

# VERS UNE NOUVELLE CLASSIFICATION À FONDÉMENT 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)

Jean VERMEULEN<sup>(1)</sup>

(1) Grand Rue, 04330 Barrême, France.

## Résumé

Une nouvelle classification à fondement phylogénétique est proposée pour trois familles d'ammonites hétéromorphes du Crétacé inférieur méditerranéen.

Dans les CRIOCERATITIDAE GILL, 1871 sont classées les lignées phylogénétiques *Crioceratites* LÉVEILLÉ, 1837, *Balearites* SARKAR, 1954, *Binelliceras* SARKAR, 1977, *Pseudothurmannia* SPATH, 1923, *Sornayites* WIEDMANN, 1962 et *Diamanticeras* gen. nov.. Les genres *Spathicrioceras* SARKAR, 1955, *Prieuriceras* gen. nov. et *Parathurmannia* BUSNARDO *et al.*, 2003 sont également classés dans cette famille ; chacun d'entre-eux correspond probablement à plusieurs lignées phylogénétiques qui restent à établir dans le détail. Le statut générique de *Subaspinoceras* THOMEL *et al.*, 1987 est très incertain.

Dans les EMERICICERATIDAE fam. nov. sont classés des genres constitués de plusieurs lignées phylogénétiques. C'est le cas de *Davouxiceras* gen. nov., qui regroupe toutes les espèces trituberculées qui s'isolent par leur évolution de la lignée phylogénétique *Crioceratites* LEVEILLÉ, 1837 ; c'est aussi le cas de *Paraspiticeras* KILIAN, 1910, *Emericiceras* SARKAR, 1954 et peut-être *Paracioceras* SPATH, 1924. *Protacioceras* SARKAR, 1955 reste un genre typologique. Le statut phylogénétique du genre *Honoratia* BUSNARDO, CHIAROLLAIS, WEIDMANN & CLAVER, 2003 reste à confirmer. Dans les ACRIOCERATIDAE fam. nov. sont classées les lignées génériques phylogénétiques *Acriceras* HYATT, 1900, *Dissimilites* SARKAR, 1955 et *Toxoceratoides* SPATH, 1924. L'origine précise du genre *Acriceras* HYATT, 1900 reste à établir ; sa découverte entraînera probablement une translation au rang de sous-famille, avec un classement, soit dans les CRIOCERATITIDAE GILL, 1871, soit dans les EMERICICERATIDAE fam. nov..

À l'intérieur de chaque famille, lorsque cela est possible, les liens phylétiques existant entre les différents genres sont précisés et les faits évolutifs majeurs caractérisant ces derniers sont décrits.

## Abstract

We lay the foundations of a new phylogenetical classification for three heteromorph ammonite families of the mediterranean Lower Cretaceous.

Into CRIOCERATITIDAE GILL, 1871 are classified the phylogenetical lineages *Crioceratites* LÉVEILLÉ, 1837, *Balearites* SARKAR, 1954, *Binelliceras* SARKAR, 1977,

*Pseudothurmannia* SPATH, 1923, *Sornayites* WIEDMANN, 1962 and *Diamanticeras* gen. nov. The genera *Spathicrioceras* SARKAR, 1955, *Prieuriceras* gen. nov. and *Parathurmannia* BUSNARDO *et al.*, 2003 are also classified into this family ; each of them contains probably several phylogenetical lineages which are not yet established in detail. The generic status of *Subaspinoceras* THOMEL *et al.*, 1987 is much uncertain.

Into EMERICICERATIDAE fam. nov. are bring together the genera which make up several phylogenetical lineages. This is the case of *Davouxiceras* gen. nov., which contains the whole of the trituberculate species which, by their evolution, are separated from *Crioceratites* LÉVEILLÉ, 1837 phylogenetical lineage ; this is also the case of *Paraspiticeras* KILIAN, 1910, *Emericiceras* SARKAR, 1954 and may be *Paracrioceras* SPATH, 1924. *Protacrioceras* SARKAR, 1955 stay a phenetical genus. The phylogenetical status of the genus *Honoratia* BUSNARDO, CHAROLLAIS, WEIDMANN & CLAVEL, 2003 must be confirmed.

Into ACRIOCERATIDAE fam. nov. are classified the phylogenetical genera *Acrioceras* HYATT, 1900, *Dissimilites* SARKAR, 1955 and *Toxoceratoides* SPATH, 1924. The discovery of the true origin of the genus *Acrioceras* HYATT, 1900 will imply a translation of ACRIOCERATIDAE fam. nov. to a sub-family status, either into the CRIOCERATITIDAE GILL, 1871, or into the EMERICICERATIDAE fam. nov..

Inside each family, when it is possible, the phylogenetical generic linkages are specified and the main ways of evolution are described.

## INTRODUCTION

Pendant le Crétacé inférieur, notamment à partir de l'Hauterivien inférieur, l'ammonitofaune est caractérisée par un développement important, quantitatif et qualitatif, des espèces hétéromorphes, lesquelles peuvent parfois en constituer l'élément dominant. La classification actuelle des ammonites hétéromorphes de l'Hauterivien et du Barrémien méditerranéens, classées dans les ANCYLOCERATINA (AMMONOIDEA) repose encore essentiellement sur l'analyse des différences ou des similitudes phénétiques car les données biostratigraphiques fines publiées, concernant les différentes espèces, sont rares. Si on ajoute à ce fait que les fossiles d'ammonites hétéromorphes sont le plus souvent des fragments plus ou moins petits de spécimens originaux entiers, ou presque, il est aisément de comprendre pourquoi une classification phylogénétique de ces ANCYLOCERATINA tarde à se mettre en place. Les données biostratigraphiques précises, que nous avons obtenues par des récoltes méthodiques sur le terrain, nous ont déjà permis de proposer une classification phylogénétique pour les familles des HOLCODISCIDAE (Vermeulen & Thieuloy, 1999), des OOSTERELLIDAE, MACROSCAPHITIDAE, HEMIHOPLITIDAE (Vermeulen, 1999 ; 2001a) et des PULCELLIIDAE (Vermeulen, 1995 ; 1997a, b ; 2001b ; 2002) ; cette méthode taxinomique est ici appliquée aux CRIOCERATITIDAE GILL, 1871 *nom. correct.* WRIGHT, 1952, aux EMERICICERATIDAE fam. nov. et aux ACRIOCERATIDAE fam. nov., familles appartenant toutes à la super famille des ANCYLOCERATACEAE GILL, 1871.

Le cadre biostratigraphique de l'Hauterivien et du Barrémien inférieur qui est utilisé dans ce travail pour établir notre classification phylogénétique est

celui, modifié (tableau p.92), établi à l'issue des travaux du 'groupe Kilian' en 2002 à Lyon, France (Vermeulen, 2002 ; Hoedemaeker *et al.*, 2003).

## I.- CLASSIFICATION PHYLOGÉNÉTIQUE DES CRIOCERATITIDAE GILL, 1871 *nom. correct.* WRIGHT, 1952

**1.1. Origine et devenir de la famille :** Thieuloy (1977) émet l'hypothèse d'une filiation des *Crioceratites* à partir du genre *Criosarasinella* THIEULOUY, 1977. Reboulet (1996) propose une origine des CRIOCERATITINAE GILL, 1871, soit à partir du genre *Sarasinella* UHLIG, 1905, soit à partir du genre *Eleniceras* BRESKOVSKI, 1967. Des recherches sont encore nécessaires, notamment dans la Zone à *Acanthodiscus radiatus*, pour confirmer l'une de ces trois hypothèses.

Les CRIOCERATITIDAE GILL, 1871 sont à l'origine des EMERICERATIDAE fam. nov. et des ACRIOCERATIDAE fam. nov., ainsi que, probablement, des HETEROERATIDAE SPATH, 1922, que nous classons, à cause de leurs liens phylétiques étroits, avec les DESHAYESITIDAE STOYANOW, 1949, dans les DESHAYESITACEAE STOYANOW, 1949.

**1.2. Répartition stratigraphique :** les premiers représentants de la famille des CRIOCERATITIDAE GILL, 1871 apparaissent au Valanginien terminal (Reboulet, 1996), dans la Zone à *Criosarasinella furcillata* ; ses derniers représentants qui constituent le groupe de *Prieuriceras picteti* (SARKAR, 1955), disparaissent au sommet de l'Hauterivien terminal, dans la partie inférieure de la Zone à *Prieuriceras picteti*.

### 1.3. Caractérisation des principaux genres téthysiens méditerranéens :

#### Genre *Crioceratites* LÉVEILLÉ, 1837

**Générotype :** *Crioceratites duvali* (LÉVEILLÉ, 1837).

**Définition phylogénétique :** dans sa compréhension phylogénétique, ce genre correspond exclusivement à la lignée des espèces valangino-hauteriviennes qui évoluent vers une morphologie atuberculée et qui sont des ancêtres ou des descendantes de l'espèce générotypique. Les données actuelles permettent de classer dans le genre phylogénétique *Crioceratites* LÉVEILLÉ, 1837 les espèces *Crioceratites loryi* (SARKAR, 1955), *Crioceratites curnieri* ROPOLY, 1991, *Crioceratites duvali* LÉVEILLÉ, 1837 et *Crioceratites villiersianum* (D'ORBIGNY, 1842). Cette lignée apparaît dans la Zone à *Criosarasinella furcillata* et s'éteint dans la Zone à *Balearites balearis*.

**Espèces périphériques :** dans la classification phylogénétique proposée, les espèces montrant des affinités avec celles d'une lignée déjà définie, mais dont les liens phylétiques avec cette lignée ne sont pas clairement établis, sont classées, dans l'attente de l'établissement de leurs liens phylétiques

ou de leur mise en synonymie, à proximité du genre phylogénétique ; elles portent donc provisoirement le même nom générique que celles de la lignée référentielle.

Les espèces périphériques classées dans le genre *Crioceratites* LÉVEILLÉ, 1837 sont *Crioceratites stahleckeri* SARKAR, 1955 *Crioceratites vishnui* SARKAR, 1955, *Crioceratites inermis* SARKAR, 1955, *Crioceratites matsu-motoi* SARKAR, 1955 et *Crioceratites shibae* SARKAR, 1955.

À partir du genre *Crioceratites* LÉVEILLÉ, 1837 s'individualisent les genres *Balearites* SARKAR, 1954, *Binelliceras* SARKAR, 1977, *Spathicrioceras* SARKAR, 1955 et *Diamanticeras* gen. nov.

#### Genre *Balearites* SARKAR, 1954

**Générotype :** *Balearites balearis* (NOLAN, 1894).

**Définition phylogénétique :** le genre *Balearites* SARKAR, 1954 correspond exclusivement à la lignée des espèces hauerivientes qui à partir de *Balearites balearis* (NOLAN, 1894), espèce paucituberculée, souche du genre, vont acquérir, sur toutes les côtes, une fine tuberculation latéro-ventrale de plus en plus développée vers le stade adulte. Ce type ornemental apparaît tout d'abord discrètement, comme chez *Balearites shankariae* SARKAR, 1955, puis progresse ultérieurement vers les parties plus agées, comme chez *Balearites labroussae* SARKAR, 1955 puis chez *Balearites mortilleti* (PICTET et de LORIOL, 1858). Cette lignée est également caractérisée par un réenroulement très progressif des tours de spire ; l'espèce ultime, *Balearites caravacaensis* (HOEDEMAEKER, en cours) possède une tuberculation latéro-ventrale, toujours fine, qui s'exprime à tous les stades ontogéniques et un ombilic qui ne laisse voir qu'environ la moitié interne des tours précédents.

*Balearites nolani* SARKAR, 1955, *Balearites krenkeli* (SARKAR, 1955) et *Balearites krishnae* (SARKAR, 1955) sont ici considérées comme des espèces périphériques.

#### Genre *Binelliceras* SARKAR, 1977

**Générotype :** *Binelliceras binelli* (ASTIER, 1851).

**Définition phylogénétique :** le genre *Binelliceras* SARKAR, 1977 est à son origine très proche du genre *Balearites* SARKAR, 1954 ; il va s'écartier de la direction évolutive de ce dernier par l'acquisition au stade juvénile d'une ornementation trituberculée qui ultérieurement va progresser légèrement vers l'avant. La progression des tubercles latéro-ventraux va être plus rapide et plus avancée que celle des tubercles latéraux. Ce processus évolutif est réalisé dans la lignée *Binelliceras binelli* (ASTIER, 1851) - *Binelliceras nowaki* (SARKAR, 1955) et il pourrait se continuer par la lignée des *Pseudothurmannia* telle qu'elle est conçue dans ce travail. Cette liaison phylétique, si aucun point cladogénétique important ne sépare les deux genres *Pseudothurmannia* SPATH, 1923 et *Binelliceras* SARKAR, 1977,

entrainerai  
de Sarkar.

*Binelliceras fabreae* (THOMEL, 1964) et *Binelliceras ibicensis* (WIED-MANN, 1962) sont des espèces périphériques.

### Genre *Pseudothurmannia* SPATH, 1923

**Générototype** : *Pseudothurmannia angulicostata* (D'ORBIGNY, 1841). Il apparaît maintenant évident que cette espèce n'appartient pas à la lignée phylogénétique des *Crioceratites* et qu'elle doit donc être classée dans un genre différent.

Ce fait vient corroborer les positions prises antérieurement (Vermeulen, 2002 ; Vermeulen *et al.*, 2002 ; Busnardo *et al.*, 2003, p. 66) s'opposant aux tendances diverses, exclusivement phénétiques, prises par d'autres auteurs (Sarkar, 1955, p. 155 ; Hoedemaeker, 1995, p. 226, Company *et al.*, 2002, p. 84). Le choix d'un génotype nouveau pour le genre *Pseudothurmannia* Spath, 1923, quel qu'il soit, et le classement de l'espèce de d'Orbigny dans un genre avec lequel ses liens phylétiques ne sont qu'indirects et très anciens se montrent fortement inutiles dans le cadre d'une classification phylogénétique moderne.

**Définition phylogénétique** : l'origine précise de la lignée *Pseudothurmannia* reste encore à établir et plusieurs hypothèses pourraient être invoquées. En attendant de nouvelles données sur ce sujet, nous restreignons la conception phylogénétique du genre aux espèces liées au génotype qui se répartissent stratigraphiquement de la Zone à *Pseudothurmannia seitzi*, ex Zone à *Spathicrioceras angulicostatum* (Vermeulen, 2002 ; Vermeulen *et al.*, 2002), à la Zone à *Balearites mortilleti*.

L'évolution des espèces est marquée par une faible tendance au réenroulement, une régression vers les tours les plus jeunes de la trituberculation et l'affaiblissement progressif puis la disparition de la tuberculation latéro-ventrale, généralisée sur toutes les côtes, laquelle est très faible chez le génotype qui se place presque en fin de lignée. Ces processus évolutifs semblent suivre, en sens inverse, ceux du genre *Binelliceras* SARKAR, 1977 et pourraient, dans le cas de l'existence d'un lien phylétique direct entre les *Binelliceras* et les *Pseudothurmannia* constituer un exemple de rétro-évolution.

Les espèces de cette lignée ne sont pas encore toutes connues. L'espèce la plus ancienne connue est celle que nous avions provisoirement nommée (Vermeulen, 2002a, b) *Spathicrioceras angulicostatum* (KILIAN, 1888) et, *Pseudothurmannia seitzi* (SARKAR, 1955) est probablement sa nouvelle nomination ; elle est reliée à *Pseudothurmannia angulicostata* (D'ORBIGNY, 1841) par une espèce intermédiaire non encore décrite.

*Pseudothurmannia belimelensis* (DIMITROVA, 1967) est une espèce périphérique.

**Diagnose** : une modification de la diagnose générique s'impose : genre de conception phylogénétique, constitué d'espèces à coquilles évolutes, à

section transversale des tours plus haute que large. Les tours jeunes sont toujours déroulés et, au cours de l'évolution des espèces, ils se resserrent faiblement. Le dos est sub-aplati et la paroi péri-ombilicale abrupte se raccorde au flancs par un coude arrondi. Le ventre est arrondi à faiblement convexe. Le stade le plus jeune possède des côtes semblables puis, très rapidement, des côtes principales trituberculées, plus ou moins espacées, apparaissent ; elles sont séparées par un nombre variable de côtes intercalaires qui sont plus ou moins longues. La costulation juvénile est rigide puis, progressivement, les côtes deviennent dans leur ensemble plus flexueuses. La tuberculation des côtes s'exprime très tôt et les côtes principales, dès qu'elles se différencient, sont trituberculées. Au stade juvénile tardif (éphébétique) la trituberculation des côtes principales disparaît et ultérieurement ces ornements ne sont plus exprimés que sous-forme de bullae ou de tubercules péri-ombilicaux, et de petits tubercules latéro-ventraux ; ces derniers sont très petits, exprimés à tous les stades ontogéniques, et ils tendent à disparaître en fin de lignée. Au cours de l'évolution, la trituberculation des côtes principales reste cantonnée sur la partie juvénile puis, en fin de lignée, elle régresse vers les tours les plus jeunes. La ligne de suture n'a pas été observée.

#### Genre *Spathicrioceras* SARKAR, 1955

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

Ce genre n'a été que très peu étudié et sa phylogénèse est encore mal connue. L'holotype de *Spathicrioceras sornayi* SARKAR, 1955, dont les tours les plus jeunes sont absents est, d'après Sarkar (1955, p. 161), assez mal conservé. La probabilité de l'existence de tours jeunes trituberculés est très grande et, dans ce cas fort probable, le genre *Spathicrioceras* SARKAR, 1955 ainsi conçu possède des espèces proches, stratigraphiquement et morphologiquement de celles du genre *Pseudothurmannia* SPATH, 1923. Il se présente donc, mais moins que le genre *Binelliceras* SARKAR, 1977, comme un ancêtre potentiel du genre de Spath.

Dans ce genre nous classons les espèces dont les tours juvéniles possèdent des côtes principales trituberculées et qui, après la disparition de la trituberculation, peuvent être bi, mono ou atuberculés ; l'ensemble de la costulation reste alors de type criocératique ou devient pseudothurmanniforme.

Les espèces classées dans ce genre sont *Spathicrioceras sornayi* SARKAR, 1955 et *Spathicrioceras remanei* (WIEDMANN, 1962).

Les espèces périphériques sont *Spathicrioceras quenstedti* (OOSTER, 1860), *Spathicrioceras andersoni* (SARKAR, 1955), et *Spathicrioceras majoricensis* (NOLAN, 1894).

#### Genre *Prieuriceras* gen. nov.

**Générotype :** *Prieuriceras picteti* (SARKAR, 1955).

**Dénomination :** genre dédié à Abel Prieur, ingénieur de recherche

C.N.R.S., directeur du Centre des collections de géologie de l'université Claude Bernard, Lyon.

**Diagnose** : genre constitué d'espèces à ornementation pseudothurmanni-forme dont les coquilles spiralées évolutes ont des tours d'abord disjoints qui, au cours de l'évolution, se recouvrent ensuite progressivement jusqu'à environ un tiers de leur hauteur. Les flancs sont faiblement convexes et la section transversale des tours est plus haute que large ; son maximum de largeur se situe vers le sommet du tiers inférieur des flancs. La paroi péri-ombilicale est abrupte et elle se raccorde progressivement au reste des flancs par un coude arrondi. Le ventre est relativement large et convexe ; sur les côtes, il est délimité latéralement par les tubercules latéro-ventraux. Au sein d'une même espèce, l'ornementation des coquilles est très variable. Lors de l'ontogenèse, la costulation, plus ou moins flexueuse, se différencie plus ou moins tôt en côtes principales, très vigoureuses sur les tiers inférieur et médian des flancs, et en intercalaires le plus souvent très courtes. Les côtes principales portent des tubercules péri-ombilicaux et latéraux plus ou moins bien exprimés. Toutes les côtes portent de petits tubercules latéro-ventraux bien marqués qui donnent aux bords du ventre un aspect anguleux.

La ligne de suture n'a pas pu être étudiée.

**Contenu spécifique** : dans ce genre sont classées les espèces *Prieuriceras edouardi* (HONNORAT-BASTIDE, 1890), *Prieuriceras crioceroides* (TORCATEL, 1883), *Prieuriceras simionescui* (SARKAR, 1955), *Prieuriceras pseudomalbosi* (SARASIN & SCHÖNDELMAYER, 1901) *Prieuriceras spinatus* (BUSNARDO *et al.*, 2003) et *Prieuriceras picteti* (SARKAR, 1955).

### Genre *Sornayites* WIEDMANN, 1962

**Générotype** : *Sornayites paronai* SARKAR, 1955.

**Caractérisation phylogénétique** : ce genre correspond à une lignée d'espèces à coquilles à enroulement criocératique dont la costulation est élevée et pincée et dont les côtes principales sont trituberculées. Des tubercules supplémentaires portés par les côtes secondaires sont fréquents. L'ornementation des espèces de ce genre permet de l'interpréter phylogénétiquement comme une lignée issues, au sommet de la Zone à *Balearites balearis*, du genre *Spathicrioceras* SARKAR, 1955. Cette lignée disparaît à la base de la Zone à *Prieuriceras picteti*.

**Remarque** : Busnardo *et al.* ont illégalement choisi l'espèce *Prieuriceras simionescui* (SARKAR, 1955) comme nouveau générotype de *Sornayites* WIEDMANN, 1962. En effet, l'espèce générotypique désignée par Wiedmann (1962), *Sornayites paronai* SARKAR, 1955, reste valable en tant que générotype, même en l'absence de l'holotype. De plus, *Sornayites paronai* SARKAR, 1955 n'a pas de relation phylétique directe avec les autres espèces citées initialement par Wiedmann, induit en erreur par la présence chez toutes ces espèces de côtes principales trituberculées. L'espèce générotyp-

rique *Sornayites paronai* SARKAR, 1955 s'apparente naturellement avec *Sornayites lardi* OOSTER, 1860 et *Sornayites imlayi* SARKAR, 1955, ces trois espèces constituant un groupe homogène phylogénétiquement isolé du nouveau genre *Prieuriceras*.

#### 1.4. Les autres genres de la famille des CRIOCERATITIDAE WRIGHT, 1952

##### Genre *Parathurmannia* BUSNARDO *et al.*, 2003

**Générotype :** *Parathurmannia sarasini* (SARKAR, 1955)

Le nouveau genre *Parathurmannia* BUSNARDO *et al.*, 2003 comprend, d'après la définition originale, deux groupes, le groupe de *Parathurmannia sarasini* (SARKAR, 1955) et le groupe de *Parathurmannia mortilleti* (PICTET et de LORIOL, 1858). L'espèce de Pictet et de Loriol appartient à la lignée des *Balearites* et elle doit par conséquent être exclue du genre *Parathurmannia* BUSNARDO *et al.*, 2003. Compte-tenu de sa position stratigraphique et de sa morphologie, *Parathurmannia sarasini* (SARKAR, 1955) est peut-être lié à *Balearites mortilleti* (PICTET et de LORIOL, 1858) ; toutefois, le genre *Parathurmannia* BUSNARDO *et al.*, 2003 est une solution taxinomique dans l'attente de la confirmation de cette parenté.

##### Genre *Kakabadziella* HOEDEMAEKER & WALDEMAR HERNGREEN, 2003

Hoedemaeker et Waldemar Herngreen (2003) ont créé un nouveau genre, *Kakabadziella*, pour *Kakabadziella ohmi* (WINCKLER, 1868) et *Kakabadziella catullo* (PARONA, 1897), mais sans en préciser le générotype et sans en donner de diagnose. Le genre *Kakabadziella* HOEDEMAEKER & WALDEMAR HERNGREEN, 2003, dans ces conditions, est *nomem dubium* et est très probablement un synonyme mineur de *Parathurmannia* BUSNARDO *et al.*, 2003

##### Genre *Subaspinoceras* THOMEL, DELANOV & AUTRAN, 1987.

**Générotype :** *Subaspinoceras mulsanti* (ASTIER, 1851).

Ce genre est interprété soit comme une expression dimorphique intra-spécifique (Ropolo & Gonnet, 1995), soit comme un genre phénétique à part entière (Thomel *et al.*, 1987 ; Busnardo *et al.*, 2003).

Des récoltes supplémentaires et très précises doivent encore être réalisées pour établir définitivement le statut, générique ou non, de *Subaspinoceras* THOMEL *et al.*

##### Genre *Diamanticeras* gen. nov.

Ce genre n'a pas été trouvé dans le domaine méditerranéen.

**Générotype :** *Diamanticeras diamantensis* (GERTH, 1925)

**Diagnose :** genre constitué par une lignée australe d'espèces atuberculées qui se caractérise par un processus de réenroulement qui réalise des coquilles à tours tangents. La costulation se différencie en côtes principales et intercalaires atuberculées. Les côtes principales sont larges et arron-

des, parfois bifurquées ; elles peuvent être associées par paires et elles franchissent le ventre sans interruption. Les côtes secondaires sont plus ou moins vigoureuses, généralement simples, et plus ou moins affaiblies ou effacées sur le ventre.

Le genre *Diamanticeras* gen. nov. est très probablement lié phylétiquement au genre *Crioceratites* LÉVEILLÉ, 1837

Ce genre comprend les espèces *Diamanticeras diamantensis* (GERTH, 1925), *Diamanticeras bederi* (GERTH, 1925) et *Diamanticeras Schlagintweiti* (GIOVINE, 1950).

## 2.- CLASSIFICATION PHYLOGÉNÉTIQUE DES EMERICERATIDAE fam. nov.

A l'exclusion des HIMANTOCERATIDAE DIMITROVA, 1970 et du genre *Sornayites* SARKAR, 1955 appartenant à la famille des CRIOCERATITIDAE WRIGHT, 1952, cette famille regroupe toutes les lignées constituées d'espèces chez lesquelles l'ornementation trituberculée est présente à tous les stades ontogéniques, sauf parfois au stade adulte tardif où elle s'atténue puis disparaît.

**2.1. Origine et devenir :** les EMERICERATIDAE fam. nov. s'isolent très tôt des CRIOCERATITIDAE GILL, 1871 en développant une costulation trituberculée qui, par progression centrifuge, va rapidement s'exprimer à tous les stades ontogéniques.

Les EMERICERATIDAE fam. nov. constituent la souche familiale des ANCYLOCERATIDAE GILL, 1871 et des HEMIHOPLITIDAE SPATH, 1924.

**2.2. Répartition stratigraphique :** c'est dans la Zone à *Plesiospitiidiscus ligatus* qu'ont été récoltés les premiers spécimens qui peuvent être considérés comme des EMERICERATIDAE primitifs. Cette famille disparaît avec l'extinction de *Honoratia thiollierei* (ASTIER, 1851) dans la partie inférieure de la Zone à *Nicklesia pulchella*.

**2.3. Les principaux genres méditerranéens classés dans les EMERICERATIDAE fam. nov.**

### Genre *Davouxiceras* gen. nov.

**Générotype :** *Davouxiceras nolani* (Kilian, 1907).

Ce genre regroupe toutes les espèces à enroulement et à costulation crioceratique, à côtes principales trituberculée, tendant à se manifester à tous les stades ontogéniques, qui divergent de la direction évolutive à tendance atuberculée de la lignée *Crioceratites* LÉVEILLÉ, 1837. Ce nouveau genre correspond très certainement à plusieurs lignées phylogénétiques qui restent à définir.

**Diagnose :** genre constitué d'espèces à coquilles à enroulement criocératique, à section transversale des tours plus haute que large, à dos sub-aplati et à ventre convexe. L'ornementation est constituée de côtes principales trituberculées et de côtes intercalaires généralement atuberculées. Au stade adulte tardif, plus rarement avant, les côtes principales deviennent souvent très vigoureuses et les tubercules s'affaiblissent et parfois disparaissent. À ce stade les côtes intercalaires disparaissent très souvent.

Dans ce genre sont classées les espèces *Davouxiceras nolani* (KILIAN, 1907), *Davouxiceras basseae* (SARKAR, 1955), *Davouxiceras karakaschi* (SARKAR, 1955) et *Davouxiceras gignouxi* (SARKAR, 1955).

C'est à partir du genre *Davouxiceras* gen. nov. que s'individualise le genre *Emericiceras* SARKAR, 1954.

#### Genre *Emericiceras* SARKAR, 1954

**Générotype :** *Emericiceras emerici* (LÉVEILLÉ, 1837).

Le dessin original de Léveillé est très idéalisé ; les principales différences entre les figures originales et l'holotype sont en particulier les suivantes :

- la section transversale du tour à l'ouverture est bien moins anguleuse ;
- le dos du spécimen est sub-aplati et non concave ;
- le ventre est relativement plus large et non concave ;
- des tubercules péri-ombilicaux et latéraux supplémentaires sont présents sur quelques côtes intercalaires. ;
- sur le dernier demi-tour, les tubercules latéro-ventraux sont plus nombreux et, des deux côtés du ventre, certains semblent, l'état de notre mouillage n'est pas excellent, reliés par des boucles costales.

Toutes ces différences font que les figures originales ne donnent pas une représentation correcte de l'holotype et que de nombreux auteurs ont été induits en erreur.

**Caractérisation phylogénétique :** les populations primitives du genre possèdent une ornementation assez uniforme constituée des côtes principales fortes et trituberculées, et de fines côtes intercalaires atuberculées ; elles s'identifient à *Emericiceras moutoni* (ASTIER, 1851), de la base de la Zone à *Balearites balearis* et à *Emericiceras mahakaliae* (SARKAR, 1955), du sommet de la Zone à *Balearites balearis* et de la Zone à *Pseudothurmannia seitzi* (ex Zone à *Spathicrioceras angulicostatum* in Vermeulen, 2002). Au sommet de la Zone à *Balearites mortilleti* (= ex Zone à *Pseudothurmannia mortilleti* auct. sensu) les *Emericiceras* primitifs se séparent en plusieurs lignées dont seules deux d'entre-elles, *Paracrioceras* SPATH, 1924 et *Honoratia* BUSNARDO et al., 2003, sont nommées génériquement. Cette évolution est marquée chez certaines espèces par une distribution désordonnée, parfois de la costulation, mais plus fréquemment de la tuberculation. Les derniers représentants du genre *Emericiceras* SARKAR, 1954 ont été récoltés dans le Barrémien inférieur, dans la Zone à *Kotetishvilia nicklesi*.

Dans le genre *Emericiceras* SARKAR, 1954 nous classons les espèces *Emericiceras emerici* (LÉVEILLÉ, 1837), *Emericiceras moutoni* (ASTIER, 1851), *Emericiceras mahakaliae* (SARKAR, 1955), *Emericiceras koechlini* (ASTIER, 1851), *Emericiceras bouladouxae* (SARKAR, 1955), *Emericiceras journoti* (SARKAR, 1955), *Emericiceras ottohaasi* (SARKAR, 1955) et *Emericiceras mahadevai* (SARKAR, 1955).

**Remarque :** l'examen de l'holotype de *Emericiceras joliboisi* (SARKAR, 1955), identifié ultérieurement (Ropolo & Salomon, 1992) comme *Crioceratites joliboisi* (SARKAR, 1955) prouve que cette espèce appartient en réalité au genre *Acantholytoceras* SPATH, 1923, classé (Vermeulen, 2000) dans les MACROSCAPHITIDAE HYATT, 1900, super-famille des LYTOCRIOCERATACEAE VERMEULEN 2000.

### Genre *Paraspiticeras* KILIAN, 1910

**Générotype :** *Paraspiticeras percevali* (UHLIG, 1883)

**Classifications antérieures :** Kilian (1910 a, p. 7 ; 1910 b, p. 255) considère le genre *Paraspiticeras* KILIAN, 1910 comme descendant du genre *Spiticeras* UHLIG, 1903. L'intervalle stratigraphique séparant les derniers *Spiticeras* des premiers *Paraspiticeras* s'étend du Valanginien basal à la partie inférieure de l'Hauterivien supérieur, soit environ un étage et demi ; cette hypothèse est donc dépassée.

À cause des caractères morphologiques de ses espèces, *Paraspiticeras* KILIAN, 1910 a longtemps été classé au voisinage des genres *Procheloniceras* SPATH, 1923, *Cheloniceras* HYATT, 1903 ou *Roloboceras* CASEY, 1954 (Wiedmann, 1966, Arkell *et al.*, 1968, Wright *et al.*, 1996). Un hiatus biostratigraphique, de quatre à dix zones d'ammonites, sépare le genre *Paraspiticeras* KILIAN, 1910 des genres barrémiens ou aptiens auxquels il est classiquement associé ; ces filiations restent donc très hypothétiques. Par manque de données sur l'extension stratigraphique du genre, Busnardo *et al.* (2003, p. 53, 54) classent le genre, avec doute, dans la famille des POLYPTYCHITIDAE WEDEKIND, 1918 et proposent une origine boréale, dans l'Hauterivien terminal, à partir du genre *Simbirskites* PAVLOW, 1892. Ils restreignent également l'extension stratigraphique du genre à l'Hauterivien terminal-Barrémien basal.

**Caractérisation phylogénétique :** le genre *Paraspiticeras* KILIAN, 1910 est constitué de petites populations spécifiques dont la phylogénèse a une tendance sub-buissonante ; les points cladogénétiques ne sont pas rares. Ce genre a une extension stratigraphique bien plus grande que celle supposée par les auteurs précités ; les espèces actuellement connues se répartissent stratigraphiquement de la base de la Zone à *Plesiospitiidiscus ligatus* (= Zone à *Subsaynella sayni pro-parte* in Busnardo *et al.*, 2003) jusqu'à la strate-horizon à *Holcodiscus caillaudianus*, dans la Zone à *Kotetishvilia compressissima* (Vermeulen, 2002).

Les formes les plus anciennes possèdent des tours sub-tangents à section transversale sub-circulaire ; elles s'apparentent à *Paraspiticeras tuberosus* (BUSNARDO *et al.*, 2003), = *Crioceratites tuberosus* n. sp. *in* BUSNARDO *et al.* (2003), et sont assez fréquentes sur la plate-forme barrémienne ennoyée ouest-marocaine. À partir des ces populations ancestrales, au sommet de la Zone à *Plesiospitidiscus ligatus*, s'individualise l'espèce *Paraspiticeras precrassispinum* (ROCH, 1930) qui possède aussi des côtes principales trituberculées et qui disparaît vers le sommet de la Zone à *Pseudothurmania ohmi*. les derniers représentants de l'espèce de Roch sont associés aux formes typiques de l'Hauterivien terminal lesquelles s'apparentent à *Paraspiticeras Pachycyclum* (UHLIG, 1883), espèce qui disparaît dans la Zone à *Kotetish-vilia nicklesi*, ainsi qu'à *Paraspiticeras percevali* UHLIG, 1883, espèce qui disparaît dans la Zone à *Kotetishvilia compressissima*. *Paraspiticeras schindewolfi* WIEDMANN, 1966 est une forme juvénile affine aux espèces précitées. Cette évolution est marquée par la disparition des tubercles latéro-ventraux et des tubercles péri-ombilicaux. Dans l'Hauterivien terminal, quelques rares spécimens possèdent encore un ou quelques tubercles latéro-ventraux ataviques. Cette lignée se complète dans la Zone à *Kotetishvilia compressissima* par des populations rapportables à *Paraspiticeras beneckeii* (HAUG, 1888) et *Paraspiticeras guerinianum* (d'ORBIGNY, 1850).

À côté de cette lignée, il semble exister une lignée plus discrète qui naît dans la Zone à *Balearites balearis* et qui se caractérise par un très fort élargissement de la région ventrale. La section transversale des tours devient alors beaucoup plus large que haute. Dès son apparition, l'espèce primitive de cette lignée, non encore publiée, ne possède plus de tubercles latéro-ventraux et les tubercles péri-ombilicaux et latéro-ventraux, très vigoureux et très rapprochés chez le jeune, sont reliés par une grosse côte très en relief. L'espèce ultime de cette lignée, en cours d'étude, est caractérisée par des coquilles, très cadiéennes, ne possédant plus que le tubercule latéral chez le jeune ; le stade adulte est orné de grosses côtes courtes et espacées rappelant celles de l'espèce ancestrale, mais sans les tubercules vigoureux. Cette lignée discrète semble disparaître dans la Zone à *Nicklesia pulchella*. *Paraspiticeras laevis* (FALLOT & TERMIER, 1923) est rapportée à cette lignée.

## 2.4. Les autres genres de la famille des EMERICICERATIDAE fam. nov.

### Genre *Protacioceras* SARKAR, 1955

Généotype : *Protacioceras ornatum* (d'ORBIGNY, 1850).

Sarkar (1955) crée ce genre sans diagnose générique ; il y classe les espèces *Protacioceras fromageti* SARKAR, 1955, *Protacioceras moussonii* (OOSTER, 1860), *Protacioceras morloti* (OOSTER, 1860), *Protacioceras mulsanti* (ASTIER, 1851), *Protacioceras oosteri* SARKAR, 1955 et *Protacioceras ornatum* (d'ORBIGNY, 1850), espèce au sein de laquelle il distingue quatre variétés.

*Protacrioceras mulsanti* (ASTIER, 1851) est devenu le générotype de *Subaspinoceras* THOMEL *et al.*; *Protacrioceras moussonii* (OOSTER, 1860) doit être classé dans les LEPTOCERATOIDINAE THIEULOUY, 1966 et *Protacrioceras morloti* (OOSTER, 1860) appartient au groupe de *Acrioceras picteti* (OOSTER, 1860). La longévité de *Protacrioceras ornatum* (D'ORBIGNY, 1850), de la Zone à *Lyticoceras nodosoplicatum* (ROPOLO ET SALOMON, 1992) à la partie inférieure de la Zone à *Plesiospitidiscus ligatus* (récoltes personnelles), et le manque de connaissance précise des répartitions stratigraphiques des deux autres espèces cogénériques, ne permettent pas d'établir un schéma phylogénétique cohérent. Ce genre reste donc à fondement typologique.

Genre *Honoratia* BUSNARDO, CHAROLLAIS,  
WEIDMANN & CLAVEL, 2003

**Générotype :** *Honoratia honoratiana* (D'ORBIGNY, 1842).

Busnardo *et al.* (2003) ont aussi classé dans ce genre *Honoratia thiollierei* (ASTIER, 1851). D'après les données que nous possédons, l'appartenance de ces deux espèces à une même lignée n'est pas évidente. Le statut phylogénétique de ce genre devrait être confirmé ou non prochainement.

Genre *Paracrioceras* SPATH, 1924

**Générotype :** *Paracrioceras occultum* (SEELEY, 1865)

Ce genre est très proche du genre *Emericiceras* SARKAR, 1954. La distinction de ces deux genres permet cependant de séparer deux entités phylogénétiques différentes dont l'une, le genre *Paracrioceras* SPATH, 1924, a un cachet boréal bien marqué et est, sans aucun doute, issu tardivement, dans la Zone à *Avramidiscus kiliani*, du genre *Emericiceras* SARKAR, 1954.

### 3.- CLASSIFICATION PHYLOGÉNÉTIQUE DES ACRYOCERATIDAE fam. nov.

**3.1. Origine, classification et devenir :** l'origine précise de *Acrioceras pulcherrimum* (d'ORBIGNY, 1842) est actuellement inconnue. Deux hypothèses phylogénétiques, toutes deux plausibles mais aux conséquences opposées, peuvent être avancées :

- l'espèce *Acrioceras pulcherrimum* (d'ORBIGNY, 1842) est issue des formes à enroulement tripartite de la Zone à *Lyticoceras nodosoplicatum*, comme celles du groupe de «*Acrioceras*» *puzosianum* (d'ORBIGNY, 1842), et elle se réalise par une régression puis une disparition rapides des côtes principales trituberculées ;
- l'espèce *Acrioceras pulcherrimum* (d'ORBIGNY, 1842) est issue des formes tripartites, considérées parfois comme des microconches d'espèces du genre *Crioceratites* LÉVEILLÉ, 1837 (Ropolo, 1995) et se réalise par développement néoténique de l'ornementation juvénile.

Dans le premier cas, les ACRIOCERATIDAE fam. nov. pourraient être classés, au rang de sous-famille, dans les EMERICICERATIDAE fam. nov. ; dans le deuxième cas, ils se classeraient, au même rang de sous-famille, dans les CRIOCERATITIDAE GILL, 1871.

Le devenir de cette famille, voire son extension, est lié à la descendance éventuelle de *Toxoceratoides royerianum* (D'ORBIGNY, 1842), que nous n'avons pas étudiée.

**3.2. Répartition stratigraphique** : la première espèce du genre *Acrioceras* HYATT, 1900, est *Acrioceras pulcherrimum* (D'ORBIGNY, 1842), dont les premiers représentants ont été récoltés dans la Zone à *Subsaynella sayni* (Bulot, communication orale). Nous avons récolté personnellement les premiers représentants de cette espèce dans la Zone sus-jacente à *Plesiospitidiscus ligatus*.

Nous avons récolté l'espèce la plus récente de cette famille, *Toxoceratoides royerianum* (D'ORBIGNY, 1842), dans le Gargasien.

### **3.3. Les genres classés dans les ACRIOCERATIDAE fam. nov.**

#### **Genre *Acrioceras* HYATT, 1900 = *Paraspinoceras* BREISTROFFER, 1952**

**Générotype** : *Acrioceras tabarelli* (ASTIER, 1851).

**Définition phylogénétique** : l'évolution morphologique temporelle des espèces du genre *Acrioceras* HYATT, 1900 se caractérise essentiellement par la progression d'une ornementation trituberculée, des tours jeunes vers la crosse. L'axe central de la lignée phylogénétique est réalisé par les apparitions successives de *Acrioceras pulcherrimum* (D'ORBIGNY, 1842), *Acrioceras meriani* (OOSTER, 1860), *Acrioceras tabarelli* (ASTIER, 1851) et *Acrioceras terveri* (ASTIER, 1851).

#### **Genres *Dissimilites* SARKAR, 1955 et *Toxoceratoides* SPATH, 1924**

**Générotypes** : respectivement, *Dissimilites dissimilis* (D'ORBIGNY, 1842) et *Toxoceratoides royerianum* (D'ORBIGNY, 1842).

Le genre *Dissimilites* SARKAR, 1955, issu du genre *Acrioceras* HYATT, 1900, apparaît à la base de la Zone à *Nicklesia pulchella*. Dès la Zone à *Kotetishvilia compressissima*, deux tendances évolutives s'affirment :

- la première est caractérisée par des espèces dont la coquille possède une hampe dont la longueur relative reste comparable à celle des *Acrioceras* ancestraux ;

- la deuxième est caractérisée par des espèces dont la coquille possède une hampe grêle et très longue et donc aussi une spire réduite.

L'interprétation précise de ces deux tendances n'est pas encore faite car les spécimens récoltés, bien qu'assez nombreux, sont la plupart du temps très fragmentaires.

Le genre *Toxoceratoides* SPATH, 1924 est très probablement issu du genre *Dissimilites* SARKAR, 1955 ; sa révision reste à faire.

## CONCLUSIONS

La classification ici proposée est loin d'être définitive car de nombreuses lignées génériques phylogénétiques restent encore inconnues ou mal appréhendées et certaines, décrites dans ce travail, seront certainement précisées ou adaptées en fonction de nouvelles découvertes ; son intérêt majeur est d'essayer de mettre en évidence les processus évolutifs au sein de chaque lignée et de regrouper donc au sein d'un même genre des espèces présentant de réelles affinités biologiques et, dans le meilleur cas, des liens phylétiques directs évidents. La pratique actuelle qui tendait à utiliser quelques genres «corbeilles» ou chacun y déposait ses découvertes par facilité, c'était en particulier le cas du genre *Crioceratites* LÉVEILLÉ, 1837, doit être abandonnée car, au delà du stockage de données, elle n'apporte rien ou peu de choses à la compréhension du monde disparu des ammonites. L'établissement d'une classification paléontologique phylogénétique est long et semé de difficultés ; c'est pourtant la seule voie possible vers la vérité... scientifique.

**Remerciements :** nous remercions toutes les personnes qui nous ont aidé lors de nos recherches et plus particulièrement, H. Arnaud et A. Arnaud du Laboratoire de Géologie Alpine de la Faculté des Sciences de Grenoble, A. Prieur de l'Université Claude Bernard, Lyon, J. S. Pages, M. Guiomar et G. Maury de la Réserve Géologique des Alpes de Haute-Provence, J. C. Fischer et P. Gauthier de l'Institut de Paléontologie du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris, ainsi que P. Schuchert du Muséum d'Histoire Naturelle de Genève.

## Bibliographie :

- AGUIRRE URRETA M. B. & RAWSON P. F.** (1993). - The Lower Cretaceous Ammonite *Paraspiticeras* from the Neuquen Basin, West-Central Argentina. *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, **188**, 1, 51-69, 4 Pl., Stuttgart.
- 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 Paléobiol.*, **22** (1) 1-174, 32 Pl., Genève.
- COMPANY M., SANDOVAL J. & TAVERA J.M.** (2003). - Ammonite biostratigraphy of the uppermost Hauterivian in the Betic Cordillera (SE Spain). *Geobios*, **36**, 6, 627-792, 2 Pl., Lyon.
- DIMITROVA N.** (1970). - Phylogénèse des ammonites hétéromorphes du Crétacé inférieur. *Bull. Geol. Institute, Paleontologie*, **XIX**, 71-107, Sofia.
- GERTH E.** (1925). - La fauna neocomiana de la Cordillera argentina en la parte meridional de la provincia de Mendoza. *Act. Acad. Nac. Ciencias Repub. Argentina*, **IX**, 57-133, 6 Pl., Buenos Aires.

**GIOVINE A. T. Y.** (1950). - Algunos cephalopodos del Haueriviense de Neuquen. *Rev. Asoc. Geol. Argentina*, V, 2, 35-76, 7 Pl.

**HOEDEMAEKER PH. J. & WALDEMAR HERNGREEN G. F.** (2003). - Correlation of Tethyan and Boreal Berriasian-Barremian strata with emphasis on strata in the subsurface of the Netherlands. *Cretaceous Research*, 24, 253-275.

**HOEDEMAEKER PH. J. & REBOULET S.** (reporters), **AGUIRRE-URRETA M., ALSEN P., AOUTEM M., ATROPS F., BARRANGUA R., COMPANY M., GONZALES C., KLEIN J., LUKENEDER A., PLOCH I., RAISOSSADAT N., RAWSON P., ROPOLO P., VASICEK Z., VERMEULEN J. & WIPPICH M.** (2003). - Report on the 1<sup>st</sup> International Workshop of the IUGS Lower Cretaceous Ammonite Working Group, the «Kilian Group» (Lyon, 11 September 2002). *Cretaceous Research*, 24, 89-94.

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

**KILIAN W.** (1910b). - Unterkreide (Paleocretacicum), I. Allgemeines über Cretacicum. *Lethaea Geognostica*, 1-398, 14 Pl., Stuttgart.

**RAWSON P. F.** (1975). - The interpretation of the lower Cretaceous heteromorph ammonite genera *Paracrioceras* and *Hoplocrioceras* Spath, 1924. *Palaeontology*, 18, 2, 275-283, 1 Pl., Londres.

**REBOULET S.** (1996). - L'évolution des ammonites du Valanginien-Hauterivien inférieur du bassin vocontien et de la plate-forme provençale (Sud-Est de la France). Relations avec la stratigraphie séquentielle et implications biostratigraphiques. *Docum. Lab. Geol. Lyon*, 1995, n° 137, 1-371, 38 Pl., Lyon.

**RICCARDI A. C.** (1988). - The Cretaceous System of Southern South America. *Geol. Soc. of America*, mém. 168, 1-161, 21 Pl., Boulder.

**ROPOLO P.** (1991). - *Crioceratites curnieri* nov. sp. une nouvelle espèce d'ammonite hétéromorphe préfigurant l'acquisition des coquilles tripartites de l'Hauterivien inférieur (AMMONOIDEA, ANCYLOCERATINA). *Mésogée*, 51, 65-73, Marseille.

**ROPOLO P. & GONNET R.** (1995). - Nouveaux exemples de dimorphisme chez les Ancyloceratina (Ammonoidea) de l'Hauterivien vocontien. *Géologie Méditerranéenne*, XXII, 2, 93-109, 3 Pl., Marseille.

**ROPOLO P. & SALOMON M.** (1992). - Évolution du déroulement - Passage du stade criocératique au stade subaspinocératique ou protacriocératique - chez certaines populations d'ammonites hétéromorphes de l'Hauterivien moyen (zones à *Nodosoplicatum* et à *Sayni*). *Géologie Méditerranéenne*, XIX, 3, 189-227, 9 Pl., Marseille.

**SYLVESTER-BRADLEY P. C.** (1962). - The taxonomic treatment of phylogenetic patterns in time and space, with examples from the Ostracoda. *Syst. Ass. Publ.*, 4, Taxon-Geog., 119-133.

**THIEULEY J.P.** (1977). - La zone à *callidiscus* du Valanginien supérieur vocontien (Sud-Est de la France). Lithostratigraphie, ammonitofaune, limite Valanginien-Hauterivien, corrélations. *Géologie Alpine*, 53, 83-143, 7 Pl., Grenoble.

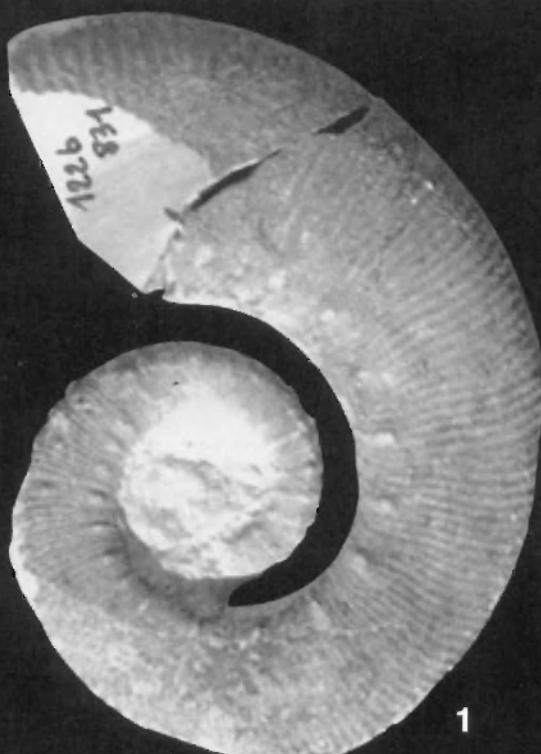
**VERMEULEN J.** (2003). - Ammonites nouvelles ou peu connues du Barrémien méditerranéen. *Ann. Mus. Hist. Nat. Nice* 2003, XVIII, 57-109, Nice.

**WINKLER G. G.** (1868). - Die Neocomformation des Urschlauerachenthales bei Traunstein mit Rücksicht auf ihre Grenzschichten. *Verl. der J. Lindauer'schen Buchhandlung*, 1-22, 4 Pl., Munich.

**WRIGHT C. W., CALLOMON J. H. & HOWARTH M. K.** (1996). - Treatise on Invertebrate Paleontology. Cretaceous Ammonoidea, L, 4. Revised, 1-362, Boulder, Lawrence.

**Pour les autres travaux référencés, voir :**

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



1



2



3



4

## PLANCHE 1

Fig. 1 - *Emericiceras koechlini* (ASTIER, 1851), famille des EMERICICERATIDAE fam. nov., spécimen n° 415307, banc n° 122/831, coupe n° 831, La Bastide, Var. x 1

Fig. 2 - *Pseudothurmannia angulicostata* (D'ORBIGNY, 1841), famille des CRIOCERATITIDAE GILL, 1871, **Moulage n° M114 de l'holotype**, conservé dans la collection Emeric, Institut de Paléontologie, Muséum d'Histoire Naturelle de Paris. x 1

Fig. 3 - *Pseudothurmannia seitzi* (SARKAR, 1955), famille des CRIOCERATITIDAE GILL, 1871, spécimen n° 415851, banc n° 37/041, Zone à *Pseudothurmannia seitzi*, ex Zone à *Spathicrioceras angulicostatum* (Vermeulen, 2002), stratotype d'Angles, Alpes de Haute-Provence. x 1

Fig. 4 - *Spathicrioceras andersoni* (SARKAR, 1955), famille des CRIOCERATITIDAE GILL, 1871, **Moulage n° M181 de l'holotype**, conservé dans les collections de l'Institut Dolomieu, Grenoble. x 1

Les spécimens et les moulages : collection J. Vermeulen.

## PLANCHE 2

Fig. 1, 2 - *Diamanticeras diamantensis* (GERTH, 1925), famille des CRIOCERATITIDAE GILL, 1871, reproduction du spécimen n° FCEN 5150, figuré in Riccardi, 1988, Pl. 7, fig. 1, 2. x 0,67

Fig. 3 - *Paraspiticeras percevali* (UHLIG, 1883), famille des EMERICERATIDAE fam. nov., **Moulage n° M185 d'un syntype** de Uhlig (1883, Pl. XXVI, fig. 2 a, b, c), collection Pictet, Muséum d'Histoire Naturelle de Genève. collection J. Vermeulen. x 1

2



1

2

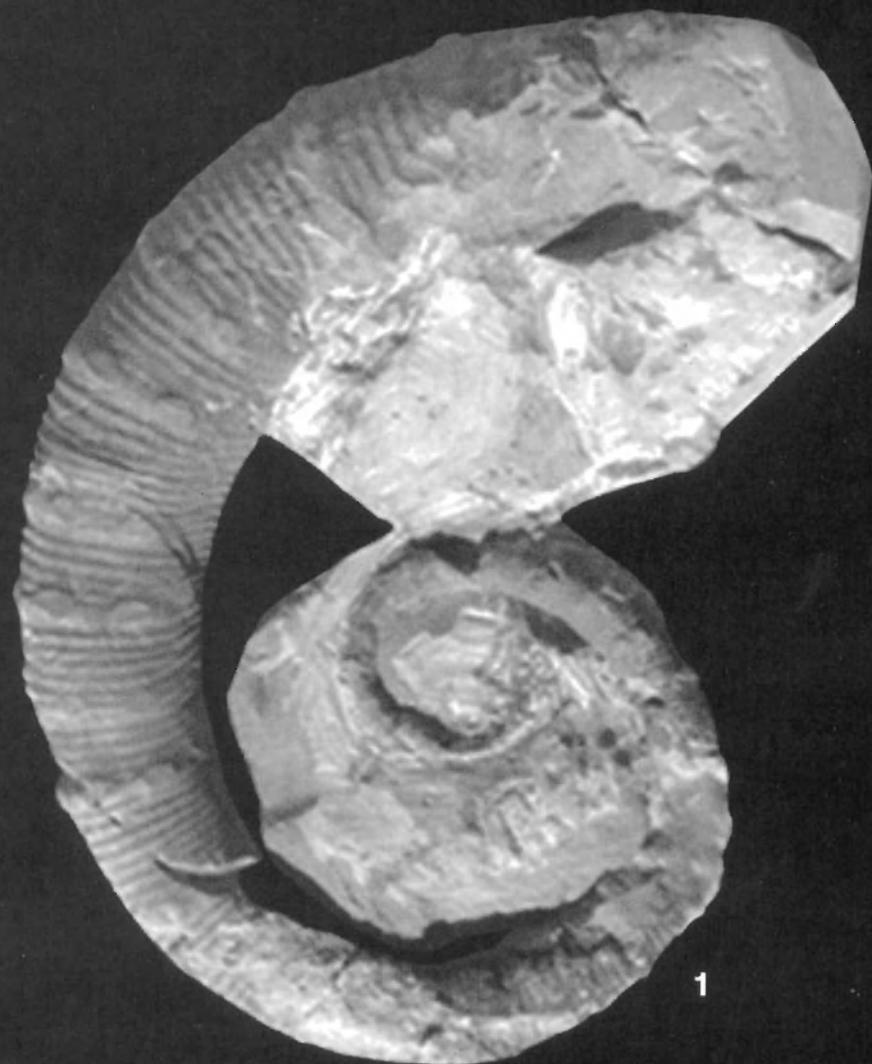


3

## PLANCHE 3

Fig. 1 - *Honoratia honnoratiana* (D'ORBIGNY, 1842), famille des EME-RICERATIDAE fam. nov., spécimen n° 415305, intervalle bancs n° 216-220/042, coupe n° 042, Barrême, Alpes de Haute-Provence, collection J. Vermeulen. x 1

3



1

## PLANCHE 4

Fig. 1 - *Barrancyloceras barremense* (KILIAN, 1895), famille des HEMIOPHILITIDAE SPATH, 1924, spécimen n° 415300, **néotype**, banc n° 151-2/041, Zone à *Heinzia sayni*, stratotype d'Angles, Alpes de Haute-Provence. **x 1,05**

Fig. 2 - *Acrioceras terveri* (ASTIER, 1851), famille des ACRIOCERATIDAE fam. nov., spécimen n° 415303, banc n° 96/041, stratotype d'Angles, Alpes de Haute-Provence. **x 1**

Fig. 3 - *Sornayites imlayi* (SARKAR, 1955), famille des CRIOCERATITIDAE GILL, 1871, **Moulage n° M111 de l'holotype**, conservé dans la collection d'Orbigny sous le n° 5409B, Institut de Paléontologie, Muséum d'Histoire Naturelle de Paris. , **x 1**

Les spécimens et le moulage : collection J. Vermeulen.

4



1



2



3

	ZONES	SOUS-ZONES
BARREMIEN INFÉRIEUR	<i>Coronites darsi</i>	
	<i>Kotetishvilia compressissima</i>	<i>Subtorcapella defayi</i>
		<i>Kotetishvilia compressissima</i>
	<i>Nicklesia pulchella</i>	
	<i>Kotetishvilia nicklesi</i>	
	<i>Avramidiscus kiliani</i>	<i>Psilotissotia colombiana</i>
		<i>Psilotissotia mazuca</i>
		<i>Avramidiscus kiliani</i>
	<i>Prieuriceras picteti</i>	
HAUTERIVIEN SUPÉRIEUR	<i>Balearites mortilleti</i>	
	<i>Parathurmannia ohmi</i>	
	<i>Pseudothurmannia seitzi</i>	
	<i>Balearites balearis</i>	
	<i>Plesiospitidiscus ligatus</i>	
	<i>Subsaynella sayni</i>	

Les zones et sous-zones de l'Hauterivien supérieur et du Barrémien inférieur (d'après Vermeulen, 2002, modifié).