

**Données nouvelles sur *Acantholytocras longispinum* (UHLIG, 1883)
et sur le genre *Acantholytocras* SPATH, 1923 (Ammonoidea, Ptychoceratoidea)**

***New data on Acantholytocras longispinum* (UHLIG, 1883)
and on genus *Acantholytocras* SPATH, 1923 (Ammonoidea, Ptychoceratoidea)**

GERARD DELANOY¹, CYRIL BAUDOUIN² & GILLES AGOSTINI³

Résumé — La découverte et l'étude de nouveaux spécimens d'*Acantholytocras longispinum* (UHLIG, 1883), espèce type du genre *Acantholytocras* SPATH, 1923, a permis de réviser l'espèce et de préciser sa position stratigraphique. L'espèce *Acantholytocras thomeli* sp. nov. est créée pour des spécimens attribués jusqu'à présent à *Acantholytocras tenuicostatum* (THOMEL, 1965). Les caractères du genre *Acantholytocras* SPATH, et notamment son extension stratigraphique et son possible dimorphisme sexuel avec les genres *Rugacrioceras* VERMEULEN, 2007, et *Epacrioceras* EGOIAN, 1974, sont discutés.

Mots-clés — Ammonoidea, Macroscaphitidae, *Acantholytocras*, Barrémien supérieur, Aptien inférieur, Sud-Est France.

Abstract — The discovery and study of new specimens of *Acantholytocras longispinum* (UHLIG, 1883), the type species of the genus *Acantholytocras* SPATH, 1923, has made it possible to revise the species and clarify its stratigraphic position. The species *Acantholytocras thomeli* sp. nov. is created for specimens previously attributed to *Acantholytocras tenuicostatum* (THOMEL, 1965). The characters of the genus *Acantholytocras* SPATH, and in particular its stratigraphic extension and possible sexual dimorphism with the genera *Rugacrioceras* VERMEULEN, 2007, and *Epacrioceras* EGOIAN, 1974, are discussed.

Key-words — Ammonoidea, Macroscaphitidae, *Acantholytocras*, Upper Barremian, Lower Aptian, South-East France.

Introduction

Le genre *Acantholytocras* a été créé par Spath (1923, p. 21) pour l'*Hamites* (*Pictetia*) *longispinum* décrit et figuré par Uhlig (1883, p. 222 pl. XIV, ?fig. 10, fig. 11, pl. XV, fig. 1). Il est constitué d'ammonites hétéromorphes à la morphologie criocératite plus ou moins ouverte. La section des tours est ovale à subcirculaire. L'ornementation est constituée d'une alternance de côtes principales trituberculées et de côtes intercalaires fines en nombre variable. Les tubercules, en position péri-dorsale, latérale et péri-ventrale portent des épines plus ou moins longues. La ligne de suture montre un lobe latéral nettement bifide, légèrement asymétrique.

En 1969, Egoian a créé le genre *Pseudocrioceratites* pour des ammonites du Gargasien du Caucase montrant des lignes de sutures de type lytocératite mais ayant une morphologie et une ornementation évoquant celle des genres *Crioceratites* LEVEILLE, 1837 et *Emericiceras* SARKAR, 1954. Egoian a reconnu les grandes affinités avec le genre *Acantholytocras* SPATH, 1923, mais justifie la distinction entre les deux genres par le fait que la suture de l'espèce de Uhlig est partiellement connue et par la présence supposée (et erronée) de 4 rangées de tubercules sur les côtes principales.

Vašíček (1973, p. 52) a estimé il n'y avait aucune différence tant sur le plan morphologique que sur le plan ornemental, rappelant qu'il n'y avait que 3 trois tubercules sur les côtes principales

¹ 284, Chemin du Pestrier, 06670 Levens, France, et Centre d'Etudes Méditerranéennes, c/o Madoux E., Rue Haute, 04330 Barrême. E-mail: gerard.delanoy06@orange.fr

² 16, rue Frédéric Mistral, 26200 Montélimar, France, et Centre d'Etudes Méditerranéennes, c/o Madoux E., 04330 Barrême. E-mail: cyril.baudouin@gmail.com

³ Centre d'Etudes Méditerranéennes, c/o Madoux E., Rue Haute, 04330 Barrême.

d'*Acantholytocras* et a considéré *Pseudocrioceratites* EGOIAN, 1969, comme un synonyme mineur du genre créé par Spath. Cette position systématique sera reprise, néanmoins avec doute, par Wright *et al.* (1996).

Avram (2002, p. 258) a réfuté les arguments de Vašíček, maintenant la distinction entre les deux genres, et a proposé la nouvelle famille des Pseudocrioceratidae composée des genres *Pseudocrioceratites* et *Acantholytocras*.

La position suivie dans ce travail est celle de Vašíček (1973), Wright *et al.* (1996) et Klein *et al.* (2007), considérant le genre *Pseudocrioceratites* comme un synonyme mineur d'*Acantholytocras* et la famille des Pseudocrioceratidae AVRAM, 2002, est, de fait, jugée superflue. Néanmoins, l'intégration des genres *Lytocrioceras* SPATH, 1924, *Acantholytocras* SPATH, 1923, *Rugacrioceras* VERMEULEN, 2007, *Epacrioceras* EGOIAN, 1974 et *Cicatriles* ANTHULA, 1900, parmi les Macroscaphitidae HYATT, 1900 (Vermeulen, 2000, 2005, 2006 ; Vermeulen & Bulot, 2007) demande à être confortée car les relations phylétiques entre ces genres restent encore assez spéculatives.

		Zones	Sous-Zones
Abréviations : D = Diamètre O = ombilic H = hauteur du tour E = épaisseur du tour i = hiatus de disjonction A.H.P. = Alpes de Haute Provence	Barrémien supérieur	<i>Martelites sarasini</i>	<i>P. waagenoides</i>
			<i>Martelites sarasini</i>
		<i>Imerites giraudi</i>	<i>Heteroceras emerici</i>
			<i>Imerites giraudi</i>
		<i>Gerhardtia sartousiana</i>	<i>H. feraudianus</i>
			<i>G. provincialis</i>
			<i>G. sartousiana</i>
		<i>Toxancyloceras vandenheckii</i>	<i>G. alpinum</i>
			<i>T. vandenheckii</i>
A	B		

Tableau 1 : zonation du Barrémien supérieur (d'après Szives *et al.*, 2023) et liste des abréviations utilisées dans le texte.

Étude paléontologique

Ordre Ammonoidea ZITTEL, 1884

Sous-ordre Ancyloceratina WIEDMANN, 1966

Super-famille Ptychoceratoidea GILL, 1871

Famille Macroscaphitidae HYATT, 1900

Genre *Acantholytocras* SPATH, 1923

(= *Pseudocrioceratites* EGOIAN, 1969)

Espèce-type : *Hamites (Pictetia) longispinum* UHLIG, 1883, p. 220, pl. XV, fig. 1, par désignation originale.

Acantholytocras longispinum (UHLIG, 1883)

(Fig. 1-2A)

Synonymie

1883 - *Hamites (Pictetia) longispinus* sp. nov. - Uhlig, p. 220, pl. XIV, ?fig. 10, fig. 11, pl. XV, fig. 1, 2.
 non 1919 - *Pictetia longispina* UHLIG - Rodighiero, p. 80 (44), pl. IX(II), fig. 2 (= ?*Lytoceras* sp.).
 1949 - *Pictetia longispina* UHLIG - Kokoszyńska, p. 37, pl. III, fig. 3.
 ? 1957 - *Acantholytocras longispinum* (UHLIG) - Arkell *et al.*, p. L205, fig. 234 (= Uhlig, p. 220, pl. XIV, fig. 10).
 1973 - *Acantholytocras longispinum* (UHLIG) - Vašíček, p. 53, pl. 2, fig. 1, text-fig. 1.
 1990 - *Acantholytocras longispinum* (UHLIG) - Vašíček, p. 99, pl. 1, fig. 2, 3.
 1992 - *Acantholytocras* gr. *longispinum* (UHLIG) - Delanoy, p. 135, pl. 29, fig. 1.
 1996 - *Acantholytocras longispinum* (UHLIG) - Wright *et al.*, p. 215, fig. 166: 2 (= Uhlig, p. 220, pl. XIV, fig. 10).

Matériel étudié

Spécimen 28802, coll. Delanoy, Barrémien supérieur, Zone à *Gerhardtia sartousiana*, entre Angles et Vergons (A.H.P.) ; spécimen AG.VIG.269, coll. Agostini, Barrémien supérieur, base de la Zone à *Gerhardtia sartousiana*, ravin du Vignon, Barrême (A.H.P.).

Dimensions (en mm)

Spécimen	D	O	H	E	E/H	i
28802	655	480 (0,73)	120 (0,18)	C80 (0,12)	0,66	185 (0,28)
AG.VIG.269	250	168 (0,67)	51 (0,20)	--	--	79 (0,31)

Description

Spécimen 28802 coll. Delanoy :

Les tours internes, brisés et très partiellement conservés, sont représentés par un fragment de spire dont la plus petite hauteur est approximativement de 11 mm et la plus grande de 17,5 mm. Ce fragment montrant la région dorsale et environ la moitié des flancs, il est difficile d'avoir une bonne perception de l'ornementation. Celle-ci semble néanmoins constituée d'une alternance de côtes principales très discrètes, issues de 2-3 costules dorsales, et qui portent des petits renflements tuberculiformes au nombre probable de 3. Entre ces côtes principales se trouvent des côtes intercalaires simples, très fines, au nombre de 7 au début du fragment puis de 9-10 à la fin de celui-ci, et qui traversent radialement la face dorsale.

La partie la mieux préservée de la spire se situe entre h = 33 mm et h = 55 mm. La section est subcirculaire, un peu plus haute que large (compression ?) (pour h = 32 mm, e = 29 mm ; pour h = 52 mm, e = 40 mm). L'ornementation est constituée de côtes principales aux bases larges, de très faible relief, radiales, montrant les empreintes quasi-circulaires de la base des épines, au nombre de 3 en positions péri-dorsale, latérale et ventrale. Sur la face dorsale, 2-3 côtes fines se substituent à ces côtes principales. Entre ces côtes principales se trouvent 16 (h = 40 mm) à 18 (h = 50 mm) côtes intercalaires fines, très majoritairement simples, rarement bifurquées sur les flancs et qui traversent les zones dorsale et ventrale sans interruption. Au cours de la croissance, les côtes principales tendent à se renforcer. La fin du phragmocône est partiellement et mal conservée, en partie détruite. La section est alors sensiblement plus haute que large (h = 63 mm, e = 50 mm).

La loge d'habitation commence vers h = 80 mm. Au début de celle-ci, les côtes principales se renforcent, s'élargissent et montrent maintenant nettement les bases des tubercules péri-dorsaux, latéraux et ventraux. Les côtes intercalaires, bien visibles sur la région ventrale, sont évanescences sur les flancs. Cette ornementation va se renforcer au cours du développement de la loge et dans les derniers deux tiers de celle-ci on observe des côtes principales fortes, aux bases larges, qui, lorsqu'elles sont préservées, sont élevées et de section triangulaire. Elles sont nettement trituberculées et montrent des bases de tubercules plus pincées radialement et nettement visible sur la face dorsale ; les côtes secondaires ne sont pratiquement plus discernables que sur le tiers supérieur des flancs et sur la région ventrale. A la fin conservée de la loge la section du tour est plus haute que large (h = 118 mm, e = 90 mm).



Figure 1 : *Acantholytoceras longispinum* (Uhlig, 1883), spécimen 28802, coll. Delanoy, Barrémien supérieur, Zone à *Gerhardtia sartousiana* (probable), La Grau, entre Angles et Vergons (A.H.P.) X 0.30 (trait vertical = 10 cm).

Spécimen AG.VIG.269, coll. Agostini :

Spécimen représenté par une spire d'un diamètre d'environ 250 mm. La section du tour est plus haute que large mais quelque peu comprimée et ne permet pas d'apprécier correctement la hauteur et l'épaisseur du tour. En revanche l'ornementation est bien conservée et permet de suivre l'évolution de la costulation depuis $h = 11,5$ mm jusqu'à $h = 51$ mm. Celle-ci est constituée d'une alternance régulière de côtes principales de faible relief portant 3 tubercules correspondant en fait aux bases quasi circulaires et plates des tubercules épineux non préservés, et de côtes intercalaires très fines dont le nombre évolue au cours de la croissance. Sur la face dorsale, les côtes principales sont remplacées par des costules au nombre de 2(3) et toutes les côtes marquent une nette inflexion proverse. Pour $h = 11,5$ mm on compte 4-5? intercalaires, 6 pour $h = 19$ mm, 11-12 pour $h = 27$ mm et 14-15 pour $h = 49$ mm. Toutes les côtes franchissent l'aire ventrale mais sont à peine perceptibles sur la face dorsale.

La ligne de suture, bien que difficilement étudiable, montre un large lobe latéral bifide.

Répartition stratigraphique et géographique

Le spécimen 28802 a été collecté dans les années 1980, au cours d'une prospection entre Angles et Vergons (A.H.P.), sur le flanc orienté Nord-Est de La Grau. Etant à l'affleurement, il a été malheureusement partiellement détruit par l'érosion mais la plus grande partie du spécimen a pu être collectée. Les grandes épines, notamment celles entièrement calcifiées de la loge d'habitation, se sont hélas détruites au cours du dégagement du spécimen. Néanmoins, ce spécimen, qui semble bien être le plus grand connu, permet de compléter la description de cette espèce. Il apporte en revanche peu de précision sur la position stratigraphique de l'espèce puisque le site où il a été collecté ne permettait pas un repérage stratigraphique précis. Néanmoins, sa présence plusieurs mètres en dessous d'un niveau ayant livré une *Pulchellidae* présentant des affinités ornementales avec les *Gerhardtia* du gr. *sartousiana/provincialis* permet de situer ce spécimen dans la partie inférieure du Barrémien supérieur. Le spécimen AG.VIG.269 a été collecté dans le ravin du Vignon (Barrême, A.H.P.) immédiatement au-dessus d'un niveau ayant livré à l'un d'entre nous (G.A.) un grand spécimen de *Gassendiceras alpinum* (ORBIGNY, 1850) (figuré par Bert *et al.*, 2013, pl. 1, fig. 1 sous le n° AZ18).

Ces données permettent donc de situer de façon plus précise *Acantholytoceras longispinum* (UHLIG, 1883) dans la partie inférieure du Barrémien supérieur, Zone à *Toxancyloceras vandenheckii*, Sous-Zone à *Gassendiceras alpinum*/base de la Zone à *Gerhardtia sartousiana* (Szives *et al.*, 2024), mais la répartition stratigraphique complète de ce taxon reste encore à évaluer.

Vašíček (1973, p. 53) a précisé que les spécimens d'Uhlig provenaient des sites de Hradiště (Tchécoslovaquie) et de ceux de Lipnik, Lipowiec et Jaworze (Pologne) et qu'ils pouvaient être d'âge Barrémien ou Aptien. Mais ses propres collections provenaient de la partie inférieure du Barrémien supérieur. Puis en 1978 (p. 10) Vašíček a situé *Acantholytoceras longispinum* dans le Barrémien supérieur, Zone à *Silesites seranonis* et *Costidiscus recticostatus*.

Vermeulen (2002, p. 41 ; 2005, p. 153, fig. 81) a cité des formes affines à *Acantholytoceras longispinum* dans la Zone à *Kotetishvilia compressissima* du Barrémien inférieur.

Enfin, pour Vašíček (2009, p. 74, pl. 1) *Acantholytoceras longispinum* serait présent dans le Barrémien inférieur, Zone à *Moutoniceras moutonianum* et dans le Barrémien supérieur, Zone à *Toxancyloceras vandenheckii*.

Les spécimens étudiés dans ce travail rejoignent donc les données biostratigraphiques de Vašíček (1973, 1978, 2009).

Discussion

Les deux échantillons décrits sont assez conformes par leur ornementation au type de l'espèce figuré par Uhlig pl. XV, fig. 1, notamment par le nombre de côtes intercalaires qui est de 7 pour $h = 20$ mm et 10-11 pour $h = 30$ mm sur la figuration de l'holotype.

Klein *et al.* (2007) ont considéré comme synonymes de *Acantholytoceras longispinum* (UHLIG, 1883) les taxa décrits sous *Crioceratites elegans* (ORBIGNY, 1842) par Drushchits (1960, p. 290, fig. 4) et *Pseudocrioceratites pseudoelegans* (EGOIAN, 1969) (Egoian, 1969, p. 172, pl. XIII, fig. 6, pl. XIV, fig. 1-4 et Pl. XXV, fig. 57, 58), qui sont toutes des formes aptiennes et ne peuvent donc être considérées

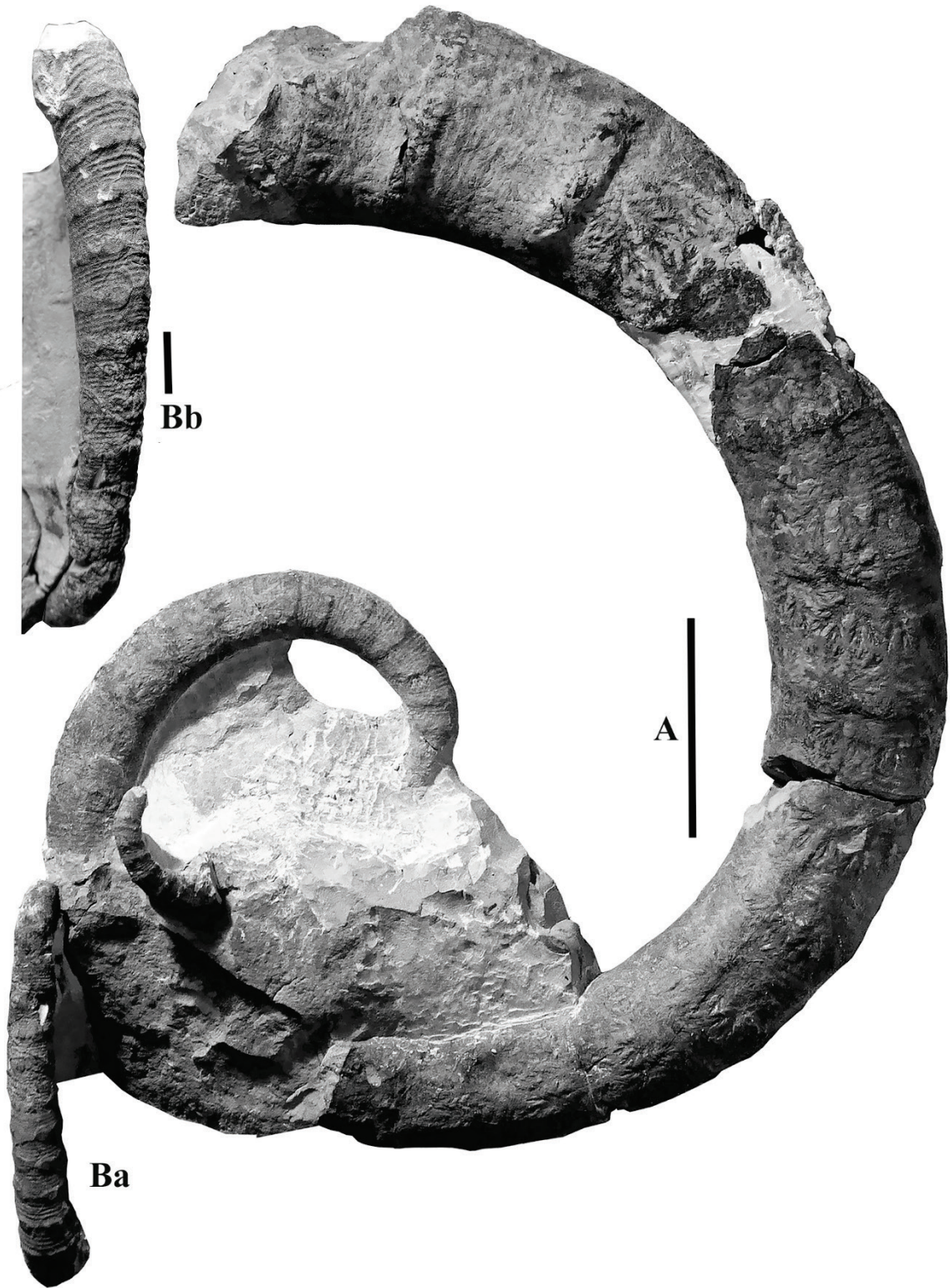


Figure 2 : A : *Acantholytoceras longispinum* (Uhlig, 1883), spécimen AG.VIG.2692, coll. Agostini, Barrémien supérieur, base de la Zone à *Gerhardtia sartousiana*, Ravin du Vignon, Barrême (A.H.P.) avec *Rugacrioceras* sp. (Ba) X 0.70 (trait vertical = 5 cm) ; Bb (=Ba) : *Rugacrioceras* sp. X 1 (trait vertical = 1 cm).

comme conspécifiques avec *A. longispinum*.

Crioceratites joliboisi (SARKAR, 1955) a été considéré par Vermeulen (2004, p. 79) comme un *Acantholytoceras* SPATH, 1923, après un examen du type de l'espèce mais sans véritables arguments. Le spécimen-type UJF-ID 121 du « Néocomien de St Julien » montre certes des affinités ornementales avec les *Acantholytoceras* ; cependant, outre le manque de précisions concernant son niveau stratigraphique et le manque d'information sur les éléments suturaux, la morphologie et l'ornementation semblent beaucoup plus proches de celles du genre *Honnoratia* BUSNARDO *et al.*, 2003, notamment par son enroulement en 6 extrêmement prononcé (voir *Honnoratia honoratiana* (ORBIGNY, 1842) in Vermeulen, 2004, pl. 3). De plus, *Crioceratites joliboisi* a été reconnu par Ropolo & Salomon (1992, p. 195) dans l'Hauterivien, zones à *Lyticoceras nodosoplicatum* et à *Subsaynella sayni* de la Drôme. Un réexamen du type paraît nécessaire pour statuer à nouveau sur sa véritable identité générique.

Acantholytoceras granidariu (AVRAM, 2002) n'est connu que par un spécimen fragmentaire collecté dans l'Aptien inférieur de Roumanie et représenté par un demi-tour de spire incluant la fin du phragmocône et le début de la loge d'habitation. La section du tour est nettement surbaissée, plus large que haute et l'enroulement de la coquille paraît beaucoup moins ouvert que chez *A. longispinum*.

Pseudocrioceras stentor ANDERSON, 1938, du Barrémien terminal/Aptien basal de Californie (Zone à *Shasticrioceras poniente*) (fig. 5B) montre, par sa section circulaire et son ornementation, certaines affinités ornementales et morphologiques avec *Acantholytoceras*, genre dans lequel il a été intégré par Klein *et al.* (2007). Cependant, l'holotype CASG 66476.04 montre des tubercules importants, noduleux, surélevés, à cheval sur 4-5 côtes simples très fines dans la région dorsale, une croissance du tour très rapide et une ligne de suture qui serait, selon Murphy (1975, p. 27) de type ancylocératide. Ces caractères ne plaident pas en faveur d'une appartenance au genre *Acantholytoceras* mais plutôt à un genre d'Ancyloceratidae montrant des affinités ornementales avec le genre *Jaubertites* SARKAR, 1955. L'intégration du taxon décrit par Anderson (1938) dans le genre *Toxoceras* ORBIGNY, 1842, par Murphy (1975, p. 27) ne peut être évidemment retenue.

Enfin, sur la même gangue que le spécimen AG.VIG.269, se trouve un spécimen incomplet de *Rugacrioceras* sp., d'une hauteur de 95 mm, constitué de la hampe, de la fin de la spire et du début de la crosse ainsi que par une portion de spire disposée à proximité (fig. 3A-B). L'ornementation des deux fragments est constituée de côtes principales trituberculées et de côtes intercalaires fines, inermes, au nombre de 4 à 5 par intervalle. Les tubercules des côtes principales sont représentés par leurs bases rondes et plates pour les tubercules latéraux et ventraux, de forme plus ovalaires étirées radialement pour les tubercules péri-dorsaux desquels partent 2 côtes fines qui traversent la région dorsale. Les similitudes ornementales entre ce spécimen de *Rugacrioceras* sp. et l'*Acantholytoceras longispinum* AG.VIG.269, inclus dans le même bloc sont remarquables et confortent l'hypothèse d'un dimorphisme sexuel entre les genres *Rugacrioceras* VERMEULEN, 1990, et *Acantholytoceras* SPATH, 1923 (Delanoy, 1992, p. 137 ; Delanoy *et al.*, 1995, p. 541).

***Acantholytoceras thomeli* sp. nov.**

(Fig. 3A-B, 4)

Derivatio nominis : espèce dédiée à Gérard Thomel, paléontologue ammonitologue et ancien Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Nice.

Matériel étudié : éch. 28652, coll. Delanoy, Barrémien supérieur, Zone à *Gerhardtia sartousiana*, Sous-Zone à *Hemihoplites feraudianus*, Horizon à *Pseudoshasticrioceras magnini*, Vergons 1 (A.H.P.) (cf. Delanoy, 1998, p. 223) ; éch. 28687, coll. Delanoy, Barrémien supérieur, Zone à *Gerhardtia sartousiana*, Sous-Zone à *Hemihoplites feraudianus*, Vergons 2 (A.H.P.) ; éch. non répertorié, coll. Couillet, Zone à *Gerhardtia sartousiana*, sommet de la Sous-Zone à *Gerhardtia Provincialis*/base de la Sous-Zone à *Hemihoplites feraudianus*, Angles (A.H.P.).

Synonymie :

1995 - *Acantholytoceras tenuicostatum* v. *pseudo-audouli* (THOMEL) - Delanoy, pl. 4, fig. 5.

1998 - *Acantholytoceras tenuicostatum* (THOMEL) - Delanoy, pl. 4, fig. 5.

1998 - *Acantholytoceras tenuicostatum* v. *pseudo-audouli* (THOMEL) - Delanoy, pl. 4, fig. 6a, b.

Dimensions (en mm) :

Spécimen	D	O	H	E	E/H	i
28652 (holotype)	105	54 (0,51)	34 (0,32)	--	--	10 (0,09)
28697			61	C70	1,14	16
coll Couillet	190	104	55	C56	1,18	14 (0,07)

Description :

Ammonite hétéromorphe présentant un enroulement crioceratique aux tours nettement disjoints. La section des tours est plus ou moins subcirculaire.

Les tours les plus internes ne sont pas conservés. L'ornementation est observable à partir de $h = 8$ mm. Elle est constituée d'une alternance de côtes très fines (costules) et de « côtes principales » trituberculées. Ces dernières ne montrent aucun relief et ne sont en fait formées que par la réunion de trois tubercules épineux à cheval sur 2 (3) costules. Seules les cicatrices des bases des tubercules sont visibles. Les costules intercalaires sont en nombre variable (de 1 à 3, rarement 4). Les bases des tubercules sont circulaires, exceptées celles des tubercules péri-dorsaux qui sont plus ovalaires, quelque peu étirées sur les flancs. Toutes les costules franchissent la région dorsale en formant une légère inflexion adorale.

Cette ornementation va se poursuivre sur quasiment toute la coquille mais en montrant néanmoins des modifications importantes au niveau des côtes principales qui commencent à s'individualiser nettement à partir d'une hauteur de tour d'environ 10 mm. On note alors un épaississement et un élargissement des côtes entre les tubercules péri-dorsaux et latéraux, plus difficile à cerner sur l'aire ventrale à cause de la préservation des spécimens. Le nombre de côtes intercalaires reste faible.

À partir de $h = 15$ à 20 mm, l'ornementation montre un changement important : les côtes principales présentent un fort élargissement causé par une forte augmentation de la taille des bases des tubercules qui tendent à se rejoindre et forment alors des bourrelets bas et larges. Parallèlement, les côtes intercalaires traversant les flancs sont moins nombreuses, 1 en général. Elles sont au nombre de 2 dans le tiers supérieur des flancs et sur la région ventrale, l'une étant issue du tubercule latéral. En revanche elles sont présentes en nombre important sur la région dorsale. D'abord radiales, les côtes principales prennent progressivement une direction rétroverse.

À partir d'une hauteur de tour d'environ 25 mm, l'ornementation change fortement. Elle est maintenant composée sur les flancs et la région ventrale de côtes principales rétroverses, fortes, larges à la base, surélevées quand elles sont intégralement conservées, et montrant les bases des tubercules. Celles des tubercules marginaux sont plus grandes. Les côtes sont de section convexe dans la région péri-dorsale et se confondent ensuite avec les nombreuses costules du dos. Entre ces côtes principales s'observent 8-9 côtes intercalaires bien visibles dans la moitié supérieure des flancs et la région ventrale, évanescents dans la moitié inférieure.

Les lignes de suture sont discernables mais difficilement étudiables, sauf sur le spécimen 28652 qui montre un lobe latéral nettement bifide.

Affinités et discussion

Acantholytoceras thomeli sp. nov. a été confondu avec *Crioceratites* (*Emericeras*) *tenuicostatum* THOMEL, 1965, et sa var. *pseudo-audouli* THOMEL, 1965 (Delanoy, 1995, 1998) sur la base de quelques affinités morphologiques et ornementales (ornementation des tours internes, côtes principales très discrètes au stade ornemental médian, croissance de la hauteur du tour quasi identiques, section du tour subcirculaire). *C. (Emericeras) tenuicostatum* présente néanmoins des caractères ornementaux très particuliers. Selon la description originale, l'ornementation est d'abord constituée d'une alternance de

► Figure 3 : *Acantholytoceras thomeli* sp. nov. : A : holotype, éch. 28652, coll. Delanoy, Barrémien supérieur, Zone à *Gerhardtia sartousiana*, Sous-Zone à *Hemihoplites feraudianus*, Horizon à *Pseudoshasticrioceras magnini*, Vergons 1 (A.H.P.). Ba-b : éch. 28687, coll. Delanoy, Barrémien supérieur, Zone à *Gerhardtia sartousiana*, Sous-Zone à *Hemihoplites feraudianus*, Vergons 2 (A.H.P.) ; Bb : vue de la région ventrale des tours internes. X 1 (sauf Bb légèrement agrandie) (trait vertical = 1 cm).

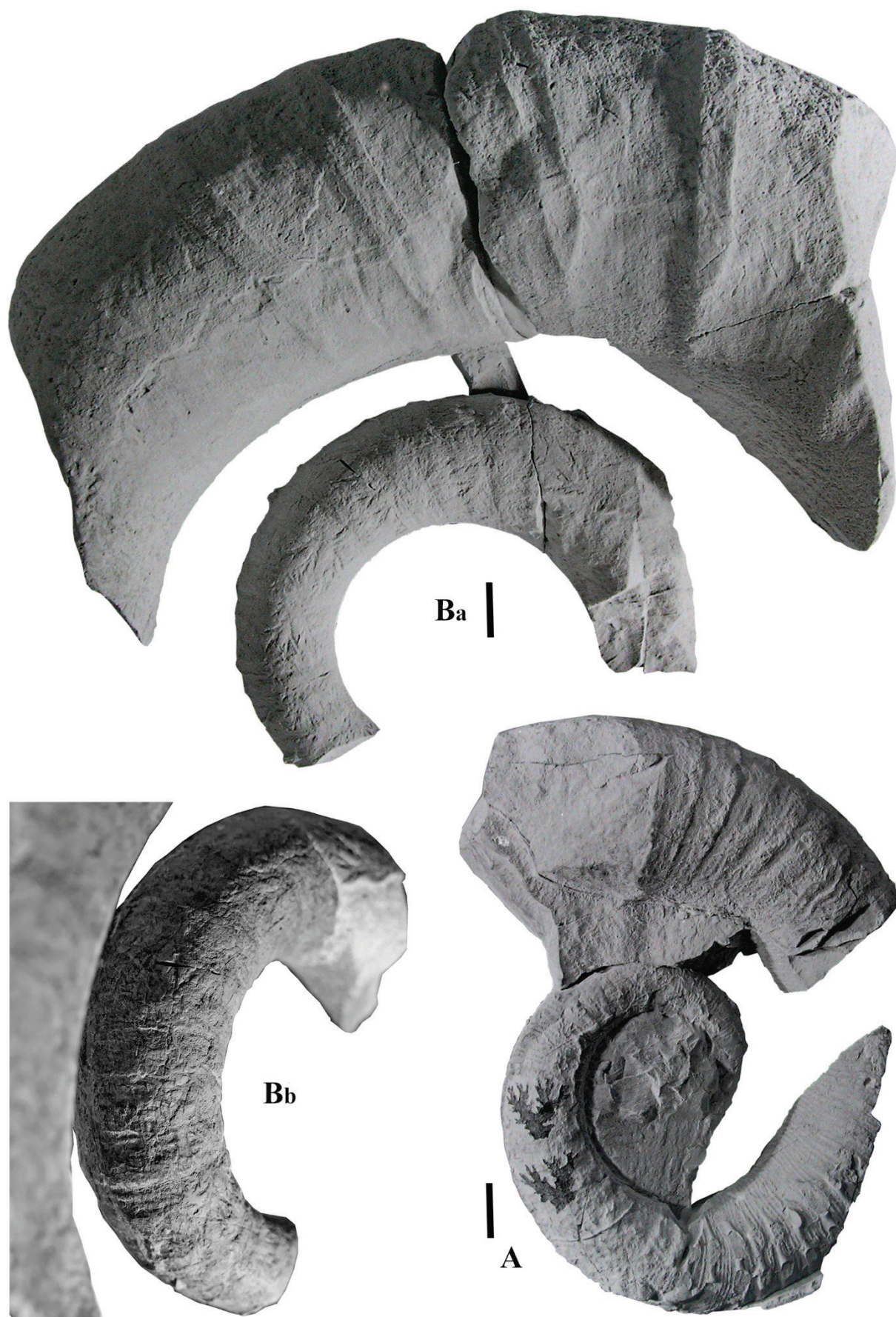


Figure 3 (légende : voir page ci-contre ◀)



Figure 4 : *Acantholytoceras thomeli* sp. nov. : moulage du spécimen non répertorié, coll. Couillet, Zone à *Gerhardtia sartousiana*, sommet de la Sous-Zone à *Gerhardtia provincialis*/base de la Sous-Zone à *Hemihoplites feraudianus*, Angles (A.H.P.) X 1 (trait vertical = 1 cm).

côtes simples et de côtes tuberculées à cheval sur des fines côtes jusqu'à une hauteur de tour de 20 mm (D = 60 mm). Puis à partir de cette hauteur de tour toute trace de tuberculation disparaît et l'ornementation se compose alors uniquement de fines costules rétroverses, non tuberculées, entre lesquelles s'observe la présence assez régulière de costules sensiblement plus fortes. En revanche la var.

pseudo-audouli montre une ornementation présentant des similitudes avec les tours internes de *A. thomeli* sp. nov., mais outre l'état incomplet du spécimen, la croissance de la hauteur du tour est plus lente. A ces divergences ornementales s'ajoutent les incertitudes concernant le niveau stratigraphique des spécimens-types décrits par Thomel (1965) qui proviendraient d'un même niveau du Barrémien inférieur. Mais, en 1990, Thomel repositionne l'espèce dans la partie inférieure du Barrémien supérieur, dans la Zone à *Silesites seranonis*, Horizon à *Barrancyloceras barremense*, sensiblement équivalent à l'Horizon à *Gassendiceras alpinum*. Des formes affines au taxon *tenuicostatum* ont été signalées sous *Acantholytoceras* SPATH, 1923, mais jamais figurées, dans la Zone à *Heinzia sayni*, Horizon à *Camereiceras limentinus* (Vermeulen, 2002, p. 47) et dans la Zone à *Hemihoplites feraudianus* (Vermeulen, 2005, p. 154, fig. 82). Enfin, les éléments suturaux des formes décrites par Thomel (1965) ne sont pas connus.

Acantholytoceras subcircularis (AVRAM, 2002) est fondé sur du matériel très fragmentaire, collecté dans les environs de Svinitza (SW Roumanie) dans la partie inférieure du Barrémien supérieur, « en dessous les niveaux à *Imerites* et *Eristavia* » (Avram, 2002, p. 259). L'espèce montre un nombre de costules intercalaires plus important (5-9) que chez *A. thomeli* sp. nov. mais reste difficilement caractérisable à la vue de son état très fragmentaire. La présence de cette même espèce dans le Barrémien inférieur de Roumanie, fondée sur du matériel également fragmentaire (Avram, 2002, pl. 1, fig. 3), difficilement déterminable spécifiquement [? = *A. longispinum* (UHLIG, 1883)], ne peut être retenue avec certitude.

Acantholytoceras granidariu (AVRAM, 2002) du « Bédoulien inférieur » du bassin de la Dambovicioara (Roumanie) repose sur un spécimen très incomplet constitué de la fin du phragmocône et du début de la loge d'habitation, les tours internes étant inconnus. Bien que l'ornementation présente quelques similitudes avec celle de *Acantholytoceras thomeli* sp. nov. l'espèce roumaine ne peut être valablement comparé à ce dernier taxon vu son état très incomplet. A noter qu'un spécimen d'*Acantholytoceras* sp., représenté par une loge d'habitation, a été collecté dans l'Aptien inférieur, Zone à *Deshayesites forbesi*, du site de la Combe Lambert, voisin de la coupe stratotypique d'Angles. Il diffère de l'holotype de l'espèce roumaine et de *A. thomeli* sp. nov. par des côtes intercalaires plus fortes et une section plus comprimée en largeur mais qui pourrait résulter d'une faible compression *post mortem* (fig. 5A).

Répartition stratigraphique et géographique

Acantholytoceras thomeli sp. nov. n'est connu avec certitude que dans la Zone à *Gerhardtia sartousiana*, Sous-Zone à *Hemihoplites feraudianus*, mais l'espèce pourrait être déjà présente au sommet de la Sous-Zone à *Gerhardtia provincialis*. Des données encore incomplètes montreraient que l'espèce pourrait également être présente à la base de la Zone à *Imerites Giraudi*.

Conclusion

Le genre *Acantholytoceras* SPATH, 1923, est un élément relativement rare des faunes d'ammonites du Crétacé inférieur, présent du Barrémien inférieur à l'Aptien supérieur. D'après les données actuelles, il apparaîtrait donc dans le Barrémien inférieur, dans la Zone à *Kotetishvilia nicklesi* (Vermeulen, 2005, p. 163) ou au sommet de la Zone à *Avramidiscus kiliani* (Vermeulen, 2006, p. 168) et il trouverait son origine dans « les grandes formes » du genre *Lytocrioceras* SPATH, 1924 (Vermeulen 2005, p. 163) comme *Lytocrioceras vocontienne* EBBO *et al.*, 1999. Même si le contenu spécifique du genre *Lytocrioceras* n'est connu que partiellement (Delanoy & Poupon, 1992, p. 374 ; Ebbo *et al.*, 1999), l'hypothèse émise par Vermeulen est plausible.

Par ailleurs, Vermeulen (2005, p. 163) a considéré que le genre *Rugacrioceras* VERMEULEN, 2007, constitué de petite formes acriocératiques, à la ligne de suture montrant un lobe latéral bifide, serait également issu de *Lytocrioceras* mais, cette fois, des formes de petite taille représentées dans la lignée encore incomplètement connue, *L. jauberti* (ASTIER, 1851)-*L. verdoni* EBBO *et al.*, 1999. Cette position renforcerait donc l'hypothèse d'un dimorphisme morpho-dimensionnel, probablement d'origine sexuelle, au sein du genre *Lytocrioceras* (Delanoy & Poupon, 1992, p. 374 ; Delanoy *et al.*, 1995, p. 541; Ebbo *et al.*, 1999, p. 7) et entre les genres *Acantholytoceras* et *Rugacrioceras* (Delanoy, 1992, p.137 ; Delanoy *et al.*, 1995, p. 541).

Le genre *Epacrioceras* EGOIAN, 1974 (espèce type : *E. rarum* EGOIAN, 1974), considéré par Vermeulen (2006, p. 151) comme un synonyme d'*Acriceras* HYATT, 1900, puis comme un genre proche

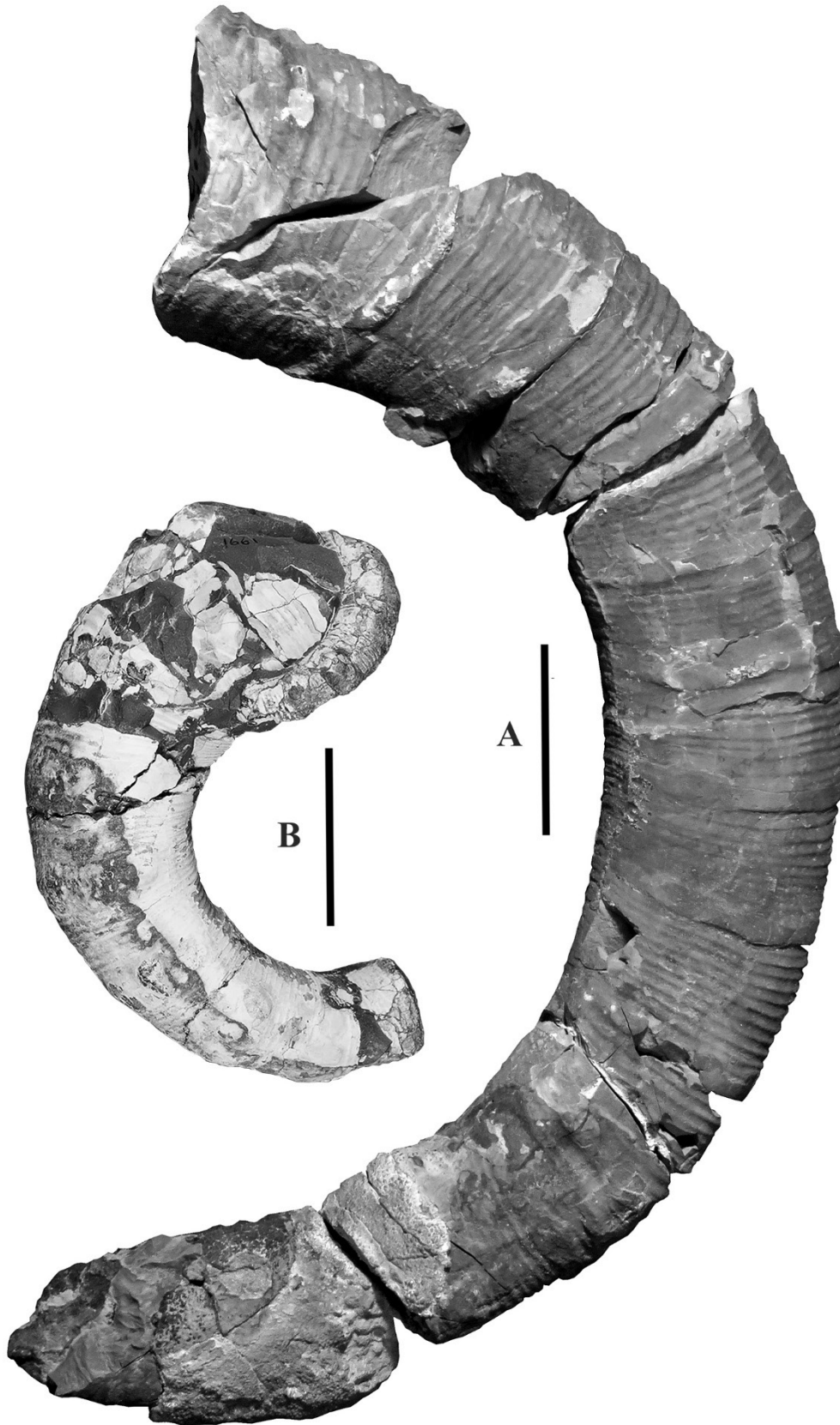


Figure 5 : A : *Acantholytoceras* aff. *granidarui* AVRAM, 2002, Aptien inférieur, Zone à *Deshayesites forbesi*, La Combe Lambert, Angles (A.H.P.). X 0.62. B : *Pseudocrioceras stentor* ANDERSON, 1938, holotype CASG 66476.04, Zone à *Shasticrioceras poniente*, Shasta County, Californie, X 0,55 (trait vertical = 5 cm) (photo : California Academy of Sciences - CAS Fossil DataBase ; <https://researcharchive.calacademy.org/research/izg/fossil/index.asp>)(trait vertical = 5 cm).

de *Rugacrioceras* (Vermeulen & Bulot, 2007, p. 105) à cause de son lobe latéral bifide, pourrait également être considéré comme la possible forme microconche des *Acantholytoceras* (= *Pseudocrioceratites* EGOIAN, 1969) de l'Aptien supérieur du Caucase. Dans cette hypothèse *Epacrioceras* serait alors à considérer comme un synonyme majeur de *Rugacrioceras*, l'évolution des formes du Barrémien vers les formes de l'Aptien supérieur se traduisant par la perte de la tuberculation sur la hampe et le retour de la crosse.

Evidemment, la rareté des ammonites des genres *Acantholytoceras* et *Epacrioceras* dans les dépôts de l'Aptien supérieur caucasien rendent cette possibilité très hypothétique. Enfin, l'intégration de l'*Acriceras zulu* KLINGER & KENNEDY, 1992, dans le genre *Epacrioceras* par Vermeulen & Bulot (2007, p. 105) ne peut être retenue car fondée sur une interprétation erronée de la ligne de suture de l'espèce sud-africaine par ces auteurs.

Remerciements — Nous remercions Joëlle Defay et Olivier Gerriet (Museum d'Histoire naturelle de Nice) ainsi que Grégoire Bournaud (Peipin) et les membres du Centre d'Etudes Méditerranéennes.

Références bibliographiques

ARKELL W.J., KUMMEL B. & WRIGHT C.W. (1957) - Mesozoic Ammonoidea. In: MOORE R.C., ed., Treatise on Invertebrate Paleontology. Part L, Mollusca 4, Cephalopoda, Ammonoidea. *The Geological Society of America & The University of Kansas Press* : p. 80-437.

AVRAM E. (2002) - The taxonomic position and biostratigraphic value of the genus *Pseudocrioceratites* EGOIAN, 1969 (Lytoceratina, Lower Cretaceous). *Abhandlungen der Geologischen Bundesanstalt*, 57 : p. 257-264.

BERT D., BERSAC S., DELANOY G. & CANUT L. (2013) - Palaeontology, taxonomic revision and variability of some species of the genus *Gassendiceras* BERT *et al.*, 2006 (Ammonitina, Upper Barremian) from southeastern France. *Acta Geologica Polonica*, 63(3) : p. 355-397.

DELANOY G. (1992) - Les ammonites du Barrémien supérieur de Saint-Laurent de l'Escarene (Alpes-Maritimes, sud-est de la France). *Annales du Museum d'Histoire naturelle de Nice*, IX : 148 p.

DELANOY G. (1995) - Les zones à Feraudianus, Giraudi et Sarasini du Barrémien supérieur de la région stratotypique d'Angles - Barrême - Castellane (Sud-Est de la France). *Géologie Alpine, Mémoire Hors Série*, 20 : p. 279-319.

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). *Annales du Museum d'Histoire naturelle de Nice*, 12 : 270 p.

DELANOY G. & POUPON A. (1992) - Sur le genre *Lytocrioceras* SPATH, 1924 (Ammonoidea, Ancyloceratina). *Geobios*, 25(3) : p. 367-382.

DELANOY G., ROPOLO P., MAGNIN A., AUTRAN G., POUPON A. & GONNET R. (1995) - Sur le dimorphisme chez les Ancyloceratina (Ammonoidea) du Crétacé inférieur. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, 321, Série IIA : p. 537-543.

DRUSHCHITS V.V. (1960) - Ammonity (Ammonites). In: DRUSHCHITS V.V. & KUDRIAVTSEV M.P. (Eds.), Atlas nizhnemelovoi fauny severnogo Kavkaza i Kryma [Atlas of the Lower Cretaceous faunas of the northern Caucasus and the Crimea]. *Vsesoyuznyi Nauchno-Issledovatel'skii Institut Prirodnykh Gasov* : p. 249-355.

EBBO L., POUPON A., DELANOY G. & GONNET R. (1999) - Nouvelles données sur le genre *Lytocrioceras* SPATH, 1924 dans le Barrémien inférieur du Sud-Est de la France. *Annales du Museum d'Histoire naturelle de Nice*, 14 : p. 1-25.

EGOIAN V.L. (1969) - Ammonites of the Clansayes horizon from Western Caucasus. *Trudy Krasnodarskogo Filiala VNNII*, 19 : p. 126-317.

KLEIN J., BUSNARDO R., COMPANY M., DELANOY G., KAKABADZE M., REBOULET S., ROPOLO P., VAŠÍČEK Z. & VERMEULEN J. (2007) - Fossilium Catalogus I: Animalia pars 144. Lower Cretaceous Ammonites III: Bochianitoidea, Protancyloceratoidea, Ancyloceratoidea, Ptychoceratoidea. *Backhuys Publishers* : 381 p.

KOKOSZYŃSKA B. (1949) - Stratigraphy of the Lower Cretaceous in the northern Flysch Carpathians. *Prace Państwowego Instytutu Geologicznego*, 6 : 99 p.

MURPHY M.A. (1975) - Paleontology and stratigraphy of the lower Chickabally mudstone (Barremian-Aptian) in the Ono Quadrangle, northern California. *University of California Publications in Geological Sciences*, 113 : 52 p.

RODIGHERO A. (1919) - Il sistema Cretaceo del Veneto occidentale compreso fra l'Adige e il Piave con speciale riguardo al Neocomiano dei Setti Comuni. *Palaeontografia Italica*, 25 : p. 70-125.

ROPOLO P. & SALOMON M. (1992) - Evolution du déroulement - Passage du stade criocératique au stade subaspinocératique ou protacriocératique - chez certaines populations d'ammonites hétéromorphes de l'Hauterivien moyen (zones à *Nodosoplicatum* et à *Sayni*). *Géologie Méditerranéenne*, 19(3) : p. 189-227.

SPATH L.F. (1923) - A monograph of the Ammonoidea of the Gault (1923-1943), part I. *Palaeontographical Society* : p. 1-72.

THOMEL G. (1965) - Contribution à la connaissance des céphalopodes crétacés du sud-est de la France. Note sur les ammonites déroulées du Crétacé inférieur vocontien. *Mémoires de la Société géologique de France (nouvelle série)*, 101 : 80 p.

THOMEL G. (1990) - Les couches de passage de l'Hauterivien au Barrémien dans le Vallon de Valbonette à Barrême. IGCP-Project 262, Tethyan Cretaceous Correlation, Lower Cretaceous Cephalopod Team Digne : 4 p.

UHLIG V. (1883) - Die Cephalopodenfauna der Wernsdorfer Schichten. *Denkschriften der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, Wien, mathematisch-naturwissenschaftliche Classe*, 46 : p. 127-290(1-166).

VAŠÍČEK Z. (1973) - Über einige von V. UHLIG (1883) beschriebene Unterkreide-Ammoniten. *Sborník Geologických věd. Paleontologie*, 15 : p. 49-74.

VAŠÍČEK Z. (1978) - Biostratigraphie des Mesozoikums der Silesischen Einheit in Nordost- Mähren. *Sborník vědeckých prací Vysoké školy báňské v Ostravě. Řada hornicko-geologická*, 24(1) : p. 1-28.

VAŠÍČEK Z. (1990) - Unterkreide-Ammoniten aus neu abgeteuften Schächten im Gebiet von Frenštát-Trojanovice (Äussere Karpaten, Silesische Einheit, ČSFR). *Acta Musei Moraviae Scientiae Naturales*, 75 : p. 95-116.

VAŠÍČEK Z. (2009) - To the present state of knowledge of Barremian-Aptian ammonites from the Godula Facies of Silesian Unit in the Moravskoslezské Beskydy Mts. (Outer Western Carpathians, Czech Republic). *Acta Musei Beskidensis*, 1 : p. 59-78.

VERMEULEN J. (2000) - Nouvelles données sur les répartitions stratigraphiques, les évolutions et les classifications de trois familles d'ammonites du Crétacé inférieur. *Géologie Alpine*, 75 : p. 123-132.

VERMEULEN J. (2002) - Etude stratigraphique et paléontologique de la famille des Pulchellidae (Ammonoidea, Ammonitina, Endemocerataceae). *Géologie Alpine, Mémoire Hors Série*, 42 : 333 p.

VERMEULEN J. (2004) - Vers une nouvelle classification à fondement phylogénétique des ammonites hétéromorphes du Crétacé inférieur méditerranéen. Le cas des Crioceratitidae GILL, 1871, nom. correct. WRIGHT, 1952, des Emericeratidae fam. nov. et des Acrioceratidae fam. nov. (Ancylocerataceae Gill, 1871). *Riviera Scientifique*, 88 : p. 69-92.

VERMEULEN J. (2005) - Boundaries, ammonite fauna and main subdivisions of the stratotype of the Barremian. *Géologie Alpine, série spéciale « colloques et excursions »*, 7 : p. 147-173.

VERMEULEN J. (2006) - Nouvelle classification à fondement phylogénétique des ammonites hétéromorphes du Crétacé inférieur. *Annales du Museum d'Histoire naturelle de Nice*, 21 : p. 137-178.

VERMEULEN J. & BULOT L. (2007) - Données nouvelles sur la classification phylogénétique des ammonites du Crétacé inférieur. *Annales du Museum d'Histoire naturelle de Nice*, 22 : p. 101-112.

WRIGHT C.W., CALLOMON J.H. & HOWARTH M.K. (1996) - Cretaceous Ammonoidea. Treatise on Invertebrate Paleontology. Part L, Mollusca 4 Revised. *The Geological Society of America & The University of Kansas* : xx + 362 p.