). - l'évolution des ammonites du Valanginien-Hauterivien inférieur du bassin vocontien et de la plate-forme provençale (Sud-Est de la France) : relations avec la stratigraphie séquentielle et implications biostratigraphiques. *Documents du Centre des Sciences de la Terre, Lyon I*, n° 137 (1995), 1-371, Villeurbanne.

ROCH E. (1930). - Etudes géologiques dans la région méridionale du Maroc occidental. *Notes et mémoires du Service des Mines et de la Carte géologique du Maroc*, 9, 1-542.

ROPOLO P. & SALOMON M. (1992). - Evolution du déroulement - Passage du stade criocératique au stade subaspinocératique - chez certaines populations d'ammonites hétéromorphes de l'Hauterivien moyen (zones à Nodosoplicatum et à Sayni). *Géologie Méditerranéenne*, XIX, n° 3, 189-227.

VERMEULEN J. (2003). - Ammonites nouvelles ou peu connues du Barrémien méditerranéen. *Annales du Muséum d'Histoire Naturelle de Nice*, XVIII, 57-109, 5 Pl., Nice.
blascoi

VERMEULEN J. (2004). - Vers une nouvelle classification à fondement phylogénétique des ammonites hétéromorphes du Crétacé inférieur méditerranéen. Le cas des CRIOCERATITIDAE GILL, 1871, *nom. correct*. WRIGHT, 1952, des EMERICICERATIDAE fam. nov. et des ACRIOCERATIDAE fam. nov. (ANCYLOCERATACEAE GILL, 1871). *Rivière Scientifique*, 88, 69-92, 4 Pl., Nice.

VERMEULEN J. (2005). - Boundaries, ammonite fauna and main subdivisions of the stratotype of the Barremian. *Géologie Alpine, Série Spéciale "Colloques et excursions"*, 7, 147-173, Pl. 42-48, Grenoble.

VERMEULEN J. (2006). - Nouvelle classification à fondement phylogénétique des ammonites hétéromorphes du Crétacé inférieur. *Annales du Muséum d'Histoire Naturelle de Nice*, XXI, 137-178,

VERMEULEN J., DUYE J. P., LAZARIN P., LEROY L. & MASCARELLI E. (2009). - Nouvelles données taxinomiques sur la famille des Crioceratitidae GILL, 1871 (Ancyloceratina, Ancyloceratoidea). *Rivière scientifique 2008*, 92, 65-76, 3 Pl., Nice.

WRIGHT C. W., CALLOMON J. H. & HOWARTH M. K. (1996). - Treatise on Invertebrate Paleontology, L, Mollusca 4, Cretaceous Ammonoidea, 1-362, Kaesler R. L. édit., Boulder, Colorado, Lawrence, Texas.