

# Taxa d'ammonites nouveaux ou peu connus du Crétacé inférieur du sud-est de la France

Jean VERMEULEN <sup>(1)</sup>, Pierre LAZARIN <sup>(2)</sup>, Patrick LÉPINAY <sup>(3)</sup>  
Lucien LEROY <sup>(4)</sup> et Emile MASCARELLI <sup>(5)</sup>

<sup>(1)</sup> Grand rue, 04330 Barrême, France. jean-vermeulen@hotmail.fr

<sup>(2)</sup> 04170 Moriez, France.

<sup>(3)</sup> Avenue de Maurin, Les Pins B 12, 34070 Montpellier, France.

<sup>(4)</sup> Taloire, 04120 Castellane, France.

<sup>(5)</sup> 9 rue Jeanne Jugan, 06130 Grasse, France.

**Résumé :** Les compréhensions nouvelles de quelques spécimens d'ammonites de la famille des Emericiceratidae VERMEULEN, 2004 entraînent la création du genre *Borroceras* gen. nov., dont *Borroceras borroi* sp. nov. est l'espèce-type. Cette espèce est présente dans le Barrémien inférieur, dans la Zone à *Kotetishvilia nicklesi*. Elle représente une population qui se place parmi les populations ancestrales potentielles des Ancyloceratidae GILL, 1871, super-famille des Ancyloceratoidea GILL, 1871, et des Heteroceratidae SPATH, 1922, super-famille des Deshayesitoidea STOYANOW, 1949 *nom. transl.* WIEDMANN, 1966. *Puezalpella biassalensis* (KARAKASCH, 1907) caractérise une espèce ancestrale d'une lignée à partir de laquelle dérivera le genre *Foellmiceras* VERMEULEN, LAZARIN, LÉPINAY, LEROY & MASCARELLI, 2015. Le genre *Puezalpella* DIMITROVA, 1967 constitue donc la souche de la famille des Silesitidae HYATT, 1900 dans laquelle il doit être classé.

**Mots-clés :** Ancyloceratoidea, Emericiceratidae, Silesitoidea, Silesitidae, Barrémien inférieur.

**Abstract:** New understandings of some specimens of ammonites of the family Emericiceratidae VERMEULEN, 2004 INVOLVE THE CREATION OF THE GENUS *BORROCERAS* GEN. NOV., of which *Borroceras borroi* sp. nov. is the type species. This species is present in early Barremian, in the Zone of *Kotetishvilia nicklesi*. It represents a population which is placed among the potential ancestral populations of Ancyloceratidae GILL, 1871, SUPER-FAMILY OF ANCYLOCERATOIDEA GILL, 1871, AND OF HETERO CERATIDAE SPATH, 1922, SUPER-FAMILY OF DESHAYESITOIDEA STOYANOW, 1949 *NOM. transl.* WIEDMANN, 1966. *Puezalpella biassalensis* (KARAKASCH, 1907) characterizes an ancestral species of a lineage from which will derive the genus *Foellmiceras* VERMEULEN, LAZARIN, LÉPINAY, LEROY & MASCARELLI, 2015. The genus *Puezalpella* DIMITROVA, 1967 thus constitutes the stock of the family Silesitidae HYATT, 1900 in which it must be classified.

**Key words:** Ancyloceratoidea, Emericiceratidae, Silesitoidea, Silesitidae, early Barremian.

## Introduction

La classification des ammonites du Barrémien est encore améliorable malgré de nombreuses récoltes effectuées depuis environ deux siècles. En effet, chaque récolte, quelle que soit son importance ne représente qu'une infime partie des organismes conservés dans les strates des profondeurs océa-

niques. De nombreux spécimens sont donc manquants, en particulier ceux qui, très souvent peu fréquents, nous informent sur l'origine des lignées, sur l'évolution temporelle et les différenciations des espèces qui les constituent. Les deux spécimens décrits dans ce travail sont situés dans le Barrémien inférieur. Ils font partie de ces espèces rares ou méconnues qui nous amènent à envisager, ou affirmer, l'existence de processus évolutifs qui permettent de mieux situer les points cladogénétiques qui sont à l'origine des séparations des lignées mais aussi de mieux classer les espèces proches de ces points cladogénétiques. Le but de cette étude est donc de décrire avec précision ces deux spécimens qui servent de support à nos hypothèses.

## Etude systématique

**Ordre Ammonitida ZITTEL, 1884**

**Sous-Ordre Ancyloceratina WIEDMANN, 1966**

**Super-Famille Ancyloceratoidea GILL, 1871**

**Famille-type :** Ancyloceratidae GILL, 1871

**Famille Emericiceratidae VERMEULEN, 2004**

La famille des Emericiceratidae VERMEULEN, 2004 est constituée des sous-familles des Emericiceratinae VERMEULEN, 2004 (C.I.N.Z., article n° 37.1.) et des Paraspiticeratinae VERMEULEN, 2008. Elle est classée dans la super famille des Ancyloceratoidea Gill, 1871.

**Genre-type :** *Emericiceras* SARKAR, 1954.

**Origine et devenir :** parmi les espèces classées actuellement dans le genre *Davouxiceras* VERMEULEN, 2004 se situe la population souche de la famille des Emericiceratidae VERMEULEN, 2004. Lors de leur évolution, les Emericiceratidae VERMEULEN, 2004 vont réaliser plusieurs lignées génériques dont certaines sont constituées de populations ancestrales, comme le genre *Borroceras* gen. nov., dont certaines espèces sont ici considérées comme des ancêtres des Ancyloceratidae GILL, 1871, et des Heteroceratidae SPATH, 1922, dont le genre *Moutoniceras* SARKAR, 1954 en est la souche.

**Les genres de la famille des Emericiceratidae VERMEULEN, 2004 :** dans la famille des Emericiceratidae VERMEULEN, 2004, sous-famille des Emericiceratinae VERMEULEN, 2004, sont classés les genres *Emericiceras* SARKAR, 1954, genre-type, *Borroceras* gen. nov. et *Honnoratia* BUSNARDO, 2003.

Dans la sous-famille des Paraspiticeratinae VERMEULEN, 2008, sont classés les genres (Vermeulen *et al.*, 2012) *Paraspiticereras* KILIAN, 1910, *Lepinayceras* VERMEULEN, LAZARIN, LEROY & MASCARELLI, 2012 et *Blascoceras* VERMEULEN, LAZARIN, LEROY & MASCARELLI, 2012.

## Genre *Borroceras* gen. nov.

**Espèce-type :** *Borroceras borroi* sp. nov. est l'espèce-type du genre *Borroceras* gen. nov..

**Dénomination :** le genre *Borroceras* gen. nov. est dédié à Alain Borro de Saint-Raphaël, Var, qui a découvert l'holotype de l'espèce-type.

**Diagnose :** genre constitué d'espèces à tours déroulés à hauteur de tour plus haute que large. Les tours juvéniles sont semblables à ceux des espèces des genres *Emericiceras* SARKAR, 1954 et *Honnoratia* BUSNARDO, 2003. Ils se caractérisent par des côtes principales trituberculées, assez serrées, et bien différenciées des côtes intercalaires peu nombreuses, plus fines, et moins vigoureuses. A des hauteurs de tours diverses selon les espèces apparaît ensuite une costulation très variable qui peut être constituée, en plus des côtes principales, de côtes intermédiaires, de côtes intercalaires simples ou fibulées sur des tubercules latéraux-ventraux, ou de côtes associées simples, issues des tubercules péri-ombilicaux des côtes principales, ou formant des boucles avec les tubercules latéraux ou/ et latéro-ventraux entre lesquels elles forment aussi des boucles. Chez certaines espèces, la réalisation de côtes associées simples peut entraîner une disparition ou une raréfaction des tubercules latéraux, ainsi qu'une diminution plus ou moins marquée de la vigueur des côtes principales. A partir de l'apparition des côtes associées la tuberculation de la région latéro-ventrale devient plus fréquente par la réalisation de petits tubercules latéro-ventraux positionnées sur les côtes intercalaires et sur les côtes associées simples et la convexité du ventre diminue progressivement pendant que sa largeur augmente.

L'ombilic est très ouvert et la paroi péri-ombilicale est arrondie et plus ou moins ondulée par le prolongement des côtes des flancs.

Sur le dos, plat à faiblement concave, les côtes décrivent un large sinus proverse.

La ligne de suture n'est pas connue.

**Contenu spécifique :** dans le genre *Borroceras* gen. nov. sont classées les espèces *Borroceras borroi* sp. nov., espèce-type, *Borroceras ottohaasi* (SARKAR, 1955) et *Borroceras mahadevai* (SARKAR, 1955) dont l'holotype et les syntypes semblent perdus.

**Origine et devenir :** nous pensons que plusieurs lignées co-familiales ont dérivé à partir du genre *Honnoratia* BUSNARDO, 2003, dont les genres *Borroceras* gen. nov. et *Emericiceras* SARKAR, 1954.

La fréquence élevée des côtes associées, la fréquence élevée de la tuberculation latéro-ventrale et, avec l'âge, l'élargissement du ventre associé à la diminution de sa convexité et la diminution relative de la vigueur des côtes principales par rapport à celle des côtes intercalaires, nous font envisager un lien phylétique avec les Heteroceratidae primitifs, à tuberculation latéro-ventrale, qui apparaissent dans la Zone sus-jacente à *Nicklesia pulchella*.

**Répartition stratigraphique :** les espèces du genre *Borroceras* gen. nov. ne sont connues que dans la Zone à *Kotetishvilia nicklesi*.

**Affinités et différences :** les espèces du genre *Borroceras* gen. nov. se rapprochent de celles du genre *Emericiceras* SARKAR, 1954 par leurs tours déroulés, par leur côtes principales trituberculées et par leurs côtes intercalaires simples et leurs côtes associées simples ou bouclées. Elles en diffèrent par les variations plus importantes de la vigueur et de la tuberculation des côtes principales, par la plus grande fréquence de leurs côtes associées simples ou bouclées, par la grande fréquence de la tuberculation latéro-ventrale présente sur un grand nombre de côtes et par une tendance plus marquée à l'aplatissement du ventre avec l'âge.

Les espèces du genre *Borroceras* gen. nov. se distinguent aussi de celles du genre *Emericiceras* SARKAR, 1954 par leur répartition stratigraphique plus restreinte, dans le Barrémien inférieur, Zone à *Kotetishvilia nicklesi*.

Les espèces du genre *Borroceras* gen. nov. se rapprochent de celles du genre *Honoratia* BUSNARDO, 2003 par leurs tours déroulés, par leur côtes principales trituberculées et par leurs côtes intercalaires simples et leurs côtes associées bouclées. Elles en diffèrent par les variations beaucoup plus importantes de la vigueur et de la tuberculation des côtes principales, par la plus grande fréquence de leurs côtes associées simples ou bouclées, par la grande fréquence de la tuberculation latéro-ventrale présente sur un grand nombre de côtes et par une tendance plus marquée à l'aplatissement du ventre avec l'âge.

Les espèces du genre *Borroceras* gen. nov. se distinguent aussi de celles du genre *Honoratia* BUSNARDO, 2003 par leur répartition stratigraphique plus restreinte, dans le Barrémien inférieur, Zone à *Kotetishvilia nicklesi*.

### ***Borroceras borroi* sp. nov.**

**Holotype :** le spécimen n° CDB07, récolté dans la Zone à *Kotetishvilia nicklesi*, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var.

**Dénomination :** cette espèce est dédiée à Alain Borro de Saint-Raphaël, Var, qui a découvert l'holotype.

**Localité-type :** Zone à *Kotetishvilia nicklesi*, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var.

**Position stratigraphique :** *Borroceras borroi* sp. nov. n'est présente que dans le Barrémien inférieur, Zone à *Kotetishvilia nicklesi*.

**Matériel étudié :** le spécimen n° CDB 07, holotype, Zone à *Kotetishvilia Nicklesi*, le Clos de Barral près La Bastide, Var ;

## Mensurations

N°	Dmax	D	H	L	O	L/H%	O/H%	NCP	NCInt.	NCI
CDB07	83,7	83,7	29,1	23,2	40	79,7	137,5	12	9	1-3

Dmax : diamètre maximum du spécimen ; D : diamètre référentiel des mesures ; H : hauteur du tour ; L : largeur du tour ; O : diamètre de l'ombilic ; L/H% : rapport largeur de tour sur hauteur de tour, en pourcentage ; O/H% : rapport diamètre de l'ombilic sur hauteur de tour, en pourcentage ; NCP : nombre de côtes principales trituberculées sur le dernier demi-tour de spire ;

NCInt : nombre de côtes intermédiaires sur le dernier demi-tour ;

NCI : nombre de côtes intercalaires sur le dernier demi-tour de spire.

**Diagnose :** espèce à tours déroulés à hauteur de tour plus haute que large. Quatre stades ontogénétiques sont connus et la costulation se différencie, selon ces différents stades, en côtes principales trituberculées, en côtes intermédiaires bituberculées qui ne possèdent pas de tubercules latéraux, en côtes intercalaires simples ou fibulées sur les tubercules latéro-ventraux et en côtes associées issues des tubercules péri-ombilicaux et qui peuvent rejoindre un autre tubercule des côtes principales ou les deux et, sur la région ventrale, exprimer ou non un tubercule latéro-ventral.

Le stade le plus jeune se caractérise par des côtes principales bien différenciées, assez fines sur la moitié inférieure des flancs puis qui s'élargissent à partir des tubercules latéraux dont la taille est intermédiaire entre celle des tubercules latéraux et celle des tubercules péri-ombilicaux. Les tubercules latéraux et latéro-ventraux sont arrondis et volumineux. Les tubercules péri-ombilicaux sont cachés par la gangue. Entre les côtes principales, les côtes intercalaires sont fines et au nombre de une à deux.

Au deuxième stade ontogénétique les côtes principales trituberculées sont plus larges et plus élevées que les côtes intercalaires et que les côtes associées. Les côtes associées apparaissent à ce stade. Elles s'expriment à partir des tubercules péri-ombilicaux et restent simples ou bien forment des boucles entre les tubercules péri-ombilicaux et les tubercules latéro-ventraux. Pendant ce stade, les tubercules latéraux diminuent rapidement de volume et de vigueur et certains d'entre eux ne sont plus exprimés. Les tubercules péri-ombilicaux deviennent très volumineux. A partir de ce stade et jusqu'à l'ouverture, certaines côtes intercalaires peuvent être fibulées sur des tubercules latéro-ventraux supplémentaires identiques à ceux des côtes principales trituberculées et au nombre de un à deux entre les côtes principales. Les côtes intercalaires simples sont au nombre de une à quatre entre deux côtes principales.

Le troisième stade ontogénétique se caractérise par une raréfaction et une forte diminution de la taille et de la vigueur des tubercules latéraux, par une flexuosité accrue des côtes et à partir des tubercules péri-ombilicaux, par la présence quasi systématique des côtes associées simples, tuberculées ou non, et par les différences de largeur et de hauteur entre les côtes principales et les côtes associées et intercalaires qui s'estompent. La plupart des côtes de ce stade portent des tubercules latéro-ventraux de petite taille. Les côtes intercalaires simples sont au nombre de deux à quatre.

Le quatrième stade ontogénétique se caractérise par une augmentation de la vigueur des côtes qui différencie mieux les côtes principales des autres côtes qu'au stade précédent. Il se caractérise aussi par une augmentation de la taille et de la distribution des tubercules latéraux et par des côtes redevenues moins flexueuses. Les tubercules latéro-ventraux sont assez petits, nombreux, peu élevés et leur distribution est irrégulière sur les côtes principales et les côtes associées et intercalaires. A partir des tubercules péri-ombilicaux, les bifurcations des côtes principales et des côtes associées sont encore présentes au début de ce stade puis elles tendent à être moins fréquentes à l'approche de l'ouverture.

L'ombilic est très ouvert et la paroi péri-ombilicale est arrondie et ondulée par de larges côtes de direction rétroverse puis radiales à l'approche des tubercules péri-ombilicaux.

Sur le dos, plat à faiblement concave, les côtes décrivent un large sinus proverse.

Le ventre d'abord étroit et arrondi aux premier et deuxième stades ontogénétiques s'élargit progressivement au troisième et au quatrième stades ontogénétiques. Avec cet élargissement, il tend à s'aplatir, notamment entre les tubercules latéro-ventraux. Il est traversé par les côtes dont certaines forment des boucles entre les tubercules latéro-ventraux. Ces boucles sont très fréquentes au deuxième stade ontogénétique puis elles se raréfient aux stades suivants.

La ligne de suture n'est pas descriptible.

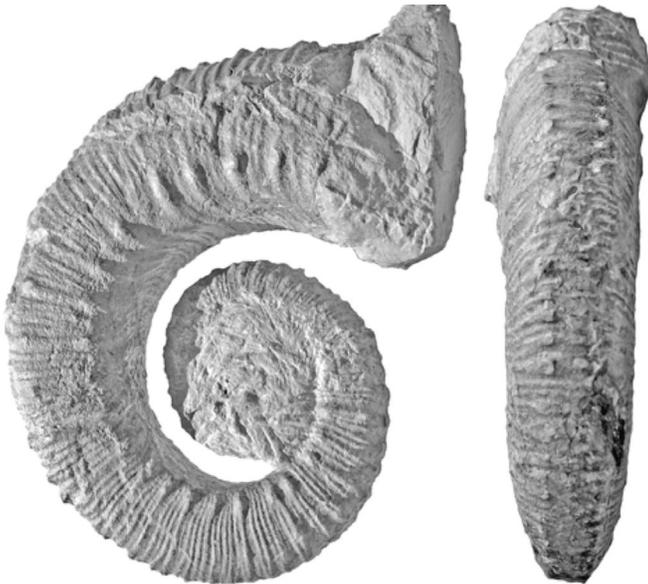


Fig. 1 - *Borroceras borroi* sp. nov., vue latérale gauche, spécimen n° CDB 07, holotype, récolté dans la Zone à *Kotetishvilia nicklesi*, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var.  
Fig. 2 - *Borroceras borroi* sp. nov., vue ventrale, spécimen n° CDN 07, holotype, récolté dans la Zone à *Kotetishvilia nicklesi*, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var.

**Description :** holotype n° CDB 07 ; spécimen à tours déroulés à section transversale des tours plus haute que large. Sur ce spécimen, quatre stades ontogénétiques sont observables et la costulation se différencie, selon ces différents stades, en côtes principales trituberculées, en côtes intermédiaires bituberculées qui ne possèdent pas de tubercules latéraux, en côtes intercalaires simples ou fibulées sur les tubercules latéro-ventraux et en côtes associées issues des tubercules péri-ombilicaux et qui peuvent rejoindre un autre tubercule des côtes principales ou, sur la région ventrale exprimer ou non un tubercule latéro-ventral.

Le stade le plus jeune est bien visible à partir de 4,5 mm de hauteur de tour environ et jusqu'à 8 mm. Il se caractérise par des côtes principales bien différenciées, assez fines sur la moitié inférieure des flancs puis qui s'élargissent à partir des tubercules latéraux. Les tubercules péri-ombilicaux et latéro-ventraux sont arrondis et volumineux et la taille des tubercules latéraux est intermédiaire entre celle des tubercules latéro-ventraux et celle des tubercules péri-ombilicaux. Les tubercules péri-ombilicaux sont en partie cachés par la gangue. Entre les côtes principales, les côtes intercalaires sont fines et au nombre de une à deux.

Le deuxième stade ontogénétique se développe jusqu'à 15 mm de hauteur de tour. Comme au stade précédent, les côtes principales trituberculées sont plus larges et plus élevées que les côtes intercalaires et que les côtes associées. Les côtes associées, qui apparaissent à ce stade, sont bifurquées à partir des tubercules péri-ombilicaux ou bien forment des boucles entre les tubercules péri-ombilicaux et les tubercules latéro-ventraux. Pendant ce stade, les tubercules latéraux diminuent rapidement de volume et de vigueur et certains d'entre eux ne sont plus exprimés. Les tubercules péri-ombilicaux, qui sont alors observables deviennent très volumineux. A partir de ce stade et jusqu'à l'ouverture, certaines côtes intercalaires peuvent être fibulées à des tubercules latéro-ventraux supplémentaires identiques à ceux des côtes principales trituberculées et au nombre de un à deux entre les côtes principales. Les côtes intercalaires simples sont au nombre de une à quatre entre deux côtes principales.

Le troisième stade ontogénétique s'étend de 15 mm à 19 mm de hauteur de tour. Il se caractérise par une atténuation de la vigueur des côtes principales, par une raréfaction et une forte diminution de la taille et de la vigueur des tubercules latéraux, par une flexuosité accrue des côtes et à partir des tubercules péri-ombilicaux, par de nombreuses bifurcations entre des côtes associées et des côtes principales et par les différences de largeur et de hauteur entre les côtes principales et les côtes associées et intercalaires qui s'estompent. La plupart des côtes de ce stade portent des tubercules latéro-ventraux de petite taille. Les côtes intercalaires simples ou fibulées, au nombre de 2 à 4 entre deux côtes principales, sont plus nombreuses qu'au stade précédent.

Le quatrième stade ontogénétique s'étend de 19 mm de hauteur de tour à l'ouverture. Il se caractérise par une augmentation de la vigueur des côtes qui différencie mieux les côtes principales des autres côtes qu'au stade

précédent. Il se caractérise aussi par une augmentation de la taille et de la distribution des tubercules latéraux et par des côtes redevenues moins flexueuses. Les tubercules latéro-ventraux sont assez petits, nombreux, peu élevés et leur distribution sur les côtes principales et les côtes associées et intercalaires est irrégulière. A partir des tubercules péri-ombilicaux, les bifurcations des côtes principales et des côtes associées sont encore présentes au début de ce stade puis elles tendent à être moins fréquentes à l'approche de l'ouverture.

L'ombilic est très ouvert et la paroi péri-ombilicale est arrondie et ondulée par de larges côtes principales qui prolongent celles des flancs et qui ont une direction rétroverse puis radiale à l'approche des tubercules péri-ombilicaux.

Sur le dos, plat à faiblement concave, les côtes décrivent un large sinus proverse.

Le ventre d'abord étroit et arrondi aux premier et deuxième stades ontogénétiques s'élargit progressivement au troisième et au quatrième stades ontogénétiques. Avec cet élargissement, il tend à s'aplatir, notamment entre les tubercules latéro-ventraux. Il est traversé par les côtes dont certaines forment des boucles entre les tubercules latéro-ventraux. Ces boucles sont très fréquentes au deuxième stade ontogénétique puis elles se raréfient aux stades suivants.

La ligne de suture n'est pas descriptible.

**Affinités et différences :** *Borroceras borroi* sp. nov. se rapproche de *Borroceras ottohaasi* (SARKAR, 1955) par ses tours déroulés, par sa section transversale des tours plus haute que large, par ses côtes principales trituberculées de vigueur variable avec l'âge, par ses côtes intercalaires simples fibulées et parfois tuberculées sur la région latéro-ventrale, par ses côtes associées simples, bouclées ou tuberculées, par ses tubercules latéro-ventraux fréquents et par sa position stratigraphique dans la Zone à *Kotetishvilia nicklesi*. Elle en diffère par un stade à côtes principales trituberculées et à côtes intercalaires simples plus bref, par ses côtes associées bouclées avec les côtes principales moins fréquentes, par son stade à côtes principales avec côtes associées simples, tuberculées ou non, beaucoup plus développé, pendant une partie duquel les tubercules latéraux disparaissent, par ses côtes intercalaires fibulées plus fréquentes, par des tubercules latéro-ventraux beaucoup plus nombreux à partir de l'apparition des fibulations des côtes intercalaires et par un ventre devenant moins convexe avec l'âge.

*Borroceras borroi* sp. nov. se rapproche de *Borroceras mahadevai* (SARKAR, 1955) par ses tours déroulés, par sa section transversale des tours plus haute que large, par ses côtes principales trituberculées dont la vigueur diminue à partir de l'apparition des côtes associées et par ses côtes intercalaires simples. Elle en diffère par ses côtes associées bouclées ou simples et tuberculées, par la disparition momentanée des tubercules latéraux sur les côtes

principales, par ses côtes intercalaires fibulées sur les tubercules latéro-ventraux, par des tubercules latéro-ventraux beaucoup plus nombreux à partir de l'apparition des fibulations des côtes intercalaires et par un ventre devenant moins convexe avec l'âge.

**Origine et devenir :** les Emericiceratinae VERMEULEN, 2004 de la Zone à *Taveraidiscus hugii* sont peu connus et, dans cette zone, le genre *Honnorattia* BUSNARDO, 2003 est encore présent. Il doit être considéré actuellement comme le genre ancestral des Emericiceratinae VERMEULEN, 2004 et donc du genre *Borroceras* gen. nov. qui coexiste avec de nombreuses espèces de la même sous-famille.

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

### Sous-Ordre Ammonitina HYATT, 1889

#### Super-Famille Silesitoidea HYATT, 1900 *nom. transl.* VERMEULEN, 2007

La famille des Abrytusitidae BRESKOVSKI, 1977 *nom. transl.* VERMEULEN, 2007 constitue le stock ancestral de la super-famille des Silesitoidea HYATT, 1900 *nom. transl.* VERMEULEN, 2007 ; elle est à l'origine des Silesitidae HYATT, 1900, famille type, et des Astieridiscidae TZANKOV & BRESKOVSKI, 1982. Ces trois familles constituent donc (Vermeulen 2007) la super-famille des Silesitoidea HYATT, 1900 *nom. transl.* VERMEULEN, 2007.

### Famille Silesitidae HYATT, 1900

**Genre-type :** *Silesites* UHLIG, 1883.

**Contenu générique :** les genres *Silesites* UHLIG, 1883, genre-type, *Puezalpella* DIMITROVA, 1967, *Patrulusiceras* AVRAM, 1990, *Foellmiceras* VERMEULEN, LAZARIN, LÉPINAY, LEROY & MASCARELLI, 2015, *Platysilesites* VERMEULEN, LAZARIN, LÉPINAY, LEROY & MASCARELLI, 2016 et *Nodososilesites* VERMEULEN, LAZARIN, LÉPINAY, LEROY & MASCARELLI, 2016 sont classés dans la famille des Silesitidae HYATT, 1900.

L'holotype de l'espèce-type du genre *Haplobrancoceras* AVRAM, 1990 (Avram, 1990a, p. 29) est un spécimen juvénile dont l'interprétation reste douteuse par l'absence de caractères ornementaux précis. Le classement du genre *Haplobrancoceras* AVRAM, 1990 dans la famille des Silesitidae HYATT, 1900, proposé par Klein et Vasicek (2011, p. 171), n'est pas accepté dans ce travail, à cause de l'état trop peu déterminant de l'holotype de son espèce-type qui a donc un statut *nomen dubium*.

Le genre *Patrulusiceras* AVRAM, 1990 est classé par Avram (1990b) dans la famille des Silesitidae HYATT, 1900 ; il est classé par Klein et Vasicek (2011) dans la famille des Barremitidae BRESKOVSKI, 1977 *nom. transl.* HOEDEMAEKER,

1995. L'espèce-type du genre est créée pour une population de vingt-deux spécimens (Avram, 1990b, p. 71) dont le plus grand n'atteint pas 30 mm de diamètre. Cependant, l'enroulement évolutive, la forte direction proverse des constrictions sur la région latéro-ventrale et sur le ventre et la remontée des éléments suturaux à l'approche de l'ombilic, semblent bien indiquer une appartenance à la famille des Silesitidae HYATT, 1900. Dans l'attente de données complémentaires, nous confirmons le maintien du genre *Patrulusiceras* AVRAM, 1990 dans la famille des Silesitidae HYATT, 1900.

**Répartition stratigraphique :** Avec le classement du genre *Puezalpella* DIMITROVA, 1967 dans la famille des Silesitidae HYATT, 1900, la répartition stratigraphique des espèces connues de cette famille s'étend du Barrémien inférieur, base de la Zone à *Taveraidiscus hugii*, à l'Aptien basal (Delanoy, 1997, pl. 28, fig. 5).

**Origine et devenir :** la famille des Silesitidae HYATT, 1900 prend racine dans les Abrytusitidae BRESKOVSKI, 1977 *nom. transl.* VERMEULEN, 2007. Ce lien phylogénétique avait déjà été proposé par P. Fallot (1920, p. 211) qui situait *Puzosia julianyi* HON. sp. = *Abrytusites julianyi* (HONNORAT BASTIDE, 1877) comme ascendant direct des Silesitidae HYATT, 1900. Ce schéma phylogénétique est complété dans ce travail par le classement dans cette famille du genre *Puezalpella* DIMITROVA, 1967, à partir duquel apparaîtra le genre *Foellmiceras* VERMEULEN, LAZARIN, LÉPINAY, LEROY & MASCARELLI, 2015.

Si on exclut la possibilité d'une descendance apto-albienne représentée par les Silesitoididae BREISTROFFER et de VILLOUTREYS, 1953 *nom. transl.*, les Silesitidae HYATT, 1900 n'ont pas de descendance connue (Vermeulen *et al.*, 2017).

### **Genre *Puezalpella* DIMITROVA, 1967**

*nom. transl.* VERMEULEN, LAZARIN, LÉPINAY, LEROY & MASCARELLI, ce travail

### **Synonymie**

Klein et Vasicek (2011, p. 23) ont mis, avec doute, le genre *Puezalpella* DIMITROVA, 1967 en synonymie mineure du genre *Valdedorsella* BREISTROFFER, 1947. L'espèce-type du genre de Breistroffer, *Valdedorsella akuschaensis* (ANTHULA, 1900) est d'âge Aptien supérieur alors que, d'après nos recherches, l'espèce-type du genre *Puezalpella* DIMITROVA, 1967, *Puezalpella uhligi* (HAUG, 1889) se situe à proximité de la limite Hauterivien - Barrémien. L'intervalle stratigraphique qui sépare l'espèce d'Anthula de celle de Breistroffer correspond donc à presque tout le Barrémien, l'Aptien inférieur et la partie inférieure de l'Aptien supérieur. Cet intervalle important permet d'affirmer la non parenté générique des espèces *Valdedorsella akuschaensis* (ANTHULA, 1900) et *Puezalpella uhligi* (HAUG, 1889) dont les origines et les devenirs sont différents. Par conséquent, le genre *Puezalpella* DIMITROVA, 1967, qui caractérise une lignée d'âge Hauterivien terminal - Barrémien basal, est valide sur le plan nomenclatural.

Afin de mieux préciser cette distinction, nous figurons la photo du lectotype, ici désigné, de *Puezalpella uhligi* (HAUG, 1889), conservé au Jardin des Sciences de l'Université de Strasbourg.



Fig. 3 - *Puezalpella uhligi* (HAUG, 1889), neolectotype, Puezalpe, Dolomites, Italie, conservé au Jardin des Sciences de l'Université de Strasbourg.

**Espèce-type :** *Puezalpella uhligi* (HAUG, 1889) = *Desmoceras uhligi* n. sp. in Haug (1889, p. 201, pl. IX, fig. 3), lectotype perdu désigné par Breskovski (1966, p. 94).

**Dénomination :** du nom de Puezalpe (Dimitrova, 1967, p. 229), région de Puez, Dolomites, Italie.

**Diagnose :** genre constitué d'espèces à ombilic ouvert. Les tours recouvrent le tour précédent sur environ la moitié de sa hauteur. La section transversale des tours, plus ou moins large, est plus haute que large avec des flancs souvent peu convexes. La costulation s'exprime parfois en côtes principales arrondies, assez larges mais très peu élevées et en côtes intercalaires très fines et très peu élevées. Cinq à dix constrictions assez larges et profondes, plus ou moins régulièrement espacées et de direction radiale à proverse naissent à la base de la paroi péri-ombilicale et sont bordées en arrière par les côtes principales. L'ombilic est plus ou moins large et la paroi péri-ombilicale, abrupte, se raccorde à la base des flancs par un coude étroit et arrondi. Le ventre, arrondi à faiblement convexe, est traversé par les côtes lorsqu'elles

sont exprimées. Sur cette région, les côtes et les constrictions décrivent le plus souvent un très large et faible sinus proverse. La ligne de suture possède un lobe latéral trifide.

**Contenu spécifique :** dans le genre *Puezalpella* DIMITROVA, 1967 sont classées les espèces *Puezalpella biassalensis* (KARAKASCH, 1907), *Puezalpella uhligi* (HAUG, 1889), espèce-type et *Puezalpella haugi* (BRESKOVSKI, 1966).

**Origine et devenir :** les populations les plus anciennes connues du genre *Puezalpella* DIMITROVA, 1967 sont présentes dans le Barrémien basal. Elles sont issues d'une population évoluée issue du genre *Abrytusites* NIKOLOV & BRESKOVSKI, 1969. Le genre *Puezalpella* DIMITROVA, 1967 est à l'origine du genre *Foellmiceras* VERMEULEN, LAZARIN, LÉPINAY, LEROY & MASCARELLI, 2015.

**Répartition stratigraphique :** les populations connues du genre *Puezalpella* DIMITROVA, 1967 sont présentes dans le Barrémien basal, dans la Zone à *Taveraidiscus hugii* mais la présence d'espèces plus anciennes, dans l'Hauterivien terminal, n'est pas exclue.

**Affinités et différences :** les espèces du genre *Puezalpella* DIMITROVA, 1967 se rapprochent de celles du genre *Abrytusites* NIKOLOV & BRESKOVSKI, 1969 par leur section transversale des tours plus haute que large, par l'ouverture de leur ombilic, par leurs côtes principales arrondies et peu élevées, par la présence de constrictions et par leur paroi péri-ombilicale abrupte. Elles en diffèrent par leurs ombilics plus ouverts, par leurs côtes principales un peu mieux exprimées sur la partie supérieure des flancs et sur le ventre, par leurs constrictions qui apparaissent plus tôt et qui sont plus profondes et par la présence chez certaines espèces, de côtes intercalaires.

Les espèces du genre *Puezalpella* DIMITROVA, 1967 se distinguent aussi de celles du genre *Abrytusites* NIKOLOV & BRESKOVSKI, 1969 par leur répartition stratigraphique plus récente, dans le Barrémien basal, Zone à *Taveraidiscus hugii*.

Les espèces du genre *Puezalpella* DIMITROVA, 1967 se rapprochent de celles du genre *Foellmiceras* VERMEULEN, LAZARIN, LÉPINAY, LEROY & MASCARELLI, 2015 par leur ombilic relativement grand, par leur section transversale des tours plus haute que large, et par leurs constrictions et leurs côtes principales qui forment un sinus ventral. Elles en diffèrent par leurs ombilics relativement moins ouverts, par leurs côtes principales moins vigoureuses, par leurs côtes secondaires beaucoup plus fines, beaucoup moins larges et beaucoup moins vigoureuses, par leurs constrictions moins larges mais plus profondes, et par leurs côtes qui décrivent un sinus ventral moins proverse et plus large.

Les espèces du genre *Puezalpella* DIMITROVA, 1967 se distinguent aussi de celles du genre *Foellmiceras* VERMEULEN, LAZARIN, LÉPINAY, LEROY & MASCARELLI, 2015 par leur répartition stratigraphique plus ancienne, dans le Barrémien basal, Zone à *Taveraidiscus hugii*.

## *Puezalpella biassalensis* (KARAKASCH, 1907)

### Synonymie

1907 - *Desmoceras biassalense* nov. sp. ; Karakasch, p. 64, pl. VII, fig. 11a, b.

**Lectotype** : nous désignons le spécimen décrit et figuré par Karakasch (1907, p. 64, pl. VII, fig. 11a, b) comme lectotype de l'espèce *Puezalpella biassalensis* KARAKASCH, 1907.

**Dénomination** : du nom de l'ancien village de Biassala, Crimée.

**Localité-type** : calcaire rouge barrémien de Biassala (Karakasch, 1907), Crimée.

**Strate-type** : non précisée à l'origine.

**Position stratigraphique** : la spécimen n° 415508 a été récolté dans le banc n° 76/041, Barrémien basal, Zone à *Taveraidiscus hugii*, coupe n° 041, stratotype du Barrémien, Angles, Alpes de Haute-Provence.

**Matériel étudié** : le spécimen n° 415508, récolté dans le banc n° 76/041, coupe n° 041, Barrémien inférieur, Zone à *Taveraidiscus hugii* = Zone à *Avramidiscus kiliani*, partie basale de la Sous-Zone à *Psilotissotia mazuca* in Vermeulen (2003, p. 35), stratotype du Barrémien, Angles, Alpes de Haute-Provence.

### Mensurations

N°	Dmax	D	H	L	O	NCT	L/H%	O/H%
415508	73,5	73,5	26	23,4	28,2	7	90	108,46
64, VII, 11	90	90	33	29	36	5	87,9	109

Dmax : diamètre maximum du spécimen ; D : diamètre référentiel ; H : hauteur de tour ; L : largeur de tour ; O : diamètre de l'ombilic ; NCT : nombre de constriction sur le dernier tour de spire ; L/H% : rapport en pourcentage largeur sur hauteur ; O/H% : rapport en pourcentage diamètre de l'ombilic sur hauteur.

**Remarque** : les références 64, VII, 11 correspondent successivement à la page, à la planche et aux figures 11a et 11b du travail de Karakasch (1907).

**Diagnose** : espèce dont les tours recouvrent le tour précédent sur environ la moitié de sa hauteur. La section transversale des tours est un peu plus haute que large et les flancs sont peu convexes. La costulation s'exprime en côtes principales arrondies, assez larges mais très peu élevées et en côtes intercalaires très fines et très peu élevées. Il y a cinq à sept constriction, plus ou moins régulièrement espacées, qui apparaissent sur la suture ombilicale et qui s'élargissent et s'approfondissent avec l'âge. A tous les stades ontogénétiques les côtes principales bordent l'arrière des constriction. Une très faible élévation des flancs, un peu plus marquée sur leur moitié inférieure, et un affaissement brusque et anguleux de ces derniers délimitent parfaitement l'avant des constriction. Deux stades ontogénétiques sont connus. Au stade le plus jeune, les constriction sont presque droites sur les flancs

où elles prennent une direction faiblement proverse puis elles décrivent un sinus proverse plus ou moins marqué sur le ventre. Les côtes intercalaires, lorsqu'elles sont observables, sont fines, espacées et plus flexueuses que les côtes principales. Au stade ontogénétique le plus âgé connu, les constrictions deviennent un peu plus flexueuses. Elles ont d'abord une direction proverse puis, en s'infléchissant un peu, leur direction devient moins proverse. Elles s'infléchissent de nouveau à l'approche du ventre et reprennent une direction plus proverse. Les côtes intercalaires sont très fines, très peu marquées à fantomatiques. Elles sont plus flexueuses que les côtes principales et sont remplacées parfois par des ondulations mousses très faiblement élevées. L'ombilic est large et la paroi péri-ombilicale, abrupte, se raccorde à la base des flancs par un coude étroit et arrondi. Le ventre, arrondi à faiblement convexe, est traversé par les côtes lorsqu'elles sont exprimées. Sur cette région, les côtes et les constrictions décrivent le plus souvent un très large et faible sinus proverse. La ligne de suture possède un lobe latéral trifide.



Fig. 4 - *Puezalpella biassalensis* (KARAKASCH, 1907), spécimen n° 415508, récolté dans le banc n° 76/041, Barrémien basal, Zone à *Taveraidiscus hugii*, coupe n° 041, stratotype du Barrémien, Angles, Alpes de Haute-Provence.

**Description :** spécimen n° 415508 ; spécimen dont les tours recouvrent le tour précédent sur environ la moitié de sa hauteur. La section transversale des tours est un peu plus haute que large et leur largeur relative augmente lors de la croissance. Les flancs, peu convexes, se raccordent progressivement au ventre. La costulation s'exprime en côtes principales arrondies,

assez larges mais très peu élevées et en côtes intercalaires très fines et très peu élevées. Il y a sept constrictions, plus ou moins régulièrement espacées, qui apparaissent sur la suture ombilicale et qui s'élargissent et s'approfondissent avec l'âge. A tous les stades ontogénétiques les côtes principales bordent l'arrière des constrictions. Une très faible élévation des flancs, un peu plus marquée sur leur moitié inférieure, et un affaissement brusque et anguleux de ces derniers délimitent parfaitement l'avant des constrictions. Deux stades ontogénétiques sont connus.

Le premier stade ontogénétique descriptible correspond à la partie cloisonnée visible sur l'avant-dernier demi-tour du spécimen. Il se termine juste avant la quatrième constriction du dernier tour. Les constrictions, au nombre de trois, sont presque droites sur les flancs où elles prennent une direction faiblement proverse puis elles décrivent un sinus proverse plus ou moins marqué sur le ventre. Les côtes intercalaires, lorsqu'elles sont observables, sont fines, espacées et plus flexueuses que les côtes principales.

Le deuxième stade ontogénétique, le plus âgé connu, correspond à peu près au dernier demi-tour. Les constrictions, au nombre de quatre, deviennent un peu plus flexueuses. Elles ont d'abord une direction proverse puis, en s'infléchissant un peu, leur direction devient moins proverse. Elles s'infléchissent de nouveau à l'approche du ventre et reprennent une direction plus proverse. Les côtes intercalaires sont très fines, très peu marquées à fantomatiques. Elles sont plus flexueuses que les côtes principales et sont remplacées parfois par des ondulations mousses très faiblement élevées.

L'ombilic est large et la paroi péri-ombilicale, abrupte, se raccorde à la base des flancs par un coude étroit et arrondi.

Le ventre, arrondi à faiblement convexe, est traversé par les côtes lorsqu'elles sont exprimées. Sur cette région, les côtes et les constrictions décrivent le plus souvent un très large et faible sinus proverse.

La ligne de suture possède un lobe latéral plus étroit que les deux selles latérales, long et trifide. Les selles auxiliaires sont étroites et élevées et leurs sommets déterminent une ligne de direction radiale.

**Affinités et différences :** *Puezalpella biassalensis* (KARAKASCH, 1907) se rapproche de *Puezalpella uhligi* (HAUG, 1889) par ses tours recouvrant une partie de la hauteur des tours précédents, par ses flancs peu convexes et par ses constrictions larges et profondes. Elle en diffère par des tours plus involutes qui recouvrent les tours précédents sur la moitié de leur hauteur, par des constrictions plus proverses, par des côtes principales mieux exprimées et plus larges et, peut-être, par des côtes intercalaires exprimées.

*Puezalpella biassalensis* (KARAKASCH, 1907) se rapproche de *Puezalpella haugi* (BRESKOVSKI, 1966) par ses tours recouvrant une partie de la hauteur des tours précédents, par ses flancs peu convexes et par ses constrictions larges, très faiblement flexueuses et de direction proverse. Elle en diffère par des tours qui ne recouvrent les tours précédents que sur la moitié de leur hauteur, ce qui implique un ombilic plus large, par ses constrictions plus

profondes et mieux délimitées, par ses côtes principales arrondies et larges qui bordent les constrictions en arrière et, peut-être, par des côtes intercalaires exprimées.

**Origine et devenir :** Les tours recouvrants, les constrictions bien marquées, les élévations de la partie inférieure des flancs au bord des constrictions, les côtes principales à l'arrière des constrictions traduisent une parenté avec les *Abrytusitidae* de l'Hauterivien supérieur (Vermeulen *et al.*, 2016, p. 26) comme par exemple *Abrytusites quinquesulcatus* (MATHERON, 1880).

*Puezalpella biassalensis* (KARAKASCH, 1907) et les espèces co-génériques marquent, à partir des *Abrytusitidae* BRESKOVSKI, 1977 *nom. transl.* VERMEULEN, 2007, une évolution qui va s'orienter vers des espèces plus évoluées constituant les *Silesitidae* HYATT, 1900. Cette évolution est aussi caractérisée par l'acquisition d'une costulation plus robuste et par une accentuation de la direction proverse des constrictions et des côtes principales sur le ventre.

**Aire de distribution :** *Puezalpella biassalensis* (KARAKASCH, 1907) n'est connue qu'en France et en Crimée.

## Conclusions

Les descriptions précises des deux espèces décrites dans ce travail permettent d'avancer des hypothèses précises sur l'évolution des ammonites de l'Hauterivien supérieur et du Barrémien. La parenté des Hétéroceratidés primitifs et des *Emericiceratidae* VERMEULEN, 2004 (Vermeulen, 2006) se précise par la découverte de spécimens à tuberculation très fréquente sur la région latéro-ventrale. Ces espèces, classées dans la famille des *Emericiceratidae* VERMEULEN, 2004, dans le genre *Borroceras* gen. nov., constituent le chaînon manquant qui permet d'affirmer la parenté *Emericiceratidae* - *Heteroceratidae*. La parenté directe *Moutoniceras* SARKAR, 1954 - *Heteroceras* ORBIGNY, 1849 est maintenant évidente. Les espèces à tuberculation latéro-ventrale classées antérieurement dans le genre *Moutoniceras* SARKAR, 1954 doivent être classées soit dans le genre *Ewaldiceras* VERMEULEN, 2003, soit dans le genre *Toxoceras* ORBIGNY, 1842 si elles possèdent des tubercules latéraux. Le données en notre possession nous permettent maintenant d'envisager les liens phylétiques suivants :

- 1 - *Emericiceras* - *Toxoceras* - *Toxancyloceras* ;
- 2 - *Emericiceras* - *Toxoceras* - *Moutoniceras* - *Heteroceras* ;
- 3 - *Emericiceras* - *Toxoceras* - *Ewaldiceras*.

Ces liens seront précisés dans un travail ultérieur.

*Puezalpella biassalensis* (KARAKASCH, 1907) permet de proposer une succession phylétique des genres *Abrytusites* NIKOLOV & BRESKOVSKI, 1969 - *Puezalpella* DIMITROVA, 1967 - *Foellmiceras* VERMEULEN, LAZARIN, LÉPINAY, LEROY & MASCARELLI, 2015. L'évolution globale des espèces constituant ces différentes lignées se traduit essentiellement par une involution des tours de plus en plus faible qui entraîne une ouverture plus grande de l'ombilic et par une augmentation de la vigueur de la costulation.

**Remerciements :** Jean Vermeulen remercie Kévin Janneau, chargé des collections de Paléontologie au Jardin des Sciences de l'Université de Strasbourg, pour son aide dans la recherche du lectotype de *Puezalpella uhligi* (HAUG, 1889) et Alain Borro, de Saint-Raphaël, pour son aide dans nos investigations nomenclaturales.

## Bibliographie

**AVRAM E.** (1990a). - *Haplobrancoceras* n. g. Ammonite barrémienne à ligne cloisonnaire simplifiée. *D. S. Inst. Geol. Geofiz.*, **74/3**, 1987, 27-32, 1 pl., Bucarest.

**AVRAM E.** (1990b). - *Patrulusiceras*, a new genus of the family Silesitidae Hyatt, 1900 (Ammonitina). *Dari de Seama ale Sedintelor*, 1987, **74/3**, 69-86, Bucarest.

**C.I.N.Z.** (1999). - Code international de nomenclature zoologique (quatrième édition). The Natural History Museum, Cromwell road, Londres, 1-306.

**DELANOY G.** (1998). - Biostratigraphie des faunes d'Ammonites à la limite Barrémien-Aptien dans la région d'Angles-Barrême-Castellane. Etude particulière de la famille des Heteroceratina Spath, 1922 (Ancyloceratina, Ammonoidea). *Ann. Mus. Hist. Nat. Nice 1997*, XII, 1-270, 62 Pl., Nice.

**DIMITROVA N.** (1967). - Les fossiles de Bulgarie, IV, Crétacé inférieur, Cephalopoda (Nautiloidea et Ammonoidea). *Acad. Bulgare des Sciences*, 1-236, 93 Pl., Sofia.

**FALLOT P.** (1920). - Remarques sur le genre *Silesites* (Céphalopodes crétacés du Sud-Est de la France). *Mémoire Expl. C. Géol. Dét. France*, 206-226, Paris.

**HAUG E.** (1889). - Beitrag zur Kenntniss der Oberneocom Ammonitenfauna der Puezalpe bei Corvara (Südtirol). *Beitr. Paläont. Oesterreich-Ungarns*, VII, 3, 193-230, pl. VII-XIII, Vienne.

**KARAKASCH N.** (1907). - Le Crétacé Inférieur de la Crimée et sa faune. *Trav. Soc. Imp. Natur. Saint-Petersbourg*, XXXII, V, 1-482.

**KLEIN J. & VASICEK Z.** (2011). - Fossilium catalogus. I : Animalia, 148, Lower Cretaceous Ammonites V, Desmoceratoidea. 1 - 311, Backhuys Publishers.

**SARKAR S.** (1955). - Révision des Ammonites déroulées du Crétacé inférieur du Sud-Est de la France. *Mémoire Soc. Géol. France*, N. S., n° **72**, 1-176, Paris.

**VERMEULEN J.** (2003). - Etude stratigraphique et paléontologique de la famille des PULCHELLIIDAE (AMMONOIDEA, AMMONITINA, ENDEMOCERATACEAE). *Géologie Alpine*, mémoire H. S., **42**, 1-333, 57 Pl., Grenoble.

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

**VERMEULEN J.** (2007c). - Nouvelles données sur l'évolution et la classification des HOLCODISCIDAE SPATH, 1923 (AMMONITIDA, AMMONITINA, SILESITOIDEA). *Annales du Muséum d'Histoire Naturelle de Nice*, 87-100, **XXII**, 1 Pl., Nice.

**VERMEULEN J., LAZARIN P., LEROY L. & MASCARELLI E.** (2012). - Nouvelles données sur l'évolution et la classification de la sous-famille des Paraspiticeratinae VERMEULEN, 2009 (Ancyloceratina, Ancyloceratoidea, Emericiceratidae). *Annales du Muséum d'Histoire Naturelle de Nice*, **XXVII**, 319-344, Nice.

**VERMEULEN J., LAZARIN P., LEPINAY P., LEROY L. & MASCARELLI E.** (2016). - Silesitidae du Barrémien du sud est de la France (Ammonitina, Silesitoidea). *Strata*, série 2, mémoires, 1-91.