

## Nouvelles données sur les répartitions stratigraphiques, les évolutions et les classifications de trois familles d'ammonites du Crétacé inférieur

par Jean VERMEULEN \*

**RÉSUMÉ.** — Les répartitions stratigraphiques et les évolutions des MACROSCAPHITIDAE HYATT, 1900, des OOSTERELLIDAE BREISTROFFER, 1940 et des HEMIHOPLITIDAE SPATH, 1924 sont précisées ; ces nouvelles données entraînent des modifications importantes de la classification de ces familles.

Les MACROSCAPHITIDAE HYATT, 1900 constituent une entité taxinomique composée des genres *Lytocrioceras* SPATH, 1924, *Acantholytoceras* SPATH, 1923, *Macroscaphites* MEEK, 1876, *Costidiscus* UHLIG, 1882 et *Rugacrioceras* VERMEULEN, 1990. L'évolution des espèces dites macroconches apparaît plus simple que celle des espèces dites microconches. Ces différences évolutives montrent la nécessité de rechercher de nouveaux arguments pour étayer l'hypothèse du dimorphisme sexuel des MACROSCAPHITIDAE HYATT, 1900.

Un nouveau schéma évolutif est proposé pour cette famille.

La super-famille des LYTOCRIOCERATAEAE supfam. nov. est créée pour regrouper les MACROSCAPHITIDAE HYATT, 1900, les HAMULINIDAE GILL, 1871 et les PTYCHOCERATIDAE GILL, 1871.

Les OOSTERELLIDAE BREISTROFFER, 1940 sont divisés en PLATYLENTICERATINAE CASEY, 1973 et OOSTERELLINAE BREISTROFFER, 1940 (*nom. transl.*). Dans les PLATYLENTICERATINAE CASEY, 1973 sont classés les genres *Platylenticeras* HYATT, 1900, *Tolypeceras* HYATT, 1903 et *Delphinites* SAYN, 1901 et dans les OOSTERELLINAE BREISTROFFER, 1940 sont classés les genres *Paquiericeras* SAYN, 1901, *Julianites* THIEULOUY, 1977 (*nom. transl.*), *Oosterella* KILIAN, 1911 et *Pseudosterella* SPATH, 1924. Une parenté entre les genres *Julianites* THIEULOUY, 1977 et *Pseudosterella* SPATH, 1924 est envisagée.

La famille des HEMIHOPLITIDAE SPATH, 1924 est ici comprise comme une entité taxinomique regroupant des genres dont les liens phylétiques sont établis et des genres dont les liens phylétiques sont très probables. Dans cette famille sont classés les genres *Hemihoplites* SPATH, 1924, *Camericeras* DELANOY, 1990, *Pachyhemihoplites* DELANOY, 1992, *Ezeiceras* VERMEULEN & BERT, 1998, *Barrancyloceras* VERMEULEN & BERT, 1998, *Pseudoshasticrioceras* DELANOY, 1999 et très probablement le genre *Imerites* ROUCHADZE, 1933. Un nouveau schéma phylétique est proposé pour cette famille.

**MOTS CLÉS.** — AMMONOIDEA, MACROSCAPHITIDAE, OOSTERELLIDAE, HEMIHOPLITIDAE, Crétacé inférieur.

## New data on the stratigraphical ranges, the evolutions and the classifications of three lower Cretaceous ammonites families

**ABSTRACT.** — The stratigraphical ranges and the evolution of the MACROSCAPHITIDAE HYATT, 1900, the OOSTERELLIDAE BREISTROFFER, 1940 and the HEMIHOPLITIDAE SPATH, 1924 families are specified ; these new data involve significant changing in the classification of these families.

\* Laboratoire de Géodynamique des Chaînes Alpines, UMR 5025, Maison des Géosciences, 1381, rue de la Piscine, 38400 St-Martin d'Hères, France.

\* Grand rue, 04330 Barrême, France.

The MACROSCAPHITIDAE HYATT, 1900 represent a taxonomic entity including the genera *Lytocrioceras* SPATH, 1924, *Acantholytoceras* SPATH, 1923, *Macroscaphites* MEEK, 1876, *Costidiscus* UHLIG, 1882 and *Rugacrioceras* VERMEULEN, 1990. The evolution of the species named as macroconch seems simpler than the one of the species named as microconch. These different evolutions require the research of new data to support the hypothesis of the sexual dimorphic species in the MACROSCAPHITIDAE HYATT, 1900.

A new schema of the evolution of this family is established.

The superfamily LYTOCERATACEAE supfam. nov. is created in order to bring together the MACROSCAPHITIDAE HYATT, 1900, the HAMULINIDAE GILL, 1871 and the PTYCHOCERATIDAE GILL, 1871.

The OOSTERELLIDAE BREISTROFFER, 1940 family is divided up into two subfamilies, the PLATYLENTICERATINAE CASEY, 1973 and the OOSTERELLINAE BREISTROFFER, 1940 (nom. transl.). The genera *Platylenticeras* HYATT, 1900, *Tolypeceras* HYATT, 1903 and *Delphinites* SAYN, 1901 are included into the PLATYLENTICERATINAE CASEY, 1973 and the genera *Paquiericeras* SAYN, 1901, *Julianites* THIEULOY, 1977 (nom. transl.), *Oosterella* KILIAN, 1911 and *Pseudosterella* SPATH, 1924 are classified into the OOSTERELLINAE BREISTROFFER, 1940. A relationship between the genera *Julianites* THIEULOY, 1977 and *Pseudosterella* SPATH, 1924 is envisaged.

The HEMIHOPLITIDAE SPATH, 1924 family is herein understood as a taxonomic entity bringing together genera with established phyletic relationships and others with very probable phyletic relationships. Into this family, we classify the genera *Hemihoplites* SPATH, 1924, *Camereiceras* DELANOY, 1990, *Pachyhemihoplites* DELANOY, 1992, *Ezeiceras* VERMEULEN & BERT, 1998, *Barrancyloceras* VERMEULEN & BERT, 1998, *Pseudoshastrioceras* DELANOY, 1999 and very probably the genus *Imerites* ROUCHADZE, 1933. A new phyletic schema of the evolution of this family is proposed.

**KEY WORDS.** — AMMONOIDEA, MACROSCAPHITIDAE, OOSTERELLIDAE, HEMIHOPLITIDAE, Lower Cretaceous.

## 1. – INTRODUCTION

L'étude des ammonites du Crétacé inférieur que nous avons entreprise depuis une trentaine d'années a été principalement axée sur la révision de la famille des PULCHELLIIDAE (AMMONITINA). Les recherches sur le terrain, au-delà de l'extension stratigraphique des PULCHELLIIDAE, ont permis de récolter un nombre considérable de spécimens d'ammonites dont l'étude reste à faire dans sa quasi-totalité. Le présent travail a pour but d'aboutir à une meilleure compréhension de l'évolution et de la classification de quelques familles d'ammonites dont nous possédons un matériel ammonitique significatif, les MACROSCAPHITIDAE HYATT, 1900, les OOSTERELLIDAE BREISTROFFER, 1940 et les HEMIHOPLITIDAE SPATH, 1924.

## 2. – LES MACROSCAPHITIDAE HYATT, 1900

### 2.1. Aperçu sur la variation de la classification des MACROSCAPHITIDAE HYATT, 1900

En créant cette famille A. Hyatt [1900] y intégra dix genres divers, très différents par leur position stratigraphique, leur enroulement et l'ornementation de leurs

espèces. La plupart des genres initialement classés dans les MACROSCAPHITIDAE HYATT, 1900 ont été ultérieurement classés dans d'autres familles.

Arkell *et al.* [1957] classent les MACROSCAPHITIDAE HYATT, 1900 dans les LYTOCERATACEAE NEUMAYR, 1875.

C. W. Wright [1981] confirme l'attribution des MACROSCAPHITIDAE HYATT, 1900 aux LYTOCERATACEAE NEUMAYR, 1875.

G. Delanoy [1992] classe les MACROSCAPHITIDAE HYATT, 1900 dans les TURRILITACEAE GILL, 1871.

Wright *et al.* [1996] classe les MACROSCAPHITIDAE HYATT, 1900 dans les ANCYLOCERATACEAE GILL, 1871.

### 2.2. Contenu générique

Arkell *et al.* [1957] classent dans les MACROSCAPHITIDAE HYATT, 1900 les genres *Costidiscus* UHLIG, 1882, *Macroscaphites* MEEK, 1876 et *Acantholytoceras* SPATH, 1923. En 1992 G. Delanoy et A. Poupon classent le genre *Lytocrioceras* SPATH, 1924 dans les PTYCHOCERATIDAE GILL, 1871, dans les TURRILITACEAE GILL, 1871. Peu de temps après, G. Delanoy classe les genres *Costidiscus* UHLIG, 1882, *Macroscaphites* MEEK, 1876, *Acantholytoceras* SPATH, 1923 et *Rugacrioceras* VERMEULEN, 1990 dans les MACROSCAPHITIDAE HYATT, 1900 [Delanoy, 1992].

En fonction des données stratigraphiques et évolutives que nous possédons, nous classons dans les MACROSCAPHITIDAE HYATT, 1900 les genres *Lytocrioceras* SPATH, 1924, *Acantholytoceras* SPATH, 1923, *Macroscaphites* MEEK, 1876, *Costidiscus* UHLIG, 1882, (*nom. transl.* UHLIG, 1883) et *Rugacrioceras* VERMEULEN, 1990, (*nom. transl.* DELANOY, 1992, p. 136).

Nous n'avons pas étudié le genre *Cicatriles* ANTHULA, 1899 et nous suivons donc l'hypothèse émise par Wright *et al.* [1996], classant ce genre dans les MACROSCAPHITIDAE HYATT, 1900.

### 2.3. Répartition stratigraphique

Le genre *Lytocrioceras* SPATH, 1924, le plus ancien de la famille, apparaît dans le Barrémien inférieur, au sommet de la Zone à *Psilotissotia colombiana*; les représentants les plus récents, appartenant aux genres *Macroscaphites* MEEK, 1876 et *Costidiscus* UHLIG, 1882, ont été récoltés dans le Gargasien.

### 2.4. L'évolution des MACROSCAPHITIDAE HYATT, 1900

En fonction des données stratigraphiques, la description de l'évolution des genres regroupant les espèces de grande taille, considérées par certains auteurs comme des formes macroconches de couples dimorphes, sera séparée de celle des espèces de petite taille, considérées par ces mêmes auteurs comme les formes microconches de ces couples.

#### 2.4.1. Évolution des genres regroupant les espèces de grande taille

A partir des formes de grande taille à enroulement crioceratique ou emericiceratique, classées dans le genre *Lytocrioceras* SPATH, 1924 [Delanoy et Poupon, 1992], que nous nommons *Acantholytoceras* sp., s'individualisent les formes typiques du genre *Acantholytoceras* SPATH, 1923. Cette évolution se réalise assez rapidement, par la migration de l'ornementation trituberculée vers l'arrière de la coquille; ce processus évolutif est achevé à la base de la partie supérieure de la Zone à *Kotetishvilia compressissima* ainsi que l'attestent un spécimen d'*Acantholytoceras* aff. *longispinum* (UHLIG, 1883) récolté dans le banc 120/041 du stratotype d'Angles et des fragments d'individus conspécifiques récoltés au même niveau dans des gisements de la plate-forme péri-vocontienne. Les formes typiques d'*Acantholytoceras* SPATH, 1923 se répartissent donc stratigraphiquement de la Zone à *Kotetishvilia compressissima* à la Zone à *Hemihoplites feraudianus*.

Dans la partie inférieure de la Zone à *Heinzia sayni* apparaît le genre *Costidiscus* UHLIG, 1882 qui, dans

l'hypothèse du dimorphisme sexuel des espèces de MACROSCAPHITIDAE HYATT, 1900 envisagé par certains auteurs [Avram, 1984; Delanoy, 1992; Delanoy et Poupon, 1992], est étroitement associé au genre *Macroscaphites* MEEK, 1876. Le genre *Costidiscus* UHLIG, 1882 apparaît donc plus tardivement que le genre *Macroscaphites* MEEK, 1876 dont l'espèce la plus ancienne, *Macroscaphites tirolensis* UHLIG, 1887, a été récoltée dans le Barrémien inférieur, au sommet de la Zone à *Coronites darsi* [Vermeulen, 1997].

L'origine du genre *Costidiscus* UHLIG, 1882 n'est pas connue précisément; l'ornementation des différentes espèces classées dans ce genre permet de désigner comme ancêtre potentiel le genre *Acantholytoceras* SPATH, 1923.

#### 2.4.2. Évolution des genres regroupant les espèces de petite taille

Les spécimens des espèces de petite taille, désignées habituellement comme les formes microconches de couples dimorphes, à enroulement proche de l'enroulement acrioceratique montrent une évolution plus complexe qui se caractérise par deux lignées évolutives principales.

##### – Lignée *Lytocrioceras*-*Rugacrioceras*

Entre la Zone à *Nicklesia pulchella* et la Zone à *Gerhardia sartousiana*, les *Lytocrioceras* diminuent de taille et acquièrent une tuberculation qui à partir de la spire déroulée va progresser sur la hampe et vers la crosse et réaliser ainsi le genre *Rugacrioceras* VERMEULEN, 1990 sub-homéomorphe du genre *Acrioceras* HYATT, 1900.

##### – Lignée *Lytocrioceras*-*Macroscaphites*

Une autre lignée dérivée de la précédente est marquée par un réenroulement aboutissant à une spire à tours jointifs et par une progression de la spire vers la hampe de l'ornementation trituberculée; elle permet l'individualisation au sommet de la Zone à *Coronites darsi* de *Macroscaphites tirolensis* UHLIG, 1887 dont un équivalent macroconche n'a jamais été découvert. Il en résulte que l'origine directe des genres *Macroscaphites* MEEK, 1876 et *Costidiscus* UHLIG, 1882 proposée avec doute à partir des genres *Hamulina* d'ORBIGNY, 1850 et *Anahamulina* HYATT, 1900 [Delanoy et Poupon 1992] ne peut donc plus être admise. En l'état des connaissances actuelles, l'ornementation de l'espèce atuberculée *Macroscaphites yvani* (PUZOS, 1832) peut être interprétée comme le résultat d'une évolution allant vers une régression puis une disparition de la tuberculation, à partir d'espèces à côtes tuberculées comme *Macroscaphites tirolensis* UHLIG, 1887 de la Zone à *Coronites darsi* et *Macroscaphites binodosus* UHLIG, 1883 de la Zone à *Heinzia sayni* (= « *Crioceratites* » ex gr. *barremense-orbignyi* subzone in Avram, 1984, p. 70).

## 2.5. Origine et devenir des MACROSCAPHITIDAE Hyatt, 1900

C. Wright [1981] remarque les ressemblances ornementales existant entre le genre *Anahamulina* HYATT, 1900 et les genres *Costidiscus* UHLIG, 1882 et *Macroscaphites* MEEK, 1876. G. Delanoy a considéré les genres *Hamulina* d'ORBIGNY, 1850 et *Anahamulina* HYATT, 1900 comme la souche probable du genre *Lytocioceras* SPATH, 1924 [Delanoy, 1992, p. 378] ; nous adoptons cette hypothèse qui demande cependant à être confirmée par la découverte de formes intermédiaires certainement rarissimes. Le devenir des MACROSCAPHITIDAE n'est pas connu avec certitude au-delà du Gargasien où coexistent les genres *Costidiscus* UHLIG, 1882 et *Macroscaphites* MEEK, 1876. De par son ornementation et sa position stratigraphique, le genre *Cicatriles* ANTHULA, 1899 pourrait être issu du genre *Costidiscus* UHLIG, 1882.

## 3. – LES OOSTERELLIIDAE BREISTROFFER, 1940 (NOM. TRANSL. ARKELL et KUMBEL & WRIGHT ET AL., 1957)

### 3.1. Contenu générique

Le contenu générique de cette famille est restreint ; elle est actuellement composée du genre *Oosterella* KILIAN, 1911 et éventuellement du genre *Pseudosterella* SPATH, 1924 [Company 1987 ; Thieuloy et Bulot 1992 ; Wright et al. 1996].

M. Company [1987] considère le genre *Pseudosterella* SPATH, 1924 comme non valable ; ce taxon, sans diagnose et sans figuration, est monospécifique. La différence morphologique essentielle entre *Pseudosterella fischeri* (NICKLES, 1892) et les autres espèces du Valanginien supérieur classées dans le genre *Oosterella* KILIAN, 1911 est la présence de côtes simples et d'une carène tuberculée qui, selon M. Company, existent dans les tours internes des autres espèces décrites par R. Nickles [Company, 1987, p. 191]. La famille devenant ainsi monogénérique ne représenterait pas une unité taxinomique de rang familial bien caractérisé.

Une relation phylétique entre les genres *Paquiericeras* SAYN, 1901 et *Oosterella* KILIAN, 1911 a été envisagée par Vermeulen [1972] puis confirmée par Company [1987]. Le genre *Paquiericeras* est très probablement issu du genre *Platylenticeras* HYATT, 1900 [Vermeulen, 1972 ; Thieuloy, 1977 ; Company, 1987]. En fonction de ces parentés qui nous semblent réelles, nous classons dans les OOSTERELLIIDAE, BREISTROFFER, 1940 les genres *Platylenticeras* HYATT, 1900, *Tolypeceras* HYATT, 1903, *Delphinites* SAYN,

1901, *Paquiericeras* SAYN, 1901, *Julianites* THIEULOY, 1977 (nom. transl.), *Oosterella* KILIAN, 1911 et *Pseudosterella* SPATH, 1924.

### 3.2. Les sous-familles des OOSTERELLIIDAE BREISTROFFER, 1940

En fonction des relations phylétiques des différents genres et de l'homogénéité de cette famille, il est difficile d'établir des coupures sub-familiales. R. Casey [1973] a créé la sous-famille des PLATYLENTICERATINAE dont nous classons les genres dans les OOSTERELLIIDAE, BREISTROFFER, 1940. Nous créons la nouvelle sous-famille des OOSTERELLINAE nom. transl., qui comprend les genres *Paquiericeras* SAYN, 1901, *Julianites* THIEULOY, 1977 (nom. transl.), *Oosterella* KILIAN, 1911 et *Pseudosterella* SPATH, 1924. Cette sous-famille correspond donc à un phylum issu des PLATYLENTICERATINAE CASEY, 1973 dès le Valanginien inférieur et disparaissant à l'Hauterivien inférieur.

### 3.3. Répartition stratigraphique

Selon le contenu bigénérique initial, *Oosterella - Pseudosterella*, l'extension stratigraphique des OOSTERELLIIDAE, BREISTROFFER, 1940 couvrait le Valanginien supérieur et la base de l'Hauterivien inférieur. Cette famille, dans sa conception nouvelle, comprend des espèces dont la répartition stratigraphique s'étend du Valanginien inférieur à l'Hauterivien inférieur.

### 3.4. Évolution

Les modalités précises de l'évolution des OOSTERELLIIDAE, BREISTROFFER, 1940 restent à découvrir. Nous pouvons cependant, de par les travaux antérieurs et les résultats actuels de nos investigations, avancer les hypothèses suivantes :

– au cours du Valanginien inférieur, à partir du genre *Platylenticeras* HYATT, 1900 s'individualise le genre *Paquiericeras* SAYN, 1901 qui, au Valanginien supérieur est à l'origine du genre *Oosterella* KILIAN, 1911.

– Le genre *Julianites* THIEULOY, 1977 issu du genre *Platylenticeras* HYATT, 1900, apparaît au sommet du Valanginien inférieur et s'éteint au Valanginien supérieur. La carène tuberculée de *Julianites mourrei* [VERMEULEN, 1972] est à rapprocher de celle de *Pseudosterella fischeri* (NICKLES, 1891) ; Elle indique une parenté probable entre ces deux espèces du Valanginien supérieur, ou pour le moins une origine commune.

### 3.5. Origine et devenir

L'origine des PLATYLENTICERATINAE CASEY, 1973, donc celle des OOSTERELLIDAE BREISTROFFER, 1940 dans leur acception actuelle, est controversée. Certains auteurs ont désigné comme ancêtres potentiels les CRASPEDITIDAE SPATH, 1924 [Arkell *et al.*, 1957 ; Schindewolf, 1966 ; Vermeulen, 1972 ; Kemper, 1973 ; Company, 1987 ; Wright *et al.*, 1996], les BERRIASSELLIDAE SPATH, 1922 [Casey, 1973] ou les OLCOSTEPHANIDAE HAUG, 1910 [Kemper, 1975 ; 1992 ; Kemper et Wiedenroth, 1987 ; Thieuloy 1977] ; cette dernière hypothèse semble actuellement prévaloir sur les autres.

Les OOSTERELLIDAE BREISTROFFER, 1940 disparaissent au sommet de la Zone à *Acanthodiscus radiatus* [Bulot *et al.*, 1993 et récoltes personnelles].

## 4. – LES HEMIHOPLITIDAE SPATH, 1924

### 4.1. Contenu générique

Dans la famille des HEMIHOPLITIDAE SPATH, 1924 sont classés originellement les genres *Pseudothurmannia* SPATH, 1923, *Hemihoplites* SPATH, 1924 et *Metahoplites* SPATH, 1924. Le genre *Pseudothurmannia* SPATH, 1923 est actuellement classé dans les CRIOCERATITINAE GILL, 1871 [Wright *et al.*, 1996] et le genre *Metahoplites* SPATH, 1924 est actuellement classé dans les HOLCODISCIDAE SPATH, 1923 [Vermeulen et Thieuloy, 1999].

Le genre *Matheronites* RENNIGARTEN, 1926, longtemps utilisé par les paléontologues de l'Europe de l'Est, est considéré comme un synonyme mineur de *Hemihoplites* SPATH, 1924.

Les recherches de G. Delanoy ont permis d'accroître le contenu de la famille des HEMIHOPLITIDAE SPATH, 1924 avec les genres *Camereiceras* DELANOY, 1990 et *Pachyhemihoplites* DELANOY, 1992.

Nous avons récemment créé le genre *Ezeiceras* VERMEULEN & BERT, 1998 dont nous précisons la diagnose : HEMIHOPLITIDAE évolutives à déroulés, à section sub-octogonale. L'ornementation est constituée de côtes principales atuberculées ou trituberculées, pincées ou arrondies, diminuant de vigueur sur le ventre. Il y a parfois de rares côtes intercalaires moins vigoureuses que les côtes principales et de tuberculation variable.

Les tubercules péri-ombilicaux, pincés dans la direction des côtes, sont situés au contact des flancs et de la paroi péri-ombilicale ; les tubercules latéraux, sub-épineux et légèrement pincés dans la direction des côtes, sont situés vers la base du tiers externe des flancs ; les tubercules latéro-externes, parfois épineux ou pincés dans la direction des côtes ou bien longitudinalement, sont situés entre le ventre et la limite externe des flancs.

Le ventre est presque plat entre les côtes et nettement concave sur les côtes qui parfois s'effacent sur la région siphonale.

L'ombilic est peu profond et la paroi péri-ombilicale est plus ou moins abrupte et convexe selon les espèces.

Le genre *Ezeiceras* VERMEULEN & BERT, 1998 comprend les espèces *Ezeiceras heberti* (FALLOT, 1884), *Ezeiceras astarte* (FALLOT & TERMIER, 1923), *Ezeiceras breistrofferi* (SARKAR, 1955), *Ezeiceras janus* (THIEULOY, 1979) et *Ezeiceras rusticus* (VERMEULEN, 1996).

*Ezeiceras breistrofferi* (SARKAR, 1955) n'est pas la seule espèce à enroulement tripartite de la famille ; l'évolution des HEMIHOPLITIDAE SPATH, 1924 fait que nous classons également dans cette famille le genre *Pseudoshasticioceras* DELANOY, 1999 ainsi que le genre *Barrancyloceras* VERMEULEN & BERT, 1998 dont la diagnose est la suivante : HEMIHOPLITIDAE à enroulement généralement tripartite, à section des tours elliptique à sub-octogonale ; les tours de la partie spiralée sont très peu déroulés ou en contact, la hampe est généralement plus courte que la longueur de la spire. L'ornementation de la spire est constituée de côtes principales vigoureuses, radiales, droites et trituberculées, entre lesquelles s'intercalent des côtes moins vigoureuses de tuberculation variable. Des boucles costales peuvent exister entre les tubercules, surtout sur la spire. Sur la hampe la tuberculation s'atténue et les côtes, toujours droites, ont une direction radiale à légèrement proverse. Sur la crosse les côtes s'espacent et deviennent plus vigoureuses.

Sur le ventre les côtes sont moins vigoureuses que sur les flancs et elles peuvent s'effacer sur la région siphonale.

Les tubercules sont vigoureux ; les tubercules latéraux sont situés vers la base de la moitié externe des flancs, plus près des tubercules latéro-externes que des tubercules péri-ombilicaux. Chez certaines espèces, en particulier chez le générotipe *Barrancyloceras barremense* (KILIAN, 1895), les tubercules latéro-externes sont pincés dans le sens longitudinal ; ils forment ainsi deux rangées de clavi délimitant une région ventrale arrondie ou sub-aplatie où la costulation est beaucoup moins vigoureuse que sur les flancs.

Le genre *Barrancyloceras* VERMEULEN & BERT, 1998 comprend les espèces *Barrancyloceras barremense* (KILIAN, 1895), *Barrancyloceras hoheneggeri* (UHLIG, 1883), *Barrancyloceras hammatoptychum* (UHLIG, 1883), *Barrancyloceras klipsteini* (UHLIG, 1887) et *Barrancyloceras bailense* (VERMEULEN, 1996).

**Remarque** : la découverte dans le stratotype d'Angles, dans la Zone à *Hemihoplites feraudianus*, d'un spécimen hémihoplitifforme dont la costulation est très proche de celle des espèces du genre *Imerites* ROUCHADZE, 1933 nous fait envisager le classement de ce genre dans les HEMIHOPLITIDAE SPATH, 1924.

	ZONES	HORIZONS	
BARRÉMIEN SUPÉRIEUR	<i>Martelites sarasini</i>		NON ÉTUDIÉ
	<i>Imerites giraudi</i>	<i>Heteroceras emerci</i> <i>Imerites giraudi</i>	
	<i>Hem. feraudianus</i>	<i>Pseudosh. magnini</i> <i>Hemihoplites feraudianus</i>	
	<i>G. sartousiana</i>	<i>Gerhardtia provincialis</i> <i>G. sartousiana</i> et <i>G. provincialis</i> <i>Gerhardtia sartousiana</i>	<i>Rugacrioceras</i>
	<i>He. sayni</i>	<i>Hemihoplites rusticus</i> <i>Heinzia sayni</i>	<i>Macroscaphites</i>
BARRÉMIEN INFÉRIEUR	<i>C. darsi</i>	<i>Holcodiscus uhligi</i> <i>Macroscaphites tirolensis</i> <i>Pulchellia caicedi</i> <i>Curiolia heinzi</i> <i>Coronites darsi</i>	<i>Costidiscus</i>
	<i>K. compressissima</i>	<i>Subtorcapella deecke</i> <i>Pulchellia communis</i> <i>H. caillaudianus</i> et <i>N. didayana</i> <i>Kotetishvilia compressissima</i>	<i>Acantholytoceras</i>
	<i>N. pulchella</i>	<i>H. fallax</i> et <i>H. nodosus</i> <i>Nicklesia pulchella</i>	<i>Lytocrioceras</i>
	<i>K. nicklesi</i>	<i>Almohadites camelinus</i> <i>Kotetishvilia nicklesi</i>	
	<i>Ps. colombiana</i>	<i>Psilotissotia colombiana</i>	
	<i>Ps. mazuca</i>	<i>Psilotissotia mazuca</i>	
	<i>T. hugii</i>	<i>Taveraidiscus hugii</i>	
			<i>Acantho. sp.</i>

TABLEAU 1. – Évolution des MACROSCAPHITIDAE HYATT, 1900 dans le Barrémien (jusqu'à la Zone à *Imerites giraudi*).

#### 4.2. Évolution

L'évolution des HEMIHOPLITIDAE SPATH, 1924, dans leur nouvelle conception, débute avec l'apparition, à la base du Barrémien supérieur, du genre *Barrancyloceras* VERMEULEN & BERT, 1998. Dans la moitié inférieure de la Zone à *Heinzia sayni*, il est possible de déceler chez

les formes tripartites plusieurs tendances évolutives dont les modalités précises ne sont pas encore complètement découvertes.

À partir du genre *Barrancyloceras* VERMEULEN & BERT, 1998 s'individualise le genre *Ezeiceras* VERMEULEN & BERT, 1998, dans la partie supérieure de la Zone à *Heinzia sayni*. Les similitudes ornementales des *Ezeiceras* VERMEULEN & BERT, 1998 et des tours

	ZONES	HORIZONS	
BARRÉMIEN SUPÉRIEUR	<i>Martelites sarasini</i>		NON ÉTUDIÉ
	<i>Imerites giraudi</i>	<i>Heteroceras emerici</i> <i>Imerites giraudi</i>	Pas d'Hemihoplites
	<i>Hem. feraudianus</i>	<i>Pseudosh. magnini</i> <i>Hemihoplites feraudianus</i>	
	<i>G. sartousiana</i>	<i>Gerhardtia provincialis</i> <i>G. sartousiana</i> et <i>G. provincialis</i> <i>Gerhardtia sartousiana</i>	
	<i>H. sayni</i>	<i>Hemihoplites rusticus</i> <i>Heinzia sayni</i>	
BARRÉMIEN INFÉRIEUR	<i>C. darsi</i>	<i>Holcodiscus uhligi</i> <i>Macroscaphites tirolensis</i> <i>Pulchellia caicedi</i> <i>Curiolia heinzi</i> <i>Coronites darsi</i>	HEMIHOPLITIDAE
	<i>K. compressissima</i>	<i>Subtorcapella deeckeii</i> <i>Pulchellia communis</i> <i>H. caillaudianus</i> et <i>N. didayana</i> <i>Kotetishvilia compressissima</i>	
	<i>N. pulchella</i>	<i>H. fallax</i> et <i>H. nodosus</i> <i>Nicklesia pulchella</i>	
	<i>K. nicklesi</i>	<i>Almohadites camelinus</i> <i>Kotetishvilia nicklesi</i>	
	<i>Ps. colombiana</i>	<i>Psilotissotia colombiana</i>	
	<i>Ps. mazuca</i>	<i>Psilotissotia mazuca</i>	
	<i>T. hugii</i>	<i>Taveraidiscus hugii</i>	

TABLEAU 2. – Évolution des HEMIHOPLITIDAE SPATH, 1924.

jeunes de certains *Barrancyloceras* VERMEULEN & BERT, 1998 ont été observées de longue date [Simionescu, 1899].

A la base de la Zone à *Gerhardtia sartousiana* et probablement à l'extrême sommet de la Zone à *Heinzia sayni*, apparaît le genre *Camereiceras* DELANOY, 1990 ; ce genre dérive très probablement des *Ezeiceras* VERMEULEN & BERT, 1998.

Dans l'Horizon à *Gerhardtia provincialis* les représentants du genre *Pachyhemihoplites* DELANOY, 1992 sont assez fréquents. Ce genre a pour souche le genre *Ezeiceras* VERMEULEN & BERT, 1998 ou des formes apparentées, représentant une population d'HEMIHOPLITIDAE de petite taille se différenciant du groupe de *Ezeiceras heberti* (FALLOT, 1884) par une ornementation très vigoureuse et une taille plus petite.

*Ezeiceras janus* (THIEULOY, 1979), de la Zone à *Gerhardtia sartousiana* en est un représentant.

Le genre *Hemihoplites* SPATH, 1924 regroupe des espèces paucituberculées ou atuberculées ; il matérialise un processus évolutif caractérisé par une régression de la tuberculation des formes originelles. Ses origines sont à rechercher dans les genres *Camereiceras* DELANOY, 1990 ou *Ezeiceras* VERMEULEN & BERT, 1998.

Compte tenu de l'absence d'une autre souche potentielle, le genre *Camereiceras* DELANOY, 1990 peut être considéré comme la souche du genre *Pseudoshastrioceras* DELANOY, 1999. Dans cette hypothèse le groupe de *Pseudoshastrioceras magnini* (DELANOY, 1992), auquel appartiennent des formes à tours de spire légèrement disjoints [Delanoy, 1992], matérialiserait une tendance sans avenir vers un nouveau déroulement puisque l'espèce la plus récente du genre, *Pseudoshastrioceras autrani* DELANOY, 1999, est une espèce dont les tours de spire sont en contact [Delanoy, 1999, p. 434].

Nous pensons que l'origine du genre *Imerites* ROUCHADZE, 1933 se situe dans les HEMIHOPLITIDAE SPATH, 1924 ; cette hypothèse demande toutefois à être confirmée par des recherches ultérieures.

#### 4.3. Répartition stratigraphique

Le genre *Barrancyloceras* VERMEULEN & BERT, 1998 apparaît près de la base du Barrémien supérieur, dans la Zone à *Heinzia sayni*. Dans l'hypothèse d'une appartenance du genre *Imerites* ROUCHADZE 1933 aux HEMIHOPLITIDAE SPATH, 1924, les derniers représentants de cette famille disparaissent dans la Zone à *Imerites giraudi*.

#### 4.4. Origine et devenir

L'origine des HEMIHOPLITIDAE SPATH, 1924 se situe dans les formes fortement ornées proches de *Emericeras thiollierei* (ASTIER, 1851) et dont la phase acméique se termine à la base de la Zone à *Nicklesia pulchella*.

Les HEMIHOPLITIDAE SPATH, 1924 à tours de spire jointifs disparaissent dans la Zone à *Hemihoplites feraudianus*, dans l'Horizon à *Pseudoshastrioceras magnini*.

Au-delà de la Zone à *Imerites giraudi*, aucun représentant des HEMIHOPLITIDAE SPATH, 1924 n'a été récolté.

#### 5. – CONCLUSIONS

Les processus évolutifs des MACROSCAPHITIDAE HYATT, 1900 apparaissent plus complexes que ceux proposés par Delanoy et Poupon [1992]. Le décalage stratigraphique important entre les apparitions des formes dites macroconches et les apparitions des formes dites équivalentes microconches, repose, au rang générique, le problème de la réalité des couples dimorphes, en particulier pour les couples *Lytocrioceras jauberti* (ASTIER, 1851) - *Lytocrioceras* sp. in Delanoy et Poupon, [1992], *Macroscaphites* MEEK, 1876 - *Costidiscus* UHLIG, 1882 et *Acantholytoceras* SPATH, 1923 - *Rugacrioceras* VERMEULEN, 1990.

Les nouveaux liens phylétiques établis nous permettent de proposer un nouveau schéma évolutif des MACROSCAPHITIDAE HYATT, 1900 (tableau 1).

Nous proposons également de classer dans les LYTOCROCERATAE supfam. nov., les MACROSCAPHITIDAE HYATT, 1900, les HAMULINIDAE GILL, 1871 et les PTYCHOCERATIDAE GILL, 1871. Ces trois familles sont ainsi regroupées dans une unité taxinomique supra-familiale mettant en évidence leurs affinités et permettant de stabiliser leur classification, très fluctuante par le passé.

Les OOSTERELLIDAE BREISTROFFER, 1940 ne constituent plus une famille bi- ou monogénérique mais une entité taxinomique plus logique pour un rang familial. Cette famille est divisée en deux sous-familles correspondant à deux groupes phylétiquement liés à l'intérieur desquels les processus évolutifs restent à préciser au rang spécifique.

Le classement de genres à port ancyloceratique dans les HEMIHOPLITIDAE SPATH, 1924 est justifié par les liens phylétiques évidents reliant ces genres à coquilles déroulées aux genres à coquilles enroulées classiquement plus hémioplitifformes. Les nouveaux liens phylétiques, établis ou bien très probables, nous permettent de proposer un nouveau schéma évolutif des HEMIHOPLITIDAE SPATH, 1924 (tableau 2).

Seules des classifications basées sur la phylogénèse permettront de s'approcher des réalités biologiques. Celle des ammonites du Crétacé inférieur est loin d'être réalisée et des modifications taxinomiques importantes sont nécessaires pour arriver à établir un schéma phylogénétique cohérent ; le nombre très faible de spécialistes travaillant sur ce thème constitue, au-delà des difficultés inhérentes à la recherche, un handicap majeur pour y parvenir.



## Références

- ANTHULA D. J. (1899). – Über die Kreidefossilien mit einem allgemeinen Ueberblick über die Entwicklung der Sedimentbildungen des Kaukasus. *Beitr. zur Paleont. Geol. Oesterreich-Ungarns und des Orients*, **XII**, 53-160, 14 Pl., Wien.
- ARKELL W. J., KUMMBEL B. & WRIGHT C. W. (1957). – (réimpression 1968). – Mesozoic Ammonoidea. *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part L, Mollusca 4, Cephalopoda, Ammonoidea*, 80-490. Géol. Soc. of America and Univ. of Kansas Press, R. C. Moore édit.
- ASTIER J. E. (1851). – Catalogue descriptif des Ancyloceras appartenant à l'étage Néocomien d'Escragnolles et des Basses-Alpes. *Bull. Soc. Agr. Hist. Nat. et Arts Lyon*, 435-456, 9 Pl., Lyon.
- AVRAM E. (1984). – Correspondent species of the genera *Macroscephites* MEEK and *Costidiscus* UHLIG. *Univ. Bucarest, 75 years Lab. Pal., Special Vol.*, 67-80, Bucarest.
- BREISTROFFER M. (1940). – Révision des ammonites du Vraconien de Salazac (Gard) et considérations générales sur ce sous-étage albien. *Trav. Lab. Géol. Fac. Sci. Grenoble*, **XXII**, 1938-1939, 73, Grenoble.
- BULOT L. G., THIEULOY J. P., BLANC E. & KLEIN J. (1993). – Le cadre stratigraphique du Valanginien supérieur et de l'Hauterivien du Sud-Est de la France : Définition des biochronozones et caractérisation de nouveaux biohorizons. *Géologie Alpine*, **68**, 13-56, Grenoble.
- CASEY R. (1973). – The ammonite succession at the Jurassic-Cretaceous boundary in eastern England. *Geol. Journ.*, Special issue, n° 5, 193-266, 10 Pl., London.
- COMPANY M. (1987). – Los ammonites del Valanginiense del sector oriental de las Cordilleras Béticas (SE de España). *Tesis Univ. Granada, Publ. Départ. Estratigr. Paleont.*, 1-295, 19 Pl., Granada.
- DELANOY G. (1990). – *Camereiceras* nov. gen. (AMMONOIDEA, ANCYLOCERATINA) du Barrémien supérieur du Sud-Est de la France. *Geobios*, **23**, 1, 71-93, 6 Pl., Lyon.
- DELANOY G. (1992). – Les Ammonites du Barrémien supérieur de Saint-Laurent-de-l'Escarène (Alpes-Maritimes, Sud-Est de la France). *Ann. Mus. Hist. Nat. Nice*, **IX**, 1-148, 40 Pl., Nice.
- DELANOY G. (1999). – *Pseudoshastrioceras* gen. nov. : un nouveau genre d'ammonites hétéromorphes du Barrémien supérieur du Sud-Est de la France. *Ann. Mus. Hist. Nat. Nice 1998*, **XIII**, 441-478, 2 Pl., Nice.
- DELANOY G. & POUPON A. (1992). – Sur le genre *Lytocrioceras* SPATH, 1924 (AMMONOIDEA, ANCYLOCERATINA). *Geobios*, **25**, 3, 367-382, 6 Pl., Lyon.
- FALLOT E. (1884). – Note sur un gisement crétacé fossilifère des environs de la gare d'Eze (Alpes-Maritimes). *Bull. Soc. géol. France*, (3), **XII**, 289-300, 1 Pl.
- FALLOT P. & TERMIER H. (1923). – Ammonites nouvelles des Iles Baléares. *Trab. Mus. Nac. Cienc. Nat.*, Série Géologique, **32**, 1-84, 6 Pl., Madrid.
- GILL T. (1871). – Arrangement of the families of Mollusks. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, 227, XVI + 49 p.
- HAUG E. (1910). – Traité de Géologie, Période crétacée, **2**, 1153-1396, 7 Pl., Paris.
- HYATT A. (1900). – Cephalopoda (in K. A. von Zittel). *Text book of Palaeontology*, **I**, 505-592, Eastman C. R. édit., Londres.
- HYATT A. (1903). – Pseudoceratites of the Cretaceous. *U. S. Geol. Surv. Monogr.*, **XLIV**, 123-144, pl XV-XVII, Washington.
- KEMPER E. (1973). – The Valanginian and Hauterivian Stages in Northwest Germany. *Geol. J. G. B.*, spec. issue, n° 5, 327-344, Liverpool.
- KEMPER E. (1975). – Biostratigraphie, Paleoökologie und Sedimentologie der Unterkreide im Raum Hannover und Schaumburg-Lippe. In *45 Jahresversamml. palaeont. Gels. kurzfassungen Vortr.*, 1-40, Hannover.
- KEMPER E. (1992). – Die tiefe Unterkreide im Vechte-Dinkel-Gebiet (westliches Niedersächsisches Becken). 1-95, 66 Pl. Dobler-Druck GmbH & Co KG, Alfeld, Leine.
- KEMPER E. & WIEDENROTH K. (1987). – Klima und Tier-Migrationen am Beispiel der frühkretazischen Ammoniten. *Geol. Jb.*, **A 96**, 315-363, 14 Pl.
- KILIAN (1895). – (in Kilian W. & Leenhardt F.), Sur le Néocomien des environs de Moustier-Sainte-Marie (Basses-Alpes). *Bull. Soc. géol. France*, **3**, XXII, 970-981, Paris.
- KILIAN (1911). – Observations au sujet de la note de M. H. Douvillé sur l'évolution des Pulchellidés (C. R. somm., p. 85, 1er mai 1911). *C. R. Somm. S. Soc. géol. France*, **II**, 117, Paris.
- MEEK (1876). – A report on the invertebrate Cretaceous and Tertiary fossils of the upper Missouri Country. *Rep. U. S. Geol. Geogr. Surveys Territ.*, **9**, 1-629, 45 Pl.
- NEUMAYR (1875). – Die Ammoniten der Kreide und die Systematik der Ammoniten. *Zeitsch. Deutsch. Geol. Gesellsch.*, **27**, 854-942.
- NICKLES R. (1892). – Études géologiques sur le Sud-Est de l'Espagne. Terrains secondaires et tertiaires de la Province d'Alicante et du Sud de la Province de Valence (Espagne). *Thèse Doct. Ann. Strat. Paléont. Hébert*, (Terrain Crétacé, Néocomien), 39-57, App. pal. 187-199, Pl. IV à IX.
- ORBIGNY A. D' (1850). – Terrains Crétacés. Dix-septième étage : - Néocomien A, B. *Prodr. Paléont. Stratigr. Univers. Animaux Mollusques et Rayonnés*, **II**, 62-111, Masson V., Paris.
- PUZOS (1832). – Note sur un Scaphite remarquable. *Bull. Soc. géol. France*, **1**, **II**, 355-356, Pl. II, Paris.
- RENNGARTEN (1926). – La faune des dépôts crétacés de la région d'Assa-Kambileevka, Caucase du Nord. *Trudy Geol. Komit.*, **147**, 1-132, 9 Pl.
- ROUCHADZÉ (1933). – Les ammonites aptiennes de la Géorgie occidentale. *Bull. Inst. Géol. Géorgie*, **1**, 3, 165-273, 22 Pl., Tbilissi.
- SARKAR S. S. (1955). – Révision des Ammonites déroulées du Crétacé inférieur du Sud-Est de la France. *Mém. Soc. géol. France*, **N. S. 72**, 1-176, 11 Pl., Paris.
- SAYN (1901). – Les ammonites pyriteuses des marnes valanginiennes du Sud-Est de la France. *Mém. Soc. géol. France*, **IX**, n° 23, 1-27, 2 Pl., Naud ed., Paris.
- SCHINDEWOLF O. H. (1966). – Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten, V. *Abhandl. Math.-Naturw. Kl.*, **3**, 367-376, Mayence.
- SIMIONESCU I. (1899). – Note sur quelques ammonites du néocomien français. *Ann. Univ. Grenoble*, **XI**, n° 3, 475-491, 1 Pl., Grenoble.
- SPATH L. F. (1922). – On Cretaceous Ammonoidea from Angola, collected by Professor J.W. Gregory. *Trans. R. Soc. Edinburgh*, **53**, 91-160, 4 Pl.
- SPATH L. F. (1923). – A Monograph of the Ammonoidea of the Gault, part. 1. *Palaeontographical Society 1921*, 1-72, 4 Pl., Londres.
- SPATH L. F. (1924). – On the Ammonites of the Speeton Clay and the Subdivisions of the Neocomian. *Geological Magazine*, **LXI**, n° 716, 73-89, Londres.
- THIEULOY J. P. (1977). – Les ammonites boréales des formations néocomiennes du Sud-Est français (province subméditerranéenne). *Geobios*, **10**, 3, 395-461, 9 Pl., Lyon.

- THIEULOUY J. P. (1979). – *Matheronites limentinus n. sp. (Ammonoidea)* espèce type d'un horizon repère Barrémien supérieur du Vercors méridional (Massif Subalpin Français). *Geobios*, Mémoire spécial 3, 305-317, Lyon.
- THIEULOUY J. P. & BULOT L.G. (1992). – Ammonites du Crétacé inférieur du Sud-Est de la France : 1. Nouvelles espèces à valeur stratigraphique pour le Valanginien et l'Hauterivien. *Géologie Alpine*, 68, 85-103, Grenoble.
- UHLIG V. (1882). – Die Wernsdorfer Schichten und ihre Äquivalente. *Sitzung. Kaiserl. Akad. Wissenschaften*, LXXXVI, 1, 86-117, Vienne.
- UHLIG V. (1883). – Die Cephalopodenfauna der Wernsdorfer schichten. *Denk. K. Ak. Wissench.*, XLVI, 1-166, 32 Pl., Vienne.
- UHLIG V. (1887). – Ueber Neocome Fossilien vom Gardenazza in Sudtiro. *Jahr. der K.K. Geol. Reichsanstalt*, XXXVII, 69-108, 3 Pl., Vienne.
- VERMEULEN J. (1972). – Contribution à l'étude du genre *Paquiericeras* SAYN, 1901. *Ann. Mus. Hist. Nat. Nice*, I, 1, 41-44, 2 Pl., Gap.
- VERMEULEN J. (1990). – L'évolution des Acrioceras (AMMONOIDEA), utilisation biostratigraphique et conséquences taxinomiques. *Congr. Nat. Paleont. Paris 1990*, 100, Soc. géol. France Edit., Paris.
- VERMEULEN J. (1996). – Le Barrémien de Saint - Martin, Escagnolles (Alpes Maritimes, France). *Riviera Scientifique*, XII, 53-76, 2 Pl., Nice.
- VERMEULEN J. (1997). – Biohorizons ammonitiques dans le Barrémien du Sud-Est de la France (de la zone à Hugii à la zone à Sartousiana). *Géologie Alpine*, 73, 99-117, Grenoble.
- VERMEULEN J. & BERT D. (1998). – Sur l'ammonitofaune du Barrémien de la Saurée près de Tourrette-Levens (Alpes-Maritimes, France). *Riviera Scientifique*, XII, 77-88, 2 Pl., Nice.
- VERMEULEN J. & THIEULOUY J. P. (1999). – Conceptions nouvelles de l'évolution et de la classification de la famille des Holcodiscidae SPATH, 1923 (Ammonoidea, Desmocerataceae). *C. R. Acad. Sci. Paris*, Série IIa, 329, 363-367, Paris.
- WRIGHT C. W. (1981). – The AMMONOIDEA. The evolution, classification, mode of life and geological usefulness of a major fossil group, 6, Cretaceous Ammonoidea. *Syst. Ass. Special Vol.*, 18, House M. R. et Senior J. R. édit.
- WRIGHT C. W., CALLOMON J. H. & HOWARTH M. K. (1996). – *Treatise on Invertebrate Paleontology*, Part L, MOLLUSCA 4 Revised, 1-XX et 1-362, Boulder, Colorado and Lawrence, Kansas.