Géologie Alpine, 1996, t. 72, p. 101-115

Origine, classification et évolution des *PULCHELLIINAE* (DOUVILLÉ) 1911 *emend.* VERMEULEN 1995 (*PULCHELLIIDAE, ENDEMOCERATACEAE, AMMONOIDEA*)

par Jean VERMEULEN*

RÉSUMÉ. — La famille des *PULCHELLIIDAE* est actuellement subdivisée en trois sous-familles, *BUERGLICERATINAE, PSILOTISSOTIINAE* et *PULCHELLIINAE* [Vermeulen 1995 a].

De nouvelles données permettent de réaffirmer la parenté *Arnaudiella* nov. gen. - *Nicklesia* (HYATT).

Les différentes espèces de *PULCHELLIINAE* sont classées dans six genres, *Nicklesia* (HYATT), *Pulchellia* (UHLIG), *Gerhardtia* (HYATT), *Coronites* (HYATT), *Curiolites* (VERMEULEN), *Heinzia* (SAYN). Chaque genre regroupe des espèces phylétiquement liées, conçues comme des entités morphologiquement variables dans l'espace et dans le temps. Chaque espèce est caractérisée par une phase acméique à évolution morphologique faible.

Une direction évolutive majeure, correspondant à la succession des genres *Nicklesia* (HYATT) - *Pulchellia* (UHLIG) - *Gerhardtia* (HYATT) est décrite.

Une seconde direction évolutive est caractérisée par les genres *Coronites* (HYATT) et *Curiolites* (VERMEULEN).

Une troisième direction évolutive, rapidement stoppée, est caractérisée par le genre *Heinzia* (SAYN).

Nous proposons ici un schéma évolutif précis de la sous-famille, barrémienne, des *PULCHELLIINAE* basé sur de nombreuses récoltes effectuées banc par banc en France et en Espagne ainsi que sur de nombreuses observations comparatives menées sur des spécimens européens, nord-africains et colombiens.

MOTS CLÉS. — *AMMONOIDEA, PULCHELLIIDAE, PULCHELLIINAE*, Barrémien, Évolution, Classification.

Origin, classification and evolution of the *PULCHELLIINAE* (DOUVILLÉ) 1911 *emend.* VERMEULEN 1995 (*PULCHELLIIDAE, ENDEMOCERATACEAE, AMMONOIDEA*)

ABSTRACT. — The family *PULCHELLIIDAE* is now divided into three subfamilies, *BUERGLICERATINAE, PSILOTISSOTIINAE* and *PULCHELLIINAE* (Vermeulen 1995 a).

We assert again the relationship *Arnaudiella* nov. gen. - *Nicklesia* (HYATT) on account of recent new data.

All species of *PULCHELLIINAE* split up into six genus, *Nicklesia* (HYATT), *Pulchellia* (UHLIG), *Gerhardtia* (HYATT), *Coronites* (HYATT), *Curiolites* (VERMEULEN), *Heinzia* (SAYN). Each genus contains related species, tought as morphological variable groups within the geographic space and with the passing of time. Each species is defined by an acmeic phase with low morphological evolution.

A major evolving way, taken by the succession of the genus *Nicklesia* (HYATT) - *Pulchellia* (UHLIG) - *Gerhardtia* (HYATT), is described.

A second evolving way is characterized by the genus *Coronites* (HYATT) and *Curiolites* (VERMEULEN).

A third evolving way, quickly stopped, is characterized by the genus *Heinzia* (SAYN).

We herein establish a precise phylogenetic scheme of the barremian subfamily *PULCHELLIINAE* based on numerous bed by bed collectings in France and Spain, and so numerous comparative observations made on european, north-african and columbian specimens.

KEY WORDS. — *AMMONOIDEA, PULCHELLIIDAE, PULCHELLIINAE*, Barremian, Evolution, Classification.

---

* Institut Dolomieu, ESA 5025, Géodynamique des Chaînes Alpines, 15 rue Maurice Gignoux, 38031 Grenoble cedex, France.

* 88 allée Debussy, Le Caloussu, La Bouverie, 83520 Roquebrune sur Argens, France.

Manuscrit déposé le 06 Décembre 1996 et accepté le 07 Février 1997.

1. – INTRODUCTION

En 1911 H. Douvillé crée la sous-famille des *PULCHELLIINAE* regroupant les genres *Nicklesia* (HYATT), *Pulchellia* (UHLIG), *Psilotissotia* (HYATT) et *Heinzia* (SAYN).

Au sein de la famille des *PULCHELLIIDAE*, telle qu'elle est comprise aujourd'hui, nous avons mis en évidence trois directions évolutives majeures [Vermeulen 1995 a]. Une classification phylétique tripartite s'imposant alors nous avons repris le concept sous-familial primitif des *PULCHELLIINAE* en y excluant le genre *Psilotissotia* (HYATT) et en y rajoutant les genres *Coronites* (HYATT), *Gerhardtia* (HYATT) et *Curiolites* (VERMEULEN). Créé récemment comme un sous-genre, *Curiolites* est porté ici au rang de genre. Il complète l'inventaire générique de la sous-famille telle que nous la concevons actuellement.

2. – L'ORIGINE DES *PULCHELLIINAE*

Dans le Barrémien inférieur la population quantitativement la plus importante appartenant aux *PULCHELLIINAE* est celle à *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY) 1840. Nous avions envisagé une parenté *Arnaudiella malladae* (NICKLES) - *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY) basée sur la ressemblance morphologique des deux taxons et leurs positions stratigraphiques respectives [Vermeulen, 1972 ; Vermeulen, 1980, p. 21]. Le nouveau genre *Arnaudiella* est dédié à Hubert et Annie ARNAUD de l'Institut Dolomieu à Grenoble. Les données biostratigraphiques s'étant depuis nettement affinées il apparaît qu'un intervalle temporel important existe entre le développement de l'espèce de Nicklès et de celle de d'Orbigny. D'autre part nos recherches menées essentiellement dans le Sud-Est de la France nous ont permis de récolter de nouveaux spécimens qui, tout en confirmant la parenté *Arnaudiella* nov. gen. - *Nicklesia* (HYATT), nous obligent à une position d'alternative en ce qui concerne la désignation de l'espèce souche du genre *Nicklesia* (HYATT).

Dans la zone à Mazuca [Vermeulen 1995 b], deux espèces du nouveau genre *Arnaudiella* sont actuellement des souches possibles des *Nicklesia* primitives.

– Dans le banc 76 du stratotype d'Angles (France), a été découverte l'espèce générotypique *Arnaudiella anglesense* (VERMEULEN) qui au stade juvénile ressemble à *Psilotissotia mazuca* (COQUAND) mais qui, à un stade plus âgé, présente une ornementation costulée quasi-identique à celle de certains spécimens de *Nicklesia pulchella* (D'ORB.) [Vermeulen 1995 a].

– Les récoltes effectuées sur les gisements de La Querola (Espagne) et du Stratotype d'Angles (France) montrent que *Arnaudiella malladae* (NICKLES) a une position stratigraphique très légèrement supérieure à celle d'*Arnaudiella anglesense* (VERMEULEN).

Ce très faible décalage biostratigraphique ne permet pas de désigner avec certitude une espèce souche des *Nicklesia*.

Les côtes larges et arrondies des *Arnaudiella* en font de toute évidence les ancêtres des *Nicklesia*. Cependant la découverte de l'origine précise des *PULCHELLIINAE* au sein du genre *Arnaudiella* nov. gen. demande donc des recherches complémentaires à mener dans les zones à Mazuca, Colombiana et Nicklesi.

A la base de la zone à Nicklesi [Vermeulen, 1995 b] ont été récoltés quelques spécimens que nous nommons *Nicklesia* cf. *nodosa* BÜRGL. Cette espèce est considérée ici comme une *Nicklesia* primitive.

Cette *Nicklesia* possède des renforcements ventraux des côtes qui la rapprochent de *Arnaudiella malladae* (NICKLES).

3. – CLASSIFICATION DES *PULCHELLIINAE*

La classification des *PULCHELLIINAE* tient compte des ressemblances et différences morphologiques mais aussi des positions stratigraphiques respectives des différentes espèces. Chaque genre regroupe des espèces liées phylétiquement et montrant une évolution à dominante anagénétique.

Six genres constituent la sous-famille des *PULCHELLIINAE*.

3.1. Genre *Nicklesia* (HYATT) 1903

Le générotype est *Nicklesia dumasiana* (D'ORB.) 1842. Cette espèce, synonyme mineur, s'intègre dans l'espèce biologique *Nicklesia pulchella* (D'ORB.) [Vermeulen, 1980, p. 15, 21] qui donc par synonymie majeure devient le générotype.

Trois espèces biologiques constituent le genre :

– *Nicklesia* cf. *nodosa* BÜRGL 1956 à ombilic fermé et ventre arrondi orné de côtes noduleuses sur le ventre [? Bürgl 1956, p. 50].

– *Nicklesia pulchella* (D'ORB.) 1840 à ombilic fermé et ventre arrondi.

– *Nicklesia didayana* (D'ORB.) 1841 à ombilic fermé et à ventre plat ou légèrement déprimé.

3.2. Genre *Pulchellia* (UHLIG) 1882

Le générotype est *Pulchellia galeata* (BUCH) 1839. Nous n'avons pas encore trouvé cette espèce colombienne dans le Sud-Est de la France.

Trois espèces biologiques constituent le genre :

– *Pulchellia communis* (BÜRGL) 1956 à ombilic fermé, à région ventrale déprimée et à tubercules latéro-ventraux naissants.

– *Pulchellia galeata* (BUCH) 1839. Sa morphologie permet de la situer stratigraphiquement entre les horizons à *Pulchellia communis* (BÜRGL) et à *Pulchellia caicedi* (KARSTEN) ou bien de la considérer comme contemporaine de *Pulchellia caicedi* (KARSTEN) dont elle serait un équivalent paucituberculé ou atuberculé.

– *Pulchellia caicedi* (KARSTEN) 1856 à ombilic fermé à région ventrale déprimée et ornée de part et d'autre de tubercules latéro-ventraux parfois très proéminents. On y note, sur certains spécimens, l'apparition de structures latérales primitives [Vermeulen 1980, p. 11].

3.3. Genre *Gerhardtia* (HYATT) 1903

Le générotype est *Gerhardtia galeatoides* (KARSTEN) 1856. Cette espèce, synonyme mineur, s'intègre dans l'espèce biologique *Gerhardtia sartousiana* (D'ORB.) 1841 qui devient donc le générotype.

Deux espèces constituent ce genre :

– *Gerhardtia sartousiana* (D'ORB.) 1841 à ombilic ouvert et à région ventrale déprimée. Les ornements latéro-ventraux présentent une variabilité importante. Il existe de rares morphotypes intermédiaires avec *Pulchellia caicedi* (KARSTEN) et *Pulchellia galeata* (BUCH).

– *Gerhardtia provincialis* (D'ORB.) 1850 à ombilic ouvert et à région ventrale déprimée. Cette région ventrale est surcreusée par un sillon siphonal longitudinal bien délimité [Vermeulen 1980, p. 29 ; Vermeulen 1995 a, p. 75 ; Vermeulen 1995 b, p. 205]. Les spécimens attribués par erreur d'impression à l'espèce *sartousiana* (D'ORB.) et figurés planche 2, fig. 11 à 14 [Vermeulen 1995 b] montrent bien cette structure. L'existence du sillon siphonal est fondamentale pour caractériser cette espèce. La non prise en considération de ce critère entraîne des déterminations erronées vers *Gerhardtia sartousiana* (D'ORB.) ou *Heinzia sayni* (HYATT), et réciproquement.

3.4. Genre *Coronites* (HYATT) 1903

Le générotype est *Coronites coronatoides* (SAYN) 1890.

Trois espèces constituent le genre :

– *Coronites darsi* VERMEULEN 1994, a un ombilic ouvert et une région ventrale fortement déprimée par un sillon profond et étroit. Les côtes sont très fortement projetées en avant aux abords et sur la région ventrale.

– *Coronites danremonti* (SAYN) 1890 est rangé dans ce genre avec doute car la description et la figuration originales ne sont pas suffisamment précises. Le type appartenant à la collection Heinz est probablement perdu. Cette espèce se distingue de *Coronites darsi* VERMEULEN par un ombilic plus ouvert et une section plus large. La région ventrale n'est pas décrite par G. Sayn.

– *Coronites coronatoides* (SAYN) 1890 est une espèce très évolute à ornementation robuste à tubercules latéraux chez le jeune puis ensuite atuberculée. Le sillon ventral est étroit, profond et dominé par les retombées ventrales des côtes.

3.5. Genre *Curiolites* (VERMEULEN) 1994

Créé comme sous-genre de *Coronites* ce taxon est élevé ici au rang de genre. Il regroupe les espèces à tubercules latéro-ventraux vigoureux, sans arête ventrale, s'estompant progressivement dans la région ventrale.

Le générotype est *Curiolites heinzi* (SAYN) *non* COQUAND. La diagnose originale de Coquand est suffisamment imprécise pour que G. Sayn affirme « je ne sais pas au juste ce que Coquand a nommé *Ammonites heinzi* »... ; Puis en se référant à la figuration de Heinz il décrit et figure un spécimen qui ne possède pas de tubercules tronqués, ce qui est en contradiction avec la diagnose de Coquand. Cette nouvelle espèce *heinzi* lui est donc attribuée car nous considérons que l'espèce de Coquand, non figurée et mal décrite, doit être abandonnée.

Trois espèces constituent actuellement le genre :

– *Curiolites heinzi* (SAYN) 1890 à ombilic ouvert, sillon ventral étroit et profond et tubercules latéro-ventraux en « goutte virgulée » fortement proverses.

– *Curiolites subcaicedi* (SAYN) 1890 est une espèce à ombilic ouvert, sillon ventral profond et à port robuste. Le matériel étudié jusqu'à présent en ferait peut-être un morphotype robuste de l'espèce *heinzi* (SAYN). Dans l'attente de travaux complémentaires nous la maintenons comme espèce distincte.

– *Curiolites garroni* VERMEULEN nov. sp., en cours d'étude, dont le type est conservé dans la collection Joleaud à la Faculté des Sciences de Lyon. Un moulage est conservé dans ma collection sous le n° 414141. C'est une espèce très évolute à sillon ventral profond et délimité par les retombées ventrales. Les flancs sont peu renflés. Les tubercules latéro-externes sont épineux et virgulés. Les côtes sont arquées et forment parfois des boucles entre la suture ombilicale et le tubercule latéro-ventral.

3.6. Genre *Heinzia* (SAYN) 1890

Le générotype est *Heinzia sayni* (HYATT) 1903.

Le sous-genre *Heinzia* créé par SAYN a été élevé au rang de genre par Hyatt en 1903.

Dans sa description initiale Sayn définit le groupe de *P. provincialis* et *P. subcaicedi* [SAYN 1890, p. 23]. Trois espèces citées, *P.* sp., *P. danremonti*, *P. coronatoides*, appartiennent au genre *Coronites* (HYATT), deux autres, *P. heinzi*, *P. subcaicedi*, au genre *Curiolites* (VERMEULEN), une, *P.* cf. *caicedi*, au genre *Pulchellia* (UHLIG). l'espèce *P. hoplitiformis* appartient au groupe de *Heinzia sayni* (HYATT). L'espèce *P. provincialis*, telle que l'a décrite et figurée Sayn n'est pas l'espèce de d'Orbigny. En 1903 A. Hyatt a créé pour les spécimens de Sayn l'espèce *sayni*. C'est donc à juste titre que Hyatt désigne comme générotype *Heinzia sayni* (HYATT) et non l'espèce *provincialis* (D'ORB.) qui ne figure pas dans le groupe des *Heinzia* défini initialement par G. Sayn.

La variabilité morphologique de ce groupe est exrême dans la distribution de la costulation et les ornements latéro-ventraux. Nous y distinguons les espèces *sayni* (HYATT), *cirtae* (JOLEAUD), *collinsi* (ROSCHEN), *hoplitiformis* (SAYN) [Vermeulen 1994, p. 60, 61], ? *pallinii* CECCA.

4. – L'ÉVOLUTION DES *PULCHELLIINAE*

Outre les études comparatives, l'évolution des *PULCHELLIINAE* n'a pu être mise en évidence que par des récoltes stratigraphiques précises. Ces récoltes ont permis la découverte de biohorizons épiboliens qui ont joué un rôle primordial dans le schéma évolutif proposé ici.

4.1. Les Biohorizons à *PULCHELLIINAE*

La répartition stratigraphique de ces biohorizons est la suivante :

f) Zone à Sartousiana

– Biohorizon à *Gerhardtia provincialis* (D'ORB.)

C'est le biohorizon à *PULCHELLIINAE* le plus élevé. *Gerhardtia provincialis* (D'ORB.) est l'espèce ultime de la famille des *PULCHELLIIDAE.*

– Biohorizon à *Gerhardtia sartousiana* (D'ORB.) et morphes primitifs de *Gerhardtia provincialis* (D'ORB.).

Dans ce biohorizon apparaissent des morphotypes à sillon siphonal peu profond mais bien individualisé que nous attribuons à *Gerhardtia provincialis* (D'ORB.). Sur d'autres spécimens on devine l'apparition du sillon siphonal car les côtes sont effacées dans la région siphonale. Nous considérons ces individus comme des morphotypes tardifs de *Gerhardtia sartousiana* (D'ORB.).

– Biohorizon à *Gerhardtia sartousiana* (D'ORB.)

Ce biohorizon marque la base de la zone à Sartousiana.

e) Zone à Sayni

La partie supérieure de la zone à Darsi [Vermeulen 1995 b] est marquée à sa base par un biohorizon à *Heinzia sayni* HYATT. Compte tenu de la large répartition géographique de cette espèce nous élevons cette partie supérieure au rang de zone. Un spécimen de *Heinzia sayni* HYATT a été récolté dans le banc 147-3 du stratotype d'Angles. Des récoltes plus importantes sont cependant nécessaires pour situer précisément, dans le stratotype, l'apparition de cette espèce index. Dans la coupe du Clos de Barral l'index apparaît dans le banc 150 (= 148, Vermeulen 1980, p. 61). Dans le stratotype d'Angles *Ancyloceras vandenheckii* (ASTIER) a été récolté dans le banc 142-1. Cette nouvelle zone à Sayni est située à la base du Barrémien supérieur et est quasi-identique à la zone à Vandenheckii [Company, Sandoval, Tavera, 1995]. Dans cette zone ont été récoltées toutes les espèces intégrées ici dans le genre *Heinzia.*

d) Zone à Darsi

La zone à Darsi est ici limitée à la partie inférieure de la zone établie précédemment [Vermeulen 1995 b, p. 203]. Sa limite inférieure est donc inchangée.

– Biohorizon à *Pulchellia caicedi* (KARSTEN)

Ce biohorizon a permis antérieurement de distinguer une zone à Caicedi [Vermeulen 1974 b, p. 2886]. L'espèce de Karsten semble peu fréquente hors du domaine de plate-forme et c'est pour cette raison que nous l'avons, peut être provisoirement, abandonnée.

– Biohorizon à *Curiolites heinzi* (SAYN)

Étroitement intercalé entre les horizons sus- et sous-jacents ce biohorizon est caractérisé par des formes typiques de *Curiolites heinzi* (SAYN).

– Biohorizon à *Coronites darsi* VERMEULEN

Ce biohorizon marque la base de la zone à Darsi.

c) Zone à Compressissima

– Biohorizon à *Pulchellia communis* (BÜRGL)

Il est située dans la partie moyenne de la zone à Compressissima et pourrait peut-être permettre de la diviser en deux sous-zones.

– Biohorizon à *Nicklesia didayana* (D'ORB.)

Nicklesia didayana (D'ORB.) paraît rare hors du domaine de plate-forme. Elle a été abandonnée comme index pour cette raison.

b) Zone à Pulchella

– Biohorizon à *Nicklesia pulchella* (D'ORB.).

C'est le biohorizon à *PULCHELLIINAE* le plus facile à identifier par la fréquence et les caractéristiques morphologiques de l'index.

a) Zone à Nicklesi

– Biohorizon à *Nicklesia* cf. *nodosa* (BÜRGL).

Il est situé à la base de la zone à Nicklesi.

4. 2. La direction évolutive majeure

Elle est caractérisée par la succession *Nicklesia - Pulchellia - Gerhardtia.*

Cette évolution n'est apparemment pas perturbée par les individualisations des *Coronites* et des *Heinzia.*

Elle apparaît dans sa globalité comme indépendante des conditions environnementales puisque les populations successives acquièrent simultanément les mêmes caractères structuraux fondamentaux dans des milieux très éloignés et divers (Europe, Colombie) où les faunes associées sont différentes. Chaque genre apparaît comme une partie de phylum où domine le processus anagénétique.

4.2.1. Des Nicklesia *aux* Pulchellia

À partir de *Nicklesia* cf. *nodosa* BÜRGL la disparition des nodosités ventrales va donner des individus chez qui les côtes sont régulières sur la région ventrale. La section présente alors un ventre arrondi plus ou moins large caractérisant les morphotypes typiques de *Nicklesia pulchella* (D'ORB.). Les morphotypes ultimes de *Nicklesia pulchella* (D'ORB.) sont rares. Ils montrent un très léger aplatissement de la région ventrale sans que le tracé des côtes en soit affecté. Cette évolution se poursuit par l'apparition d'une légère dépression ventrale chez *Nicklesia didayana* (D'ORB.). À ce moment les côtes deviennent légèrement proverses aux abords et sur le ventre.

Cette évolution anagénétique semble parfaite car dans les gisements étudiés, où la condensation n'est pas extrême, nous n'avons jamais trouvé une association de ces différents stades évolutifs.

À partir de *Nicklesia didayana* (D'ORB.) une cladogenèse sépare les *Coronites* des *Pulchellia.*

Dans la direction évolutive majeure des renflements subtuberculiformes apparaissent ensuite chez *Pulchellia communis* (BÜRGL) et la dépression ventrale continue à se renforcer.

Ensuite, les tubercules latéro-externes se développent, les côtes diminuent nettement de vigueur en franchissant le ventre. Elles sont également pincées et forment des arêtes ventrales de part et d'autre du ventre. Ce stade évolutif caractérise *Pulchellia caicedi* (KARSTEN).

Des *Nicklesia* aux *Pulchellia* le ventre devient concave et est limité finalement par des arêtes ventrales. Les tubercules latéro-externes apparaissent et se développent. Les structures latérales commencent à apparaître chez *Pulchellia caicedi* (KARSTEN).

4.2.2. Des Pulchellia *aux* Gerhardtia

A partir de *Pulchellia caicedi* (KARSTEN) une cladogenèse sépare les *Heinzia* des *Gerhardtia.*

Des *Pulchellia* aux *Gerhardtia*, la structure latérale [Vermeulen, 1980, p. 11] se précise. La région ventrale est nettement concave mais les côtes, très atténuées, la traversent toujours. L'ombilic s'ouvre progressivement. Ce stade évolutif correspond à *Gerhardtia sartousiana* (D'ORB.).

L'évolution ultime est marquée par un renforcement de la structure latérale et l'acquisition d'un sillon siphonal étroit et bien délimité, non traversé par les côtes. Ce stade ultime correspond à *Gerhardtia provincialis* (D'ORB.).

4.3. Deuxième direction évolutive : *Coronites* (HYATT) et *Curiolites* (VERMEULEN)

4.3.1. Genre Coronites *(HYATT) 1903*

À partir de *Nicklesia didayana* (D'ORBIGNY) une cladogenèse isole une population caractérisée par un renforcement du sillon ventral associé à une légère ouverture de l'ombilic. La nouvelle espèce réalisée est *Coronites darsi* VERMEULEN. Le spécimen figuré par Riedel en 1937, Pl. 11, fig. 13, 14, 15, permet de penser que l'ornementation ventrale des *Coronites* se réalise avant que le processus d'ouverture de l'ombilic ne soit engagé [Vermeulen, 1994 a, p. 62].

L'évolution des *Coronites*, de type anagénétique se traduit essentiellement par une ouverture importante de l'ombilic et un approfondissement du sillon ventral. Cette évolution n'est pas sans analogie avec celle qui, à partir des *Pulchellia*, donne les *Gerhardtia* ; toutefois elle est ici nettement plus rapide et plus poussée surtout en ce qui concerne l'ouverture de l'ombilic. *Coronites coronatoides* (SAYN) est le terme ultime de cette évolution.

4.3.2. Genre Curiolites *(VERMEULEN) 1994*

En même temps que se réalisent les *Coronites* à partir de *Nicklesia didayana* (D'ORB.), une partie de la population acquiert des tubercules latéro-ventraux qui vont se renforcer en 'goutte virgulée' et donner *Curiolites heinzi* (SAYN). L'évolution de ce rameau sera semblable à celle des *Coronites* avec ouverture de l'ombilic et approfondissement du sillon ventral.

4.4. Troisième direction évolutive : Le genre *Heinzia* (SAYN) 1890

A partir de *Pulchellia caicedi* (KARSTEN) se réalise le groupe de *Heinzia sayni* HYATT.

Cette transformation est marquée par une ouverture rapide de l'ombilic et un approfondissement de la dépression ventrale. Les variations morphologiques sont très importantes dans un laps de temps très court. Chez *Heinzia hoplitiformis* (SAYN) les parallélogrammes latéro-ventraux sont très allongés et proverses et, en même temps, les arêtes ventrales et les structures latérales sont très discrètes.

Chez *Heinzia cirtae* JOLEAUD et le spécimen figuré sous le nom de *Heinzia heinzi* (COQ.) [Vermeulen, 1980, pl. IV, fig. 12 à 14], les tubercules sont sublosangiques et très proéminents comme ceux de certains morphotypes de *Pulchellia caicedi* (KARSTEN).

Cette grande variabilité morphologique est certainement liée aux problèmes environnementaux que rencontrent ces espèces sans lendemain.

5. – CONCLUSIONS

Anagenèse et cladogenèse apparaissent comme des processus clés de l'évolution des *PULCHELLIINAE* qui forment un ensemble sous-familial bien structuré très variable malgré des traits morphologiques simples.

La filiation *Arnaudiella* nov. gen. - *Nicklesia* (HYATT) est acquise, il reste cependant à la définir au rang spécifique.

Les différentes espèces de *PULCHELLIINAE* se succèdent naturellement par des modifications morphologiques progressives à vitesses variables. Ces espèces sont dans la plupart des cas bien définies par un ensemble de morphes référentiels principaux, gracile, plat, robuste, médian, reliés par des individus morphologiquement intermédiaires.

Nous proposons au terme de ce travail le schéma évolutif des *PULCHELLIINAE* basé sur des liens phylétiques établis (fig. 1).

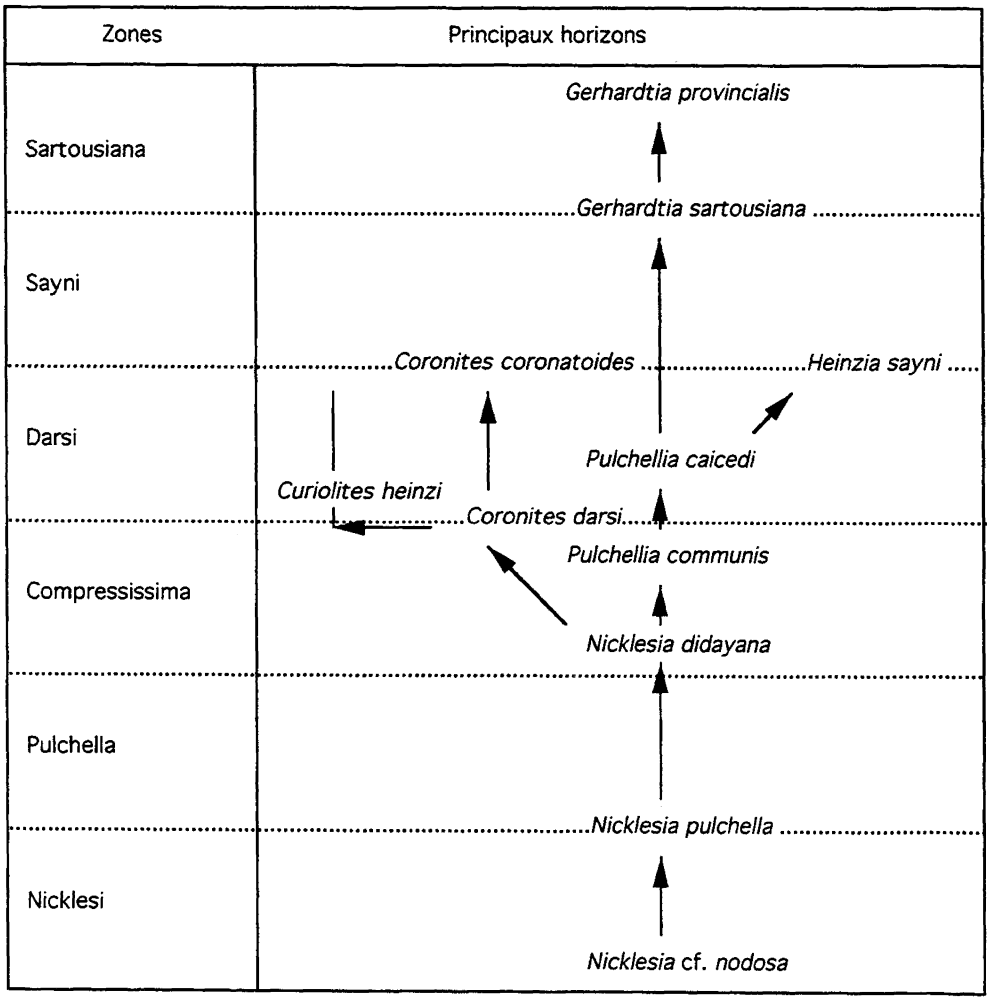


FIG. 1. – Évolution des *Pulchelliinae*

Références

BÜRGL H. (1956). – Catalogo de las ammonitas de Colombia, Parte I, *Pulchelliidae*, *Bol. geol.*, **4**,1,119 p., Bogota.

COLLET L.W. (1924). – Sur quelques Ammonites du Barrémien de Colombie. *Eclog. Geol. Helv.*, **XVIII**, 4, 485-493.

COMPANY M., SANDOVAL J., TAVERA J.M. (1995). – Lower Barremian ammonite biostratigraphy in the Subbetic Domain (Betic Cordillera, southern Spain). *Cretaceous Research*, **16**, 243-256.

COQUAND H. (1879). – Études supplémentaires sur la Paléontologie algérienne faisant suite à la description géologique et paléontologique de la région sud de la Province de Constantine. *Bull. Acad. Hippone*, **15**, 17, Bône.

COQUAND H. (1880). – Études supplémentaires sur la paléontologie algérienne. *Bull. Acad. Hippone*, **15**, Bône.

COTTREAU J. (1937). – Types du prodrome de Paléontologie stratigraphique universelle de d'Orbigny. *Ann. Pal. Muséum Hist Nat. Paris*, **XXVI**, 1,2, 55-56.

DIMITROVA N. (1967). – Les fossiles de Bulgarie, VI, Crétacé inférieur, Cephalopoda. *Acad. Bulg. Sciences*, 1-236, Sofia.

DOUVILLE H. (1890). – Sur la classification des Cératites de la Craie. *Bull. Soc. Géol. Fr.*, (3), **XVIII**, 275-292, Paris.

DOUVILLE H. (1911, a). – Évolution et Classification des Pulchelliidés. *C. R. Somm. S. Soc. Géol. Fr.*, **8/9**, 85-86, Paris.

DOUVILLE H. (1911, b). – Évolution et Classification des Pulchelliidés. *Bull. Soc. Géol. Fr.*, (4), **XI**, 285-320, Paris.

GERHARDT K. (1897). – Beitrag zur Geologie und Paleontologie von Sudamerika. *N. Jahr. Für Min.*, **XI**, Stuttgart, 135-136, Pl. III.

GIGNOUX M.M. (1920). – Les Pulchelliidés du Paléocrétacé. *Mém. Expl. C. Géol. Dét. Fr.*, 135-164, Paris.

HEINZ (1886). – Fossiles décrits par Coquand. *Bull. Acad. Hippone*, **28**, pl. I, Bône.

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

JOLEAUD L. (1912). – Étude géologique de la chaîne numidique et des monts de Constantine (Algérie). *Thèse*, Montpellier.

KARSTEN H. (1886). – Géologie de l'ancienne Colombie bolivarienne, Vénézuela, Nouvelle Grenade, Équateur. R. Freidlander et Sohn, Berlin.

KOTETISHVILI E. (1980). – Famille des *Pulchelliidae* H. DOUVILLÉ. *Acad. N.G. C. C. P. Geol. Inst.*, 1-110, Tbilissi.

NICKLES R. (1890). – Contributions à la Paléontologie du Sud-Est de l'Espagne. *Mém. Soc. Géol. Fr.*, Paléont., **4**, Paris.

ORBIGNY A. D' (1840 – 1841). – Paléontologie française, Terrains Crétacés, **I**, Céphalopodes, 1-662, Masson, Paris

ORBIGNY A. D' (1842). – Coquilles et Échinodermes fossiles de Colombie recueillis par M. Boussingault, 37-42, Paris.

ORBIGNY A. D' (1850). – Prodrome de Paléontologie stratigraphique universelle des animaux Mollusques et Rayonnés. 97-102, Masson V., Paris.

RIEDEL L. (1937). – Amonitas del Cretacico inferior de la Cordillera oriental, 63-80, Druck et Gartner, Berlin.

ROSCHEN E.C.H. (1938). – Ammonitas de la familia *PULCHELLIIDAE* en Colombia. *Bol. Petr. Dep. Petr.*, **103** à **108**, 1-151, Bogota.

SAYN G. (1890). – Description des Ammonitidés du Barrémien du Djebel Ouach. *Bull. Soc. Agric. Lyon*, 6, **III**, 135-208.

VERMEULEN J. (1972). – Considérations sur la *Psilotissotia malladae* (NICKLES) et l'origine du genre *Nicklesia* HYATT. *C. R. Som. S. Soc. Géol. Fr.*, **7**, 23.

VERMEULEN J. (1974 a). – Nouvelles données sur le genre *Coronites* HYATT 1903 (*Ammonoidea*). *C. R. Acad. Sci. Paris*, D, **278**, 1471-1473.

VERMEULEN J. (1974 b). – Sur une biostratigraphie homophylétique basée sur la famille des ***Pulchelliidae***. *C. R. Acad. Sci. Paris*, D, **278**, 2885-2887.

VERMEULEN J. (1975). – Les zones de ***Pulchelliidae*** dans le Crétacé inférieur du Sud-Est de la France (Alpes de Haute-Provence, Alpes maritimes, Var), *C. R. 99° Congr. Soc. Sav. Besançon*, I, 17-26, Bibl. Nationale, Paris.

VERMEULEN J. (1980). – Étude de la famille des *PULCHELLIIDAE*, révision de trois espèces types du Barrémien du Sud-Est de la France. *Thèse Doct. Spécial.*, 1-92, Nice.

VERMEULEN J. (1994). – *Coronites (Coronites) darsi*, nouvelle espèce de la famille des PULCHELLIDES (*AMMONOIDEA*). *Riviera Scientifique*, **XI**, 57- 66, Nice.

VERMEULEN J. (1995 a). – Nouvelle tripartition de la famille des *PULCHELLIIDAE* (*AMMONOIDEA*) illustrée par la description de trois espèces des Alpes de Haute-Provence. *Riviera Scientifique*, **XII**, 65-80, Nice.

VERMEULEN J. (1995 b). – Nouvelle biozonation du Barrémien basée sur la famille des *PULCHELLIIDAE* (*AMMONOIDEA*). *Géologie Alpine*, **71**, 199, 211, Grenoble.

VERMEULEN J. (1996 a). – Variabilité morphologique et statut taxinomique de *Nicklesia didayana* (D'ORBIGNY) 1841 (*Pulchelliidae, Ammonoidea*). *Ann. Soc. Sc. Nat. Arch. Toulon et du Var*, **48**, 2, 141-146.

VERMEULEN J. (1996 b). – Le Barrémien de Saint-Martin, Escragnolles (Alpes-Maritimes, France). *Riviera Scientifique*, **XII**, 53-76, Nice.

Planche 1

Fig. 1, 2 – *Arnaudiella malladae* (NICKLES), n° 414778, Barrémien, La Querola, Espagne. **x 2.**

Fig. 3, 4 – *Arnaudiella malladae* (NICKLES), morphotype robuste, ex n° 14780, spécimen ancien détruit par l'oxydation, Barrémien, La Querola, Espagne. **x 2.**

Fig. 5, 6 – *Arnaudiella malladae* (NICKLES), n° 414779, Barrémien, La Querola, Espagne. **x 2.**

Fig. 7, 8, 9, 10 – *Arnaudiella anglesense* (VERMEULEN), holotype, n° 414651, banc n° 76/041, stratotype d'Angles. **x 2.**

Fig. 11, 12 – *Nicklesia* cf. *nodosa* (BÜRGL), n° 414027, banc 95/041, stratotype d'Angles. **x 2.**

Fig. 13, 14 – *Nicklesia pulchella* (D'ORB.), morphotype médian, n° 414497, La Graou près Trigance, Var. **x 2.**

Fig. 15, 16 – *Nicklesia pulchella* (D'ORB.), morphotype robuste, n° 414470, banc 134c/831, Le Clos de Barral près La Bastide (Var). **x 2.**

Tous les spécimens : collection J. Vermeulen

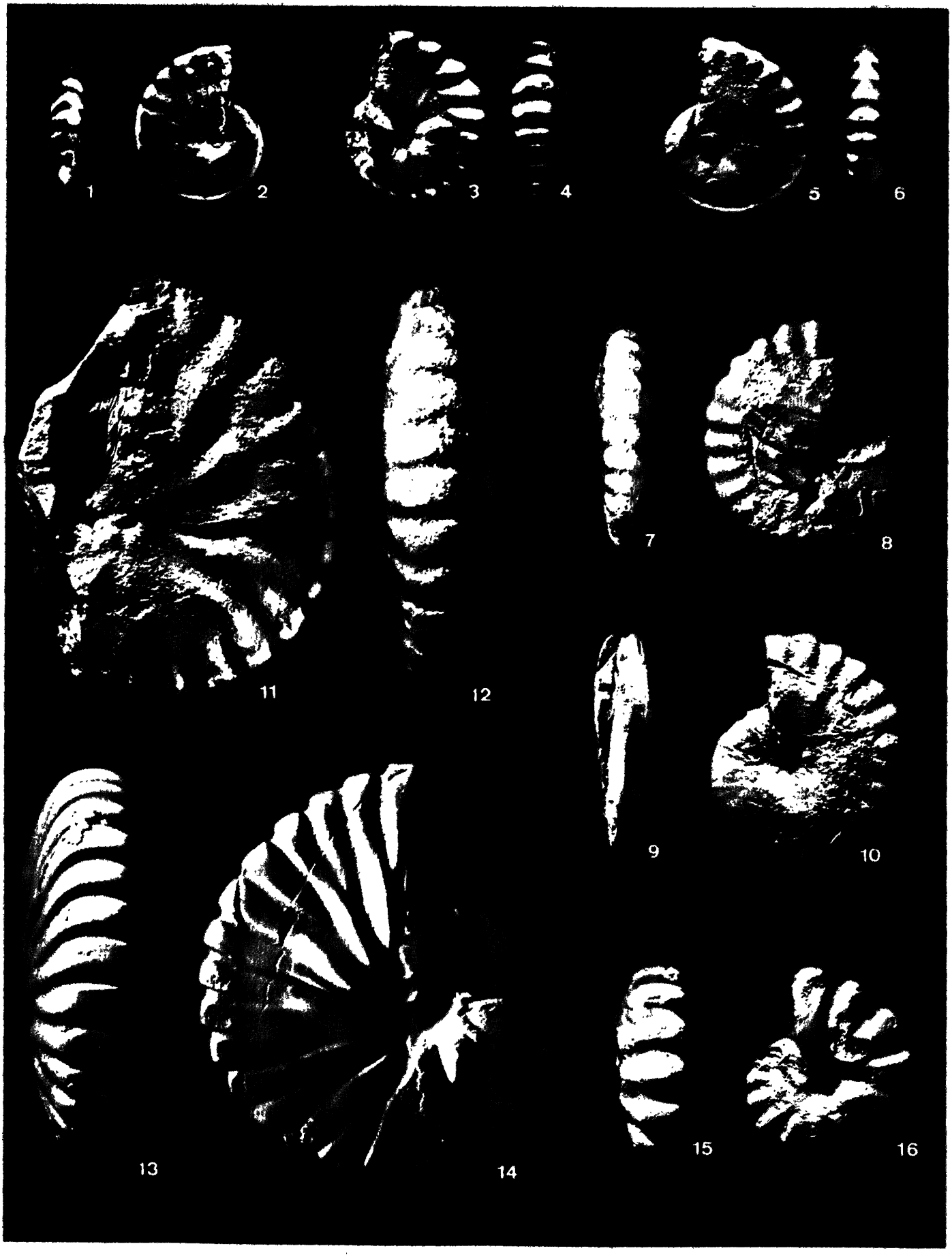

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16

Planche 2

Fig. 1, 2 – *Nicklesia pulchella* (D'ORB.), morphotype tardif à ventre légèrement aplati, n° 414147, banc 7, Sierra de Foncalent, Espagne. **x 2.**

Fig. 3, 4 – *Coronites darsi* VERMEULEN, morphotype gracile, n° 414135, La Saurée, Alpes Maritimes. **x 2.**

Fig. 5, 6 – *Nicklesia didayana* (D'ORB.), morphotype gracile, n° 414101, banc 18/062, Saint-Martin près Escragnolles, Alpes Maritimes. **x 2.**

Fig. 7, 8 – *Nicklesia didayana* (D'ORB.), néotype, morphotype médian, n° 414100, banc 18/062, Saint-Martin près Escragnolles, Alpes Maritimes. **x 2.**

Fig. 9, 10 – *Coronites darsi* VERMEULEN, hypotype, morphotype intermédiaire plat-gracile, n° 414005, banc 141/831, Le Clos de Barral près La Bastide, Var. **x 2.**

Fig. 11, 12 – *Pulchellia communis* (BÜRGL), n° 414111, banc136/831, Le Clos de Barral près la Bastide, Var. **x 2.**

Tous les spécimens : collection J. Vermeulen

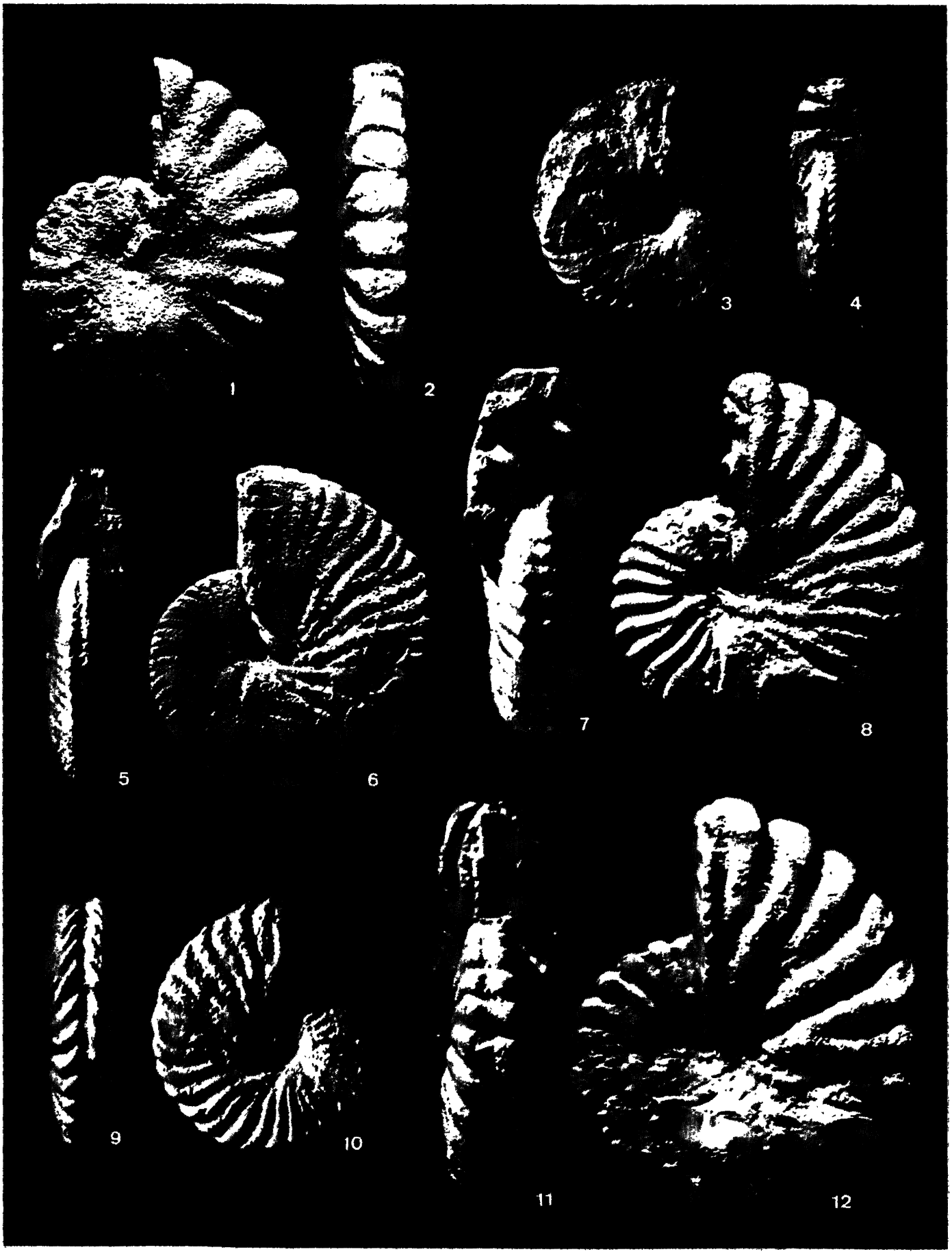

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12

Planche 3

Fig. 1, 2, 3 – *Pulchellia communis* (BÜRGL), morphotype robuste, n° 414122, La Saurée, Alpes Maritimes. **x 2.**

Fig. 4, 5 – *Pulchellia caicedi* (KARSTEN), morphotype intermédiaire plat-robuste, n° 414043, La Grange près Comps-sur-Artuby, Var. **x 2.**

Fig. 6, 7 – *Heinzia sayni* HYATT, n° 414530, banc 150/831, Le Clos de Barral près La Bastide, Var. **x 2.**

Fig. 8, 9 – *Heinzia sayni* HYATT, n° 414534, banc 151/831, Le Clos de Barral près La Bastide, Var. **x 2.**

Fig. 10, 11 – *Gerhardtia sartousiana* (D'ORB.), morphotype plat, n° 414533, banc 276/045, Vergons, Alpes de Haute Provence. **x 2.**

Fig. 12 – *Curiolites* aff. *heinzi* (SAYN), morphotype précurseur à ombilic peu ouvert, n° 414134, banc 141/831, Le Clos de Barral près La Bastide, Var. **x 2.**

Tous les spécimens : collection J. Vermeulen

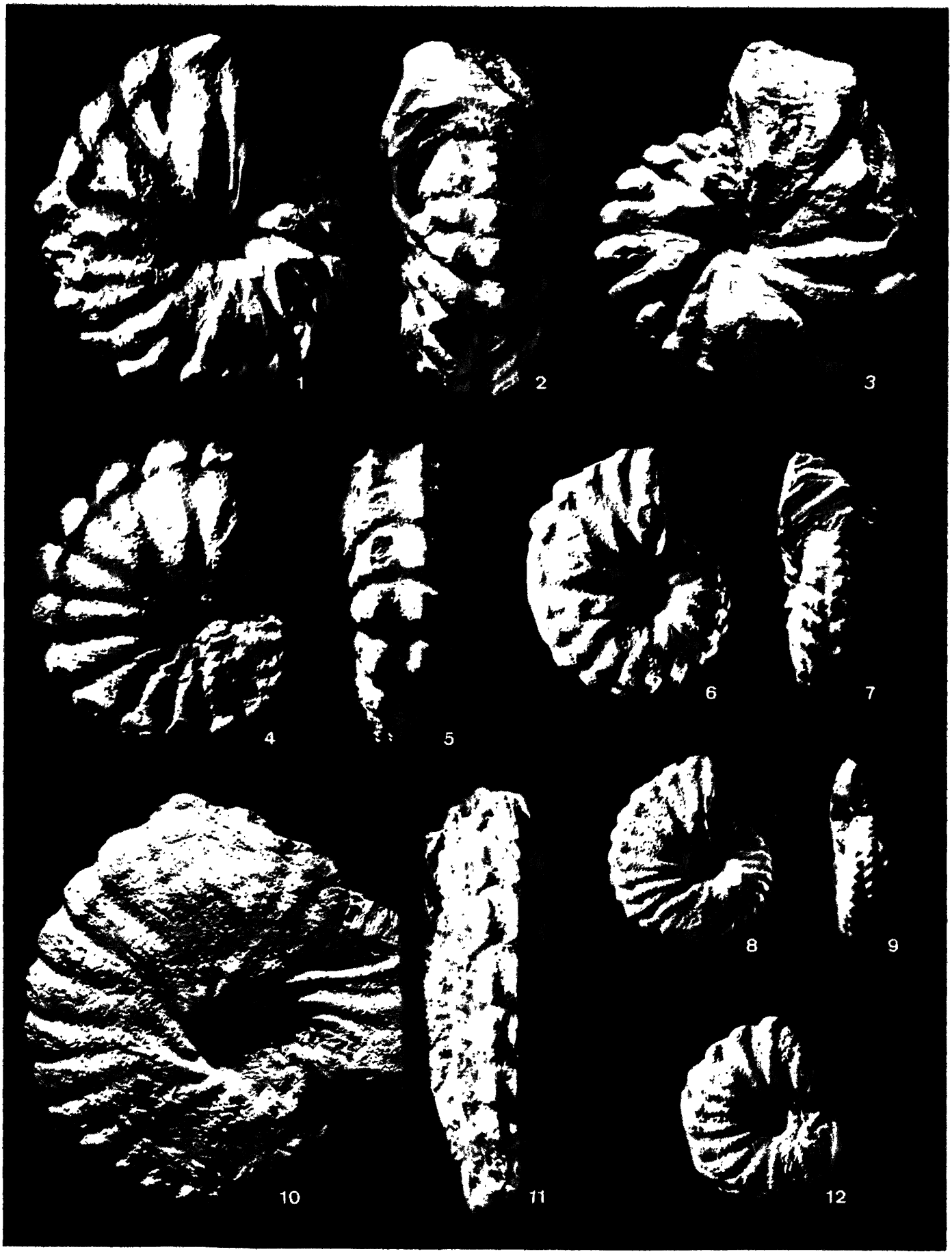

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12

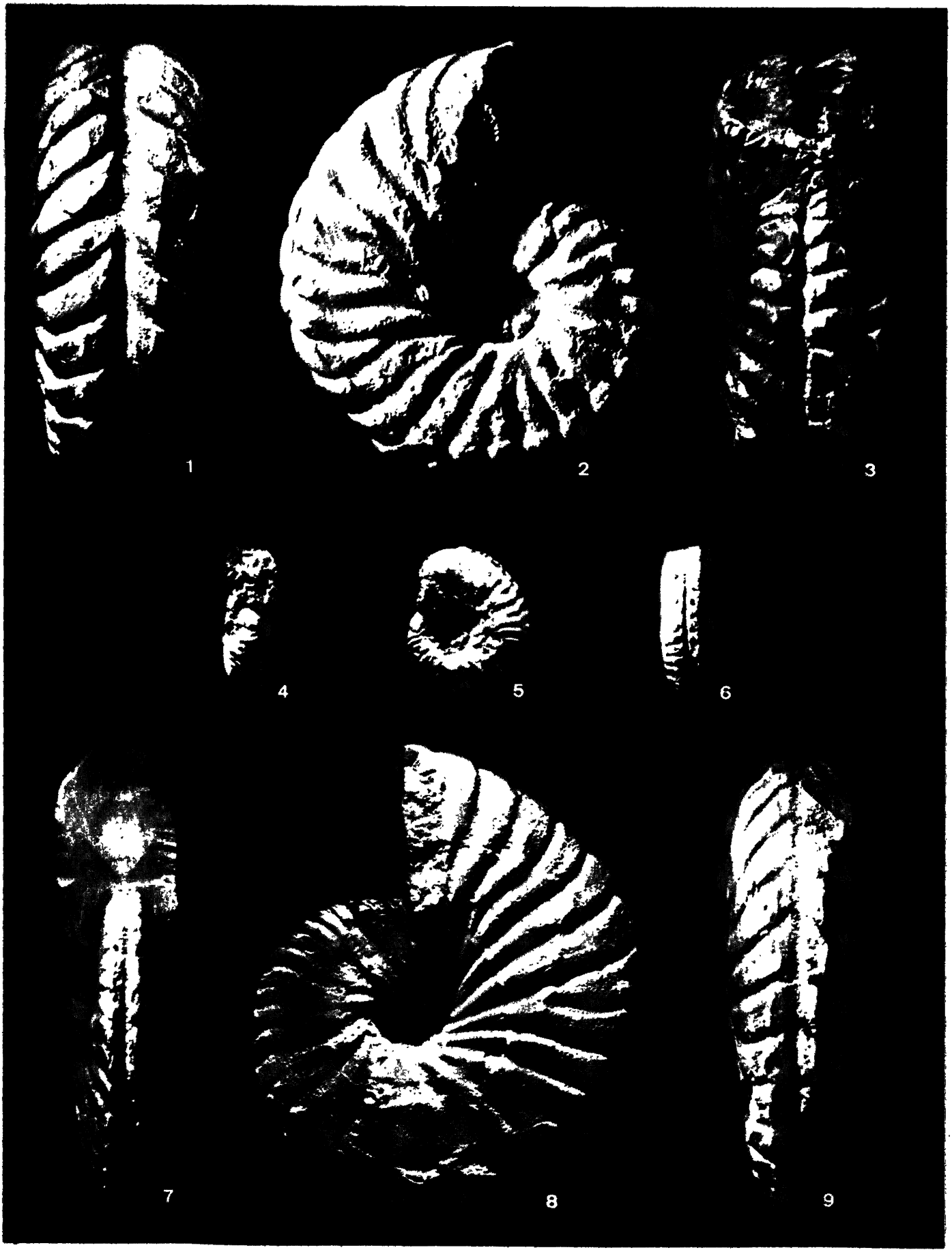
Planche 4

Fig. 1, 2, 3 – *Gerhardtia provincialis* (D'ORB.), morphotype robuste, n° 414521, banc 314 a/043, Le Saut du Loup près Barrème, Alpes de Haute Provence. **x 2.**

Fig. 4, 5, 6 – *Gerhardtia provincialis* (D'ORB.), individu juvénile montrant l'apparition précoce du sillon siphonal, n° 414518, banc 314 a/043, Le Saut du Loup près Barrème, Alpes de Haute Provence. **x 4.**

Fig. 7, 8, 9 – *Gerhardtia provincialis* (D'ORB.), morphotype intermédiaire plat-gracile, n° 414513, banc 314 a/043, Le Saut du Loup près Barrème, Alpes de Haute Provence. **x 2.**

Tous les spécimens : collection J. Vermeulen


1
2
3
4
5
6
7
8
9