Disponible en ligne sur www.sciencedirect.com
ScienceDirect
Annales de Paléontologie 96 (2010) 13–23
ANNALES DE PALÉONTOLOGIE
www.em-consulte.com

Notes

Nouvelles données sur le genre *Imerites* Rouchadzé, 1933 (Ammonitida, Ancyloceratina) ; réponses et précisions apportées au travail de Bert, Delanoy et Canut, 2009

New data on the genus Imerites Rouchadzé, 1933 (Ammonitida, Ancyloceratina) answer and precisions are brought to the work of Bert, Delanoy and Canut, 2009

Jean Vermeulen [a,*], Patrick Lepinay [b]

[a] *Grand rue, 04330 Barrême, France*
[b] *1577, avenue de Maurin, Les Pins B 12, 34070 Montpellier, France*

Reçu le 12 août 2009 ; accepté le 29 janvier 2010
Disponible sur Internet le 11 mars 2010

Résumé

Ce travail est essentiellement une réponse à celui de Bert, Delanoy et Canut, sur le genre *Imerites* Rouchadzé et nous apportons aussi quelques précisions complémentaires à la connaissance de ce genre. Une réponse est donnée à la mise en cause de l'un des auteurs (J.V.) du présent travail, à propos de l'origine du genre *Imerites* Rouchadzé et quelques références bibliographiques importantes, non citées dans le travail de 2009, sont précisées et replacées dans leur contexte. Les caractéristiques du stade ornemental « Pseudoshasticrioceras » ne permettent pas d'affirmer sa présence lors du développement ontogénétique des espèces du genre *Imerites* Rouchadzé. L'espèce-type du genre *Imerites* Rouchadzé est précisée par l'application des articles du code C.I.N.Z. La validité taxinomique de l'espèce *Imerites cristatus* (Orbigny) est confirmée ; sa variabilité morphologique est précisée par la distinction de quatre morphotypes référentiels, Cristatus, Giraudi, Favrei et Raricostatum. Conséquemment, l'hypothèse d'un dimorphisme morphodimensionnel dans les populations du genre *Imerites* Rouchadzé est rejetée. Une nouvelle espèce, *Imerites stepha-*

* Auteur correspondant.
Adresse e-mail : jeanvermeulen@dbmail.com (J. Vermeulen).

0753-3969/$ – see front matter © 2010 Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.
doi:10.1016/j.annpal.2010.01.003

niae sp. nov., ancêtre potentiel des espèces cogénériques de la Zone à *Imerites giraudi*, est décrite.
© 2010 Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

Mots clés : Ammonitida ; Ancyloceratina ; Hemihoplitidae ; Heteroceratidae ; Crétacé inférieur ; Barrémien supérieur ; Sud-est de la France

Abstract

This work is mainly an answer to the work of Bert, Delanoy and Canut, on the genus *Imerites* Rouchadzé, and we add also some points to the knowledge of this genus. An answer is given for the implication of one of the authors (J.V.) of this present work, about the origin of the genus *Imerites* Rouchadzé, and some significant bibliographic references, not named in the 2009 work, are specified and placed in their context. The characteristics of the ornamental stage "Pseudoshasticrioceras" mainly defined by an oval and compressed section of the whorls and by regular ventrolateral clavi, well marked, which frame the venter in a typical way (Bert et al., p. 181), don't allow to affirm the presence of this stage during the ontogeny of all species of the genus *Imerites* Rouchadzé, contrary to what Bert, Delanoy and Canut (p. 30, 31) wrote. The type-species of the genus *Imerites* Rouchadzé is made clear by the application of the rules of the I.C.Z.N. code. The article 23, with the paragraph 23.1 of the I.C.Z.N. code, imply the senior synonymy of *Imerites cristatus* (Orbigny) on *Imerites giraudi* (Kilian), even if the Kilian's species is still the type species of the genus *Imerites* Rouchadzé. The taxinomical validity of the species *Imerites cristatus* (Orbigny) is confirmed. Its morphological variability is clarified by the distinction of four referential morphotypes, Cristatus, Giraudi, Favrei and Raricostatum. Consequently, the assumption of a shape-dimensional dimorphism into the populations of the genus *Imerites* Rouchadzé is rejected, awaiting irrefutable proof. A new species, *Imerites stephaniae* sp. nov., is described. It was collected in the *Gerhardtia sartousiana* Zone, in the uppermost part of the *Gerhardtia provincialis* Subzone, and it is a probable ancestor of the cogeneric species of the *Imerites giraudi* Zone.
© 2010 Elsevier Masson SAS. All rights reserved.

Keywords: Ammonitida; Ancyloceratina; Hemihoplitidae; Heteroceratidae; Lower Cretaceous; Upper Barremian; Southeast France

1. Introduction

Dans une note récente sur le genre *Imerites* Rouchadzé, 1933, Bert et al. (2009) ont prétendu que l'un des auteurs du présent travail (J.V.) s'est approprié des idées originales, en ayant omis de citer des travaux antérieurs qui les proposaient.

Dans la même note, Bert et al. (2009) ont également proposé :

- pour *Imerites dichotomum* Eristavi, 1955 :
  - l'existence d'un stade ontogénétique « Pseudoshasticrioceras »,
  - un dimorphisme morphodimensionnel avec des microconques à enroulement tripartite ;
- pour le genre *Imerites* Rouchadzé, 1933 :
  - une origine à partir du genre *Pseudoshasticrioceras* Delanoy, 1999,
  - le statut *nomen dubium* pour l'espèce *Imerites cristatus* (Orbigny, 1842).

L'analyse du travail de ces auteurs, ainsi que nos récoltes personnelles, nous permettent d'avancer des hypothèses différentes.

En réponse au travail de Bert et al. (2009), nos propos porteront sur les points suivants :

- les références bibliographiques ;
- la compréhension du stade ornemental Pseudoshasticrioceras ;
- l'espèce-type du genre *Imerites* Rouchadzé, 1933 et les règles du code C.I.N.Z. ;
- la validité taxinomique de *Imerites cristatus* (Orbigny, 1842) et sa variabilité morphologique ;
- la description de *Imerites stephaniae* sp. nov., ancêtre potentiel des espèces cogénériques de la Zone à *Imerites giraudi*.

Lorsque cela sera nécessaire, nous utiliserons des citations suffisamment longues, afin de rendre nos précisions bien claires.

2. Les références bibliographiques

Des références bibliographiques imprécises mettent en cause la paternité de certaines idées et amènent quelques réponses et précisions.

2.1. Travaux sur les Heteroceratidae Spath, 1922

Parmi les nombreux auteurs qui ont, il y a plus ou moins longtemps, classé le genre *Imerites* Rouchadzé, 1933 dans les Heteroceratidae Spath, 1922, Bert et al. (2009 : p. 22) n'ont pas cité, entre autres, Kakabadzé (1989) et Delanoy (1990, 1992, 1998).

Il faudra attendre l'année 2006 pour que Bert et al. (2006 : p. 223) envisagent la possibilité d'un classement du genre *Imerites* Rouchadzé, 1933 dans les Hemihoplitidae Spath, 1922 : « Le genre *Imerites* Rouchadzé, 1933 pourrait s'inscrire dans cette sous-famille », les Gassendiceratinae, « mais les liens avec les *Pseudoshasticrioceras* Delanoy, 1998, dont ils pourraient dériver, restent encore à démonter ».

2.2. Les travaux de Kilian (1910) et de Sarkar (1955)

Bert et al. (2009 : p. 23) ont affirmé, « Plus récemment, Vermeulen (1999) a repris pour son compte et sans les citer, les idées originales de Kilian (1907–1913), puis Sarkar (1955) d'une origine des *Imerites* parmi les Hemihoplitidae ».

Les recherches bibliographiques menées par l'un de nous (J.V.) à la suite de ces remarques nous permettent de clarifier les points sur lesquels elles sont basées :

- pour Kilian (1910 : p. 272, traduction) ; « ce groupe de formes », celui de *Ancyloceras* (*Crioceras*) *heberti*, « a une certaine ressemblance avec *Heteroceras giraudi* Kil » ; supposer que Kilian ait eu une idée originale « d'une origine des *Imerites* parmi les Hemihoplitidae (Bert et al., 2009 : p. 23) » est fantaisiste. En effet, cette famille a été créée 14 ans après le travail de Kilian et le genre *Imerites* Rouchadzé, 1933 a été créé 23 ans après ce même travail ;
- pour Sarkar (1955 : p. 149) ; si cet auteur a classé le genre *Escragnolleites* Sarkar, 1954 dans les Hemihoplitidae Spath, 1924, il faut préciser que Sarkar à classé *Escragnolleites cristatus* dans une famille des Hemihoplitidae de conception typologique qui n'a plus grand chose de relationnel, avec celle des Hemihoplitidae de conception phylogénétique, telle qu'elle est conçue et utilisée aujourd'hui. En effet, dans cette famille, Sarkar a classé les genres *Balearites* Sarkar, 1954 et *Pseudothurmannia* Spath, 1923, classés aujourd'hui (Vermeulen, 2004, 2006)

dans la famille des Crioceratitidae Gill, 1871, avec les genres *Matheronites* Renngarten, 1926, synonyme mineur de *Hemihoplites* Spath, 1924 et *Escragnolleites* Sarkar, 1954.

Pour la famille des Hemihoplitidae Spath, 1924, les descriptions de cet auteur concernent, sans compter les variétés, 13 espèces de la famille des Crioceratitidae Gill, 1871 et seulement trois espèces classées aujourd'hui dans la famille des Hemihoplitidae Spath, 1924. Nous précisons également que le type parahoplitidien, et non hémihoplitidien, rapporté à la famille des Parahoplitidae Spath, 1922 (Sarkar, 1955 : p. 149), n'est considéré qu'à partir d'un lobe latéral trifide, caractère non typique d'une seule famille et commun, en particulier, à tous les Ancyloceratina, dans une compréhension phylogénétique.

Enfin, nous ajoutons que Sarkar n'a pas classé le genre *Imerites* Rouchadzé, 1933 dans les Hemihoplitidae Spath, 1924, ni envisagé sa synonymie avec le genre *Escragnolleites* Sarkar, 1954, bien qu'il ait eu connaissance du travail de l'auteur géorgien (Sarkar, 1955 : p. 168).

Nous revendiquons donc d'avoir été les premiers (Vermeulen, 2000, 2001, 2003, 2005, 2006 ; Vermeulen et Lazarin, 2007) à proposer un classement du genre *Imerites* Rouchadzé, 1933 dans la famille de conception phylogénétique des Hemihoplitidae Spath, 1924, malgré des interprétations contraires, hésitantes ou affirmées (Delanoy, 1998 : p. 184 ; Kotetishvili et al., 2005 : p. 370 ; Bert et al., 2006 : p. 223 ; Company *in* Klein et al., 2007 : p. 172, note infrapaginale), ainsi que d'avoir proposé un schéma phylogénétique de cette famille, pouvant être amélioré (Vermeulen, 2000, 2005), dans lequel est positionné le genre *Imerites* Rouchadzé, 1933.

2.3. Les travaux de Vermeulen

Dans leurs conclusions, Bert et al., 2009 (p. 34) affirment sans référence bibliographique, « La présence d'un stade juvénile turriculé n'est pas un argument suffisant pour justifier un classement du genre *Imerites* Rouchadzé, 1933 dans la famille des Heteroceratidae Spath, 1924 ».

Comme précision, et à titre de comparaison, nous reproduisons les propos de l'un d'entre-nous (Vermeulen, 2006), « Le genre *Imerites* Rouchadzé, 1933 est resté longtemps classé dans la famille des Heteroceratidae Spath, 1922 à cause de l'enroulement hélicoïdal de ses tours juvéniles. Ce caractère qui apparaît à des moments divers chez les Heteroceratidae, les Ancyloceratidae, les Hemihoplitidae et les Acrioceratidae, ne peut plus être considéré comme un critère de classification exclusif des Heteroceratidae ». Nous pensons que la non-référence à ce travail (Vermeulen, 2006 : p. 159) est regrettable.

3. La compréhension du stade ornemental « Pseudoshasticrioceras »

Dans la description de *Imerites dichotomum* (Eristavi, 1955), Bert et al., 2009 (p. 31) décrivent un stade ontogénétique qualifié de « Pseudoshasticrioceras » et dérivé de la description d'un stade ontogénétique « Camereiceras »/« Pseudoshasticrioceras » (Bert et al., 2006 : p. 181) caractérisé par « une section très caractéristique ovalaire comprimée à base plus large et flancs convergents vers le ventre assez étroit. Les côtes sont moins différenciées et plus mousses qu'au stade précédent », le stade « Barremense » à côtes principales trituberculées . . ., « ainsi les tubercules périombilicaux sont moins forts et peuvent manquer et les tubercules latéraux sont très affaiblis, voire absents. Au contraire, les tubercules périventraux sont très bien marqués, réguliers, très claviformes et leur ensemble encadre le ventre de manière très caractéristique ».

La section transversale des tours de la coquille de *Imerites dichotomum*, et des autres espèces du genre *Imerites*, est beaucoup moins ovalaire et également beaucoup moins comprimée et élevée que celle des *Pseudoshasticrioceras*, à hauteurs de tour comparables.

Une autre différence très importante est que les tubercules latéroventraux des *Pseudoshasticrioceras*, très claviformes, allongés longitudinalement, sont considérés comme très caractéristiques du stade du même nom ; ils n'ont rien à voir avec ceux, le plus souvent subépineux à noduleux (Bert et al., 2009 : p. 30, 31) de *Imerites dichotomum*.

Ces différences importantes nous permettent d'affirmer que le stade ontogénétique « Pseudoshasticrioceras » n'est pas représenté chez les *Imerites*.

4. L'espèce-type du genre *Imerites* Rouchadzé, 1933 et les règles du code C.I.N.Z.

Delanoy *in* Gauthier et al., 2006 (p. 139) propose *Imerites cristatus* (Orbigny, 1842) comme espèce-type du genre *Imerites* Rouchadzé, 1933. Associé à Bert et Canut (Bert et al., 2009 : p. 24, 33), il propose *Imerites giraudi* Kilian, 1888 comme espèce-type de ce genre, conséquemment à la considération du statut *nomen dubium* de *Imerites cristatus* (Orbigny, 1842).

Lors de la création du sous-genre *Imerites*, Rouchadzé, 1933 (p. 256) désigne « *H. giraudi* Kil » comme espèce-type du taxon qu'il vient de créer. *Imerites giraudi* Kilian, 1888 est donc l'espèce-type du genre *Imerites* Rouchadzé, 1933 *nom. transl.* d'après l'article 61, paragraphe 61.2., sous-paragraphe 61.2.2 du code de la Commission Internationale de Nomenclature Zoologique, ou code C.I.N.Z.

Un changement de nom de cette espèce-type n'est pas possible car l'article n° 61, paragraphe 61.1.3. du même code ne permet pas d'accepter *Imerites cristatus* (Orbigny, 1842) comme espèce-type du genre *Imerites* Rouchadzé, 1933 ainsi que Delanoy (*in* Gauthier et al., 2006 : p. 139) l'a proposé.

Dans la conception polytypique de l'espèce *Imerites giraudi* Kilian, 1888, l'article 23, paragraphe 23.1 du code C.I.N.Z. implique que *Imerites cristatus* (Orbigny, 1842) est un synonyme majeur de *Imerites giraudi* (Kilian, 1888), même si l'espèce de Kilian reste l'espèce-type du genre *Imerites* Rouchadzé, 1933.

5. La validité taxinomique de *Imerites cristatus* et sa variabilité morphologique

Bert et al., 2009 (p. 32) proposent que *Imerites cristatus* (Orbigny, 1842) soit placée en *nomen dubium* et ne soit plus utilisée. Les données obtenues par l'étude des travaux antérieurs, ainsi que par nos propres récoltes, ne nous permettent pas d'accepter ces propositions.

5.1. Les spécimens originaux

Les fragments de *Imerites cristatus* (Orbigny, 1842) conservés dans la collection d'Orbigny, au Muséum d'histoire naturelle de Paris appartiennent à des spécimens différents et ils excluent donc le statut monotypique de cette espèce, contrairement à ce qui est affirmé par Bert et al., 2009 (p. 32). Ces spécimens ont une forme et une ornementation concordantes avec la description et la figuration originales (Orbigny, 1842). Il n'y a donc aucune contradiction dans le travail original et l'identité de cette espèce est confirmée par la récolte de plusieurs spécimens, bien plus complets, récoltés par Delanoy, 1997 (pl. 45, fig. 1, 2, 8, 17, 19, 20, 29, 34) et par nous (Vermeulen et Lepinay, ce travail). La disparition du spécimen complet figuré par d'Orbigny n'invalide pas cette espèce

et un néotype sera désigné, après invalidation des syntypes restants qui sont trop fragmentaires pour permettre le choix d'un lectotype.

5.2. *La variabilité intraspécifique de la population à Imerites cristatus*

Les spécimens de la population à *Imerites cristatus* que nous avons récoltés et ceux classés par Delanoy, 1997 (pl. 45) comme *Imerites giraudi* Kilian, 1888 transiant giraudi, montrent une variabilité très importante, principalement en ce qui concerne la robustesse des individus, l'enroulement des tours, la costulation et la tuberculation.

Les spécimens récoltés, et ceux figurés, nous permettent de distinguer, en fonction de l'enroulement des tours, quatre morphotypes principaux qui sont désignés par des noms d'espèces utilisés précédemment par les auteurs :

- le morphotype Cristatus, dont le turricône, de très petite taille, est suivi par des tours bien déroulés et à enroulement plan-spiralé subcirculaire (Fig. 1 et 2) ;
- le morphotype Giraudi, à turricône bien développé, suivi par des tours sub-tangents et à enroulement plan-spiralé subcirculaire (Fig. 3 et 4) ;
- le morphotype Favrei, à turricône allongé, et souvent de grande taille, auquel fait suite un tour sub-triangulaire, épousant plus ou moins la forme du turricône et dont la partie la plus droite peut représenter une ébauche de hampe (Fig. 5 et 6) ;
- le morphotype Raricostatum, à turricône bien développé, suivi par un enroulement tripartite avec spire plan-spiralée, hampe, coude et rétroversum. Le nombre de spécimens connus exprimant ce morphotype est extrêmement réduit, deux seulement, et ils ne sont pas positionnés au banc près. Cette grande rareté ne permet donc pas d'invoquer un dimorphisme morphodimensionnel d'origine sexuelle, d'autant plus que la taille de ces spécimens est très proche de celle des spécimens à enroulements non tripartites. La fibulation résiduelle ou absente des côtes chez le morphotype Raricostatum implique son classement dans l'espèce *Imerites cristatus* (Orbigny, 1842).

Les spécimens de morphologie intermédiaire entre ces différents morphotypes existent mais ils sont peu nombreux.

6. Description de *Imerites stephaniae* sp. nov.

Famille HEMIHOPLITIDAE Spath, 1924
Genre ***Imerites*** Rouchadzé, 1933

Espèce-type: *Imerites giraudi* (Kilian, 1888), *Heteroceras giraudi* n. sp. *in* Kilian (1888 : p. 435, pl. 3, fig. 4a, b, 5), synonyme mineur de *Imerites cristatus* (Orbigny, 1842).

Diagnose : la conception phylogénétique du genre *Imerites* Rouchadzé, 1933 implique l'établissement d'une nouvelle diagnose ; genre constitué d'espèces dont la taille moyenne est peu élevée et dont les coquilles ont une morphologie très variable. La section transversale des tours est plus haute que large. Les tours juvéniles acquièrent, au cours de l'évolution, un enroulement hélicoïdal et le turricône ainsi constitué peut être, en regard de la taille moyenne des spécimens, très petit à très gros. Les tours suivants sont plan-spiralés, jointifs ou non et le déroulement peut s'accentuer et induire l'apparition de coquilles tripartites. Les côtes, le plus souvent simples, peuvent être différenciées en côtes principales, trituberculées ou bituberculées et en côtes secondaires tuberculées ou non. Les côtes fibulées ne sont jamais très nombreuses. Toutes

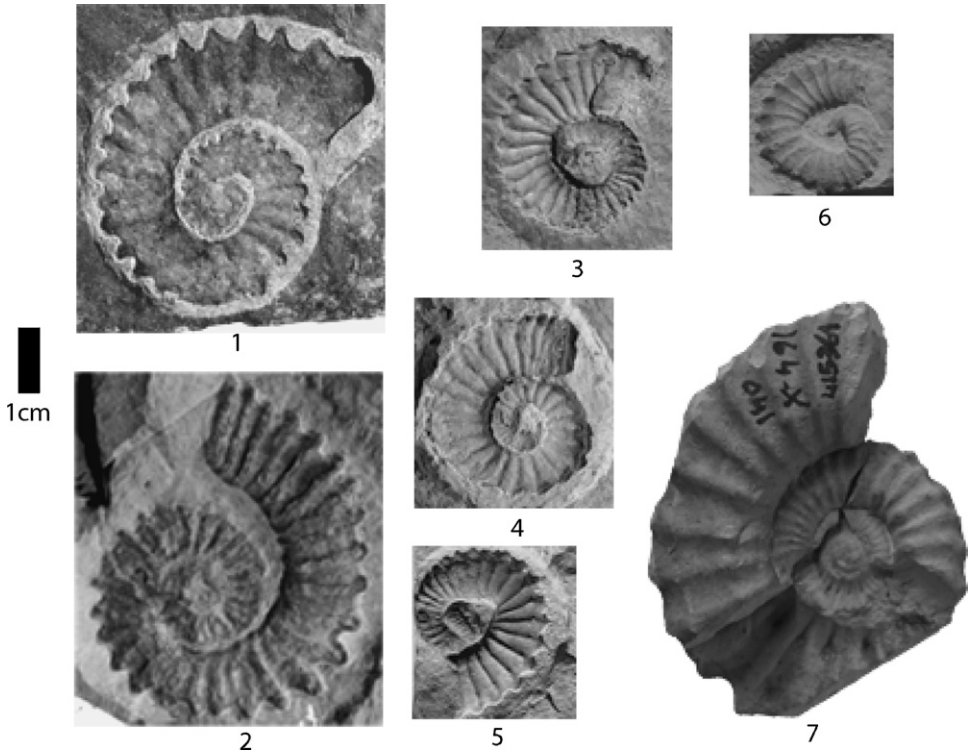

Planche 1. **Fig. 1.** *Imerites cristatus* (Orbigny, 1842), morphotype Cristatus, sp. n° PL 1613, coll. Lepinay, Zone à *Imerites cristatus* (ex *giraudi*), banc n° 112, coupe n° 051, région ouest de Serres, Hautes-Alpes. **Fig. 2.** *Imerites cristatus* (Orbigny, 1842), morphotype Cristatus, sp. n° PL 1614, coll. Lepinay, Zone à *Imerites cristatus* (ex *giraudi*), banc n° 112, coupe n° 051, région ouest de Serres, Hautes-Alpes. **Fig. 3.** *Imerites cristatus* (Orbigny, 1842), morphotype Giraudi, sp. n° PL 1608, coll. Lepinay, Zone à *Imerites cristatus* (ex *giraudi*), banc n° 112, coupe n° 051, région ouest de Serres, Hautes-Alpes. **Fig. 4.** *Imerites cristatus* (Orbigny, 1842), morphotype Giraudi, sp. n° PL 1609, coll. Lepinay, Zone à *Imerites cristatus* (ex *giraudi*), banc n° 112, coupe n° 051, région ouest de Serres, Hautes-Alpes. **Fig. 5.** *Imerites cristatus* (Orbigny, 1842), morphotype Favrei, sp. n° PL 1650, coll. Lepinay, Zone à *Imerites cristatus* (ex *giraudi*), banc n° 112, coupe n° 051, région ouest de Serres, Hautes-Alpes. **Fig. 6.** *Imerites cristatus* (Orbigny, 1842), morphotype Favrei, sp. n° PL 1651, coll. Lepinay, Zone à *Imerites cristatus* (ex *giraudi*), banc n° 112, coupe n° 051, région ouest de Serres, Hautes-Alpes. **Fig. 7.** *Imerites stephaniae* sp. nov., sp. n° 415361, holotype, coll. Vermeulen, Zone à *Gerhardtia sartousiana*, sommet de la Sous-Zone à *Gerhardtia provincialis*, stratotype du Barrémien, Angles, Alpes de Haute-Provence, SE de la France.

Fig. 1. *Imerites cristatus (Orbigny, 1842), morphotype Cristatus, sp. no. PL 1613, coll. Lepinay, Imerites cristatus Zone (ex giraudi), bed no. 112, section no. 051, west of Serres, Hautes-Alpes.* **Fig. 2.** *Imerites cristatus (Orbigny, 1842), morphotype Cristatus, sp. no. PL 1614, coll. Lepinay, Imerites cristatus Zone (ex giraudi), bed no. 112, section no. 051, west of Serres, Hautes-Alpes.* **Fig. 3.** *Imerites cristatus (Orbigny, 1842), morphotype Giraudi, sp. no. PL 1608, coll. Lepinay, Imerites cristatus Zone (ex giraudi), bed no. 112, section no. 051, west of Serres, Hautes-Alpes.* **Fig. 4.** *Imerites cristatus (Orbigny, 1842), morphotype Giraudi, sp. no. PL 1609, coll. Lepinay, Imerites cristatus Zone (ex giraudi), bed no. 112, section no. 051, west of Serres, Hautes-Alpes.* **Fig. 5.** *Imerites cristatus (Orbigny, 1842), morphotype Favrei, sp. no. PL 1650, coll. Lepinay, Imerites cristatus Zone (ex giraudi), bed no. 112, section no. 051, west of Serres, Hautes-Alpes.* **Fig. 6.** *Imerites cristatus (Orbigny, 1842), morphotype Favrei, sp. no. PL 1651, coll. Lepinay, Imerites cristatus Zone (ex giraudi), bed no. 112, section no. 051, west of Serres, Hautes-Alpes.* **Fig. 7.** *Imerites stephaniae sp. nov., sp. no. 415361, holotype, coll. Vermeulen, Gerhardtia sartousiana Zone, top of the Gerhardtia provincialis subzone, Barremian stratotype, Angles, Alpes de Haute-Provence, SE of France.*

les côtes sont très élevées sur la région latéroventrale et les bords du ventre qu'elles traversent en s'atténuant. Au stade adulte tardif, elles deviennent atuberculées et elles passent le ventre sans s'atténuer.

L'ombilic est toujours très ouvert et la paroi périombilicale est convexe et abrupte près du dos ; elle se raccorde progressivement au reste des flancs.

La ligne de suture a un lobe ventral échancré par une selle ventrale assez haute et étroite, un lobe latéral trifide et une première selle latérale bifide, légèrement dissymétrique.

Répartition stratigraphique : les espèces connues du genre *Imerites* Rouchadzé, 1933 se répartissent du sommet de la Zone à *Gerhardtia sartousiana*, Sous-Zone à *Hemihoplites feraudianus*, à la partie inférieure de la Zone à *Imerites cristatus*, ex Zone à *Imerites giraudi*. Remarque : la séparation des espèces *Imerites dichotomum* et *Imerites cristatus* (*giraudi*) implique une très légère translation vers le haut de la base de la Zone à *Imerites cristatus*, a moins que l'ex Zone à *Imerites giraudi* soit remplacée par une Zone à *Imerites dichotomum*.

Origine : une population qui représente probablement l'espèce primitive du genre *Imerites* Rouchadzé, 1933 est présente dans la partie inférieure de la Zone à *Gerhardtia sartousiana* ; son étude est en cours.

Remarque : sur le plan taxinomique, la filiation directe, sans cladogenèse, entre *Pseudoshasticrioceras autrani* et *Imerites dichotomum*, ainsi que l'ont proposé Bert et al., 2009 (p. 34), si elle était réelle, impliquerait une synonymie majeure du genre *Imerites* Rouchadzé, 1933 sur le genre *Pseudoshasticrioceras* Delanoy, 1999.

Contenu spécifique : dans le genre *Imerites* Rouchadzé, 1933 sont classées les espèces *Imerites stephaniae* sp. nov., *Imerites dichotomum* Eristavi, 1955 et *Imerites cristatus* (Orbigny, 1842). *Imerites raricostatus* Kakabadzé, 1975, dont la position stratigraphique manque de précision, représente un cas de déroulement extrême dans lequel la partie plan-spiralée est très réduite et la hampe est longue ; son statut spécifique reste à confirmer.

Imerites stephaniae sp. nov. (Fig. 7).

Holotype : le spécimen n° 415361 de la collection Vermeulen, récolté dans le banc n° 164/041 du stratotype du Barrémien.

Dénomination : cette espèce est dédiée à Stéphanie Vermeulen de Draguignan, Var, qui a souvent aidé son père (J.V.) sur le terrain et a découvert des spécimens très intéressants.

Localité type : zone à *Gerhardtia sartousiana*, Sous-Zone à *Gerhardtia provincialis*, stratotype du Barrémien, Angles, Alpes de haute-Provence.

Strate-type : banc n° 164-2, zone à *Gerhardtia sartousiana*, Sous-Zone à *Gerhardtia provincialis*, stratotype du Barrémien.

Matériel étudié : l'holotype n° 415361.

Dimensions :

N° : 415361. D : 50,4. H : 19,4. L : 13,4. O : 19,3. N : 11. 100 L/H : 69,1. 100 O/H : 99,5.

Diagnose : espèce très évolute à section transversale des tours plus haute que large. La croissance en hauteur des tours est peu élevée et ils se recouvrent au niveau des tubercules latéraux qui se positionnent très haut sur les flancs. Les côtes, traversent le ventre atténuées ; elles ont une direction radiale sur la plus grande partie de la coquille entre les tubercules périombilicaux et les tubercules latéraux et, entre ces tubercules, les flancs sont sub-aplatis. Les tours juvéniles sont ornés de côtes simples et fines portant des renflements périombilicaux. Au stade ontogénétique suivant, les côtes sont toujours fines, un peu espacées et des côtes intercalaires, longues ou courtes, sont présentes. Les côtes principales sont trituberculées et les tubercules sont petits et épineux. Un stade à côtes principales et à côtes intercalaires, vigoureuses et espacées, suit le précédent ; les côtes principales trituberculées sont à peine plus vigoureuses que les côtes interca-

laires. Les tubercules périombilicaux sont élevés et épineux ; les tubercules latéraux sont petits et épineux et les tubercules latéroventraux sont élevés et épineux. Les côtes intercalaires ne portent que des tubercules latéroventraux bien exprimés. Le stade suivant se caractérise par des côtes trituberculées, très vigoureuses et espacées, qui portent des tubercules peu élevés. Les tubercules périombilicaux et latéraux sont petits et épineux et les tubercules latéroventraux sont allongés dans le sens longitudinal. Au dernier stade ontogénétique connu, qui correspond à une partie du stade adulte, les côtes ont une direction très faiblement proverse ; elles sont très élevées et un peu moins espacées qu'au stade précédent et leur tuberculation disparaît progressivement.

La paroi périombilicale est convexe, très inclinée et abrupte près de la suture ombilicale. La ligne de suture n'est pas connue.

Description : holotype n° 415361 ; spécimens fragmentaire, très évolute, à section transversale des tours plus haute que large. La croissance en hauteur des tours est peu élevée et, entre les tubercules périombilicaux et les tubercules latéraux, les flancs sont sub-aplatis. Les tours se recouvrent au niveau des tubercules latéraux qui se positionnent très haut sur les flancs.

Cinq stades ontogénétiques sont distinguables.

Le premier stade, qui correspond à la partie la plus jeune visible, est orné de côtes simples, fines et espacées régulièrement et qui portent des renflements périombilicaux. Les tubercules latéraux et latéroventraux, s'ils sont présents, ne sont pas observables.

Le deuxième stade s'étend sur environ un demi-tour de spire ; les côtes sont fines, un peu espacées, de direction radiale et s'expriment en côtes principales et en côtes intercalaires. Les côtes principales sont trituberculées et les tubercules sont petits et épineux. Les côtes intercalaires, longues ou courtes, ne portent pas de tubercules périombilicaux, mais ils peuvent être remplacés, lorsque la côte est longue, par un léger renflement costal. La fin de ce stade est marquée par une côte bifurquée, à partir du tubercule périombilical et la côte secondaire située en avant est bouclée.

Au troisième stade, la costulation se différencie en côtes principales et en côtes intercalaires, toutes vigoureuses et très espacées. Les côtes principales trituberculées sont à peine plus vigoureuses que les côtes intercalaires. Les tubercules périombilicaux sont élevés et épineux et les tubercules latéraux sont petits et épineux. Les tubercules latéroventraux sont élevés et subépineux ; quelques-uns sont pincés dans une direction oblique par rapport à la direction longitudinale, mais il semble que ce caractère soit dû à la compression *post-mortem* du spécimen. Les côtes intercalaires ne portent que des tubercules latéroventraux bien exprimés. Toutes les côtes ont une direction, radiale à faiblement rétroverse sur la paroi périombilicale, radiale entre les tubercules périombilicaux et latéraux et faiblement proverse entre les tubercules latéraux et latéroventraux ; elles traversent le ventre en s'atténuant.

Le quatrième stade se caractérise par des côtes trituberculées, très vigoureuses et espacées, qui portent des tubercules peu élevés. Leurs directions sont similaires à celles des côtes du stade précédent. Les tubercules périombilicaux et latéraux sont petits et épineux et les tubercules latéroventraux sont claviformes. Les côtes traversent le ventre, très larges et très atténuées, en décrivant un très faible sinus proverse.

Le cinquième stade ontogénétique connu correspond à une partie du stade adulte. Les côtes ont une direction radiale de la suture ombilicale aux tubercules périombilicaux puis faiblement proverse ; elles sont très élevées et un peu moins espacées qu'au stade précédent et leur tuberculation disparaît progressivement. Elles traversent le ventre en décrivant un faible sinus proverse.

La paroi périombilicale est convexe, très inclinée et abrupte près de la suture ombilicale.

La ligne de suture n'est pas étudiable.

Affinités et différences : *Imerites stephaniae* sp. nov. se rapproche des autres espèces du genre *Imerites* Rouchadzé, 1933 par ses tours évolutes, par ses nombreuses côtes simples, élevées et

espacées et par ses tubercules, sub-épineux à noduleux, qui tendent à disparaître au stade adulte ; elle en diffère par l'absence du turricône juvénile, par ses tours faiblement recouvrants et par ses côtes différenciées, sur une partie des tours, en côtes principales et en côtes intercalaires.

La position stratigraphique de *Imerites stephaniae* sp. nov. est tout à fait favorable pour invoquer une parenté avec les espèces cogénériques de la Zone à *Imerites cristatus* (ex *giraudi*). D'autre part, elle possède une section des tours, une costulation et une tuberculation plus proches de ces *Imerites*, en particulier de l'espèce-type du genre, que *Pseudoshasticrioceras autrani* (Delanoy, 1999).

7. Conclusions

Les références bibliographiques précises permettent de mieux comprendre les propos des auteurs. Avant d'invoquer un manque de ces dernières, il convient de s'assurer qu'elles sont justifiées et de ne pas en avoir oublié.

Les règles référentielles du code C.I.N.Z. doivent être appliquées avec rigueur afin que les différents taxa soient bien définis et bien classés.

Il est évident que les espèces primitives du genre *Imerites* Rouchadzé, 1933 ne possédaient pas de turricône juvénile, *Imerites stephaniae* sp. nov. en est un témoin. L'apparition de cet enroulement turriculé juvénile est le résultat d'une innovation précoce, tout à fait comparable à celles qui se manifestent, pendant le Barrémien supérieur, chez les Heteroceratidae, les Acrioceratidae et les Ancyloceratidae.

Références

Bert, D., Delanoy, G., Bersac, S., 2006. Descriptions de représentants nouveaux ou peu connus de la famille des Hemihoplitidae Spath, 1924 (Barrémien supérieur, sud-est de la France) : conséquences taxinomiques et phylétiques. Annales du Muséum d'Histoire Naturelle de Nice 21, 179–253.

Bert, D., Delanoy, G., Canut, L., 2009. L'origine des Imerites Rouchadze, 1933 : résultat d'une innovation chez les Gassendiceratinae Bert, Delanoy et Bersac, 2006 (Ammonoidea, Ancyloceratina). Annales de Paléontologie 95, 21–35.

Delanoy, G., 1990. *Camereiceras* nov. gen. (Ammonoidea Ancyloceratina) du Barrémien supérieur du Sud-Est de la France. Geobios 23, 71–93.

Delanoy, G., 1992. Les Ammonites du Barrémien supérieur de Saint-Laurent-de-l'Escarène (Alpes-Maritimes Sud-Est de la France). Annales du Muséum d'Histoire Naturelle de Nice 9, 1–148.

Delanoy, G., 1998. Biostratigraphie des faunes d'Ammonites à la limite Barrémien-Aptien dans la région d'Angles-Barrême-Castellane. Étude particulière de la famille des Heteroceratina Spath 1922 (Ancyloceratina, Ammonoidea). Annales du Muséum d'Histoire Naturelle de Nice 1997 12, 1–270.

Gauthier, H. avec la collaboration de Busnardo. In: Combémorel, R., Delanoy, G., Fischer, J.-C., Guérin-Franiatte, F., Joly, B., Kennedy, W.J., Sornay, J., Tintant, H. (Eds.), 2006. Révision critique de la Paléontologie Française d'Alcide d'Orbigny, Vol. IV, Céphalopodes Crétacés, sous la direction de J.C. Fischer. Backhuys Publisher, Leiden.

Kakabadzé, M.V., 1989. The Barremian Biostratigraphical Subdivisions of Georgia (USSR) and comparison with some Western Mediterranean Region. Cretaceous of the Western Tethys. 3rd International Cretaceous Symposium, Tübingen, 1987, Stuttgart, p.551–560.

Kilian, W., 1888. Description géologique de la Montagne de Lure. Bibliothèque École des Hautes Etudes, Section Sciences Naturelles, 34, 2, 1–459. G. Masson éditeur. Paris.

Kilian, W., 1910. Unterkreide (Paleocretacicum), I. Allgemeines über Cretacicum. Lethaea Geognostica, 1–398.

Klein, J., Busnardo, R., Company, M., Delanoy, G., Kakabadze, M., Reboulet, S., et al., 2007. Fossilium Catalogus, I: Animalia, 144, Lower Cretaceous Ammonites III, Bochianitoidea, Protancyloceratoidea, Ancyloceratoidea Ptychoceratoidea. Backhuys Publishers, Leiden.

Kotetishvili, E.V., Kvantaliani, I.V., Kakabadzé, M.V., Tsirekidzé, L.R., 2005. Atlas of Early Cretaceous Fauna of Georgia. Georgian Academy of Sciences. In: A Djanelidzé Geological Institute Proceedings, (N.S.) 120, Tbilissi, pp. 1–788.

Orbigny, A.d', 1842. Paléontologie française, Terrains Crétacés I. Céphalopodes. Masson éditeur, Paris (pp. 557–662).

Rouchadzé, J., 1933. Les Ammonites aptiennes de la Géorgie Occidentale, 3. Bulletin de l'Institut Géologique de Géorgie I (pp. 165–273).

Sarkar, S., 1955. Révision des Ammonites déroulées du Crétacé inférieur du Sud-Est de la France. Mémoire de la Société géologique de France (N.S.) 72, 1–176.

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, 123–132.

Vermeulen, J., 2001. Nouvelles données sur l'origine, l'évolution et la classification des Hemihoplitidae Spath, 1924 (Ammonoidea, Ancyloceratacea). Annales du Muséum d'Histoire Naturelle de Nice 15, 91–101.

Vermeulen, J., 2003. Ammonites nouvelles ou peu connues du Barrémien méditerranéen. Annales du Muséum d'Histoire Naturelle de Nice 18, 57–109.

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 Emericiceratidae fam. nov. et des Acrioceratidae fam. nov. (Ancyloceratacea Gill, 1871). Riviéra Scientifique 88, 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, Grenoble, 147–173.

Vermeulen, J., 2006. Nouvelle classification à fondement phylogénétique des ammonites hétéromorphes du Crétacé inférieur. Annales du Muséum d'Histoire Naturelle de Nice 21, 137–178.

Vermeulen, J., Lazarin, P., 2007. Nouvelles données sur les Ancyloceratoidea Gill, 1871 (Ancyloceratina Wiedmann, 1966 emend Vermeulen, 2005) du Barrémien supérieur et de l'Aptien inférieur. Annales du Muséum d'Histoire Naturelle de Nice 21, 27–86.