

Biodiversité et biogéographie chez les Cavoliniidae (Mollusca, Gastropoda, Opisthobranchia, Euthecosomata). Régions faunistiques marines

Jeannine RAMPAL

Laboratoire de Biologie animale (Plancton), Université de Provence,
F-13331 Marseille cedex 3 (France)
bioplank@newsup.univ-mrs.fr

Rampal J. 2002. — Biodiversité et biogéographie chez les Cavoliniidae (Mollusca, Gastropoda, Opisthobranchia, Euthecosomata). Régions faunistiques marines. *Zoosystema* 24 (2) : 209-258.

RÉSUMÉ

Plusieurs Cavoliniidae nouveaux pour la science sont décrits ici : *Cavolinia gibboides* n. sp. (groupe *gibbosa*), *Diacria gracilis* n. sp. (groupe *trispinosa*), *Creseis conica falciformis* n. ssp., *Creseis virgula frontieri* n. ssp., *Cavolinia longicostata* n. sp., *Cavolinia pachysoma* n. sp., *Cavolinia labiata robusta* n. ssp. (groupe *inflexa*), *Clio convexa cyphosa* n. ssp. (groupe *pyramidata*) et *Diacria trispinosa heterocolorata* n. ssp., les cinq derniers provenant de sédiments récents. Le rang spécifique est attribué à plusieurs sous-espèces : *Cuvierina urceolaris* (Mörch, 1850) (synonyme *Cuvierina columnella urceolaris*), *Cuvierina columnella* (Rang, 1827) (synonyme *Cuvierina columnella columnella*), *Cavolinia plana* (Meisenheimer, 1905) (synonyme *Cavolinia gibbosa plana*), *Cavolinia flava* (d'Orbigny, 1836) (synonyme *Cavolinia gibbosa flava*), *Cavolinia gibbosa* (d'Orbigny, 1836) (synonyme *Cavolinia gibbosa gibbosa*), *Cavolinia labiata* (d'Orbigny, 1836) (synonyme *Cavolinia inflexa labiata*). *Cuvierina columnella* forma *atlantica* est redécrit et nommé *Cuvierina spoeli* n. sp. Du point de vue structural, le mode le plus répandu est la variation clinale, mais on observe aussi des isolats géographiques, notamment en Méditerranée, en mer Rouge et dans le canal de Mozambique. Le problème des phénotypes originels est posé sur la base des caractéristiques des spécimens actuels et parfois de leurs ancêtres fossiles. La biogéographie de ces différents taxons permet, d'une part, de scinder les Cavoliniidae de l'Indo-Pacifique en deux entités, celle de l'Indo-Pacifique occidentale et celle du Pacifique oriental ; d'autre part, en raison de certaines similitudes faunistiques entre l'Atlantique et le Pacifique oriental, de confirmer les relations qui existaient entre ces deux océans jusqu'au Pliocène, avant l'émergence de l'isthme de Panama. La Méditerranée et la mer Rouge sont des appendices des océans Atlantique et Indien, caractérisées par la présence d'endémiques et de relictives téthysiennes, mais aussi de phénotypes originaux ou d'espèces biologiques. Malgré leur proximité et leur relation artificielle récente, ces deux mers ont des composantes faunistiques différentes : on n'a pas encore observé de migration lesepicienne chez les Euthecosomata.

MOTS CLÉS

Mollusca,
Gastropoda,
Cavoliniidae,
phénotype originel,
paléontologie,
biodiversité,
biogéographie,
paléogéographie,
régions faunistiques marines,
nouvelles espèces,
nouvelles sous-espèces.

ABSTRACT

Biodiversity and biogeography of Cavoliniidae (Mollusca, Gastropoda, Opisthobranchia, Euthecosomata). Marine faunistic Regions.

Several Cavoliniidae new to science are described: *Cavolinia gibboides* n. sp. (*gibbosa* group), *Diacria gracilis* n. sp. (*trispinosa* group), *Creseis conica falci-formis* n. ssp., *Creseis virgula frontieri* n. ssp., *Cavolinia longicostata* n. sp., *Cavolinia pachysoma* n. sp., *Cavolinia labiata robusta* n. ssp. (*inflexa* group), *Clio convexa cyphosa* n. ssp. (*pyramidata* group) and *Diacria trispinosa heterocolorata* n. ssp., the last five collected in recent sediments. Several subspecies take the species level: *Cuvierina urceolaris* (Mörch, 1905) (synonym *Cuvierina columnella urceolaris*), *Cuvierina columnella* (Rang, 1827) (synonym *Cuvierina columnella columnella*), *Cavolinia plana* (Meisenheimer, 1905) (synonym *Cavolinia gibbosa plana*), *Cavolinia flava* (d'Orbigny, 1836) (synonym *Cavolinia gibbosa flava*), *Cavolinia gibbosa* (d'Orbigny, 1836) (synonym *Cavolinia gibbosa gibbosa*), *Cavolinia labiata* (d'Orbigny, 1836) (synonym *Cavolinia inflexa labiata*). *Cuvierina columnella* forma *atlantica* is redescribed and renamed *Cuvierina spoeli* n. sp. At the structural level, the most widespread is the clinal variation, but geographically isolated species are also recorded for example in the Mediterranean, the Red Sea and the Mozambique Channel. The problem of the primary phenotypes is evaluated on the basis of the characters of the recent species and sometimes of their fossil ancestors. The distribution of the different taxa induces to split the Indo-Pacific Cavoliniidae in two entities: the western Indo-Pacific and the eastern Pacific ones, and to point out some faunistic similarities between the Atlantic Ocean and the eastern Pacific Ocean confirming that relations existed between those two oceans until the Pliocene, before the emergence of the Isthmus of Panama. The Mediterranean and the Red seas are appendices of the Atlantic and Indian oceans but they both represent entities characterized by endemic species and Tethysian relicts along with original forms or biological species. Despite their proximity, and the recent artificial connections, the Mediterranean and the Red seas have different faunistic characteristics: no lessepsian migration has been recorded for Euthecosomata.

KEY WORDS

Mollusca,
Gastropoda,
Cavoliniidae,
primary phenotype,
paleontology,
biodiversity,
biogeography,
paleogeography,
marine faunistic regions,
new species,
new subspecies.

INTRODUCTION

Les mollusques appartenant à la famille des Cavoliniidae sont des Gastropoda Opisthobranchia holoplanctoniques à coquille calcaire droite ou légèrement incurvée dorsalement. Ils appartiennent à l'ordre des Thecosomata Blainville, 1824 et au sous-ordre des Euthecosomata Meisenheimer, 1905. Les Euthecosomata comprennent aussi des formes spiralées, les Limacinidae. Le deuxième sous-ordre, les Pseudothecosomata, comprend aussi des formes spiralées à coquille calcaire, les Peraclididae, et des formes droites avec ou sans pseudoconque gélatineuse, les Cymbuliidae et les Desmopteridae.

Les Euthecosomata sont apparus vers la fin du Paléocène avec le genre spiralé *Limacina* Bosc, 1817, encore présent actuellement, et certaines formes droites toutes fossiles aujourd'hui. Les genres actuels de Cavoliniidae sont apparus entre l'Éocène inférieur (formes coniques) et le Miocène supérieur (formes comprimées dorso-ventralement). Certains existaient donc avant la mise en place définitive de certaines aires marines (Rampal 1996). En effet, c'est entre le Miocène inférieur et supérieur que les océans Indien et Atlantique s'acheminent progressivement vers leur conformation actuelle. Les océans Pacifique et Atlantique communiquaient au niveau de l'isthme de Panama jusqu'au Pliocène (il y a environ 3,5-2,5 Ma), permettant ainsi des

échanges faunistiques entre ces deux océans (Coates *et al.* 1992 ; Jackson 1992 ; Jackson *et al.* 1993). La mer Rouge septentrionale était encore en relation avec la Méditerranée (Paratéthys) dont elle représentait une baie. La fermeture entre ces deux mers a été plus ou moins définitive au Miocène moyen (avec quelques brèves relations plus tardives au niveau de la région de Suez). L'édification de l'isthme de Suez séparant ces deux mers se fait aussitôt après l'effondrement de la mer Rouge actuelle et son ouverture sur l'océan Indien par le détroit de Bab el Mandeb (Klausevitz 1969 ; Rögh & Steininger 1984).

La plupart des Cavoliniidae sont polytypiques et polymorphes. Il existe aussi plusieurs taxons à large répartition mondiale qui ne présentent pas de variations phénotypiques importantes, ce qui va à l'encontre de la théorie du non-cosmopolitisme des organismes marins soutenue par Brodsky (1965). En fait, il est vraisemblable que ces entités monomorphes regroupent un ensemble d'espèces biologiques qui obéissent à des caractéristiques hydrologiques plus strictes.

Une étude à l'échelle mondiale nous avait montré l'individualité des faunes indo-pacifique occidentale, pacifique orientale et atlantique et conduit à modifier le rang de plusieurs entités systématiques (Rampal 1975, 1985). De nouvelles observations nous autorisent maintenant à les élever au rang spécifique et à déterminer ainsi de nouveaux groupes d'espèces. Cette étude concerne un certain nombre de Cavoliniidae. D'autres Euthecosomata ou Pseudothecosomata ont été cités pour illustrer la biodiversité et individualiser les différentes régions faunistiques marines. Pour l'analyse des formes actuelles, nous ferons parfois appel à la paléontologie des espèces et à la paléogéographie des aires marines.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les spécimens examinés ont été récoltés sur l'ensemble des aires marines (zones boréales et polaires exceptées), par prélèvements planctoniques et parfois par dragages ou carottages : océan Atlantique occidental et oriental, océan

Indien, canal de Mozambique, Indonésie, océan Pacifique occidental et central, Méditerranée et mer Rouge. Pour les autres aires marines, Pacifique oriental et nord notamment, nous avons utilisé les données des auteurs. Ces prélèvements proviennent de missions océanographiques effectuées essentiellement par les navires suivants : *Thor* (1910), *Dana* (1921, 1930), *Président-Théodore-Tissier* (1957-1958), *Shoyo Maru* (1959), *Thalassa* (1961, 1963, 1969, 1977), *Jean Charcot* (1966, 1979), *Magga Dan* (1966-1967), *Coriolis* (1967, 1969), *Korotneff* (1970-1971), *La Coquille* (1971) – on en trouve le détail dans Rampal (1975) – et *Marion Dufresne* (1981, 1982, 1986). D'autres missions nous ont permis de compléter nos collections.

La coquille calcaire des Cavoliniidae constitue un matériel de choix pour une analyse morphologique comparative. Nous avons utilisé des méthodes de biométrie classique (mesures effectuées au 1/100 mm au micromètre oculaire du microscope stéréoscopique Wild M5 et du microscope photonique Wild M10) et des méthodes de reconnaissance de formes avec un « Pencil follower » (exploration point par point des éléments de la coquille et mémorisation de toutes les données numériques). Les valeurs numériques ont été traitées statistiquement : test d'hypothèse et analyse factorielle des correspondances de Benzecri (1973) (présentation de graphes sur les plans factoriels les plus significatifs I et II, permettant de définir des ensembles autour de variables caractéristiques). Sauf exceptions, nous ne présentons que les conclusions de ces analyses statistiques. En ce qui concerne les nouveaux taxons, les figures représentent les holotypes. Pour la répartition géographique, nous donnons les coordonnées de tous les points de récolte pour les espèces nouvelles. Pour les autres, y compris les espèces déjà décrites dont nous modifions le rang systématique, nous présentons des cartes schématiques et les coordonnées de quelques points.

ABRÉVIATIONS

MNHN BIMM Muséum national d'Histoire naturelle, Laboratoire de Biologie des Invertébrés marins et Malacologie, Paris ; millions d'années.

Ma

TABLEAU 1. — Principales caractéristiques biométriques (minimum-maximum) de la coquille des espèces du genre *Cuvierina* Boas, 1886. Abréviations : E, étalement antéro-postérieur de la largeur maximum ; L, longueur (en mm) ; Im, largeur maximum (en mm).

| Caractéristique | <i>Cuvierina spoeli</i> n. sp. | <i>Cuvierina columnella</i> (Rang, 1827) | <i>Cuvierina urceolaris</i> (Mörch, 1850) |
|-----------------|-----------------------------------|---|--|
| L | 8,50-10,35 | 7,00-8,00 | 5,30-6,90 |
| L moyenne | 9,32 | 7,42 | 5,86 |
| Im | 2,24-2,97 | 1,84-2,20 | 2,14-2,75 |
| Im/L | 0,27-0,28 | 0,26-0,27 | 0,39-0,40 |
| E/L | 14,2 | 19,8 | 5,5 |

ÉTUDE TAXONOMIQUE ET BIOGÉOGRAPHIQUE

Ordre THECOSOMATA Blainville, 1824

Sous-Ordre EUTHECOSOMATA

Meisenheimer, 1905

Famille CAVOLINIIDAE Fischer, 1883

Genre *Cuvierina* Boas, 1886

ESPÈCE TYPE. — *Cuvierina columnella* (Rang, 1827).

ESPÈCES INCLUSES. — *Cuvierina urceolaris* (Mörch, 1850) ; *Cuvierina columnella* (Rang, 1827) ; *Cuvierina spoeli* n. sp.

À l'origine ont été décrites deux espèces : *Cuvierina columnella* (Rang, 1827) et *Cuvierina urceolaris* (Mörch, 1850), assimilées à des sous-espèces depuis plusieurs décennies (*C. columnella columnella* [Rang, 1827], *C. columnella urceolaris* [Mörch, 1850]). Les caractéristiques morphologiques et biogéographiques de ces deux taxons nous autorisent à leur redonner un rang spécifique : *Cuvierina columnella* (Rang, 1827) et *Cuvierina urceolaris* (Mörch, 1850). Nous procédons de même pour un troisième taxon infra-spécifique *Cuvierina columnella* forma *atlantica* Spoel, 1970. Ce nom n'étant pas valide car non conforme au *Code international de Nomenclature zoologique* (ICZN 1999), ce taxon ne peut être attribué à Spoel en tant qu'espèce. Nous le redécrivons et le nommons *Cuvierina spoeli* n. sp.

Nous présentons une nouvelle méthode d'analyse de la largeur maximum (Im) de la coquille. Les bords de la coquille étant presque parallèles sur une certaine longueur, la largeur maximum ne variant donc pas de façon sensible (excepté chez *C. urceolaris*, car sa coquille est très bombée),

nous évaluons la position et la longueur de l'arc de cercle (E) pour laquelle la largeur maximum est presque constante (variation ne dépassant pas quelques 1/100 mm). Ce paramètre (E), exprimé en % de la longueur totale de la coquille (L), matérialise le parallélisme des bords de la coquille. Nous avons aussi évalué la longueur moyenne qui a une forte valeur discriminante (Tableau 1). D'autres paramètres ont été mesurés, à savoir : hauteur et largeur du péristome, et largeur au niveau de la cicatrice de la coquille juvénile, mais leurs différences ne sont pas significatives. Cette étude est basée sur l'examen de plus de 350 spécimens récoltés dans les océans Atlantique, Indien, Pacifique, l'archipel indonésien, le canal de Mozambique et en Méditerranée (Fig. 1C).

Cuvierina urceolaris (Mörch, 1850)

(Fig. 1)

Cuvierina urceolaris Mörch, 1850 : 19.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — 200 spécimens (24°31'S, 38°07'E ; 07°47'S, 51°51'E ; 01°18'S, 49°21'E ; 21°08'S, 55°11'E ; 12°38'S, 45°11'E ; 12°29'S, 45°02'E ; 33°21'S, 2°40'E ; 17°15'N, 145°44'O ; 01°14'S, 169°49'E ; 01°48'S, 169°43'E ; 02°27'S, 169°38'E ; 04°00'S, 169°45'E ; 22°29'S, 166°24'E ; 00°14'S, 117°51'E).

DISTRIBUTION. — *Cuvierina urceolaris* est une espèce tropicale typiquement indo-pacifique (Fig. 1C). Nous l'avons fréquemment récolté dans le Pacifique occidental et abondamment dans les sédiments du Pacifique centre-équatorial ; il a été signalé aussi dans la partie nord-orientale de cet océan, près de San Francisco mais de façon sporadique (Tesch 1948). Dans l'océan Indien, nous l'avons récolté d'est en ouest, parfois associé à *C. spoeli* n. sp. Une étude systématique effectuée par Sakhivel (1976) sur l'ensemble de cet océan et en mer Rouge a montré que le genre *Cuvierina* y est peu

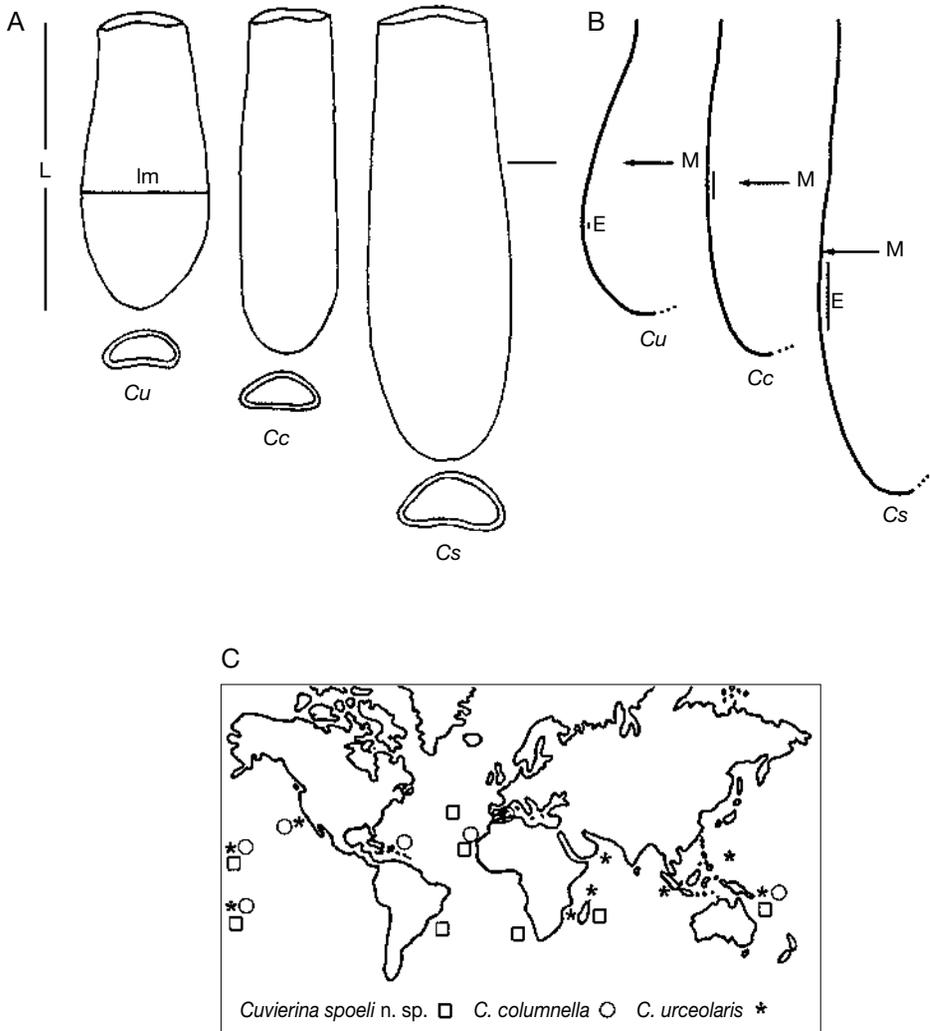


FIG. 1. — Genre *Cuvierina* Boas, 1886 : **A**, divers aspects de la coquille, vue dorsale et antérieure ; **B**, détails de la courbure ; **C**, répartition géographique. Abréviations : **Cc**, *C. columnella* (Rang, 1827) ; **Cs**, *C. spoeli* n. sp. ; **Cu**, *C. urceolaris* (Mörch, 1850) ; **E**, zone d'étalement longitudinal de la largeur maximum ; **L**, Longueur ; **lm**, largeur maximum ; **M**, milieu de la coquille. Échelle : 1 mm.

fréquent, peu abondant, sauf exceptions, et réparti de façon hétérogène. Il peut aborder l'Atlantique sud-africain à la faveur des courants.

REMARQUES

C'est le plus petit ($L = 5,30-6,90$ mm ; moyenne 5,86 mm), relativement le plus large ($lm/L = 0,39-0,40$) et le plus bombé des *Cuvierina* ($E = 5,5\%$) (Tableau 1). Parmi les spécimens examinés, ceux de l'archipel indonésien et du

Pacifique centre-équatorial sont les plus trapus. Les variations de la longueur ne semblent pas caractéristiques d'un secteur mais les spécimens les plus grands ont été observés dans le Pacifique occidental. L'arc de cercle correspondant à l'étalement de lm est postérieur au milieu de la coquille (Fig. 1B). En valeur relative, la largeur et la hauteur du péristome ainsi que la largeur au niveau de la coquille juvénile sont un peu supérieures à celles des deux autres espèces, mais les différences

TABLEAU 2. — Répartition géographique des espèces du genre *Cuvierina* Boas, 1886. Abréviations : +, observation personnelle ; ⊕, mention des auteurs.

| Secteurs | <i>Cuvierina spoeli</i> n. sp. | <i>Cuvierina columnella</i> (Rang, 1827) | <i>Cuvierina urceolaris</i> (Mörch, 1850) |
|--------------------------|-----------------------------------|---|--|
| Océan Pacifique | +⊕ | +⊕ | +⊕ |
| central | + | + | + |
| ouest | + | + | +⊕ |
| est | | ⊕ | ⊕ |
| Océan Indien | +⊕ | | +⊕ |
| ouest | + | | +⊕ |
| est | | | +⊕ |
| Mer Rouge | | | ⊕ |
| Océan Atlantique | +⊕ | +⊕ | |
| ouest | | + | |
| est | + | + | |
| sud | +⊕ | | |
| Méditerranée occidentale | + | + | |

ne sont pas significatives alors que les précédents caractères l'opposent nettement aux deux autres *Cuvierina* et permettent d'élever ce taxon au rang spécifique. Sa présence dans les mêmes stations que les espèces suivantes, sans trace d'hybridation, confirme son statut spécifique.

Cuvierina columnella (Rang, 1827)
(Fig. 1)

Cuvierina columnella Rang, 1827 : 323.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — 110 spécimens (35°59'N, 05°30'O ; 36°08'N, 00°30'O ; 36°24'N, 01°00'O ; 36°38'N, 02°00'O ; 37°48'N, 02°44'E ; 37°15'N, 02°55'E ; 17°15'N, 145°44'O ; 10°19'7"N, 58°53'4"O ; 22°22'S, 166°24'E).

DISTRIBUTION. — *Cuvierina columnella* a été considéré comme le plus typique du Pacifique oriental (Spoel 1970a). Il vit aussi dans le Pacifique central, l'Atlantique oriental (Canaries) et occidental (Guyane) et la Méditerranée occidentale (mer d'Alboran) (Fig. 1C). Dans cette mer, il a valeur d'indicateur d'eau d'influence atlantique (Rampal 1965, 1970).

REMARQUES

Cette espèce est plus grande que la précédente (L = 7-8 mm ; moyenne 7,42 mm). Elle est effilée, presque cylindrique, aux bords quasi-parallèles sur une certaine longueur (E = 19,8 %) alors que *C. urceolaris* est ventru. L'arc de cercle correspondant à l'étalement de lm se répartit de part et d'autre du milieu de la coquille alors qu'il est pos-

térieur chez *C. urceolaris*. Ces différences morphologiques nous autorisent à considérer ces deux taxons comme des espèces distinctes. Leur présence dans les mêmes stations, sans trace d'hybridation, confirme leur statut spécifique.

Cuvierina spoeli n. sp.
(Fig. 1)

Cuvierina columnella forma *atlantica* Spoel, 1970a : 120.

MATÉRIEL TYPE. — Océan Indien sud-occidental, NO *Marion Dufresne*, 21°08'S, 55°11'E, 630-710 m, holotype L = 9,88 mm, lm = 2,71 mm (MNHN BIMM) ; 2 paratypes L = 9,78 mm, L = 9,90 mm (MNHN BIMM).

MATÉRIEL EXAMINÉ. — 45 spécimens (35°59'N, 05°30'O ; 36°00'N, 00°30'O ; 36°38'N, 02°00'O ; 17°15'N, 145°44'O ; 21°08'S, 55°11'E ; 22°22'S, 166°24'E ; 16°26'N, 146°33'O).

ÉTYMOLOGIE. — Espèce dédiée à S. Van der Spoel.

DISTRIBUTION. — C'est la forme la plus fréquente de l'Atlantique. On l'observe dans cet océan, d'est en ouest, des latitudes tempérées à tropicales (Tableau 2). Mais nous l'avons récolté également en différents points de l'Indo-Pacifique : océan Indien sud-occidental, océan Pacifique occidentale et central (Fig. 1C). Il peut pénétrer en Méditerranée comme *C. columnella*.

DESCRIPTION

Ce taxon se différencie nettement de *C. urceolaris* pour les mêmes raisons que *C. columnella*. Il

TABLEAU 3. — Principales caractéristiques biométriques (minimum-maximum) et morphologiques de la coquille des espèces de *Cavolinia* Abildgaard, 1791 du groupe *gibbosa*. Abréviations : L, longueur (en mm) ; I, largeur (en mm) ; H, hauteur (en mm).

| Caractéristiques | <i>Cavolinia plana</i> (Meisenheimer, 1905) | <i>Cavolinia flava</i> (d'Orbigny, 1836) | <i>Cavolinia gibbosa</i> (d'Orbigny, 1836) | <i>Cavolinia gibboides</i> n. sp. |
|--------------------------|---|--|--|--------------------------------------|
| L | 8,0-11,5 | 8,27-10,70 | 7,06-7,77 | 5,10-6,20 |
| I | 5,70-6,95 | 5,10-6,40 | 4,8-5,20 | 3,60-4,20 |
| H | 4,0-6,10 | 4,80-5,70 | 5,0-5,20 | 3,90-4,35 |
| I/L | 0,61-0,73 | 0,56-0,60 | 0,64-0,74 | 0,67-0,70 |
| H/L | 0,45-0,57 | 0,54-0,62 | 0,67-0,73 | 0,70-0,76 |
| Nombre de côtes dorsales | 5 | 7 | > 5 à < 7 | 7 |
| Lèvre dorsale | longue oblique | longue peu oblique | courte verticale | courte verticale |
| Angle ventral (degré) | 73 | 73 | 83 | 100 |

a des affinités pour ce dernier, mais il s'en distingue par plusieurs caractères. Il est plus grand (L = 8,50-10,35 mm ; moyenne 9,32 mm). Les très grands spécimens ont été récoltés dans le Pacifique occidental (L = 9,83 mm), l'Atlantique sud (L = 10,32 mm) et l'océan Indien sud-occidental. Les bords de la coquille sont un peu divergents ; il est donc moins effilé que *C. columnella* (E = 14,2 %). L'arc de cercle correspondant à l'étalement de lm est postérieur au milieu de la coquille alors qu'il est situé au milieu chez *C. columnella*. Ainsi leurs différents paramètres se répartissent en deux classes distinctes, ce qui nous autorise à considérer ces grands spécimens comme les représentants d'une espèce nouvelle que nous dédions à S. Van der Spoel. Nous la nommons *Cuvierina spoeli* n. sp. *C. columnella* et *C. spoeli* n. sp. vivent dans les trois océans. Lorsqu'ils ont une répartition sympatrique ils ne montrent aucune trace d'hybridation ce qui confirme leur statut spécifique.

REMARQUES PALÉONTOLOGIQUES

Le genre *Cuvierina* est apparu tardivement. Il est cité depuis le Miocène moyen (Tibéri 1878 ; Benoist 1888 ; Wenz 1959-1960 ; Curry 1965 ; Janssen 1995). Il est morphologiquement très proche du genre fossile *Vaginella* Daudin, 1800 qui existait encore à cette époque et dont il dériverait (Rampal 1996). L'examen des formes fossiles traduit une diversification morphologique dès le Miocène-Pliocène, les trois espèces actuelles se profilant très tôt. Nous

retiendrons la relative stabilité des trois phénotypes depuis leur apparition vers la fin du Tertiaire. Dans le Miocène du Piémont, on trouve la forme fossile *Cuvierina paronai* (Checchia-Rispoli, 1921) alors que les ancêtres probables *Vaginella* existent encore. Cette espèce fossile a des affinités avec *Cuvierina columnella*. Dans le Pliocène du Piémont, on trouve deux autres formes fossiles, *C. inflata* (Bellardi, 1873) et *C. intermedia* (Bellardi, 1873), qui évoquent respectivement *C. urceolaris* et *C. spoeli* n. sp. Il serait intéressant de voir si *C. columnella*, qui paraît être le plus ancien, représente le phénotype originel. Nous aborderons cette hypothèse par la voie de la biologie moléculaire et de la paléontologie.

Genre *Cavolinia* Abildgaard, 1791

ESPÈCE TYPE. — *Anomia tridentata* Niebuhr, 1775.

Groupe *gibbosa*

ESPÈCES INCLUSES. — *Cavolinia plana* (Meisenheimer, 1905) ; *Cavolinia flava* (d'Orbigny, 1836) ; *Cavolinia gibbosa* (d'Orbigny, 1836) ; *Cavolinia gibboides* n. sp.

REMARQUES

Une certaine confusion existe à propos du nom donné aux différents taxons du groupe *gibbosa*. Les deux taxons atlantique et sud-atlantique *C. g. flava* (d'Orbigny, 1836) et *C. g. gibbosa* (d'Orbigny, 1836) ont été décrits sous le même nom : *C. gibbosa* (d'Orbigny, 1836) (décrit antérieurement par

Rang mais non publié). Le taxon indo-pacifique *C. g. plana* (Meisenheimer, 1905) a été décrit sous le nom de *C. flava* (d'Orbigny, 1836). Dans cette étude, nous n'abordons que le point de vue systématique et conservons le nom spécifique adopté par les auteurs jusqu'à ces dernières décennies. Depuis plusieurs décennies les trois taxons atlantique, sud-atlantique et indo-pacifique sont considérés par les auteurs comme des sous-espèces : *C. g. gibbosa*, *C. g. flava* et *C. g. plana*. Nous avançons que *C. g. gibbosa* était sur la voie de la spéciation et que *C. g. plana* représentait une semi-espèce (selon la terminologie de Mayr 1974) indo-pacifique occidentale (Rampal 1975). L'examen de nouveaux spécimens de provenances diverses nous permet d'affirmer maintenant que ces trois taxons ont atteint le niveau spécifique et qu'en Méditerranée orientale et en mer Rouge septentrionale s'est isolé *C. gibboides* n. sp.

Le nombre de côtes dorsales longitudinales établit d'emblée une discrimination entre les différentes espèces (Tableau 3). Ce critère est pris en considération dans la diagnose mais ne peut être aligné avec les autres composantes biométriques exprimées en millimètres et qui caractérisent la silhouette de la coquille. Parmi les 11 paramètres examinés sur plus de 250 spécimens, trois ont une forte valeur discriminante : la hauteur (H), la largeur (l) et la longueur (L). D'autres paramètres, dont l'angle antérieur de la face ventrale, caractéristique du groupe, et l'orientation et la longueur de la lèvre dorsale (ld), sont aussi des éléments de comparaison intéressants, mais de valeur moindre que les précédents. Ces paramètres ont été soumis à l'analyse des correspondances. Sur les plans factoriels I et II se distinguent quatre ensembles de points dont deux concentriques (Fig. 4Q). H caractérise le nuage de points de *C. gibboides* n. sp., L, celui de *C. plana*.

Cavolinia plana Meisenheimer, 1905
(Figs 2 ; 4Q, R)

Cavolinia gibbosa var. *plana* Meisenheimer, 1905 : 32.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — 87 spécimens (00°00'S, 169°57'E ; 00°35'S, 169°54'E ; 01°14'S, 169°49'E ; 01°48'S, 169°43'E ; 02°27'S, 169°38'E ; 03°13'S, 169°37'E ; 04°00'S, 169°45'E ; 04°38'S, 169°36'E ;

17°15'N, 145°44'O ; 00°14'S, 117°51'E ; 12°29'S, 45°02'E ; 12°38'S, 45°11'E ; 21°08'S, 55°11'E ; 09°41'S, 49°43'E ; 07°47'S, 51°51'E).

DISTRIBUTION. — Cette espèce est caractéristique de l'Indo-Pacifique occidental (Fig. 4R).

REMARQUES

C'est sous cette forme que l'on observe les plus grands spécimens du groupe (L = 8,0-11,5 mm) (Tableau 3). Les plus fortes moyennes se rencontrent chez les spécimens du Pacifique occidental et en Indonésie. Les plus grands spécimens ont été récoltés près des Célèbes (L = 10,21 mm) et des Îles Salomon (L = 10,87-11,5 mm). Les plus petits spécimens proviennent du Pacifique central (L = 8,0 mm). C'est la forme la plus plate (H/L = 0,45-0,57 ; 0,54 à 0,76 pour les autres espèces). Elle est relativement large (l/L = 0,61-0,73) mais ce critère n'est pas significatif puisqu'on trouve sensiblement les mêmes valeurs relatives chez *C. gibbosa* et *C. gibboides* n. sp. Ses contours sinueux et arrondis lui donnent un aspect globuleux en vue dorsale. Elle possède cinq côtes dorsales longitudinales séparées par quatre sillons (plus de cinq côtes chez les autres espèces du groupe *gibbosa*). Chez quelques rares spécimens du Pacifique occidental, on peut observer les traces de deux légères dépressions superficielles sur l'emplacement postérieur des deux sillons supplémentaires des formes atlantiques (éventuellement traces résiduelles de ces sillons) (Fig. 2K). En vue de profil, l'angle antérieur de la face ventrale est proche de 73°. La lèvre dorsale est longue (0,28 % L) et très oblique.

Cavolinia flava (d'Orbigny, 1836)
(Figs 3 ; 4Q, R)

Hyalaea flava d'Orbigny, 1836 : 97.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — 48 spécimens (00°10'N, 08°16'O ; 35°59'N, 05°30'O ; 36°08'N, 00°30'O ; 10°19'N, 58°54'O ; 14°52'N, 28°04'O ; 26°13'N, 78°48'O ; 27°17'N, 54°35'O ; 29°11'N, 14°14'O ; 33°08'N, 10°22'O ; 26°36'N, 17°27'O ; 30°50'N, 16°10'O).

DISTRIBUTION. — Cette espèce se rencontre dans l'océan Atlantique. Les rares spécimens récoltés en

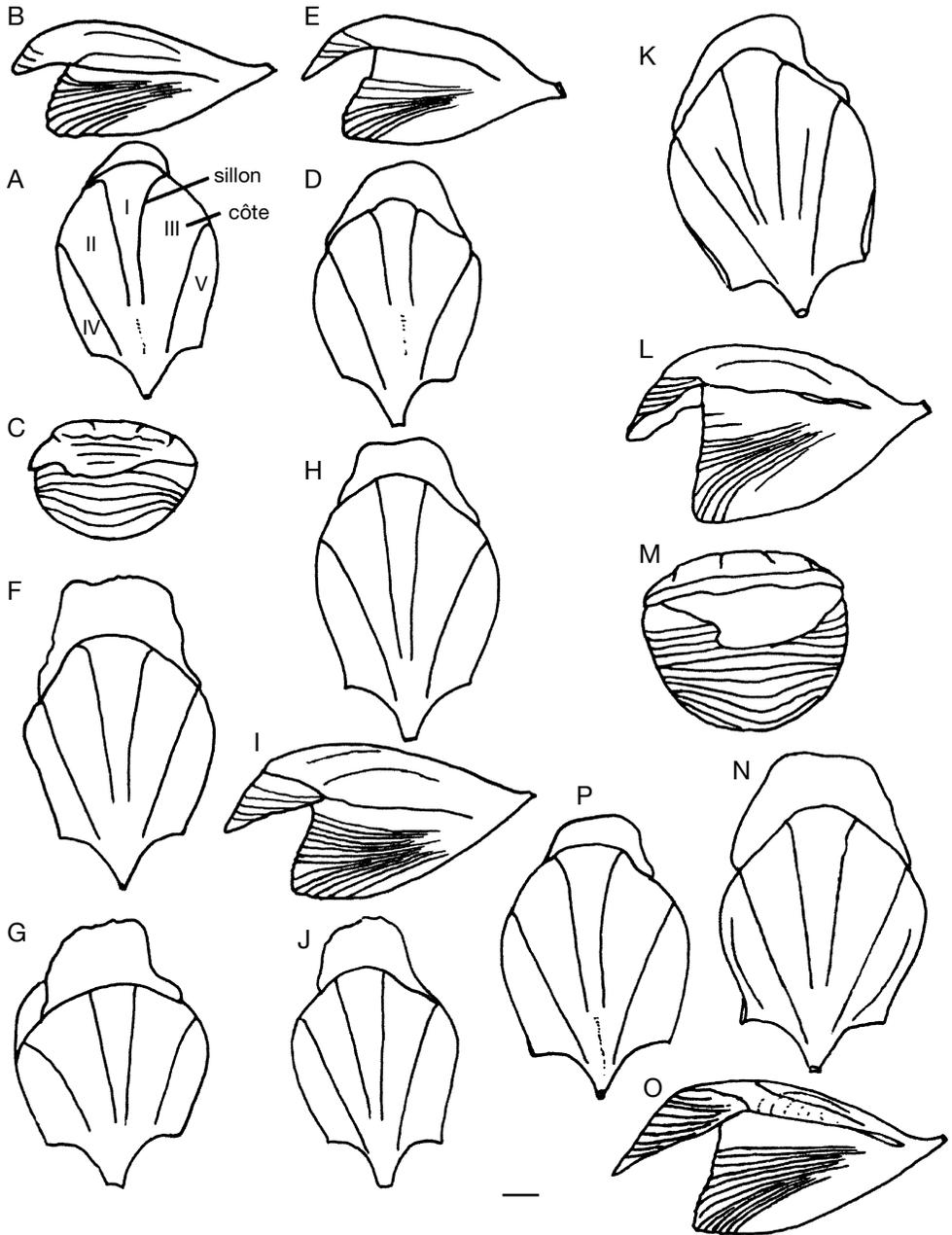


FIG. 2. — *Cavolinia plana* Meisenheimer, 1905, vue dorsale, de profil et antérieure ; A-F, Océan Indien occidental ; G-I, canal de Mozambique ; J-P, Océan Pacifique ; J, centre-équatorial ; K-P, occidental. Abréviations : I-V, côtes dorsales. Échelle : 1 mm.

Méditerranée occidentale (mer d'Alboran) et dans le détroit de Gibraltar ont valeur d'indicateur d'eau d'influence atlantique (Rampal 1965, 1970). D'après McGowan (1960), elle vit aussi, mais sporadiquement,

dans la moitié nord orientale du Pacifique (Fig. 4R). Ces deux populations, séparées depuis au moins 2,5 Ma, sont vraisemblablement reproductivement isolées.

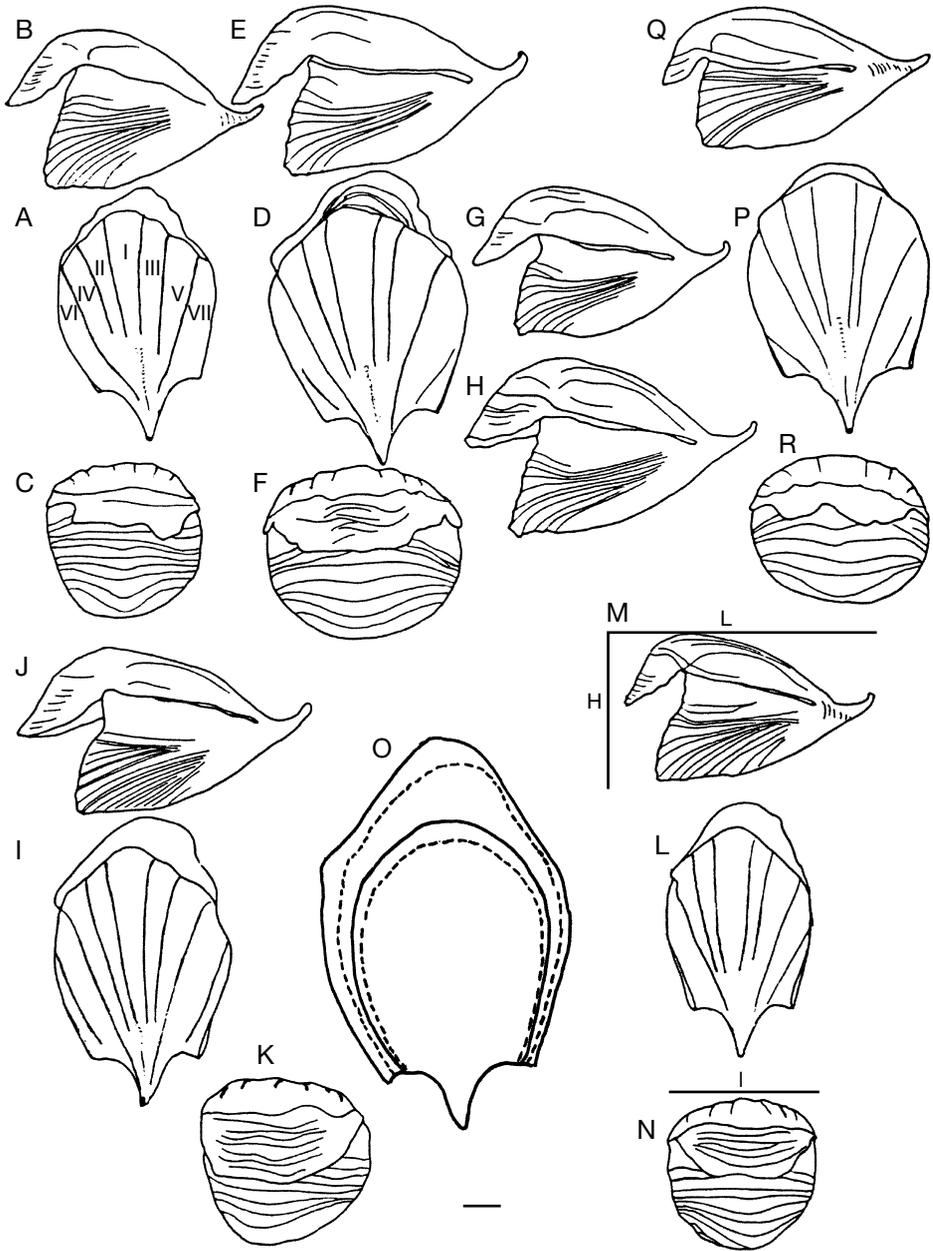


FIG. 3. — *Cavolinia flava* (d'Orbigny, 1836), vue dorsale, de profil et antérieure ; A-O, Atlantique ; A-H, oriental (des Canaries au Cap Vert) ; I-N, occidentale (Bermudes, Antilles) ; O, superposition en vue dorsale schématique des spécimens orientaux (traits pleins) et occidentaux (pointillés) ; P-R, Méditerranée occidentale (Alboran). Abréviations : I-VII, côtes dorsales ; H, hauteur ; L, longueur ; I, largeur. Échelle : 1 mm.

REMARQUES

Cette espèce est assez grande ($L = 8,27-10,70$ mm) ; cependant elle n'atteint pas les maxima de la pré-

cédente. En moyenne, les spécimens de l'Atlantique occidentale sont plus petits que ceux de l'Atlantique orientale. En vue de profil, elle est

assez haute comparativement à la précédente ($H/L = 0,54-0,62$). C'est la forme la plus étroite du groupe ($l/L = 0,56-0,60$). Elle possède sept côtes dorsales longitudinales séparées par six sillons alors que *C. plana* n'en possède que cinq. En vue de profil, l'angle antérieur de la face ventrale est proche de 73° . La lèvre dorsale est longue ($0,30\%$ L) et peu oblique. Sur les plans factoriels I et II (Fig. 4Q), *C. flava* et *C. plana* forment deux ensembles distincts. Ces deux espèces, morphologiquement différentes et à répartition allopatrique, représentent donc bien des espèces distinctes.

Cavolinia gibbosa (d'Orbigny, 1836)
(Figs 4A-H, Q, R ; 22C, D)

Hyalaea gibbosa d'Orbigny, 1836 : 95.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — 17 spécimens ($12^\circ 29'S$, $45^\circ 02'E$; $12^\circ 38'S$, $45^\circ 11'E$; $32^\circ 18'S$, $13^\circ 15'E$; $21^\circ 08'S$, $55^\circ 11'E$; $36^\circ 44'S$, $20^\circ 00'E$; $32^\circ 00'S$, $31^\circ 00'E$).

DISTRIBUTION. — *Cavolinia gibbosa* vit au large de l'Afrique du Sud (Fig. 4R). Pfeffer (1880) la cite aussi dans une station de l'Atlantique centre-équatorial, vraisemblablement transportée par le courant des Aiguilles. En fait, des individus de provenances diverses, évoquant une aire de distribution discontinue, étaient réunis sous ce même nom : d'une part, des spécimens de Méditerranée orientale, mer Rouge septentrionale (golfe d'Aqaba), d'autre part, des spécimens de l'Atlantique sud-est et de l'Océan Indien sud-ouest dont le canal de Mozambique. Les spécimens de ces différents secteurs ont des affinités du point de vue morphologie générale comme en témoigne l'analyse factorielle matérialisée par deux nuages concentriques (Fig. 4Q). Cependant ils forment deux ensembles distincts qui diffèrent par la taille, par le nombre de côtes dorsales (élément non intégré à l'analyse factorielle) et par leur distribution géographique allopatrique. Nous rattachons ces deux ensembles à deux espèces distinctes : *C. gibbosa* et *C. gibboides* n. sp.

REMARQUES

C. gibbosa est plus petite et plus haute que *C. plana* et *C. flava* mais elle est relativement aussi large que *C. plana* ($L = 7,06-7,77$ mm ; $H/L = 0,67-0,73$; $l/L = 0,64-0,74$) (Tableau 3). Les individus les plus trapus et les plus larges ont été récoltés au large du Cap. Chez cette espèce, les sillons séparant les côtes II et IV

d'une part, II et V d'autre part, subissent une régression plus ou moins importante alors qu'ils sont complets chez *C. flava* et absents chez *C. plana*. Dans moins de 20 % des cas, ils perdent 20 à 30 % de leur longueur ; dans plus de 80 % des cas, cette régression atteint 50 à 90 %. Ainsi ces sillons peuvent être réduits à une petite encoche antérieure (Fig. 22C, D). Parfois, un des sillons disparaît complètement, le sillon symétrique étant très réduit. À leur place, on peut observer une très légère dépression superficielle ou un replat. En vue de profil, l'angle antérieur de la face ventrale est proche de 83° , il est de 73° chez *C. plana* et *C. flava*. La lèvre dorsale est plus courte ($0,24\%$ L) et presque perpendiculaire au plan frontal ; le péristome est très protégé. Sur les plans factoriels I et II, *C. gibbosa*, *C. flava* et *C. plana* se répartissent suivant des nuages distincts (Fig. 4Q). Par sa morphologie et sa répartition sud-africaine, *C. gibbosa* représente donc bien une espèce distincte de l'espèce indo-pacifique occidentale *C. plana* et atlantique *C. flava*. Dans les zones frontières océaniques sud-atlantique et sud-ouest indienne, *C. gibbosa* et *C. flava* d'une part, *C. plana* et *C. gibbosa* d'autre part, vivent sympatriquement sans formes de transition, ce qui confirme leur statut spécifique.

Cavolinia gibboides n. sp.
(Figs 4I-O ; 22A, B)

Hyalaea gibbosa d'Orbigny, 1836 : 95.

MATÉRIEL TYPE. — Méditerranée orientale, NO Thor, stn 183, $37^\circ 52'N$, $23^\circ 09'E$, 300 m, 16.VIII.1910, holotype $L = 5,70$ mm, $l = 3,93$ mm, $H = 3,53$ mm (MNHN BIMM). — Stn 143, $35^\circ 18'N$, $16^\circ 25'E$, 300 m, 3 paratypes $L = 5,37$ mm, $L = 5,48$ mm, $L = 5,53$ mm (MNHN BIMM).

MATÉRIEL EXAMINÉ. — Mers Égée et Ionienne. Trois spécimens dans le détroit de Messine et en Basse Tyrrhénienne, NO Thor, 23.VII-21.VIII.1910, 100 spécimens (nombre de spécimens par stn) : stn 143, 1000 m, $35^\circ 18'N$, $16^\circ 25'E$ (1). — Stn 143, 300 m (17). — Stn 144, 300 m, $34^\circ 31'N$, $18^\circ 40'E$ (1). — Stn 144, 25 m (1). — Stn 145, 300 m, $32^\circ 38'N$, $19^\circ 02'E$ (3). — Stn 147, 1000 m, $31^\circ 35'N$, $19^\circ 02'E$ (2). — Stn 147, 300 m (8). — Stn 147, 25 m (3). — Stn 152, 300 m, $33^\circ 11'N$, $21^\circ 44'E$ (1). —

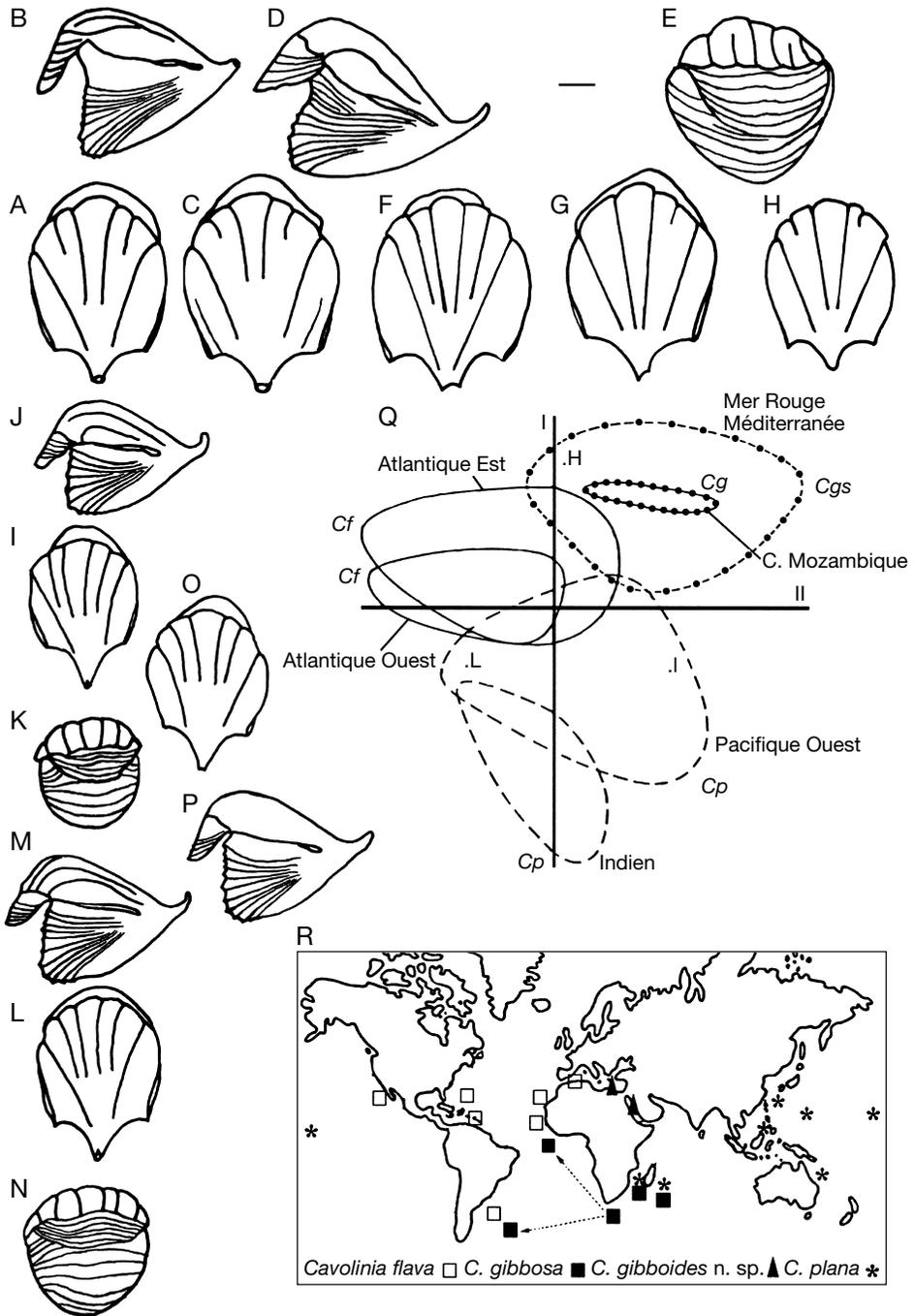


FIG. 4. — Groupe *gibbosa* ; A-P, vue dorsale, de profil et antérieure ; A-H, *Cavolinia gibbosa* (d'Orbigny, 1836) ; A, B, canal de Mozambique ; C-H, Océan Indien sud-occidental ; I-P, *Cavolinia gibboides* n. sp. ; I-N, Méditerranée orientale ; O, P, mer Rouge septentrionale ; Q, projection de l'analyse factorielle sur les plans factoriels I-II ; R, répartition géographique des espèces du groupe *gibbosa*. Abréviations : *Cf*, *Cavolinia flava* (d'Orbigny, 1836) ; *Cg*, *C. gibbosa* (d'Orbigny, 1836) ; *Cgs*, *C. gibboides* n. sp. ; *Cp*, *C. plana* (Meisenheimer, 1905) ; H, hauteur ; L, longueur ; I, largeur. Échelle : 1 mm.

Stn 154, 300 m, 32°10'N, 24°44'E (1). — Stn 163, 1000 m, 37°52'N, 26°22'E (1). — Stn 163, 200 m (1). — Stn 163, 25 m (1). — Stn 178, 65 m, 40°16'N, 26°32'E (1). — Stn 179, 65 m, 40°02'N, 25°55'E (13). — Stn 181, 300 m, 38°49'N, 25°09'E (1). — Stn 182, 600 m, 38°13'N, 24°48'E (1). — Stn 183, 300 m, 37°52'N, 23°09'E (34). — Stn 183, 65 m (6). — Stn 193, 10 m, 38°15'N, 15°39'E (2). — Stn 194, 25 m, 38°33'N, 15°29'E (1).

Golfe d'Aqaba. Cyprus, 5 spécimens, stn C 08 (SLMP 73 ; SLMP 94 ; SLMP 198 ; SLM 1073 ; SLM 1189), collection personnelle de Serge Frontier.

ÉTYMOLOGIE. — Forme très globuleuse.

DISTRIBUTION. — *C. gibboides* n. sp. vit en Méditerranée orientale et en mer Rouge septentrionale (golfe d'Aqaba). Les rares spécimens récoltés dans le détroit de Messine et dans la mer sud-Tyrrhénienne ont valeur d'indicateur d'eau orientale profonde sortant du bassin oriental.

DESCRIPTION

C. gibboides n. sp. se distingue nettement de *C. plana* et *C. flava* comme en témoigne l'analyse factorielle. Cette espèce est proche de *C. gibbosa* mais elle s'en distingue par plusieurs caractères. Elle est plus petite et plus haute mais aussi large (L = 5,10-6,20 mm ; H/L = 0,70-0,76 ; l/L = 0,67-0,70) (Tableau 3). Sur les plans factoriels I et II (Fig. 4Q) le paramètre hauteur est situé dans le nuage de points de cette espèce. La lèvre dorsale est plus courte et très proche du corps (Figs 4A-P ; 22A, B). En vue de profil, l'angle antérieur de la face ventrale est proche de 100°, il est de 83° chez *C. gibbosa*. Enfin, elle possède toujours six sillons et sept côtes dorsales longitudinales comme *C. flava* alors que deux sillons sont en régression chez *C. gibbosa*. Ces spécimens se distinguent donc bien de *C. gibbosa* dont ils sont géographiquement séparés et donc reproductivement isolés. Il s'agit d'une espèce nouvelle pour la science que nous nommons *C. gibboides* n. sp. Les représentants méditerranéens et érythréens de *C. gibboides* n. sp., définitivement séparés au moins depuis le Pliocène, ont évolué dans le même sens du point de vue morphologique mais il est vraisemblable qu'ils aient atteint l'isolement reproductif. Une éventuelle migration lessepsienne non encore observée

chez ces mollusques planctoniques (Casanova *et al.* 1973) permettrait de vérifier cette hypothèse.

La situation de *C. gibbosa* et *C. gibboides* n. sp. en bordure de l'aire d'extension méridionale et septentrionale du phénotype atlantique *flava* fait penser à l'évolution dans le sens de la spéciation, de populations périphériques respectivement isolées en Méditerranée orientale-mer Rouge et dans le secteur océanique sud-africain-canal de Mozambique notamment.

ÉVOLUTION STRUCTURALE ET PALÉOGÉOGRAPHIE DU GROUPE *GIBBOSA*

Quelles sont les origines et les caractéristiques de ces différentes espèces ainsi que leurs affinités ? On sait que le genre *Cavolinia* est apparu entre le Miocène inférieur et supérieur (Wenz 1959-1960). Les océans Atlantique et Indien achèvent leur mise en place. Le Pacifique et l'Atlantique communiquent au niveau de l'isthme de Panama et la mer Rouge est encore en relation avec la Méditerranée. Les données paléontologiques actuelles ne nous permettent pas de situer chronologiquement l'apparition des différents représentants du groupe *gibbosa*, ni de déterminer avec certitude le phénotype originel. Les données phénotypiques évoquent cependant un certain scénario évolutif. En effet, l'absence de deux sillons ou leurs traces chez *C. plana* et leur présence plus ou moins incomplète chez *C. gibbosa* de l'Atlantique sud-oriental et du canal de Mozambique, alors qu'ils sont complets chez *C. flava*, peuvent être interprétées de deux façons : apparition ou disparition de deux sillons, selon que l'on parte du type *plana* ou du type *flava*. Ce dernier étant plus abondant et polymorphe, nous lui accordons le statut de phénotype originel qui aurait évolué dans le sens de la réduction du nombre de côtes dorsales longitudinales.

Pour interpréter l'isolat géographique *C. gibboides* n. sp. de Méditerranée orientale et de la mer Rouge septentrionale, nous avons fait appel à la paléogéographie (Rampal 1975, 1977, 1981). Parmi les espèces marines qui vivent actuellement en Méditerranée, nous pensons notamment à la

faune ichthyologique et aux astéroïdes, une partie d'origine indo-pacifique aurait été mise en place à l'Éocène ou à l'Oligo-Miocène, les autres, majoritaires, étant d'origine atlantique (Tortonese 1964, 1980). Nous citerons d'autres relictés mésogéennes : trois spongiaires typiquement indo-pacifiques inconnues de l'Atlantique (Vacelet 1980), des crustacés de la mer Noire (Bacescu 1980) et un turbellarié du bassin ponto-caspien (Brunet 1980). Ils auraient résisté à la crise messinienne et aux glaciations quaternaires dans des gîtes privilégiés localisés notamment aux confins de la Méditerranée orientale. Cette faune paléoméditerranéenne est le témoin actuel de la topographie de la Téthys, unissant l'Atlantique au Pacifique, puis de la Paratéthys. Peut-on invoquer cette hypothèse pour le groupe *gibbosa*? Le phénotype originel se serait développé à partir du Miocène inférieur dans la Méditerranée, la mer Rouge septentrionale (alors baie de la Paratéthys) et enfin dans l'océan Atlantique. Au cours du Miocène, la Méditerranée s'isole et devient un bassin fermé. Les populations méditerranéenne et érythréenne sont alors isolées de la population atlantique mais réunies entre elles jusqu'à la fermeture définitive entre ces deux mers. Ainsi elles auraient évolué conjointement et indépendamment des spécimens atlantiques, atteignant le niveau de différenciation spécifique. Dans le cadre de cette hypothèse, il faut évidemment invoquer leur recul et leur maintien dans des gîtes privilégiés au cours des crises géologiques messinienne et glaciaire. Leur expansion post-glaciaire n'a pas dépassé le cadre de la Méditerranée orientale et de la mer Rouge septentrionale dont elles représentent des endémiques. Pour la population de la Méditerranée orientale on peut aussi invoquer l'hypothèse de la recolonisation post-glaciaire méditerranéenne à partir de l'Atlantique. Actuellement, le phénotype atlantique est transporté par le courant atlantique mais il s'arrête au vestibule alboranais. Il serait nécessaire d'explorer à nouveau les sédiments post-glaciaires de la Méditerranée occidentale pour y repérer son éventuel passage et son installation au moment où les conditions thermo-halines étaient semblables de part et d'autre de Gibraltar. Quant aux

spécimens nord-érythréens, il est difficile d'invoquer une colonisation à partir de l'océan Indien. En effet, dans la mer Rouge méridionale actuelle, nous n'avons pas observé de représentants de ce groupe. La forme indo-pacifique est rare dans l'océan Indien et se limite au sud de l'équateur : pour cette espèce, il y a donc peu de possibilités de colonisation de la mer Rouge à partir de cet océan. Quant à *C. gibbosa*, située à la limite méridionale atlantique de *C. flava*, elle a atteint le niveau spécifique et annonce le phénotype indo-pacifique *C. plana* par régression progressive des côtes II et IV.

Groupe *inflexa*

ESPÈCES INCLUSES. — *Cavolinia labiata* (d'Orbigny, 1836) ; *Cavolinia inflexa* (Lesueur, 1813) ; *Cavolinia longicostata* n. sp. fossile ; *Cavolinia pachysoma* n. sp. fossile.

REMARQUES

À l'origine ont été décrites deux espèces, *Cavolinia inflexa* (Lesueur, 1813) et *Cavolinia labiata* (d'Orbigny, 1836), et une entité infraspécifique *Cavolinia inflexa* forma *imitans* (Pfeffer, 1880). Ces trois taxons sont considérés depuis plusieurs décennies comme des sous-espèces pouvant former une série continue, *Cavolinia inflexa inflexa* (Lesueur, 1813), *C. i. imitans* (Pfeffer, 1880) et *C. i. labiata* (d'Orbigny, 1836). L'existence de variations clinales et de divisions subspécifiques chez *Cavolinia inflexa* ont récemment été réfutées : les variations observées ne seraient pas d'ordre géographique mais dues aux différences de croissance et de disponibilités en nourriture (Spoel & Pierrot-Bults 1998). Nos observations personnelles nous permettent, au contraire, de redonner à *C. inflexa* et *C. labiata* un rang spécifique. Les formes actuelles de *C. labiata* présentent quelques variations qui ne justifient pas momentanément la création de taxons infraspécifiques. Par contre, nous décrivons une sous-espèce fossile *C. labiata robusta* n. ssp. Nous conservons à *C. inflexa*, les deux sous-espèces *C. i. inflexa* et *C. i. imitans*. Enfin, nous décrivons deux espèces fossiles : *C. longicostata* n. sp. et *C. pachysoma* n. sp.

Nos observations concernent des milliers d'individus et notre analyse statistique plusieurs centaines de spécimens, actuels pour la plupart, mais aussi fossiles et sur lesquels ont été mesurés de nombreux paramètres par une méthode de reconnaissance de formes. Les spécimens actuels proviennent de la plupart des secteurs océaniques (Fig. 8D), les fossiles, de dragages dans l'océan Indien sud-occidental et aussi de carottages en Méditerranée nord-occidentale (sédiments prélevés dans les 19 premiers cm des sédiments) et orientale (jusqu'à 36 cm).

Les configurations obtenues sur les plans factoriels I et II (Fig. 8C) permettent de caractériser deux ensembles relativement homogènes situés dans deux cadrans opposés : d'une part, l'ensemble de l'Indo-pacifique occidental et central, correspondant à *Cavolinia labiata* ; d'autre part, l'ensemble de l'Atlantique sud-occidental, Atlantique nord et Pacifique sud-oriental central et occidental correspondant à *Cavolina inflexa inflexa*. On observe aussi un troisième ensemble de l'Atlantique, Méditerranée, Pacifique oriental. Il est formé d'une série de nuages imbriqués, correspondant à *C. i. imitans*. Parmi la quarantaine de paramètres pris en compte, seules la largeur au niveau des épines latérales (l) et la longueur de l'épine postérieure (Lp) ont une forte valeur discriminante. Elles ont des projections assez fortes sur l'axe II : l est localisé dans un nuage de point de la forme *imitans*, Lp dans un nuage de la forme *inflexa*. Leurs valeurs relatives l/L et Lp/L corroborent cette distribution. La longueur (L) et la hauteur (H) sont proches de l'axe II et n'ont pas de valeur discriminante ainsi que les autres paramètres qui n'apparaissent pas dans le graphe. Les caractéristiques de la face dorsale (côte, lèvre, sinuosité) établissent d'emblée une discrimination entre *Cavolinia labiata* et les deux autres entités. Elles interviennent dans nos descriptions mais n'entrent pas dans les calculs mathématiques d'ordre biométrique qui nous ont permis de suivre l'évolution de la silhouette de l'ensemble du groupe.

Cavolinia labiata labiata (d'Orbigny, 1836)
(Figs 5A-H ; 8D)

Hyalaea labiata d'Orbigny, 1836 : 104.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — 250 spécimens (00°00'S, 169°57' E ; 00°35'S, 169°54'E ; 01°14'S, 169°49' E ; 01°14'S, 169°49' E ; 01°48'S, 169°43'E ; 03°13'S, 169°37'E ; 05°22'S, 169°49'E ; 17°15'N, 145°44'O ; 21°08'S, 55°11'E ; 22°45'S, 42°48'E ; 03°14'S, 51°50'E ; 12°38'S, 45°11'E ; 11°32'S, 47°16'E ; 12°54'S, 44°54'E).

DISTRIBUTION. — *Cavolinia labiata* est caractéristique de l'Indo-Pacifique occidental (Fig. 8D). McGowan (1960) n'est pas d'accord sur son absence du Pacifique oriental qu'il attribue à d'éventuelles difficultés de détermination. Ses mentions dans le sud de l'Atlantique et dans le sud-est du Pacifique résulteraient de transports par les courants. Il en est de même pour la récolte exceptionnelle d'un spécimen dans l'Atlantique tropical (Spoel 1970b). Dans nos nombreux prélèvements effectués sur l'ensemble de l'Indo-Pacifique et en mer Rouge elle n'est pas très fréquente et ne semble pas former des populations très denses.

REMARQUES

La coquille est grande (L = 5,94-6,52 mm) ; les plus grands spécimens que nous avons observés ont été récoltés près des côtes de l'Île de la Réunion (L = 6,52 mm). Le corps est globuleux et comparativement plus important que les épines latérales qui revêtent parfois un aspect trapu. La lèvre dorsale est longue et pointue. La largeur de la coquille au niveau des épines latérales est importante (l/L = 0,66-0,75). Ces dernières sont peu élancées et la fente est à peine plus grande que la zone, arrondie, de chevauchement des valves. L'épine postérieure est courte (Lp/L = 0,31-0,35) évasée, aplatie dorso-ventralement (section lenticulaire) et peu recourbée dorsalement (Tableau 4). La coquille est haute et la surface dorsale est sinueuse : elle est creuse en arrière de la lèvre, bombée en-deça du système de fermeture puis déprimée en avant de l'épine postérieure. Elle est ornée d'une côte médiane longitudinale en forme de crête étroite plus ou moins saillante. Latéralement cette crête est délimitée par deux larges sillons peu profonds et bordée par deux larges surfaces légèrement bombées ; elle s'étale sur une partie ou sur toute

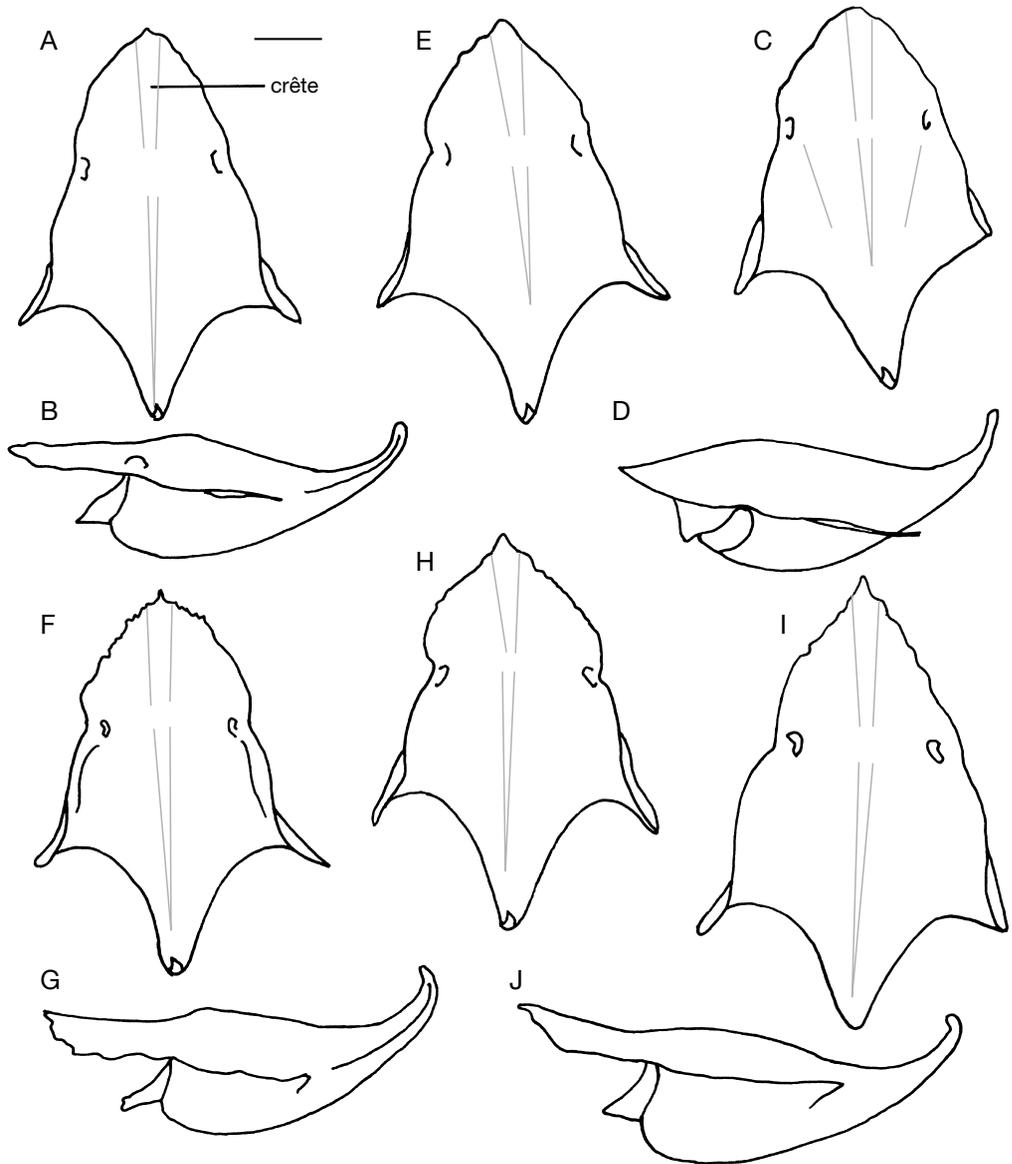


FIG. 5. — *Cavolinia labiata* (d'Orbigny, 1836), vue dorsale et de profil ; **A-H**, *Cavolinia labiata labiata* (d'Orbigny, 1836) ; **A-D**, Océan Indien central ; **E**, canal de Mozambique ; **F, G**, Pacifique centre-équatorial ; **H**, Pacifique occidental ; **I, J**, *Cavolinia labiata robusta* n. ssp. (fossile), Océan Indien sud-occidental. Échelle : 1 mm.

la longueur de la coquille. Très apparente au niveau de la lèvre, cette crête s'estompe ou disparaît dans le creux situé au niveau du système de fermeture ; elle réapparaît postérieurement au creux et se prolonge sur une partie ou tout le long de la face dorsale en une arête qui devient très

fine et très peu élevée. On observe parfois aussi une très fine arête longitudinale qui commence au niveau du système de fermeture et se termine en arrière des épines latérales (Fig. 5C). Les spécimens des différentes provenances se différencient notamment par la surface du corps, la largeur de

TABLEAU 4. — Principales caractéristiques biométriques (minimum-maximum) et morphologiques de la coquille des trois taxons de *Cavolinia* Abildgaard, 1791 du groupe *inflexa* (spécimens actuels). Abréviations : L, longueur (en mm) ; I, largeur (en mm) ; Lp, longueur de l'épine postérieure (en mm) ; H, hauteur (en mm).

| Caractéristiques | <i>Cavolinia inflexa imitans</i> (Pfeffer, 1880) | <i>Cavolinia inflexa inflexa</i> (Lesueur, 1813) | <i>Cavolinia labiata</i> (d'Orbigny, 1836) |
|-------------------|---|---|---|
| L | 5,50-6,65 | 4,12-4,72 | 5,94-6,52 |
| I | 3,68-4,56 | 2,22-2,98 | 3,96-4,89 |
| H | 1,63-2,36 | 1,08-1,18 | 1,76-2,27 |
| Lp | 2,36-2,86 | 2,27-2,55 | 1,84-2,25 |
| I/L | 0,67-0,69 | 0,54-0,63 | 0,66-0,75 |
| H/L | 0,29-0,35 | 0,25-0,26 | 0,29-0,35 |
| Lp/L | 0,40-0,43 | 0,55-0,54 | 0,31-0,35 |
| Corps vue dorsale | large | effilé | large |
| Face dorsale | assez plane 3 côtes | plane 3 côtes | ondulée 1 crête |
| Épines latérales | élançées | courtes | trapues |
| Épine postérieure | très recourbée | peu recourbée | peu recourbée |
| Lèvre dorsale | arrondie | arrondie | pointue |

l'épine postérieure et la surface des épines latérales. En vue dorsale, les spécimens du Pacifique ont des contours plus arrondis et sont moins massifs que ceux des autres secteurs. Sur le graphique de la Fig. 8C, on observe en effet trois nuages de points correspondant aux différents secteurs géographiques mais il n'est pas évident de les rattacher à des types distincts.

Cavolinia labiata robusta n. ssp.
(Figs 5I, J ; 22F)

MATÉRIEL TYPE. — Océan Indien, NO *Marion Dufresne*, 21°08'S, 55°11'E, holotype L = 6,60 mm, I = 4,45 mm, H = 2,05 mm (MNHN BIMM) ; 2 paratypes L = 6,29 mm, L = 6,60 mm (MNHN BIMM).

MATÉRIEL EXAMINÉ. — Océan Indien sud-occidental près de l'Île de la Réunion, NO *Marion Dufresne* (mission MD 32), stn Dr 62, 21°08'S, 55°11'E, 630-710 m, dans de la vase grise à globigérines et à euthécosomes, 22.VIII.1982, 6 spécimens.

ÉTYMOLOGIE. — Forme massive.

DESCRIPTION

Ces spécimens ne possèdent qu'une côte dorsale longitudinale en forme de crête étroite. Ils sont donc proches de *Cavolinia labiata* (Figs 5I, J ; 22F). Comme chez certains spécimens actuels, on observe parfois, de chaque côté de la face dorsale, une arête très fine et peu élevée au niveau du sys-

tème de fermeture. Cependant, par leur taille en général plus grande pouvant atteindre 7,35 mm, leur aspect massif plus globuleux, très arrondi au niveau des fentes latérales et leur côte dorsale très apparente jusqu'à l'extrémité postérieure de la coquille, ces spécimens représentent une sous-espèce fossile nouvelle pour la science. Nous la nommons *Cavolinia labiata robusta* n. ssp.

Cavolinia inflexa imitans (Pfeffer, 1880)
(Figs 6 ; 7L ; 8)

Hyalaea imitans Pfeffer, 1880 : 90.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — Plus de 3500 spécimens dénombrés (39°27'N, 05°26'E ; 41°10'N, 02°23'E ; 42°31'N, 07°41'E ; 43°54'N, 09°13'E ; 43°50'N, 08°34'E ; 43°55'N, 09°13'E ; 44°14'N, 08°55'E ; 35°59'N, 05°30'O ; 34°31'N, 18°40'E ; 37°12'N, 01°08'E ; 37°48'N, 02°44'E ; 01°13'S, 06°55'E).

DISTRIBUTION. — Cette *Cavolinia* a été récoltée dans tous les océans, mais c'est dans l'Atlantique tempéré chaud à tropical et surtout en Méditerranée occidentale que nous avons observé ses plus fortes concentrations. C'est la plus abondante du groupe *inflexa*. Elle se rencontre aussi dans le Pacifique oriental. Sa répartition de part et d'autre de l'isthme de Panama peut évoquer le même scénario que pour *Cavolinia flava* (Fig. 8D).

REMARQUES

La longueur de la coquille est variable (L = 5,50-6,65 mm). Elle compte les plus grands représentants du groupe, observés notamment en mer

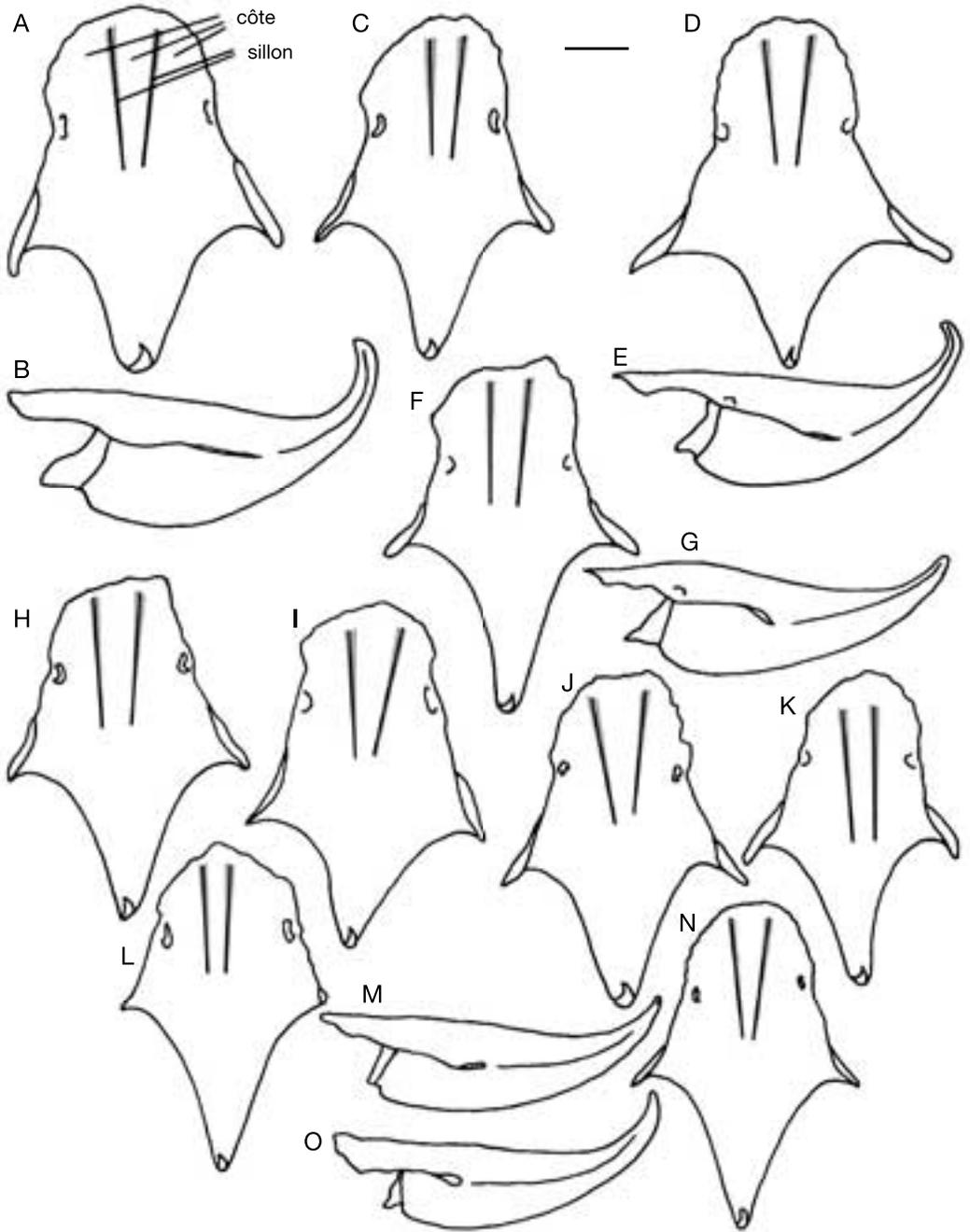


FIG. 6. — *Cavolinia inflexa imitans* (Pfeffer, 1880), vue dorsale et de profil ; **A-G**, Méditerranée ; **A-C**, Ligure ; **D, E**, secteur algérien ; **F, G**, mer Ionienne ; **H-K**, Atlantique ; **H**, golfe de Gascogne ; **I**, Atlantique portugais ; **J**, Atlantique marocain ; **K**, Atlantique sénégalais ; **L, M**, Pacifique centre-équatorial ; **N, O**, Indonésie. Échelle : 1 mm.

Ligure (Tableau 4). Le corps est moyennement développé comparativement aux épines latérales qui sont élancées (trapues chez *C. labiata*), excepté peut-être chez certains spécimens ibériques et ligures, actuels et fossiles, dont le corps est massif. La lèvre dorsale est moyennement développée et ses bords sont plutôt arrondis (elle est pointue chez *C. labiata*). La largeur maximum est importante notamment chez les spécimens de la Méditerranée sud-occidentale. Les fentes des arêtes latérales sont deux fois plus longues que la zone plate de chevauchement des valves (fentes à peine plus longues chez *C. labiata*). L'épine postérieure, très recourbée dorsalement, est assez longue et à section transversale subcirculaire ($L_p/L = 0,40-0,43$; elle est peu recourbée et courte chez *C. labiata* : $L_p/L = 0,31-0,35$). La face dorsale est située dans un plan ; elle présente trois côtes dorsales longitudinales situées dans le tiers antérieur de la coquille et séparées par deux profonds sillons (face dorsale sinueuse, une côte dorsale longitudinale en forme de crête chez *C. labiata*). Sur les plans factoriels I et II (Fig. 8C) *C. labiata* et *C. inflexa imitans* forment des nuages distincts. Ces deux taxons représentent donc bien des espèces distinctes. En Méditerranée, en particulier dans le bassin occidental, *C. i. imitans* forme des populations très abondantes et remarquablement polymorphes depuis la fin des glaciations quaternaires. En analyse factorielle, ce polymorphisme se traduit par un ensemble de nuages de points étroitement imbriqués représentant un agrégat de populations locales dont tous les paramètres présentent d'importantes variations. Sur l'ensemble du bassin nous avons distingué trois types : un type méditerranéen septentrional (mer Ligure) massif, aux épines latérales développées mais trapues à la base (type rappelant celui des formes ibériques atlantiques) ; un type méditerranéen méridional (secteur algérien), très original, caractérisé par de très longues épines latérales et un corps peu globuleux et étroit au niveau du système de fermeture ; un type méditerranéen oriental (mer Ionienne) se rapprochant des formes atlantiques marocaines et sénégalaises, caractérisées par une épine postérieure assez longue (Fig. 8A, B). Les types septen-

trionaux et méridionaux sont reliés par une série de formes de transition. Leurs caractères différentiels concernent le volume du corps par rapport aux épines latérales, la longueur et la forme des épines latérales et postérieure et la largeur de la lèvre dorsale. *Cavolinia inflexa imitans* est polymorphe et elle a une large répartition mondiale. Elle représente vraisemblablement le phénotype originel du groupe *inflexa*.

Cavolinia inflexa inflexa (Lesueur, 1813)
(Figs 7A-G ; 8C, D)

Hyalaea inflexa Lesueur 1813 : 285.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — 300 spécimens (00°00'S, 169°57'E ; 00°35'S, 169°54'E ; 17°15'N, 145°44'O ; 34°48'S, 17°46'E ; 36°44'S, 20°00'E ; 47°32'N, 08°35'O ; 47°33'N, 08°39'O ; 47°34'N, 08°41'O).

DISTRIBUTION. — Cette sous-espèce est rare et a une répartition discontinue. Nous l'avons récoltée à la périphérie des aires d'extension de *C. i. imitans* : Atlantique septentrional et méridional, Pacifique central, occidental et sud-oriental et océan Indien sud-occidental (Fig. 8D).

REMARQUES

Elle a une coquille effilée caractérisée par une longue épine postérieure ($L_p/L = 0,54-0,55$) et une faible largeur au niveau des épines latérales ($l/L = 0,54-0,63$). Sur les plans factoriels I et II, L_p est située dans le nuage de points de cette forme (Fig. 8C). Elle compte les plus petits spécimens du groupe, sa longueur étant généralement inférieure à 5 mm (Tableau 4). Vue de profil, la coquille est mince et la face dorsale plane. L'épine postérieure a une section transversale circulaire ; elle est peu recourbée dorsalement. Les fentes des épines latérales sont deux fois plus longues que la zone de chevauchement des valves ; cette zone est plane. Dans le tiers antérieur de la coquille, on compte trois côtes dorsales longitudinales limitées par de profonds sillons. *C. i. inflexa* a donc beaucoup d'affinités pour *C. i. imitans*. Elle s'en distingue cependant par la taille plus petite, le profil moins haut, les épines latérales plus courtes et l'épine postérieure comparativement plus longue et moins recourbée. En fait, ces

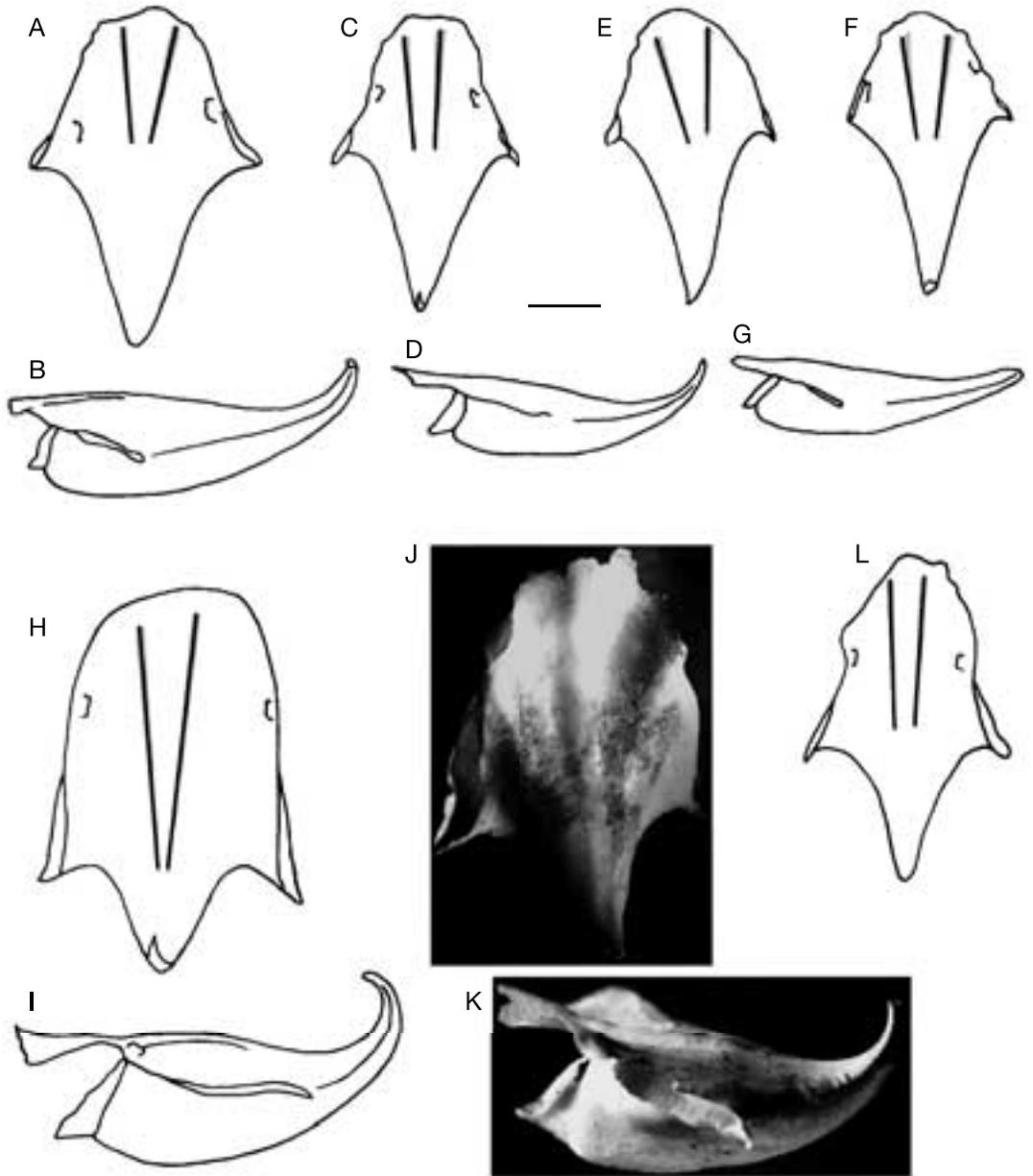


FIG. 7. — **A-G**, *Cavolinia inflexa inflexa* (Lesueur, 1813), vue dorsale et de profil ; **A, B**, golfe de Gascogne ; **C, D**, Atlantique argentin ; **E**, Pacifique sud-occidental ; **F, G**, Pacifique centre-équatorial ; **H-L**, spécimens fossiles ; **H, I**, *Cavolinia longicostata* n. sp. ; **J, K**, *Cavolinia pachysoma* n. sp., Méditerranée nord-occidentale ; **L**, *Cavolinia inflexa imitans* (Pfeffer, 1880), Méditerranée orientale. Échelle : 1 mm.

deux sous-espèces forment une série continue. Peu abondante et située en bordure des aires d'extension de la précédente, *C. i. inflexa*

représente vraisemblablement les populations périphériques, monomorphes et peu denses de *C. i. imitans*.

Cavolinia longicostata n. sp. (fossile)
(Fig. 7H, I)

MATÉRIEL TYPE. — Méditerranée nord-occidentale, 70 milles nautiques au large du cap Sicié, extrait de la carotte 1 MO 67, NO *Jean Charcot*, 41°52'N, 5°52'E, profondeur du carottage 2460 m, niveau étudié 10-15 cm sous la surface du sédiment (datation approximative : 1000-1500 ans), 1967, holotype L = 6,00 mm, l = 4,08 mm, H = 2,08 mm, Lp = 1,66 mm (Centre océanologique de Marseille, Luminy, Université II, 13009 Marseille).

ÉTYMOLOGIE. — Côtes dorsales longues.

DESCRIPTION

À 10-15 cm sous la surface du sédiment on trouve des formes proches de celles des niveaux superficiels, c'est-à-dire *C. i. imitans* (Rampal 1974, 1975) et on a récolté aussi un spécimen très différent de cette dernière mais qui possède aussi trois côtes dorsales : corps massif, bords presque parallèles, haut et légèrement bossu en vue de profil ; épine postérieure courte (Lp/L = 0,27) et à courbure dorsale très accusée ; épines latérales épaisses, peu élancées (l/L = 0,66) et très recourbées postérieurement. Les trois côtes dorsales sont très longues : elles s'étendent sur plus de 72 % de la longueur (42-43 % chez *C. imitans*) (Fig. 7H, I). Ces nombreux caractères originaux nous permettent de classer ce spécimen, nouveau pour la science, au rang spécifique. Nous le nommons *Cavolinia longicostata* n. sp.

Cavolinia pachysoma n. sp. (fossile)
(Fig. 7J, K)

MATÉRIEL TYPE. — Méditerranée nord-occidentale, 70 milles nautiques au large du cap Sicié, extrait de la carotte 1 MO 67, NO *Jean Charcot*, 41°52'N, 5°52'E, profondeur du carottage 2460 m, niveau étudié 16-20 cm sous la surface du sédiment (datation approximative : 1600-2000 ans), 1967, holotype L = 6,29 mm, l = 4,56 mm, H = 2,17 mm, Lp = 1,92 mm (MNHN BIMM).

ÉTYMOLOGIE. — Forme massive.

DESCRIPTION

Comme dans les niveaux précédents, on a trouvé *C. i. imitans* proche des formes actuelles et on a

récolté aussi deux spécimens d'un taxon original. Il possède trois côtes dorsales comme *C. i. imitans* mais elles sont plus longues (55 % de la longueur). Il s'en distingue aussi par les caractères suivants : corps trapu et relativement large sur toute la longueur (l/L = 0,71) ; fentes latérales très peu obliques ; épine postérieure courte (Lp/L = 0,29) (Fig. 7J, K). Ces différents caractères originaux nous autorisent à classer ce taxon, nouveau pour la science, au rang spécifique. Nous le nommons *Cavolinia pachysoma* n. sp.

REMARQUES

Pour le groupe *inflexa* en particulier, on a pu remarquer que les modifications climatiques, sur des intervalles de temps relativement brefs, entraînaient des variations morphologiques, manifestations de la biodiversité à l'échelle du temps. Ces variations sont-elles significatives d'une différence ? Elles le sont pour chaque variable, notamment pour la longueur relative de l'épine postérieure et sa courbure et aussi pour la surface totale de la coquille. Cependant, globalement, il y a peu de différence morphologique significative entre les spécimens ligures actuels et fossiles datant au maximum de 2 000 ans, à l'exception des deux morphes que nous venons de décrire. Néanmoins, il est vraisemblable que la plupart des taxons récoltés à ces niveaux représentent des paléoespèces post-glaciaires.

En effet, il est intéressant de signaler aussi que le polymorphisme de *Cavolinia inflexa imitans* s'accompagne d'une hétérogénéité écologique remarquable. En Méditerranée, elle a actuellement un comportement d'organisme tempéré dont témoignent, d'une part sa distribution à tendance septentrionale (elle est très rare dans le bassin oriental) et sa reproduction hivernale, d'autre part ses réapparitions précoces à la fin des glaciations würmiennes du Pléistocène, remontant à 38000-12000 ans environ (Froget 1974). Dans l'Atlantique, en revanche, elle adopte une répartition d'espèce thermophile. Il semble donc que l'espèce méditerranéenne actuelle représente une entité spécifique distincte. Elle a acquis certaines caractéristiques écologiques, peut-être héritées

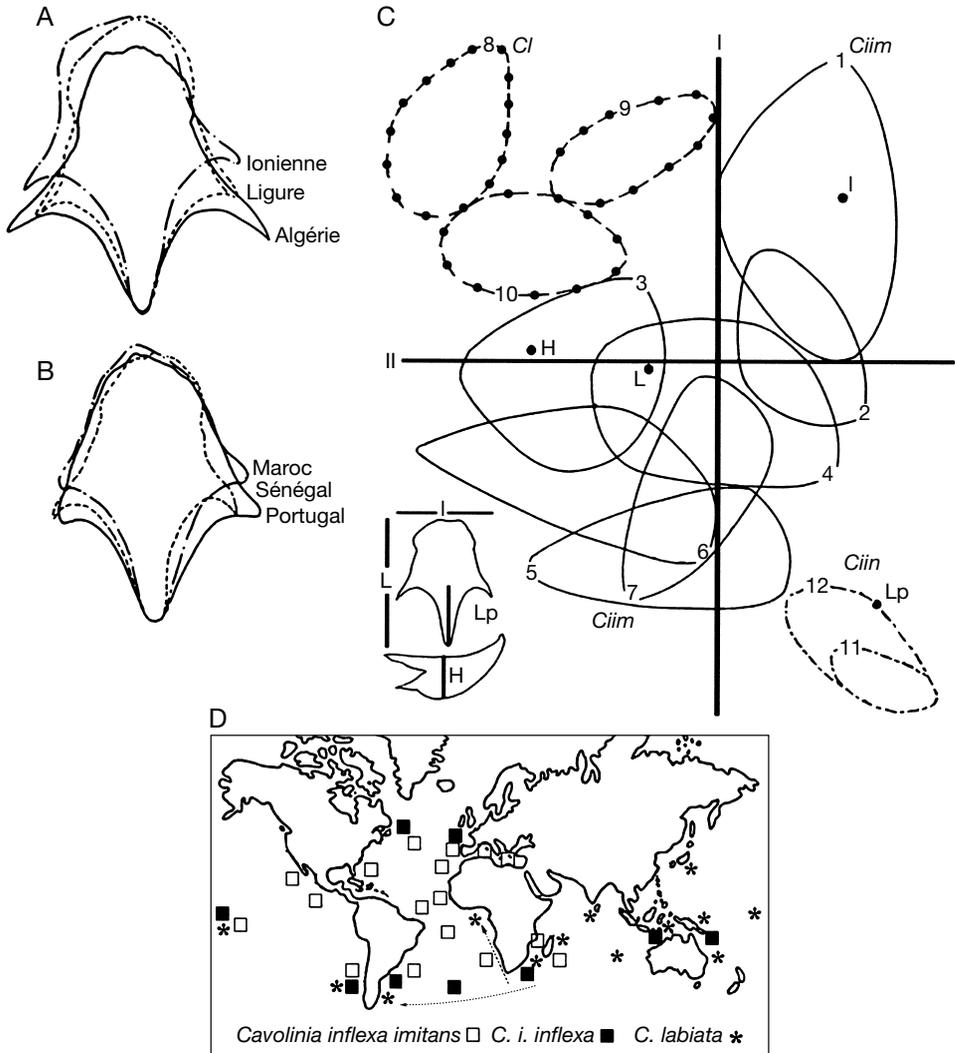


FIG. 8. — Groupe *inflexa*; **A, B**, variations clinales de *Cavolinia inflexa imitans* (Pfeffer, 1880), superposition de spécimens méditerranéens (**A**) et atlantiques (**B**); **C**, projection de l'analyse factorielle sur les plans factoriels I et II; 1-5, Méditerranée; 6, 7, Atlantique Portugais et Marocain; 8, Indien; 9, Atlantique sud-oriental; 10, Pacifique occidental; 11, Atlantique sud-occidental; 12, Atlantique Nord, Pacifique occidental et centre-équatorial; **D**, répartition géographique des différents taxons. Abréviations: **Ciim**, *Cavolinia inflexa imitans* (Pfeffer, 1880); **Ciin**, *C. i. inflexa* (Lesueur, 1813); **Cl**, *C. labiata* (d'Orbigny, 1836); **H**, hauteur; **I**, largeur; **L**, longueur; **Lp**, longueur de l'épine postérieure.

d'ancêtres post-glaciaires. Cet exemple illustre bien les différences écologiques et biologiques qui accompagnent les phénomènes de variations phénotypiques géographiques, sur lesquelles bute la notion de cosmopolitisme de l'espèce.

En conclusion, le phénomène le plus important dans ce groupe est la variation clinale. *Cavolinia*

inflexa imitans, qui a une vaste répartition mondiale et forme des populations denses et polymorphes, représenterait le phénotype originel. Quant à *Cavolinia labiata*, espèce inféodée à l'Indo-Pacifique occidental, elle est fréquente mais ne paraît pas former des populations très denses.

Genre *Creseis* Rang, 1828

ESPÈCE TYPE. — *Cleodora acicula* Rang, 1828.

ESPÈCES INCLUSES. — *Creseis acicula* (Rang, 1828) ; *Creseis conica* (Escholtz, 1829) ; *Creseis virgula* (Rang, 1828) ; *Creseis chierchiae* (Boas, 1886).

REMARQUES

Le genre *Creseis* est apparu très tôt, à l'Éocène inférieur (Wenz 1959-1960). L'espèce actuelle *C. acicula* est citée dans le Miocène supérieur (Benoist 1888). En raison de la simplicité de leur forme conique, les *Creseis* ont posé des problèmes de détermination et donné lieu à de nombreuses interprétations systématiques dont l'historique a été analysé en détail par Frontier (1965). Les différents morphes à coquille conique, droite ou courbe, longue ou courte, évasée ou fine et lisse ou striée ont été considérés comme des espèces ou des sous-espèces distinctes ou comme appartenant à une série continue. En résumé, dans le classement adopté par la plupart des auteurs au cours des dernières décennies, le genre *Creseis* comprend : *Creseis acicula* (Rang, 1828), *C. virgula* (Rang, 1828) et *C. chierchiae* (Boas, 1886). Les deux premières étaient représentées chacune par deux sous-espèces : *C. a. acicula* (Rang, 1828) et *C. a. clava* (Rang, 1828) (espèce selon Frontier 1965), *C. v. virgula* (Rang, 1828) et *C. v. conica* (Escholtz, 1829). Nous avons donné le statut d'espèce aux deux derniers taxons cités et distingué deux formes pour chacun d'eux (Rampal 1985). L'examen de nouveaux spécimens nous permet de distinguer deux sous-espèces nouvelles : *C. virgula frontieri* n. ssp. et *C. conica falciformis* n. ssp.

La systématique des *Creseis* est basée sur les caractères de la protoconque et de la téloconque (Rampal 1985). Pour la protoconque : angle au sommet β , forme, constriction. Pour la téloconque : longueur (L), largeur (l), évasement du cône caractérisé par l'angle virtuel α et courbure matérialisée par son axe virtuel (en pointillés sur les Figs 9 et 10). Chez les formes incurvées cet axe comprend un nombre variable de segments (SAV) qui déterminent une ligne brisée. Chez les formes droites il ne compte qu'un segment.

Creseis acicula (Rang, 1828)

(Figs 9A-J ; 11)

Cleodora acicula Rang, 1828 : 318.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — 2300 spécimens ont été dénombrés (00°14'S, 117°51'E ; 12°29'S, 45°02'E ; 21°08'S, 55°11'E ; 07°47'S, 51°51'E ; 03°14'S, 51°50'E ; 01°15'N, 46°15'E ; 16°53'N, 61°06'E ; 12°26'N, 47°02'E ; 26°00'S, 34°22'E ; 36°08'N, 00°30'O ; 40°16'N, 26°32'E).

DISTRIBUTION. — *Creseis acicula* est présent sur tous les océans, à différentes latitudes et parfois en grand nombre (Fig. 11). C'est l'espèce la plus abondante du genre. On a observé des poussées, sortes d'invasions périodiques à caractère cyclique irrégulier, au cours desquelles il constitue la fraction principale de la biomasse zooplanctonique. Ces maxima d'abondance, très fréquents en zone néritique, ont été observés en différents points du globe. Cette espèce à large répartition mondiale, semble infirmer la théorie du non cosmopolitisme, mais il est vraisemblable qu'elle développe des populations à phénotype identique mais reproductivement isolées.

REMARQUES

La téloconque en forme d'aiguille très effilée est longue, lisse et droite (L = 20-30 mm ; SAV = 1 ; L/l = 16-18 ; $\alpha = 3^\circ$) (Tableau 5). À certaines étapes de son développement elle peut être moins effilée. Parfois, elle est plus ou moins régulièrement droite ; en mer Rouge notamment, nous avons récolté de nombreux spécimens tordus faisant penser à une hélice incomplètement déroulée. La protoconque a les bords parallèles ($\beta = 0^\circ$), contrairement à celle de tous les autres représentants du genre dont les bords sont divergents dès l'apex. Elle est séparée de la téloconque par un premier anneau large, peu ou pas proéminent en surface ou même déprimé, mais épais intérieurement. Un deuxième anneau, parfois un troisième, se situent plus antérieurement alors que les bords de la téloconque ont commencé à diverger très légèrement. Une autre caractéristique concernant les parapodies permet de distinguer *C. acicula* des autres *Creseis*. En position de repli dans la coquille, chez *C. acicula* le lobe tentaculaire des parapodies est en arrière du bord antérieur de l'animal et il a une direction antéro-postérieure. Chez les formes coniques, il est situé sur le bord antérieur de l'animal et il a une direction transversale.

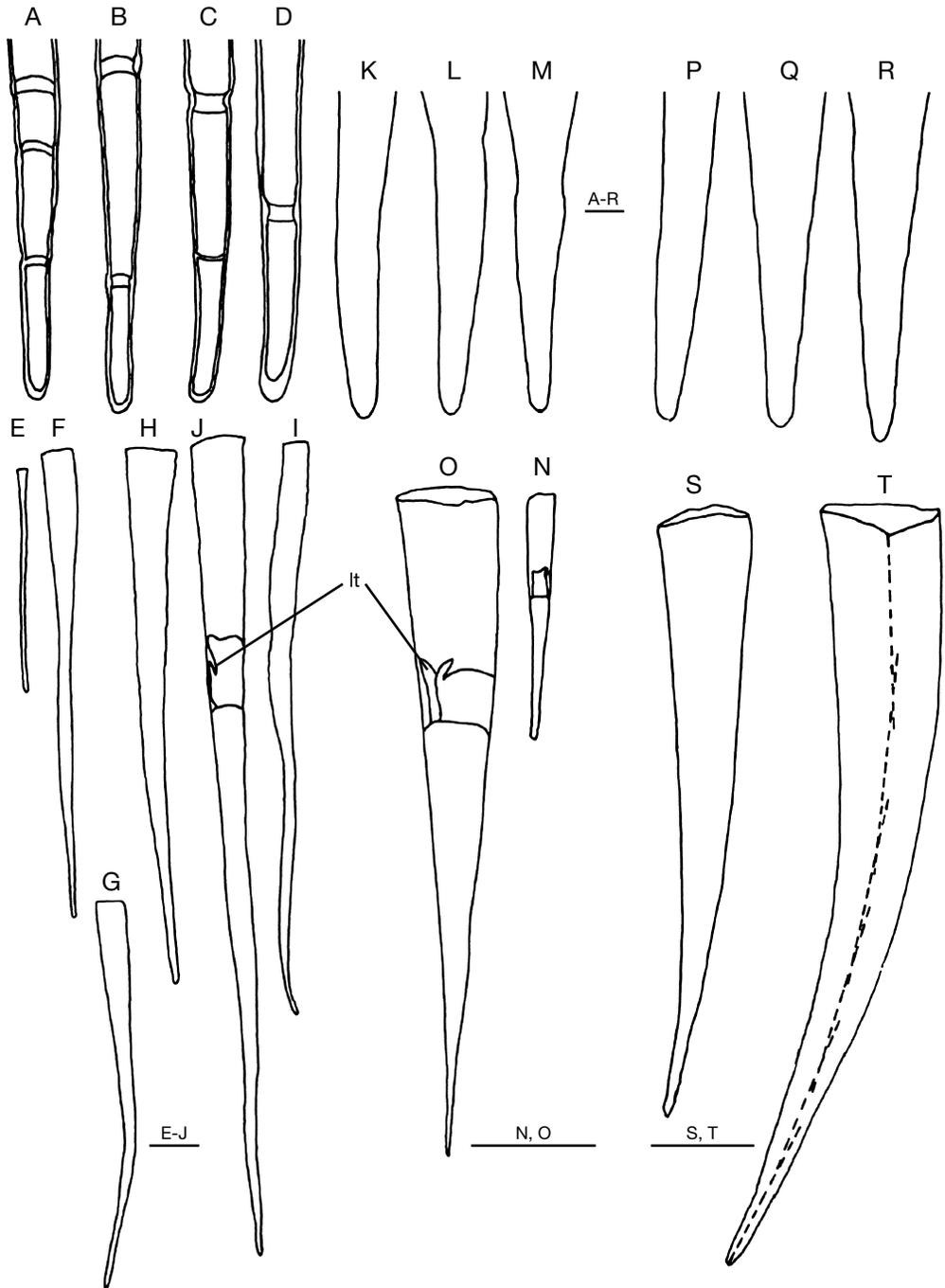


FIG. 9. — Genre *Creseis* Rang, 1828 ; **A-J**, *Creseis acicula* (Rang, 1828) ; **A-D**, protoconque ; **E-I**, téloconque juvénile ; **J**, téloconque adulte ; **K-O**, *Creseis conica conica* (Escholtz, 1829) ; **K-M**, protoconque ; **N**, téloconque juvénile ; **O**, téloconque adulte ; **P-T**, *Creseis conica falciformis* n. ssp. ; **P-R**, protoconque ; **S, T**, téloconque adulte. Abréviations : **lt.**, lobe tentaculaire des parapodies ; pointillés, axe virtuel de la téloconque. Échelles : A-D, K-M, P-R, 0,1 mm ; E-J, N, O, S, T, 1 mm.

TABLEAU 5. — Caractéristiques morphologiques et biométriques (minimum-maximum) de la téloconque des taxons du genre *Creseis* Rang, 1828. Abréviations : α° , angle au sommet virtuel (en degrés) ; L, longueur (en mm) ; l, largeur ; SAV, nombre de segments de l'axe virtuel longitudinal.

| Taxons | Forme | α° | L | L/l | SAV |
|--|----------|----------------|--------|---------|-----|
| <i>Creseis acicula</i> (Rang, 1828) | droite | 3 | 20-30 | 16-18 | 1 |
| <i>C. virgula virgula</i> (Rang, 1828) | incurvée | > 25 | 4-6 | 3,1-3,5 | 3 |
| <i>C. v. frontieri</i> n. ssp. | incurvée | > 25 | 8-11,5 | 5,3-5,5 | 4 |
| <i>C. conica conica</i> Escholtz, 1829 | droite | < 21 | 5-8 | 6-8 | 1 |
| <i>C. c. falciformis</i> n. ssp. | incurvée | < 21 | 6-8 | 6-8 | 5-6 |
| <i>C. chierchiaie</i> (Boas, 1886) | droite | < 21 | 2,5-3 | 4,5-5 | 1 |

On distinguait généralement deux sous-espèces : *Creseis acicula acicula* filiforme et longue (L = 20-30 mm) et *Creseis acicula clava*, moins effilée et plus petite (L = 6-12 mm). *C. a. clava* n'a jamais fait l'unanimité des auteurs. Dès sa découverte, l'auteur lui-même hésite à en faire une variété plutôt qu'un jeune *Creseis acicula*. Rang & Souleyet (1852) optent pour une variété plus courte et moins grêle de *C. acicula*. L'incertitude relative à sa position et son rang taxonomique s'est poursuivie pendant des décennies. L'entité *clava* existe-t-elle et quel rang lui donner ou n'est-elle que la manifestation de phénomènes de croissance allométrique de jeunes *C. acicula*? La taille correspondant à la maturité sexuelle est fondamentale à considérer. En effet, si la morphologie de la protoconque et du lobe tentaculaire sont caractéristiques de *C. acicula* et si la maturité sexuelle est atteinte entre 6 et 12 mm, *clava* existe bien en tant que sous-espèce : *C. a. clava*. Si les spécimens sont immatures, il s'agit de jeunes *C. acicula*. Jusqu'à ce jour, dans les populations en période de reproduction, nous avons observé des formes atypiques plus évasées ne concernant que de jeunes *C. acicula*. Si la protoconque est conique et la téloconque droite et évasée, telles que les représentent plusieurs auteurs dont Tokioka (1955), il s'agit vraisemblablement de l'espèce suivante *C. conica*.

Creseis conica conica Escholtz, 1829
(Figs 9K-O ; 11)

Creseis conica Escholtz, 1829 : 17.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — 100 spécimens (37°52'N, 26°22'E ; 38°12'N, 21°17'E ; 38°15'N, 15°39'E ; 40°34'N, 13°36'E ; 12°38'S, 45°11'E ; 36°08'N, 00°30'O ; 36°24'N, 01°00'O ; 39°18'N, 10°11'E ; 13°20'N, 42°55'E ; 15°35'S, 08°35'E).

DISTRIBUTION. — *C. conica conica* se rencontre dans toutes les zones tempérées à tropicales parfois en assez grand nombre.

REMARQUES

La téloconque conique est droite, lisse et un peu évasée (L = 5-8 mm ; SAV = 1 ; L/l = 6-8 ; $\alpha < 21^\circ$). Le diamètre décroît progressivement du péristome à l'apex. La protoconque est conique et allongée ($\beta = 8-9^\circ$; L/l = 4,5). Elle est légèrement renflée à sa base et séparée de la téloconque par une faible constriction (Fig. 9L, M). Renflement et constriction sont parfois absents (Fig. 9K). *C. conica conica* a été décrit sous la forme droite mais les formes évasées à courbure régulière et faible qui caractérisent la nouvelle sous-espèce suivante y étaient rattachées. La morphologie et la biogéographie de ces formes droites et incurvées permettent d'en faire deux sous-espèces distinctes.

Creseis conica falciformis n. ssp.
(Figs 9P-T ; 11)

Creseis conica Escholtz, 1829 : 17.

MATÉRIEL TYPE. — Golfe de Guinée, 01°20'S, 05°48'E, pêche en subsurface sur des fonds de 2600 m (mission ORSTOM), 16.VI.1960, holotype L = 6,16 mm, l = 1,08 mm (MNHN BIMM) ; 2 paratypes L = 6,16 mm, L = 6,49 mm (MNHN BIMM).

MATÉRIEL EXAMINÉ. — 150 spécimens (44°14'N, 08°55'E ; 42°43'N, 09°50'E ; 37°52'N, 26°22'E ;

38°12'N, 21°17'E ; 39°18'N, 10°11'E ; 41°10'N, 02°23'E ; 36°40'N, 01°16'O ; 36°24'N, 01°00'O ; 17°15'N, 145°44'O ; 16°17'N, 41°07'E ; 13°20'N, 42°55'E ; 01°20'S, 05°48'E).

ÉTYMOLOGIE. — Cône en forme de faux.

DISTRIBUTION. — Comme le précédent, *C. c. falciformis* n. ssp. est présent à différentes latitudes entre 40°N et 40°S.

DESCRIPTION

Cette sous-espèce se distingue de la précédente par sa courbure dorsale. On peut observer toutes les formes de transition entre les téloconques droites de *C. c. conica* et les formes les plus incurvées de *C. c. falciformis* n. ssp. La téloconque conique est régulièrement incurvée dorsalement, lisse et un peu évasée ($L = 6-8$ mm ; $SAV = 5-6$; $L/l = 6-8$; $\alpha < 21^\circ$) (Tableau 5 ; Fig. 9S, T). Le diamètre décroît progressivement du péristome à l'apex. Les cinq à six segments de l'axe virtuel de la téloconque ont des dimensions pratiquement semblables. La protoconque est régulièrement conique et allongée ($\beta = 8-9^\circ$; $L/l = 4,5$). Généralement, il n'y a pas de constriction séparant la protoconque de la téloconque, ni renflement sur la protoconque (Fig. 9P, Q). Parfois, une zone plus transparente sépare la protoconque de la téloconque (Fig. 9R). Ces deux sous-espèces liées par une série de formes de transition, droites à incurvées, vivent aux mêmes latitudes mais se rencontrent rarement sur les mêmes stations. Elles représentent deux entités morphologiquement proches qui doivent répondre à des caractéristiques environnementales différentes. Ces formes incurvées, jusqu'alors rattachées aux formes droites représentent une sous-espèce nouvelle pour la science. Nous la nommons *Creseis conica falciformis* n. ssp.

Creseis virgula virgula (Rang, 1828) (Figs 10G ; 11)

Cleodora virgula Rang, 1828 : 316.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — 200 spécimens (17°15'N, 145°44'O ; 21°08'S, 55°11'E ; 12°29'S, 45°02'E ; 00°10'S, 135°35'O ; 00°06'S, 142°17'O ; 09°41'S, 49°43'E ; 07°47'S, 51°51'E ; 00°25'N, 47°04'E ;

01°15'N, 46°15'E ; 09°31'N, 56°03'E ; 16°17'N, 41°07'E).

DISTRIBUTION. — *Creseis virgula* est typiquement thermophile. Il est très fréquent et abondant sous les basses latitudes de l'Indo-Pacifique, mais il vit aussi dans les zones tropicales et équatoriales de l'océan Atlantique. Il est absent de la Méditerranée (Fig. 11).

REMARQUES

Téloconque lisse, trapue, évasée et assez petite ($L/l = 3,1-3,5$; $\alpha > 25^\circ$; $L = 4-6$ mm) (Tableau 5). Elle est presque cylindrique et très peu incurvée dans les deux tiers antérieurs ; elle devient finement conique et brusquement incurvée en direction dorsale dans le tiers postérieur : l'axe virtuel de la téloconque est représenté par une ligne brisée formée de trois segments inégaux ($SAV = 3$) qui stylisent l'aspect droit puis brusquement courbé au niveau de l'apex : le segment proche de l'apex est très court ; les autres sont plus longs (Fig. 10G). La protoconque est trapue ($L/l = 2,3-2,7$; $\beta = 14-16^\circ$) et séparée de la téloconque par une faible constriction précédée par un renflement. Constriction et renflement sont plus ou moins discrets ou absents suivant les secteurs géographiques.

Creseis virgula frontieri n. ssp. (Figs 10E, F ; 11)

MATÉRIEL TYPE. — Golfe de Guinée, 01°20'S, 05°48'E, holotype $L = 10,87$ mm, $l = 2,05$ mm (MNHN BIMM) ; 2 paratypes $L = 8,36$ mm, $L = 9,80$ mm.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — Golfe de Guinée, mission ORSTOM, stn C14 GS65, 01°20'S, 05°48'E, prélèvement effectué en subsurface sur des fonds de 2600 m, 16.VI.1960, 150 spécimens. — 15°35'S, 08°35'E (collection personnelle de Serge Frontier).

ÉTYMOLOGIE. — Sous-espèce dédiée à Serge Frontier.

DESCRIPTION

Chez *C. virgula*, des spécimens de grande taille ont été récoltés en très grand nombre sur deux stations de la zone équatoriale de l'Atlantique africain : une station située au large de l'Angola (Frontier 1965) et une station située dans le golfe de Guinée. Dans celle-ci nous avons observé

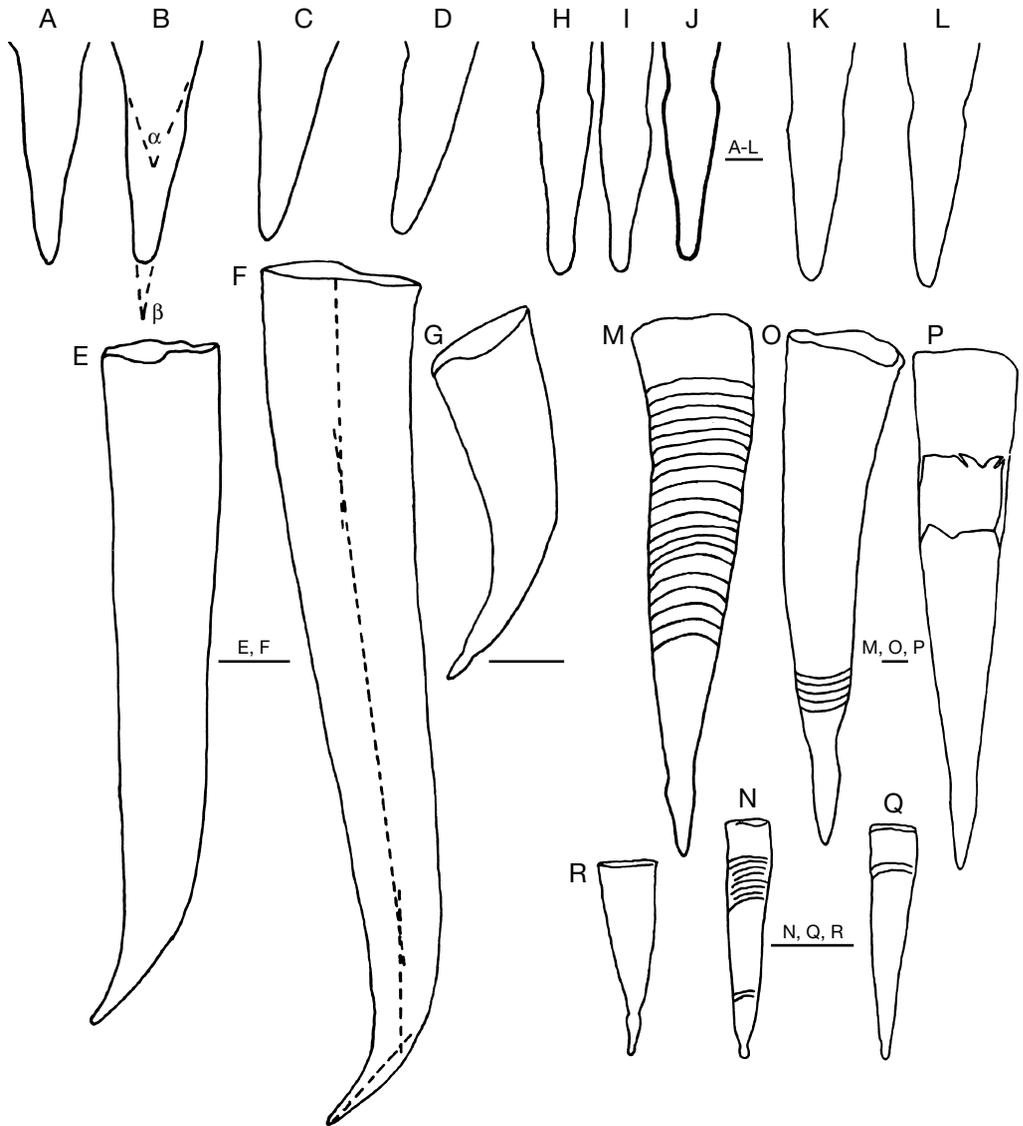


FIG. 10. — Genre *Creseis* Rang, 1828 ; **A-G**, *Creseis virgula* (Rang, 1828) ; **A-D**, protoconque ; **E-G**, téléconque ; **E, F**, *Creseis virgula frontieri* n. ssp. ; **G**, *Creseis virgula virgula* (Rang, 1828) ; **H-R**, *Creseis chierchiaie* (Boas, 1886) ; **H-L**, protoconque ; **M-R**, téléconque. Abréviations : α , angle virtuel de la téléconque ; β , angle au sommet ; pointillés, axe virtuel de la téléconque. Échelles : A-D, H-L, M, O, P, 0,1 mm ; E-G, N, Q, R, 1 mm.

150 spécimens dont la taille est supérieure à celle de *C. v. virgula* ($L = 8-11,5$ mm). 30 % mesurent plus de 10 mm. Les plus grands atteignent 11,52 mm. La téléconque a une légère concavité ventrale dans la moitié antérieure. Elle est large antérieurement ($L/l = 5,3-5,5$) et presque cylindrique et

elle devient conique et à courbure dorsale au niveau de l'apex. L'axe virtuel de la téléconque est représenté par une ligne brisée formée de quatre segments inégaux ($SAV = 4$) (Fig. 10F, M). Chez *C. v. virgula* $SAV = 3$. La protoconque est comparable à celle de *C. v. virgula*. Nous considérons

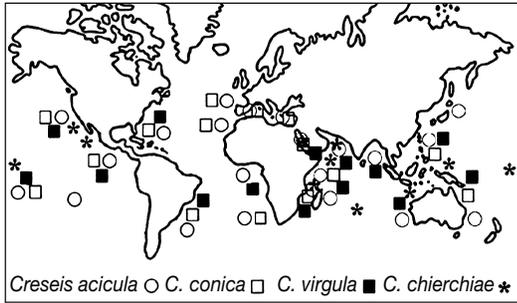


FIG. 11. — Répartition géographique des *Creseis* Rang, 1828.

ces spécimens de grande taille comme les représentants d'une sous-espèce nouvelle pour la science. Nous la nommons *Creseis virgula frontieri* n. ssp. Elle occupe une partie de la zone équatoriale de l'Atlantique africain.

Creseis chierchia (Boas, 1886)
(Figs 10H, R ; 11)

Cleodora chierchia Boas, 1886 : 62.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — 50 spécimens (16°17'N, 41°07'E ; 14°53'N, 42°01'E ; 13°20'N, 42°55'E ; 11°41'N, 42°56'E ; 11°45'N, 43°05'E ; 11°32'S, 47°16'E).

DISTRIBUTION. — Dans le genre *Creseis*, seul *C. chierchia* a une répartition typiquement indo-pacifique. Cette espèce thermophile est très fréquente et parfois très abondante dans l'océan Indien et la mer Rouge méridionale. Elle est également bien représentée dans les zones tropico-équatoriales de l'océan Pacifique, où elle est fréquente d'est en ouest (McGowan 1960) (Fig. 11).

REMARQUES

Téloconque conique, cannelée ou lisse, un peu évasée ($L/l = 4,5-5$; $\alpha < 21^\circ$), droite ou rarement et faiblement incurvée et de petite taille ($SAV = 1$; $L = 2,5-3$ mm) (Tableau 5). La protoconque est caractéristique ; elle est trapue ($L/l = 2-2,5$; $\beta = 14-15^\circ$) et toujours séparée de la télconque par une forte constriction précédée par un net renflement ; l'apex est souvent renflé et donc arrondi à son extrémité (Fig. 10H, L, M). Chez *C. conica* et *C. virgula*, constriction et renflement peuvent exister mais de façon aléatoire.

Quand ils existent, chez *C. virgula* la protoconque est aussi trapue que chez *C. chierchia* ($L/l = 2,3-2,7$) mais $\alpha > 25$. Chez *C. conica* et *C. chierchia*, α est comparable mais chez *C. conica* la protoconque est plus effilée ($\alpha < 21^\circ$; $L/l = 4,5$). Ces caractéristiques discriminantes sont utiles pour la détermination des adultes sans cannelures mais surtout pour celle des jeunes spécimens. C'est la forme à coquille cannelée et mince qui a été décrite la première (Boas 1886). Elle provenait du Pacifique occidental. La forme à coquille épaisse, lisse ou peu et irrégulièrement cannelée a été décrite du Nord du canal de Mozambique (Frontier 1965). Chez cette espèce typiquement côtière (Frontier 1963a), la forme à coquille cannelée est la plus néritique (néritique interne) ; l'autre peut atteindre le talus sans le dépasser ; entre les deux, il y a des formes intermédiaires (Frontier 1973). Selon cet auteur, le polymorphisme qui coïncide avec des répartitions écologiques différentes serait de nature phénotypique. Dans le nord de l'océan Indien, elle a été récoltée en plusieurs points (Frontier 1963b). Dans le golfe d'Aden notamment et en mer Rouge nous avons récolté une forte majorité de formes lisses ou ne comptant que deux ou trois cannelures. C'est à un phénotype lisse de cette espèce que l'on peut rattacher la forme *bulgia* décrite du nord-est de l'océan Indien par Sakthivel en 1974 (Rottman 1976 ; Almogi-Labin 1982 ; Rampal 1985).

Genre *Clio* Linné, 1767

ESPÈCE TYPE. — *Clio pyramidata* Linné, 1767.

Groupe *pyramidata*

REMARQUES

Depuis son apparition au Miocène supérieur (Wenz 1959-1960), *Clio pyramidata* Linné, 1767 a toujours montré un polytypisme et un polymorphisme remarquables (Figs 12-16).

Les taxons qui s'y rattachent sont les plus abondants et les plus fréquents du genre. Certains sont répartis sur tous les océans et à toutes les latitudes

de 70°N à 60°S. Les importantes variations morphologiques de la coquille produisent des formes s'éloignant du type originel. La présence, chez tous ces représentants, d'une frange asymétrique située sur le bord antérieur du manteau, nous permet néanmoins de les rattacher à une même entité représentée par le nouveau groupe *pyramidata*. Les auteurs les considèrent comme des sous-espèces ou des espèces. Nous citerons notamment les formes : *pyramidata* Linné, 1767 ; *lanceolata* (Lesueur, 1813) ; *sulcata* (Pfeffer, 1879) ; *martensii* (Pfeffer, 1880) ; *convexa* (Boas, 1886) ; *antarctica* (Dall, 1908) ; *excisa* (Spoel, 1963). À l'exception de *convexa* qui a atteint le rang spécifique, il est actuellement difficile de se prononcer sur le rang systématique des autres formes. Nous avons choisi de suivre les variations de *Clio pyramidata lanceolata* et de *Clio convexa* qui sont les plus fréquents du groupe.

Clio pyramidata lanceolata (Lesueur, 1813)
(Figs 12 ; 13)

Hyalaea lanceolata Lesueur, 1813 : 284.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — Plus de 7000 spécimens dénombrés (36°08'N, 00°30'O ; 36°53'N, 03°09'E ; 39°27'N, 05°26'E ; 33°11'N, 21°44'E ; 41°10'N, 02°23'E ; 42°31'N, 07°41'E ; 16°26'N, 146°33'O ; 36°44'S, 20°00'E ; 22°08'S, 55°11'E ; 12°38'S, 45°11'E ; 22°29'S, 166°24'E ; 00°10'N, 08°16'O ; 00°00'S, 169°57'E ; 01°15'N, 46°15'E ; 04°37'N, 49°08'E ; 09°01'N, 57°05'E).

DISTRIBUTION. — *C. p. lanceolata* est largement répandu dans les zones tempérées chaudes, subtropicales et tropicales de l'Atlantique, et en Méditerranée occidentale. Il vit aussi dans l'Indo-Pacifique, mais de façon sporadique, l'espèce caractéristique de ce secteur étant *C. convexa* (Fig. 15D).

REMARQUES

Ce taxon est intéressant à considérer en raison de sa vaste répartition mondiale accompagnée d'importantes variations clinales. Son polymorphisme réside essentiellement dans la courbure et l'évasement des arêtes latérales, entraînant des différences de largeur et de hauteur de la téléconque (Figs 12 ; 13 ; Tableau 6). Ces variations nous ont permis de différencier des formes originales. Une analyse factorielle montre des affinités entre

les spécimens du Pacifique occidental et ceux du golfe de Gascogne, et entre les spécimens ibériques atlantiques et ceux de Méditerranée nord-occidentale. Les spécimens de la Méditerranée orientale sont très variés puisqu'ils ressemblent à la fois à ceux de l'Atlantique tropical et sud-africain. Les spécimens de la Méditerranée sud-occidentale sont beaucoup plus évasés que ceux de tous les autres secteurs du globe et plus plats. Ceux du Pacifique ouest-équatorial sont peu évasés et relativement hauts. Quant à la courbure des arêtes latérales, chez la plupart des *C. p. lanceolata*, elle est régulièrement concave, depuis la protoconque jusqu'à l'extrémité antérieure. Chez les représentants de la mer d'Alboran et de l'Atlantique européen, les arêtes latérales sont concaves sur le tiers ou la moitié de leur longueur, puis elles deviennent convexes. Chez les spécimens post-glaciaires de la mer sud-Tyrrhénienne, elles sont régulièrement concaves (Fig. 13). Dans l'Atlantique septentrional, sous les plus hautes latitudes il est supplanté par *Clio pyramidata pyramidata* aux arêtes latérales peu évasées et presque rectilignes (spécimens récoltés à 47°33'N, 08°39'O) (Figs 14 ; 15).

La protoconque (Figs 12 ; 13) est plus ou moins ventrue et plus ou moins longue. Bien que chaque région présente une tendance préférentielle, c'est surtout en Méditerranée orientale que l'individualisation est la plus marquée (Fig. 12K : A1, A2) : protoconque assez courte à bords relativement rectilignes et à constriction peu marquée. Dans les autres secteurs, méditerranéens et atlantiques ibériques, elle est plus longue et à bords plus curvilignes (Fig. 12K : B1, B2). Dans l'Atlantique oriental tropical et sud-africain ainsi que dans le Pacifique ouest-équatorial, la protoconque est plus ventrue (Fig. 13).

Clio convexa convexa (Boas, 1886)
(Figs 15D ; 16F-L)

Cleodora pyramidata var. *convexa* Boas, 1886 : 73.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — 500 spécimens (00°00'S, 169°57'E ; 00°14'S, 117°51'E ; 22°29'S, 166°24'E ; 11°32'S, 47°16'E ; 07°47'S, 51°51'E ; 01°15'N,

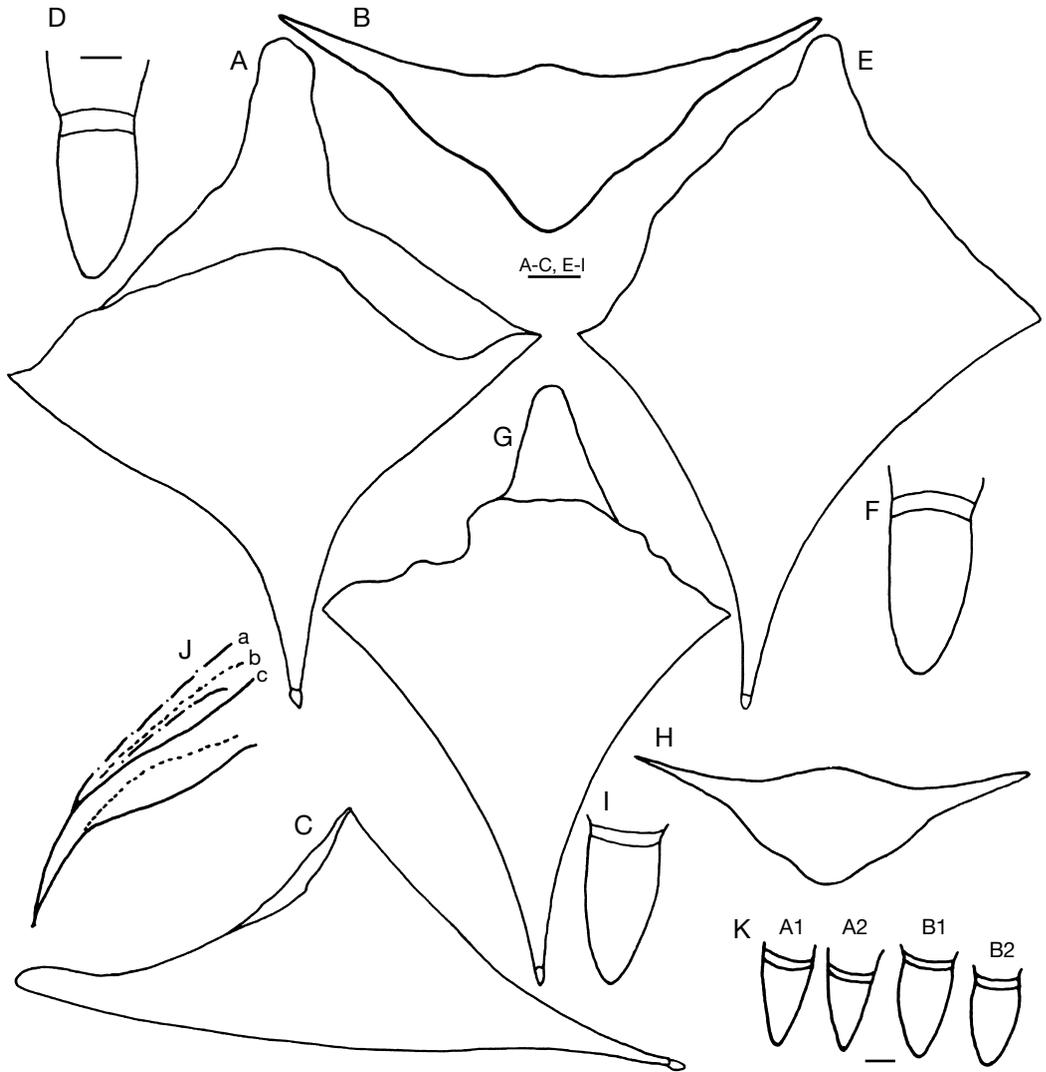


FIG. 12. — *Clio pyramidata lanceolata* (Lesueur, 1813) de Méditerranée; **A-C, E, G, H**, téloconque vue dorsale, ventrale, antérieure et de profil; **D, F, I, K**, protoconque; **A-D**, Alboran; **E, F**, Ligure; **G-I**, Ionienne; **J**, variations de la direction des arêtes latérales; **a**, Ligure; **b**, Ionienne; **c**, Alboran; **K**, protoconque; **A1, A2**, Méditerranée orientale; **B1, B2**, Méditerranée occidentale. Échelles : **D, F, I, K**, 0,1 mm ; **A-C, E, G, H**, 1 mm.

46°15'E ; 12°25'N, 50°18'E ; 24°31'S, 38°07'E ;
16°36'N, 146°33'O ; 09°01'N, 57°05'E).

DISTRIBUTION. — D'après les cartes de répartition de McGowan (1960), *Clio convexa* vit dans tout le Pacifique équatorial d'est en ouest. Il est largement répandu aussi dans la moitié nord de l'océan Indien, au large des côtes africaines et australiennes. Il peut faire des incursions dans l'Atlantique Sud, à la faveur des courants (Fig. 15D).

REMARQUES

Nous avons noté la fréquence et l'abondance de *Clio convexa* dans l'Indo-Pacifique occidental où il peut vivre sympatriquement avec *C. pyramidata lanceolata* sans trace d'hybridation, ce qui implique un isolement reproductif (Rampal 1975 ; Bé & Gilmer 1977). Longtemps considéré comme une sous-espèce de *C. pyramidata*, il s'en distingue

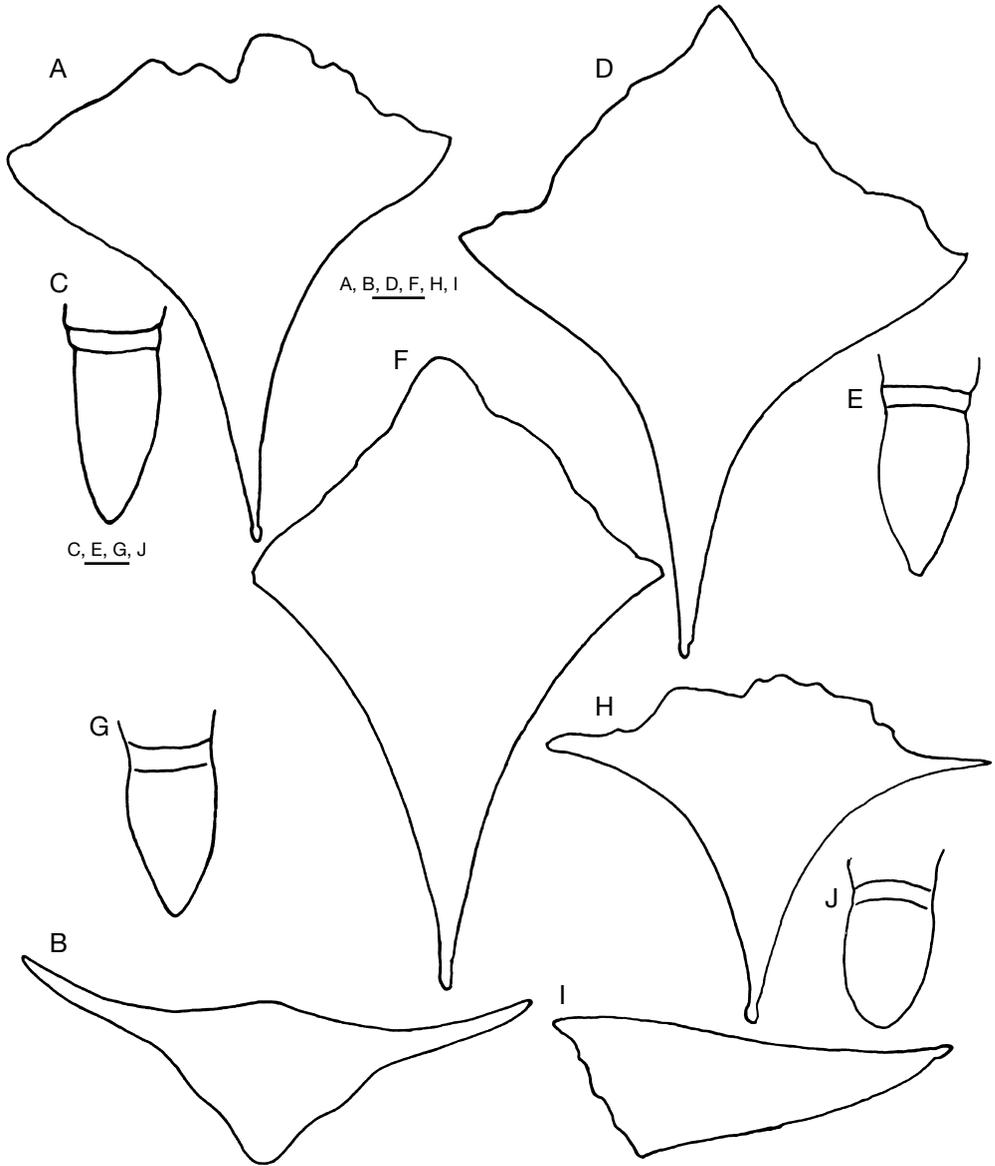


FIG. 13. — *Clio pyramidata lanceolata* (Lesueur, 1813); **A, B, D, H, I**, t eloconque vue dorsale, ant erieure et de profil ; **C, E, G, I**, protoconque ; **A-C**, golfe de Gascogne ; **D, E**, Atlantique ib erique ; **F, G**, Pacifique occidental ; **H-J**, Sud-Tyrrh enienne, fossile post-glaciaire.  echelles : C, E, G, J, 0,1 mm ; A, B, D, F, H, I, 1 mm.

par la protoconque trapue et globuleuse, les ar etes lat erales   section plate, la t eloconque en vue ant erieure en forme de triangle isoc ele  lev e et la taille moyenne deux fois inf erieure, longueur moyenne 6,5 mm (Fig. 16) (*C. pyramidata* : protoconque allong e, ar etes lat erales   section aigu e, t elo-

conque triangulaire aplatie en vue ant erieure, longueur moyenne 12,5 mm). G en eralement, la convexit e de la face dorsale est r eguli ere et d etermine un angle qui varie de 4   7  chez les sp ecimens r ecolt es en mer d'Arabie (15 16'0"N, 60 13'2"E) dans le Pacifique occidental (00 18'S,

TABLEAU 6. — *Clio pyramidata lanceolata* (Lesueur, 1813), variations géographiques des caractéristiques biométriques de la téloconque. Valeurs moyennes et maximales (mm) des longueur (L), largeur (l) et hauteur (H).

| Secteurs | L moyenne | L | l moyenne | l | H moyenne | H |
|------------------------------|-----------|-------|-----------|-------|-----------|------|
| Méditerranée sud-occidentale | 12,80 | 15,73 | 9,99 | 12,00 | 2,27 | 2,86 |
| Méditerranée orientale | 12,40 | 12,98 | 9,32 | 10,12 | 2,79 | 3,80 |
| Atlantique oriental | 12,30 | 12,71 | 8,90 | 10,23 | 2,35 | 3,30 |
| Pacifique occidentale | 12,51 | 13,75 | 8,00 | 8,80 | 2,39 | 2,64 |

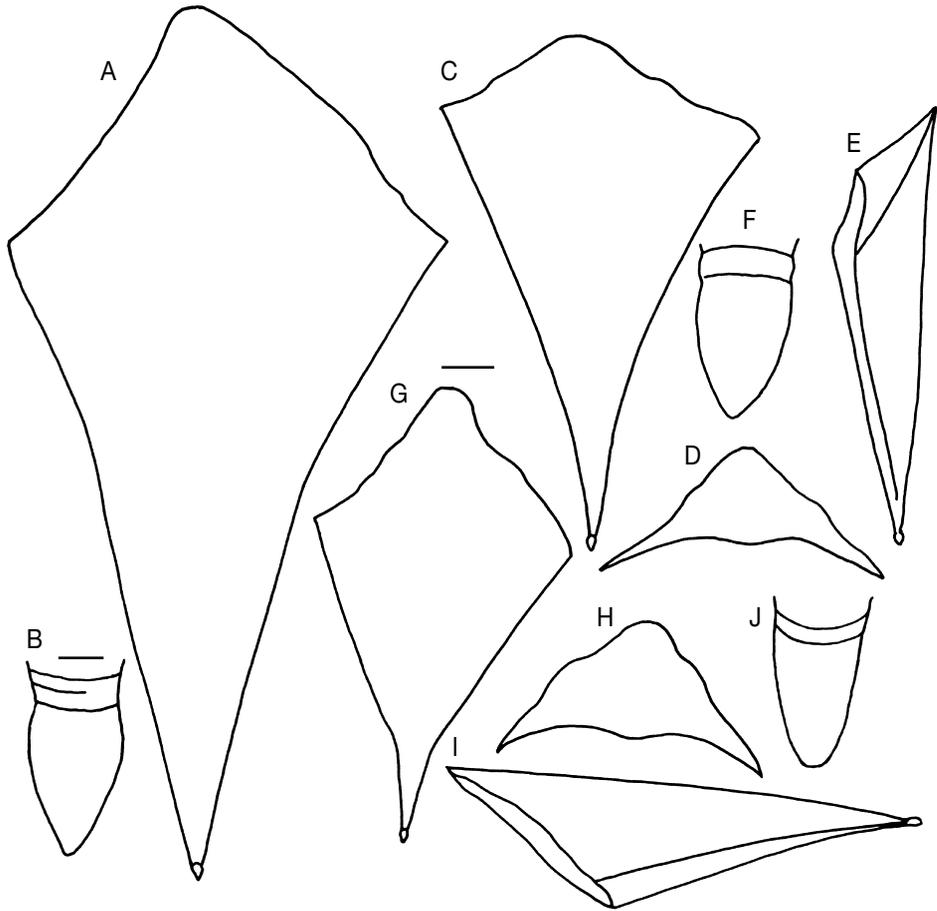


FIG. 14. — A-F, *Clio pyramidata pyramidata* Linné, 1767, golfe de Gascogne ; G-J, *Clio* sp., Atlantique sud-oriental ; A, C, D, E, G-J, téloconque vue dorsale, antérieure et de profil ; B, F, J, protoconque. Échelles : B, F, J, 0,1 mm ; A, C, D, E, G-I, 1 mm.

135°27'O) et central (16°26'5"N, 146°33'O) notamment. Il en est de même pour les spécimens observés par McGowan (1960) sur l'ensemble du Pacifique tropical (*Clio teschi* McGowan, 1960 est synonyme de *Clio convexa*).

Clio convexa cyphosa n. ssp.
(Figs 16A-E ; 23A, B)

MATÉRIEL TYPE. — Détroit de Bab el Mandeb, holotype L = 6,29 mm, H = 2,38 mm, l = 4,02 mm

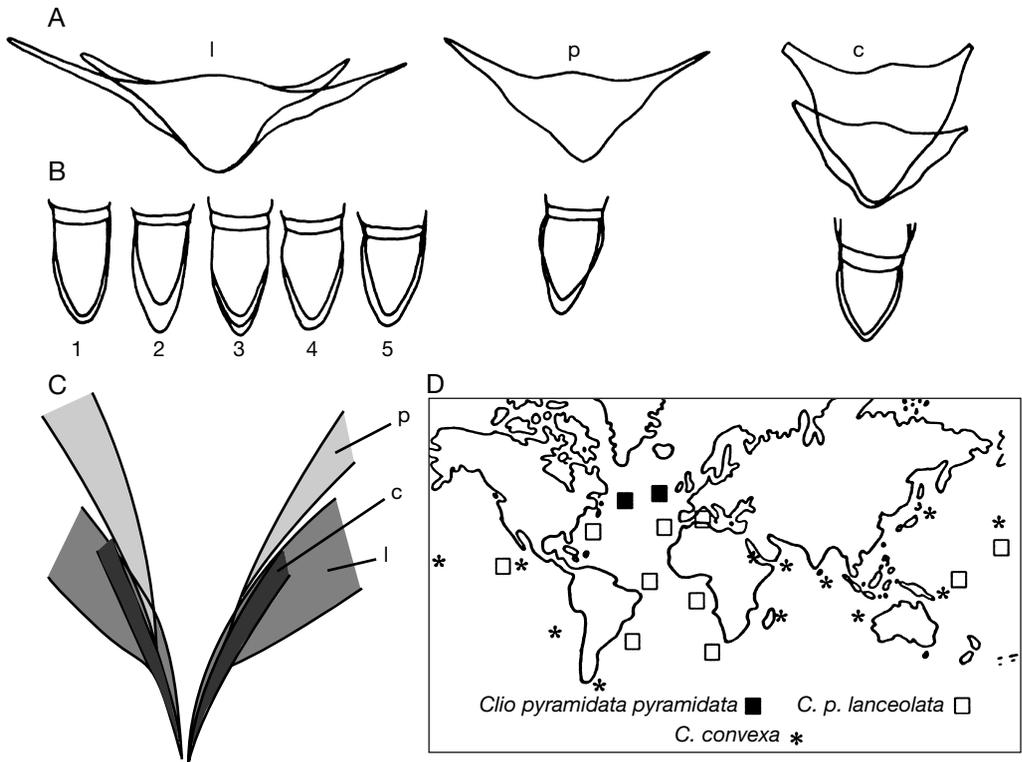


FIG. 15. — Groupe *pyramidata* ; **A**, t  lioconque en vue ant  rieure ; **B**, protoconque ; 1, Pacifique occidental ; 2, M  diterran  e ; 3, Atlantique nord ; 4, Atlantique tropical ; 5, Atlantique m  ridionale ; **C**, superposition sch  matique des t  lioconques ; **D**, r  partition g  ographique des trois taxons. Abr  viations : c, *Clio convexa* (Boas, 1886) ; l, *Clio pyramidata lanceolata* (Lesueur, 1813) ; p, *Clio pyramidata pyramidata* Linn  , 1767.

(MNHN BIMM) ; 3 paratypes L = 6,62 mm, L = 6,95 mm, L = 7,17 mm (MNHN BIMM).

MAT  RIEL EXAMIN  . — Entr  e de la mer Rouge m  ridionale, NO *Thalassa*, stn 107, 480 m, drague Ralli  , 17.III.1977, 300 sp  cimens.

  TYMOLOGIE. — Gibbosit   de la c  te m  dio-dorsale.

DESCRIPTION

Dans les s  diments r  cents de la mer Rouge m  ridionale ont   t   dragu  s des sp  cimens dont la face dorsale, tr  s convexe, avec changement de pente, d  termine un angle de 15  , donnant un aspect bossu caract  ristique qui le distingue des autres repr  sentants de l'esp  ce r  colt  s sur l'ensemble de l'Indo-Pacifique. Chez ces derniers la convexit   est r  guli  re et faible. Pr  s de la protoconque, la c  te m  dio-

dorsale devient tr  s l  g  rement concave (Figs 16A-E ; 23A, B). L'examen de plus de 300 sp  cimens a montr   l'individualit   de cette population par rapport aux autres repr  sentants de l'esp  ce. Ce taxon r  colt   dans le vestibule de la mer Rouge m  ridionale repr  sente vraisemblablement une sous-esp  ce nouvelle pour la science. Nous la nommons *Clio convexa cyphosa* n. ssp.

Clio sp.
(Fig. 14G-J)

Dans l'oc  an Atlantique sud-africain (35  S, 15  E) nous avons observ   de petits sp  cimens   troits (L = 9,13 mm, moyenne 8,25 mm ; l = 5,94 mm, moyenne 5,25 mm). Les ar  tes

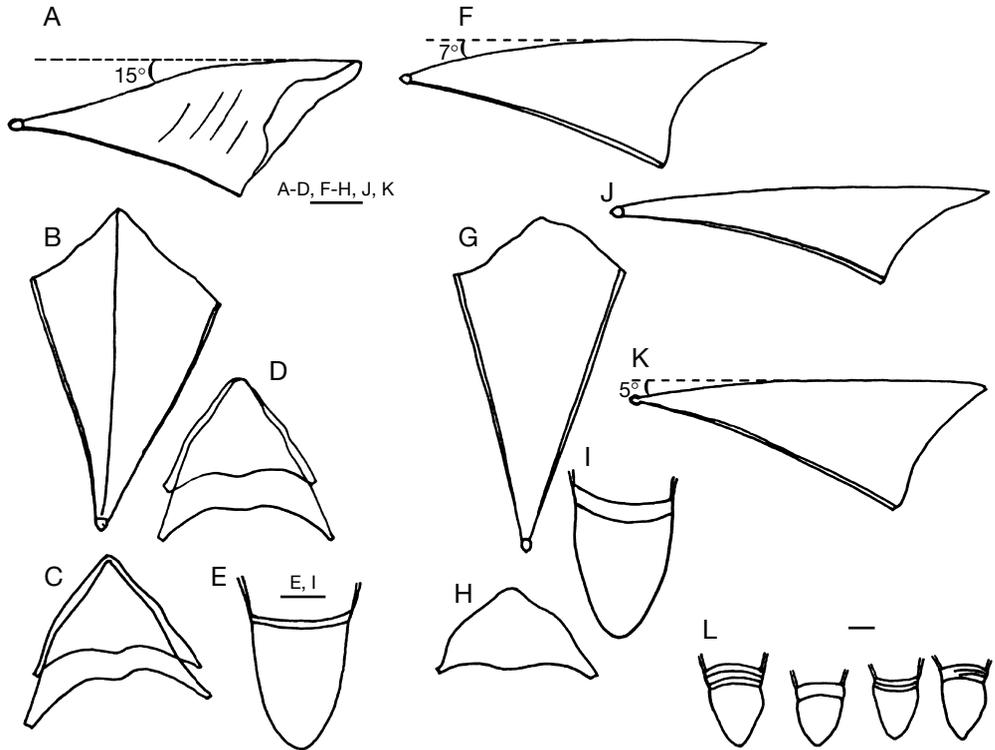


FIG. 16. — *Clio convexa* (Boas, 1886) ; A-D, F-H, J, K, t eloconque vue de profil, dorsale, ventrale et ant erieure ; E, I, L, protoconque ; A-E, *Clio convexa cyphosa* n. ssp. (fossile), mer Rouge m ridionale ; F-L, *Clio convexa convexa* (Boas, 1886) ; F-I, Pacifique occidental ; J, canal de Mozambique ; K, golfe d'Aden ; L, protoconque dans diff erents secteurs indo-pacifiques.  chelles : E, I, L, 0,1 mm ; A-D, F-H, J, K, 1 mm.

lat erales sont peu  vas ees, presque rectilignes pr es de la protoconque puis tr es l eg erement convexes (angle au sommet 17° ; angle des ar etes lat erales 55°). La ligne m edio-dorsale est relativement plate en vue de profil. La face dorsale comprend trois c otes longitudinales, la face ventrale une large c ote longitudinale. En coupe transversale, les ar etes lat erales sont pointues. La protoconque rappelle celle de *C. p. lanceolata* mais elle est moins resserr ee au niveau de la constriction. Par le brusque changement de pente des ar etes lat erales (vue dorsale), ces sp ecimens rappellent la forme antarctique *sulcata* (Pfeffer 1879) qui vit entre 60° et 70° S. Cependant, ce dernier est moins large, moins  vas e, la face dorsale est ondul ee et, en coupe, les ar etes lat erales sont plus arrondies.

CONCLUSION SUR LE GROUPE *PYRAMIDATA*

Le ph enom ene structural le plus important pour le groupe *pyramidata* est la variation clinale. L'esp ece *Clio pyramidata* pr esente un polytypisme et un polymorphisme remarquables. La sous-esp ece *C. p. lanceolata* repr esente vraisemblablement le ph enotype originel car elle est largement r epandue et tr es polymorphe comparativement aux autres repr esentants du groupe. C'est sous cette forme que l'esp ece r eappara ıt tr es t ot en M editerran ee, mais de fa con sporadique, d es la fin des glaciations w urmiennes.

Genre *Diacria* Gray, 1847

ESP ECE TYPE. — *Hyalaea trispinosa* Blainville, 1821.

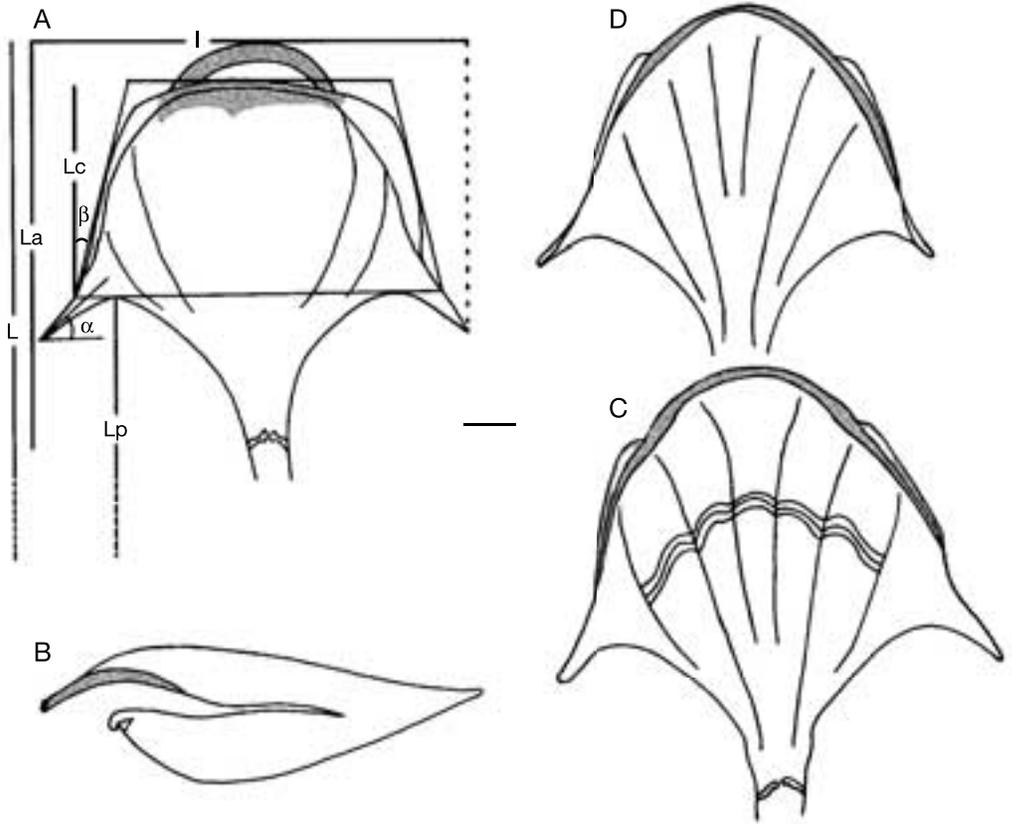


FIG. 17. — *Diacria major* (Boas, 1886) vue dorsale, ventrale et de profil ; **A, B**, Canaries ; **C**, Sargasses ; **D**, Indien sud-occidental. Abréviations : **l**, largeur ; **L**, longueur totale ; **La**, longueur de la tétroconque ; **Lc**, longueur du corps ; **Lp**, longueur de l'épine postérieure ; α , β , angles de l'axe des épines latérales et des fentes latérales, respectivement, par rapport au plan transversal et longitudinal. Échelle : 1 mm.

Groupe *trispinosa*

REMARQUES

Ce groupe a une large répartition mondiale et accuse des variations de forme et de coloration intéressantes. Plusieurs espèces ont été décrites : nous citerons *Diacria major* (Boas, 1886), *D. trispinosa* (Blainville, 1821), *D. rampali* Dupont, 1979, *D. maculata* Bleeker & Spoel, 1988, *D. piccola* Bleeker & Spoel, 1988 et *D. rubecula* Bontes & Spoel, 1998. Nous décrivons ici deux taxons nouveaux pour la science, *D. gracilis* n. sp. et *D. trispinosa heterocolorata* n. ssp., et reprenons la description de cinq espèces basée sur les données biométriques sui-

vantes : longueur totale (**L**), longueur de tétroconque (**La**), longueur du corps de la tétroconque (**Lc**), longueur de l'épine postérieure en arrière des épines latérales (**Lp**), largeur (**l**), hauteur (**H**). Angle déterminé par les épines latérales et le plan transversal (α) et par les fentes latérales et le plan sagittal (β) (Fig. 17A).

Diacria major (Boas, 1886) (Figs 17 ; 21I, K)

Hyalaea trispinosa var. *major* Boas, 1886 ; 95.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — 17 spécimens (30°41'N, 72°14'O ; 30°18'N, 29°20'O ; 01°13'S, 06°55'E ; 30°18'N, 29°20'O ; 12°38'S, 45°11'E ; 21°08'S, 55°11'E ; 22°29'S, 166°24'E).

TABLEAU 7. — Principales caractéristiques biométriques de la coquille des espèces du groupe *trispinosa* (spécimens actuels). Abréviations : L, Longueur totale (en mm) ; La, longueur de téloconque (en mm) ; Lc, longueur du corps de la téloconque (en mm) ; Lp, longueur de l'épine postérieure en arrière des épines latérales ; I, largeur (en mm) ; H, hauteur (en mm) ; α , angle déterminé par les épines latérales et le plan transversal (en degrés) ; β , angle déterminé par les fentes latérales et le plan sagittal (en degrés).

| Caractéristiques | <i>Diacria major</i> (Boas, 1886) | <i>Diacria trispinosa</i> (Blainville, 1821) | <i>Diacria rampali</i> Dupont, 1979 | <i>Diacria gracilis</i> n. sp. |
|------------------|--------------------------------------|---|--|-----------------------------------|
| L | — | 9,66-11,00 | 8,72-10,48 | 8,86-10,10 |
| La | 7,40-8,69 | 5,97-8,69 | 5,50-7,61 | 5,46-6,07 |
| Lc | 3,56-4,20 | 3,2-3,8 | 2,09 | 1,78 |
| I | 7,06-9,34 | 5,97-11,08 | 6,17-7,82 | 6,49-6,72 |
| H | 2,05-2,64 | 2,05-2,91 | 1,67-2,27 | 1,50-1,51 |
| I/LA | 1,06-1,10 | 1,20-1,50 | 1,00-1,19 | 1,00-1,22 |
| Lp/L | 0,53 (estimée) | 0,61-0,63 | 0,68-0,70 | 0,71-0,74 |
| α | 42-60 | 10-33 | 2-18 | 20-40 |
| β | 18 | 24-31 | 38 | 41-45 |

DISTRIBUTION. — *D. major* se rencontre dans tous les océans entre 35°N et 35°S, mais jamais en grand nombre. Ses prises dans le Pacifique septentrional (Tesch 1948) et dans l'Atlantique septentrional au nord de 40°N sont surprenantes.

REMARQUES

Cette espèce est caractérisée par les épines latérales peu élançées et peu développées par rapport à la téloconque (I/La = 1,06-1,10) ; elles sont obliques par rapport au plan transversal (α = 42-60°) (Fig. 21J) ; cette divergence en direction caudale est un des critères de détermination qui a servi à la description de l'espèce. La téloconque est massive, un peu arrondie en vue dorsale et assez peu bombée ventralement. Le corps de la téloconque est massif ; il s'inscrit dans un trapèze très haut dont les côtés, c'est-à-dire les fentes latérales, forment un angle faible par rapport à l'axe longitudinal de la coquille (β = 18°) (Fig. 21I). La coquille juvénile étant presque toujours absente, il est difficile de donner des moyennes de longueur totale ; certains auteurs l'estiment à 11 ou 13 mm. Les spécimens atlantiques semblent plus grands que ceux de l'Indo-Pacifique. Les plus grands spécimens observés ont été récoltés dans la mer des Sargasses. Un échantillonnage plus important serait nécessaire pour vérifier s'il existe deux classes de taille distinctes. L'épine postérieure est trapue à sa base et relativement courte (souvent brisée). Le péristome est grand ; la lèvre dorsale est épaisse et peu recourbée ventralement ; la lèvre ventrale

est épaisse et débordante, ainsi que les fentes latérales. *Diacria major* est blanc, à l'exception des lèvres qui sont marron et parfois aussi une partie des fentes latérales ; une petite tache marron jouxte souvent le milieu de la lèvre ventrale. Chez les spécimens récoltés dans la mer des Sargasses, on peut observer une fine striation transversale.

Diacria trispinosa trispinosa (Blainville, 1821) (Figs 18 ; 19 ; 21I-K)

Hyalaea trispinosa Blainville, 1821 : 82.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — 1350 spécimens dénombrés (36°08'N, 00°30'O ; 36°46'N, 00°16'E ; 47°33'N, 08°39'O ; 35°50'N, 15°00'O ; 12°54'S, 44°54'E ; 08°06'N, 49°02'O ; 00°14'S, 117°51'E ; 22°29'S, 166°24'E ; 16°26'N, 146°33'O ; 00°00'S, 151°47'O).

DISTRIBUTION. — *Diacria trispinosa trispinosa* est le taxon le plus abondant du groupe et le plus largement distribué dans tous les océans, de 40°N à 60°S mais c'est dans l'océan Atlantique qu'il est le plus fréquent et présente d'importantes variations (Fig. 21K). Dupont (1979) a distingué une forma *atlantica* qui vit dans l'Atlantique nord entre 25-30°N et 60°N. *D. trispinosa trispinosa* se rencontre dans tous les océans entre 35-40°N et 35°S. En Méditerranée, elle a valeur d'indicateur d'eau d'influence atlantique (Rampal 1965).

REMARQUES

Plusieurs centaines de spécimens actuels et fossiles ont été observés. Ils se distinguent de l'espèce précédente par le grand développement

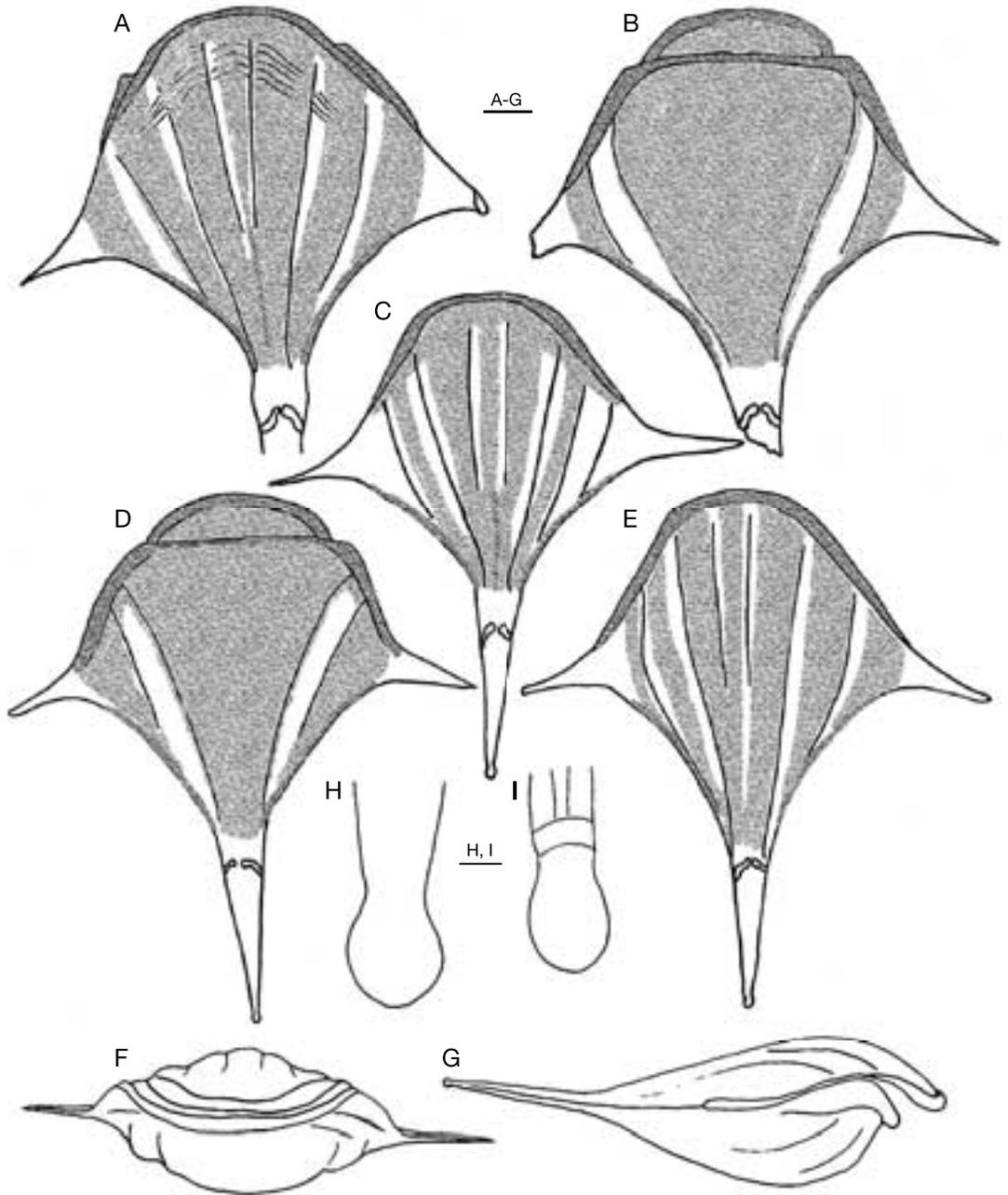


FIG. 18. — *Diacria trispinosa trispinosa* forma *atlantica* ; A-G, téloconque en vue dorsale, ventrale, antérieure et de profil ; A, B, Açores ; C-G, golfe de Gascogne ; H, I, protoconque vue dorsale et de profil. Échelles : A-G, 1 mm ; H, I, 0,1 mm.

des épines latérales qui sont fines et longues ($l/La = 1,2-1,5$) et à direction transversale ou subtransversale ($\alpha = 10-33^\circ$). Le corps de la

téloconque, assez empâté et bombé ventralement, s'inscrit dans un trapèze assez haut dont les fentes latérales sont plus inclinées que chez

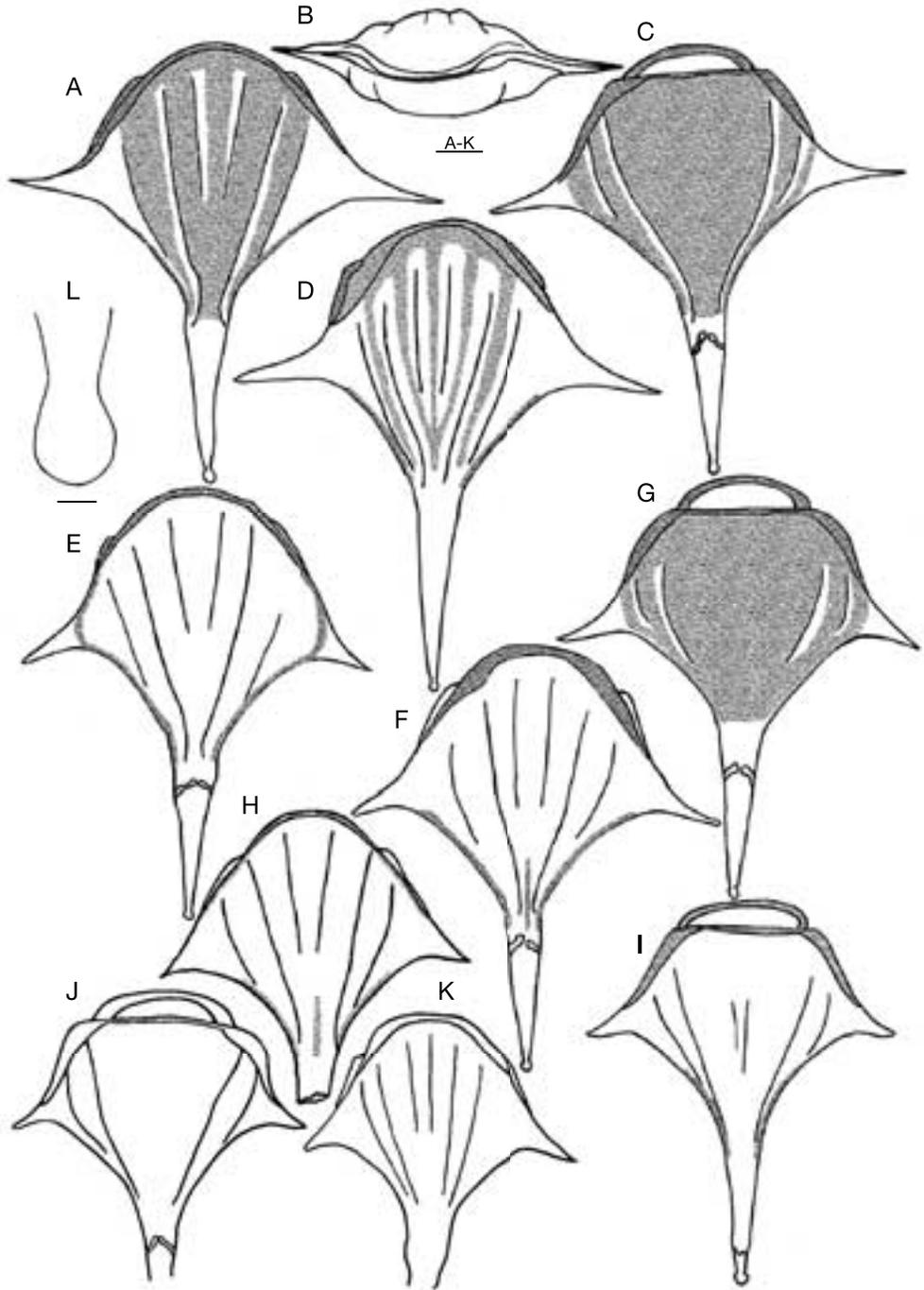


FIG. 19. — *Diacria trispinosa trispinosa* (Blainville, 1821) ; **A-K**, t loconque en vue dorsale, ventrale et ant rieure ; **A-C**, M diterran e (Alboran) ; **D**, golfe de Gascogne ; **E**, golfe de Guin e ; **F, G**, Atlantique marocain ; **H**, Atlantique occidental (Caraibes) ; **I**, Atlantique sud-oriental ; **J**, oc an Indien sud-occidental ; **K**, Pacifique centre- quatorial ; **L**, protoconque, M diterran e (Alboran).  chelles : A-K, 1 mm ; L, 0,1 mm.

l'espèce précédente ($\beta = 24\text{-}31^\circ$) et s'éloignent donc de l'axe antéro-postérieur (Tableau 7 ; Figs 18-21).

D. trispinosa trispinosa et sa forme *atlantica* sont reliées par une série d'intermédiaires (Dupont 1979 ; Pafort-Van Iersel 1982 ; Hilgersom & Spoel 1987). *D. trispinosa trispinosa* est grand, notamment la forme *atlantica* qui peut atteindre 11 mm de long avec une tégonoque de 8,69 mm. Entre le golfe de Gascogne et le Maroc, on trouve aussi de grands spécimens de la forme classique de *D. trispinosa trispinosa* ($L = 10,32$ mm, $La = 7,38$ mm). Dans les autres secteurs de l'Atlantique et dans l'Indo-Pacifique, la taille moyenne diminue. C'est dans le golfe de Gascogne et en Méditerranée sud-occidentale que l'on trouve les spécimens les plus larges : l/La peut atteindre respectivement 1,50 et 1,46. L'épine postérieure est assez longue et relativement épaisse ($Lp/L = 0,61\text{-}0,63$). Le péristome est plutôt grand. La lèvre dorsale est épaisse et très recourbée ventralement ; la lèvre ventrale est épaisse, généralement débordante ainsi que les fentes latérales. On a noté quelques cas de lèvre mince et étroite qui évoquent *D. rampali*. La coloration est très variable. Schématiquement, chez tous les représentants de cette espèce, un fin liseré marron souligne les lèvres dorsale et ventrale, une partie des fentes latérales et le bord de la tégonoque situé en arrière des épines latérales. Généralement on observe aussi un trait marron près de l'extrémité postérieure de la fine côte médio-dorsale. Les épines latérales et postérieures sont blanches. Par contre, la tégonoque est différemment colorée suivant les taxons. Chez *D. t. trispinosa* forma *atlantica*, elle est dorsalement et ventralement marron foncé, à l'exception des sillons longitudinaux incolores. C'est à cette sous-espèce que nous rattacherions *Diacria rubecula* Bontes & Spoel, 1998, récoltée comme celle-là dans l'océan Atlantique Nord ($48^\circ58'9''N$). Chez les populations de *D. t. trispinosa*, du golfe de Gascogne au Maroc, on trouve le même type de coloration assez uniforme mais en marron clair. Dans ce dernier secteur, ainsi que dans les autres secteurs atlantiques et indo-pacifiques, la coquille peut être presque entièrement blanche.

Diacria trispinosa heterocolorata n. ssp.
(Fig. 20A-C ; 23C)

MATÉRIEL TYPE. — Canal de Mozambique, NO Charcot, stn Benthedi DS 120, $11^\circ31'S$, $47^\circ23'E$, 260-300 m, 1979, holotype $La = 6,40$ mm, $Lc = 2,93$ mm, $l = 7,06$ mm, $H = 2,05$ mm (MNHN BIMM) ; 2 paratypes $La = 6,62$ mm, $La = 6,84$ mm (MNHN BIMM).

ÉTYMOLOGIE. — Coloration non homogène.

DESCRIPTION

Cinq spécimens diffèrent des autres *D. trispinosa* par la coloration et par certains caractères morphométriques. La tégonoque blanche est bordée d'un liseré orangé vif qui s'épaissit à la base des épines latérales et postérieures pour former une tache plus ou moins triangulaire (Figs 20A-C ; 23C). Sur l'extrémité postérieure de la côte dorsale on observe aussi une courte baguette de la même couleur. Les épines latérales sont plutôt obliques ($\alpha = 39^\circ$) et assez courtes ($l/La = 1,15$). Les fentes latérales sont moyennement inclinées ($\beta = 33^\circ$) (chez *D. t. trispinosa* et sa forme *atlantica* : $\alpha = 10$ à 33° ; $\beta = 24$ à 31° ; la coloration est différente). Il diffère aussi de *D. maculata* Bleeker & Spoel, 1988 en ce que celle-ci possède deux grosses taches marron sur la face ventrale, des épines latérales plus longues ($l/La = 1,30$) et sublatérales ($\alpha = 16$ à 24°) et des fentes latérales moins inclinées ($\beta = 24^\circ$). Il représente donc une sous-espèce nouvelle pour la science que nous nommons *Diacria trispinosa heterocolorata* n. ssp.

Diacria rampali Dupont, 1979
(Figs 20D-L ; 21I-K ; 23D)

Diacria rampali Dupont, 1979 : 39.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — 30 spécimens ($01^\circ13'S$, $06^\circ55'E$; $21^\circ08'S$, $55^\circ11'E$; $12^\circ38'S$, $45^\circ11'E$; $22^\circ29'S$, $166^\circ24'E$; $01^\circ48'S$, $169^\circ43'E$; $00^\circ00'S$, $147^\circ51'O$; $00^\circ00'S$, $148^\circ08'O$; $00^\circ35'S$, $169^\circ54'O$).

DISTRIBUTION. — *D. rampali* est subtropical et tropical : 20^\circN , 30^\circS (Dupont 1979). Il a une large répartition, mais semble peu fréquent dans l'océan Indien et le Pacifique oriental, contrairement à l'Atlantique et au Pacifique occidental (Fig. 21K). Dans les trois océans, nous l'avons récolté dans les mêmes stations que

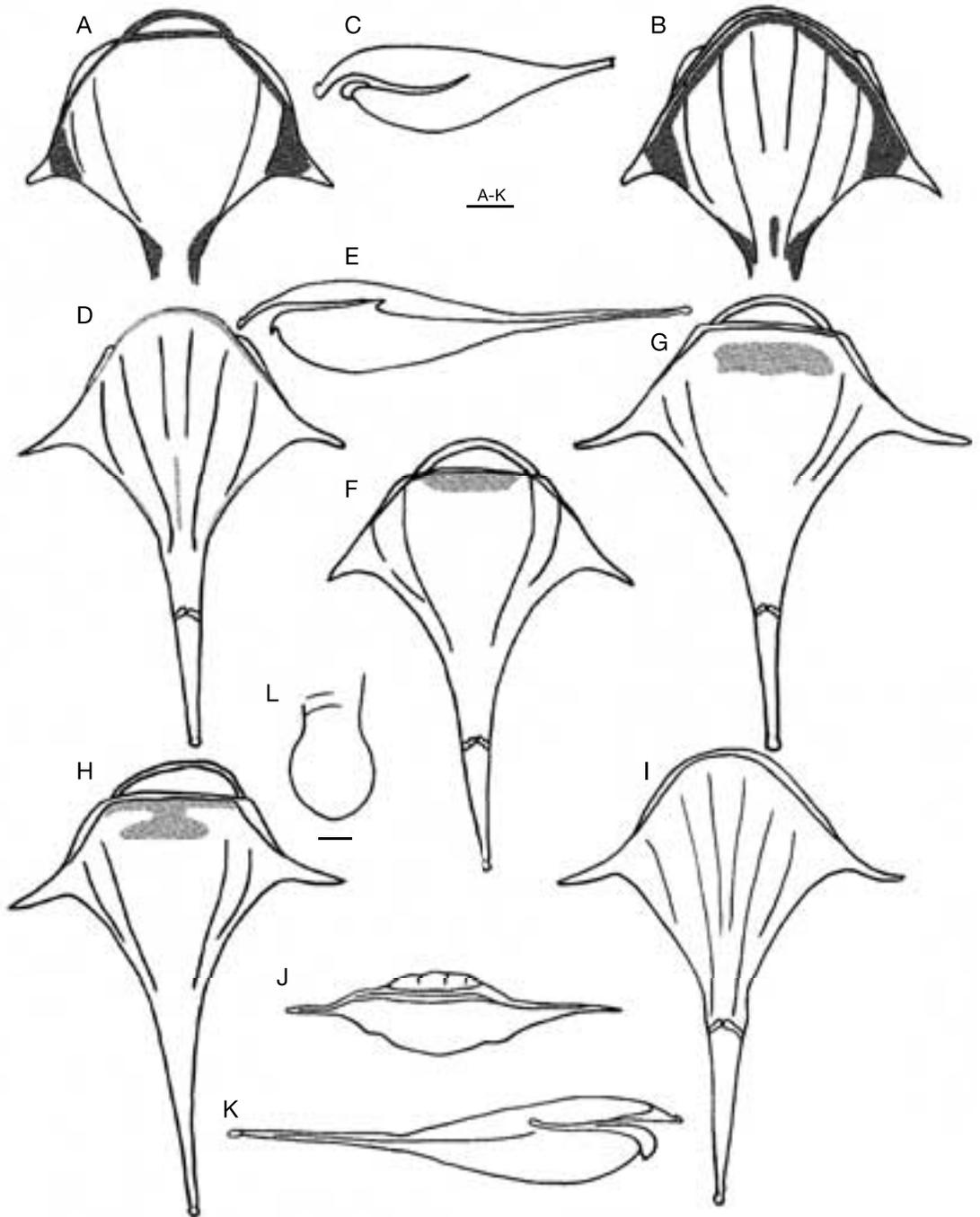


FIG. 20. — **A-C**, *Diacria trispinosa heterocolorata* n. ssp. (fossile), canal de Mozambique, t loconque vue dorsale, ventrale et de profil ; **D-L**, *Diacria rampali* Dupont, 1979 ; **D-K**, t loconque ; **D, E**, Atlantique  quatorial ; **F**, canal de Mozambique ; **G**, Pacifique centre- quatorial ; **H-K**, Pacifique occidental, vue dorsale, ventrale, ant rieure et de profil ; **L**, protoconque, Pacifique occidental.  chelles : A-K, 1 mm ; L, 0,1 mm.

D. trispinosa, sans noter de formes intermédiaires. La forme intermédiaire présentée par Spoel (1982) semblerait plutôt correspondre à *D. trispinosa*.

REMARQUES

Cette espèce se distingue des deux précédentes par la téloconque plus courte, l'épine postérieure plus longue et une tache marron près de la lèvre ventrale. Elle est en moyenne moins grande et moins large que les précédentes. Cependant, certains spécimens récoltés dans le Pacifique centre-équatorial peuvent dépasser 10 mm. Dupont (1979) a noté que certains spécimens atlantiques étaient plus grands que certains *D. trispinosa*. Le corps de la téloconque est assez court ($L_c = 2,09$ mm), fin et aux deux faces peu bombées ; il s'inscrit dans un trapèze assez plat dont les fentes latérales sont plus inclinées que chez les espèces précédentes ($\beta = 38^\circ$) (Figs 20D-L ; 21I-K ; 23D). Les épines latérales sont fines et élancées ; elles ont une direction subtransversale ($\alpha = 2-18^\circ$) (épines latérales en général les moins obliques du groupe). L'épine postérieure est longue ($L_p/L = 0,68-0,70$). Le péristome est étroit ; les lèvres dorsale et ventrale sont peu épaisses ; la lèvre dorsale est peu recourbée ventralement et la lèvre ventrale peu débordante. Dupont (1979) précise que les critères concernant l'épine postérieure, les lèvres, le péristome et la téloconque peu bombée sont discriminants mais, pour certains spécimens atlantiques il est nécessaire de tenir compte aussi de la coloration. La coquille est blanche, à l'exception des lèvres qui sont marron et d'une tache marron assez développée en arrière de la lèvre ventrale et toujours antérieure à la ligne des arêtes latérales. Cette tache a souvent une forme en « x » assez caractéristique. D'après Dupont (1979), les stades jeunes en sont dépourvus.

Diacria gracilis n. sp. (Figs 21A-H, K ; 23E-G)

MATÉRIEL TYPE. — Pacifique occidental. $2^\circ 27'S$, $169^\circ 38'E$, 03.IX.1967, holotype $L = 8,90$ mm, $L_a = 5,43$ mm, $L_c = 1,51$ mm, $L_p = 6,73$ mm, $l = 6,20$ mm, $H = 1,62$ mm (MNHN BIMM) ; 4 paratypes $L = 8,79$ mm, $L = 9,23$ mm.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — Pacifique occidental, mission Cyclone VI, NO *Coriolis*, filet IKMT, traits obliques, profondeur maximale atteinte 1200 m, 850 spécimens (nombre de spécimens) : stn 1, $00^\circ 00'S$, $169^\circ 57'E$, 2.IX.1967 (31). — Stn 5, $01^\circ 14'S$, $169^\circ 49'E$, 2.IX.1967 (111). — Stn 7, $01^\circ 48'S$, $169^\circ 43'E$, 3.IX.1967 (282). — Stn 9, $02^\circ 27'S$, $169^\circ 38'E$, 3.IX.1967 (161). — Stn 11, $03^\circ 13'S$, $169^\circ 37'E$, 3.IX.1967 (93). — Stn 13, $04^\circ 00'S$, $169^\circ 45'E$, 4.IX.1967 (79). — Stn 15, $04^\circ 38'S$, $169^\circ 36'E$, 4.IX.1967 (68). — Stn 17, $05^\circ 22'S$, $169^\circ 49'E$, 4.IX.1967 (29).

ÉTYMOLOGIE. — Silhouette très fine.

DESCRIPTION

Cette espèce diffère de *D. major* et *D. trispinosa* par l'épine postérieure très longue et la téloconque très courte, le péristome étroit, les lèvres minces, peu inclinées ou peu débordantes (Tableau 7 ; Figs 21A-H ; 23E-G). Elle a des affinités pour *D. rampali* mais s'en distingue par plusieurs caractères. Elle est en moyenne un peu moins long. Le corps de la téloconque est fin et plus court ($L_c = 1,78$ mm) ; l'épine postérieure est plus longue ($L_p/L = 0,71-0,74$) ; elle est moins haute ; les épines latérales, élancées, sont obliques par rapport au plan transversal ($\alpha = 20-40^\circ$) alors qu'elles sont subtransversales chez *D. rampali* ; les fentes latérales sont plus inclinées ($\beta = 41-45^\circ$) (Tableau 7) ; elle n'est pas colorée même à l'âge adulte à l'exception parfois d'une très petite trace beige près de la lèvre ventrale. Nous avons dénombré plusieurs centaines de spécimens vivant exclusivement dans le Pacifique occidental dont elle est vraisemblablement endémique. Un certain nombre de *D. rampali* ont été récoltés dans les mêmes stations et nous n'avons pas observé de formes de transition. Ils représentent donc bien une espèce nouvelle pour la science que nous nommons *Diacria gracilis* n. sp.

ÉVOLUTION STRUCTURALE DU GROUPE *TRISPINOSA*

Du point de vue évolutif, il est intéressant de signaler que dans le genre *Diacria*, le groupe *trispinosa* conserve la coquille juvénile à l'âge adulte alors que le groupe *quadridentata* la perd et semble donc être plus adapté à la vie planctonique. Le groupe *trispinosa* n'en est peut être qu'à un stade antérieur de son évolution.

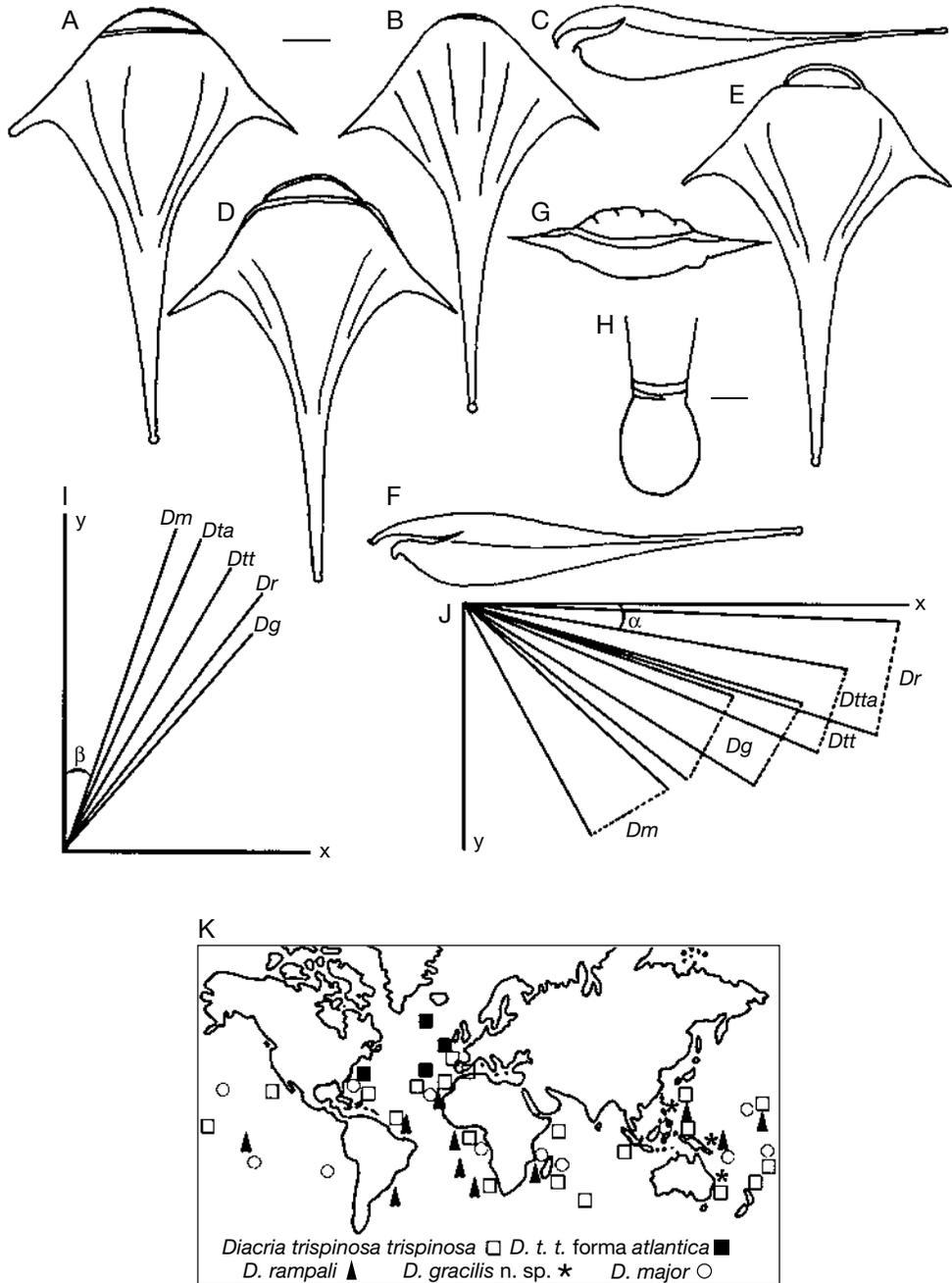


FIG. 21. — Groupe *trispinosa* ; A-H, *Diacria gracilis* n. sp. ; A-G, vue dorsale, ventrale, antérieure et de profil ; H, protoconque ; I-K, groupe *trispinosa* ; I, tangentes aux fentes latérales en vue ventrale ; J, axes des épines latérales en vue ventrale, en abscisse et en ordonnée, projections des plans transversal et longitudinal de la coquille (angle des fentes latérales/plan longitudinal β et des épines latérales/plan transversal α) ; K, répartition géographique. Abréviations : **Dg**, *Diacria gracilis* n. sp. ; **Dm**, *Diacria major* (Boas, 1886) ; **Dr**, *Diacria rampali* Dupont, 1979 ; **Dta**, *Diacria trispinosa trispinosa* forma *atlantica* ; **Dtt**, *D. t. trispinosa* (Blainville, 1821). Échelles : A-G, 1 mm ; H, 0,1 mm.

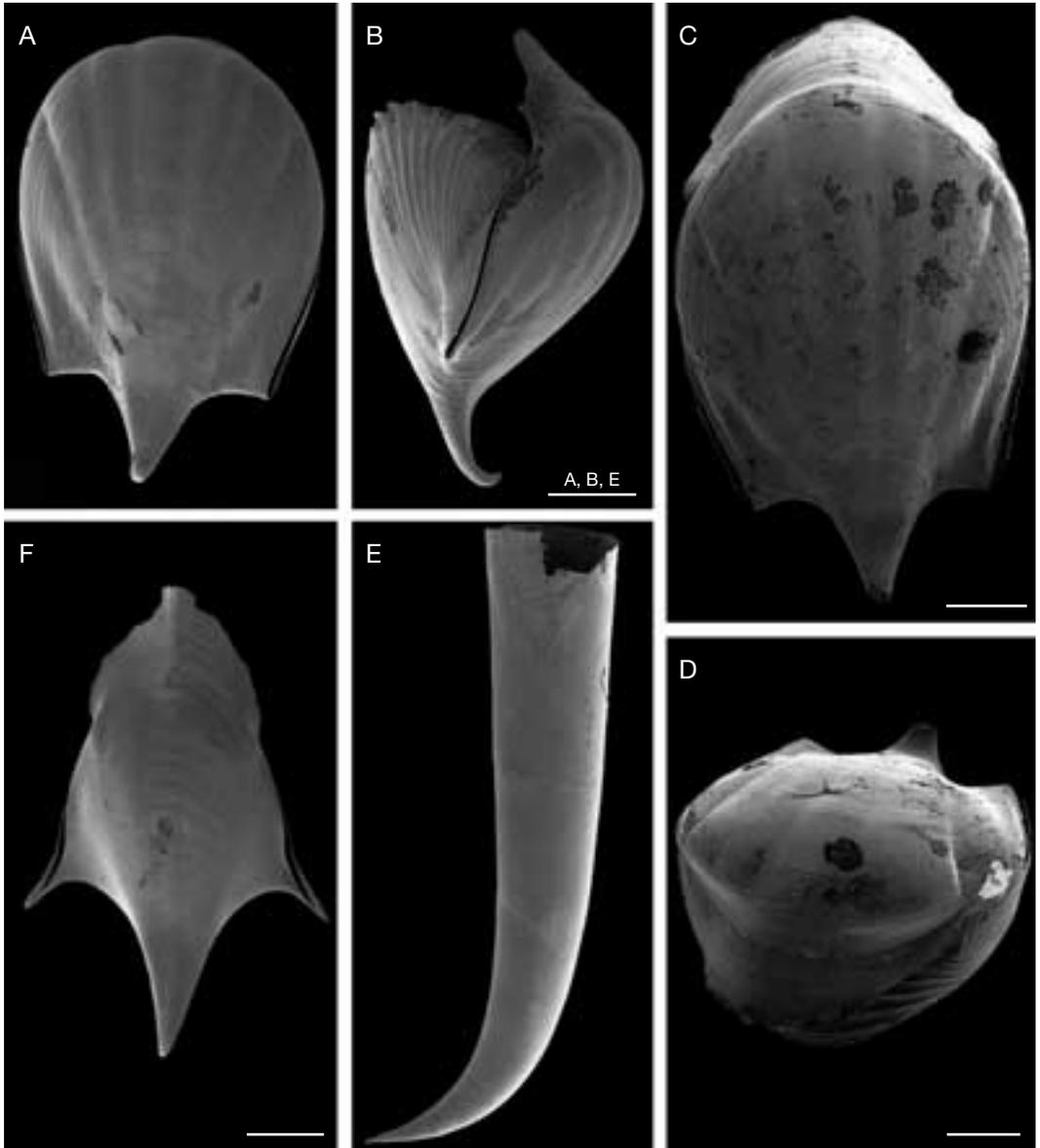


FIG. 22. — Photomicrographies au microscope électronique à balayage ; **A, B**, *Cavolinia gibboides* n. sp., vue dorsale et de profil ; **C, D**, *C. gibbosa* (d'Orbigny, 1836), vue dorsale et antéro-dorsale ; **E**, *Creseis virgula frontieri* n. ssp., vue de profil ; **F**, *Cavolinia labiata robusta* n. ssp., vue dorsale. Échelles : 1 mm.

Le genre *Diacria* est signalé au Miocène supérieur avec *Diacria trispinosa* et des espèces fossiles éteintes (Janssen 1995). Les formes récoltées dans ces niveaux montrent deux tendances morphologiques. L'une d'elles, *Diacria sangiorgi* Scarcella,

1934, assez grande, signalée vers la fin du Miocène supérieur (Messinien), ne semble pas avoir donné de descendants actuels. L'autre, récoltée au début du Miocène supérieur (Tortonien) et au milieu du Pliocène, *Diacria*

trispinosa (Blainville, 1821) est proche des formes actuelles.

Le phénomène le plus important dans le groupe *trispinosa* actuel est le polytypisme à large répartition mondiale : *D. trispinosa trispinosa*, *D. rampali* et *D. major* se rencontrent dans tous les océans. *Diacria trispinosa trispinosa* est le plus abondant, fréquent et polymorphe. Peut-être représente-t-il le phénotype originel ? Quant à *Diacria gracilis* n. sp., limité aux confins du Pacifique occidental, il aurait valeur d'endémique.

CONCLUSION SUR LA BIODIVERSITÉ CHEZ LES CAVOLINIIDAE

Les caractéristiques phénotypiques et biogéographiques de plusieurs Cavoliniidae ont mis en évidence la biodiversité de ces gastéropodes planctoniques et ont permis de décrire ou de modifier le rang de certains taxons et d'aborder les problèmes de phénotype originel. Du point de vue structural, le phénomène prépondérant est la variation clinale. L'isolat géographique joue aussi un rôle important dans la biodiversité des Cavoliniidae.

La variation clinale est très importante dans les groupes *pyramidata*, *trispinosa*, *inflexa* et *tridentata*. Ces groupes, qui montrent une importante plasticité, sont à la fois polytypiques et polymorphes. Chez les autres Cavoliniidae, ces phénomènes sont plus discrets.

Des isolats géographiques s'observent notamment dans le groupe *gibbosa*. Aux limites septentrionale et méridionale de l'aire d'extension de l'espèce atlantique *C. flava*, se sont individualisées, par isolement, des entités morphologiquement assez proches, géographiquement isolées, qui ont atteint l'isolement reproductif. Il s'agit de représentants de *Cavolinia gibboides* n. sp. en Méditerranée orientale et en mer Rouge septentrionale et des représentants de *C. gibbosa* dans le secteur sud-africain, canal de Mozambique. D'autres isolats ont été observés en mer Rouge : *Diacavolinia flexipes* (Spoel, 1971) (selon la terminologie de Spoel 1987, relative à *Cavolinia*

longirostris), *Cavolinia uncinata pulsatapusilla* Spoel, 1971.

En Méditerranée se sont différenciées des formes très originales de *Cavolinia tridentata tridentata*, de *Clio pyramidata lanceolata* et de *Cavolinia inflexa imitans*. Ces taxons méditerranéens ont vraisemblablement aussi atteint l'isolement reproductif par rapport aux populations atlantiques. *Cavolinia inflexa imitans* en particulier a acquis une tendance tempérée, alors que les populations atlantiques sont plutôt thermophiles. La plasticité morphologique de cette espèce s'accompagne d'une hétérogénéité écologique.

La plupart des genres ou groupes d'espèces ont différencié une espèce indo-pacifique *Creseis chierchiai*, *Clio convexa*, *Cuvierina urceolaris* ou indo-pacifique occidentale : *Cavolinia plana* du groupe *gibbosa* et *Cavolinia labiata* du groupe *inflexa*. *Diacria gracilis* n. sp. semble être inféodée au Pacifique occidental. Quant aux espèces caractéristiques de l'Atlantique, certaines peuvent se trouver aussi dans le Pacifique oriental en raison des relations tardives (Pliocène) entre ces deux océans : nous citerons notamment *Cavolinia flava*. Enfin, dans tous les genres ou groupes d'espèces existent des entités à large répartition mondiale pour lesquelles on peut émettre l'hypothèse d'une hétérogénéité écologique.

RÉGIONS FAUNISTIQUES MARINES

Schématiquement, la répartition de plusieurs Cavoliniidae nous a permis de caractériser les aires marines indo-pacifique occidentale, pacifique orientale et atlantique. La Méditerranée et la mer Rouge ont des affinités avec les océans voisins, mais elles ont leurs caractéristiques propres.

INDO-PACIFIQUE OCCIDENTAL

Voir Boas 1886 ; Meisenheimer 1905 ; Tesch 1948 ; Tokioka 1955 ; McGowan 1960 ; Frontier 1973 ; Spoel 1973 ; Rampal 1975.

Ce vaste ensemble océanique est caractérisé par la présence de nombreuses espèces thermophiles qui sont absentes ou accidentelles dans l'Atlantique.

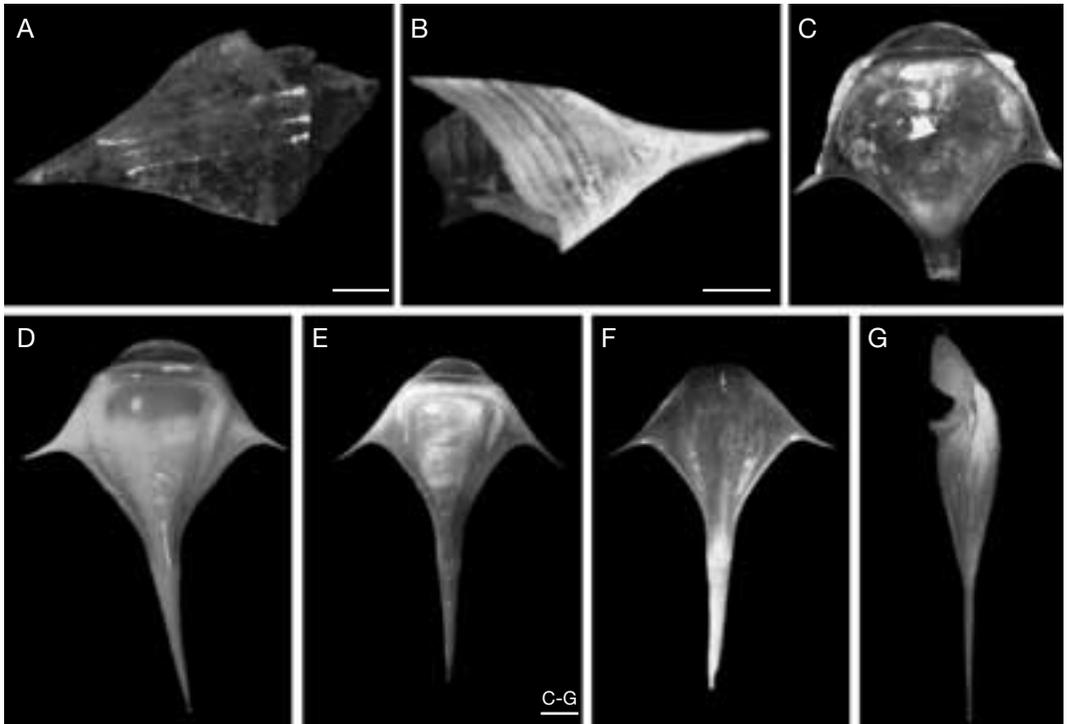


FIG. 23. — Photomicrographies au microscope électronique à balayage ; **A, B**, *Clio convexa cyphosa* n. ssp., vue ventrale et de profil ; **C**, *Diacria trispinosa heterocolorata* n. ssp., vue dorsale ; **D**, *Diacria rampali* Dupont, 1979, vue ventrale ; **E-G**, *Diacria gracilis* n. sp., vue ventrale, dorsale et de profil. Échelles : 1 mm.

Nous citons : *Cavolinia labiata* et *C. plana* que nous avons présentées dans cette analyse et aussi *C. globulosa* (Gray, 1850) et *Diacria costata* (Pfeffer, 1879). Certaines sont plus particulièrement inféodées au Pacifique occidental : *Cavolinia tridentata teschi* Spoel, 1974, *Diacria gracilis* n. sp., et le subfossile *D. schmidti occidentalis* Leyen & Spoel, 1982, du groupe *quadridentata* ; d'autres sont inféodées à l'océan Indien : *Cavolinia tridentata danae* Spoel, 1974 (au nord de 25°N) et *Cavolinia uncinata pulsata* Spoel, 1969. Les quatre suivantes vivent aussi dans le Pacifique oriental : *Creseis chierchiaie*, *Clio convexa*, *Diacavolinia mcgowani* (Spoel, 1973) et *Diacavolinia angulosa* (Gray, 1850) à l'exception de l'océan Indien occidental pour cette dernière. Dans l'Indo-Pacifique occidental vivent aussi tous les taxons qui ont une large répartition mondiale : ce sont les autres espèces des genres *Creseis*

et *Cuvierina* et du groupe *trispinosa*, *D. danae* du groupe *quadridentata*, *Cavolinia uncinata uncinata*, *C. inflexa*, *Clio pyramidata lanceolata* et trois autres *Diacavolinia*. La partie méridionale sud-occidentale de l'océan Indien abrite des formes typiquement atlantiques transfuges de cet océan. Dans la zone frontière sud-africaine vivent sympatriquement les espèces sud-atlantiques et indo-pacifiques. On observe le même phénomène dans la zone de contact entre le Pacifique occidental et oriental.

En résumé, une grande variété spécifique et un fort pourcentage d'espèces thermophiles typiquement indo-pacifiques caractérisent ce vaste domaine océanique.

PACIFIQUE ORIENTAL

Voir Tesch 1948 ; McGowan 1960 ; Spoel 1971, 1974 ; Rampal 1975.

Le Pacifique oriental a beaucoup d'affinités pour le Pacifique occidental (présence de *Creseis chierchiae*, *Clio convexa*, *Cuvierina urceolaris*, *Diacavolinia angulosa* et *Diacavolinia mcgowani*), mais il a aussi des affinités pour l'Atlantique avec lequel il est resté en relation par l'isthme de Panama jusqu'au Pliocène : présence de *Cavolinia inflexa*, *C. flava*, *Cuvierina columnella*, *C. spoeli* n. sp. et *Clio pyramidata lanceolata* qui sont vraisemblablement reproductivement isolées des spécimens atlantiques. Enfin, il a ses propres caractéristiques et se singularise par la présence d'endémiques : *Diacria schmidti schmidti* Spoel, 1971 du groupe *quadridentata*, *Cavolinia tridentata occidentalis* Spoel, 1974 au nord, et de *C. t. affinis* Spoel, 1974 au sud. Chez plusieurs euphausiacés on observe ce même type de distribution orientale : nous citerons *Euphausia eximia* Hansen, 1911 ; *E. distinguenda* Hansen, 1911 ; *E. lamelligera* Hansen, 1911 ; *E. mucronata* Sars, 1883 (Brinton 1962). Quant à l'espèce *E. gibboides* Ortman, 1893, elle est présente dans le Pacifique oriental et nord et aussi dans l'Atlantique alors qu'elle est absente du Pacifique occidental et de l'océan Indien (Mauchline 1980). Dans le Pacifique oriental on trouve aussi les Cavoliniidae à large répartition mondiale et dans sa partie la plus méridionale on trouve des transfuges sud-atlantiques. Le Pacifique oriental représente donc bien une entité faunistique distincte du Pacifique occidental.

ATLANTIQUE

Voir Boas 1886 ; Meisenheimer 1905 ; Bonnevie 1913 ; Tesch 1946 ; Furnestin 1961 ; Chen & Bé 1964 ; Spoel 1967, 1970b ; Rampal 1975 ; Boltovskoy 1975 ; Spoel & Dadon 1999.

Cet océan, dont la variété spécifique est inférieure à celle de l'Indo-Pacifique, est caractérisé par certaines espèces qui montrent d'importantes variations clinales dont nous avons déjà parlé. Dans cet océan, il y a moins d'espèces caractéristiques que dans les domaines océaniques précédents et, certains vivent aussi dans le Pacifique oriental. Néanmoins, c'est dans l'Atlantique que *Cavolinia inflexa imitans*, *C. flava* et *Clio pyramidata lanceolata* sont les plus abondantes. On y trouve aussi

les Cavoliniidae à large répartition mondiale appartenant aux genres *Creseis*, *Cuvierina*, *Diacria* et autres *Cavolinia* et *Clio*. L'Atlantique sud favorise le développement de formes très originales : nous citerons les phénotypes *sulcata* et *antarctica* du groupe *pyramidata* qui ont vraisemblablement atteint le rang spécifique, *Cavolinia gibbosa*, dérivée de l'espèce atlantique *Cavolinia flava*, et le phénotype *kraussi* du groupe *tridentata*. Dans la partie méridionale de l'océan Indien sud-occidental, la faune planctonique est proche de celle de l'Atlantique.

MÉDITERRANÉE

Voir Vayssière 1915 ; Tesch 1946 ; Menziès 1958 ; Rampal 1965, 1970, 1971, 1975, 1977, 1979, 1981, 1988b ; Thiriou-Quévrecq 1967 ; Sentz-Braconnot 1968.

La majorité de la faune actuelle de la mer Méditerranée a été introduite à partir de l'océan Atlantique à la fin des glaciations quaternaires, les différentes séquences froides étant marquées par la présence presque exclusive de l'espèce boréale *Limacina retroversa* (Flemming, 1823). Cependant, il est possible que certains représentants téthysiens aient résisté à la crise messinienne et aux glaciations quaternaires, dans des refuges, comme l'espèce endémique caractéristique du bassin oriental, *Cavolinia gibboides* n. sp., et peut-être aussi l'espèce tropicale *Hyalocypris striata* (Rang, 1828). Dans ses grandes lignes, la Méditerranée, située entre les 30° et 44° parallèles nord (46° pour l'Adriatique) a les mêmes tendances faunistiques générales que l'Atlantique ibéro-marocain : communautés de type tempéré et subtropical, à tendance tropicale dans le bassin oriental et la Basse-Tyrrhénienne. Aucune espèce tempérée-froide ni boréale n'entre dans leur composition actuelle. Cependant, ces deux aires marines présentent des différences qui donnent à la Méditerranée une originalité certaine. En effet, bien que les listes faunistiques tendent à s'équilibrer de part et d'autre de Gibraltar, la participation des espèces n'est pas identique et certaines, très fréquentes ou abondantes dans l'océan Atlantique, sont très rares ou absentes en Méditerranée. Ces Thecosomata transportés de

façon permanente par le courant atlantique dépassent rarement le vestibule alboranais (Rampal 1970). Ils ont valeur de transfuges, indicateurs d'eau d'influence atlantique qui ne trouvent pas en Méditerranée les conditions favorables à leur développement. Il s'agit de *Cuvierina columnella*, *C. spoeli* n. sp., *Diacria danae* du groupe *quadridentata*, *Diacria trispinosa trispinosa*, *Limacina lesueurii* (d'Orbigny, 1836), *Cavolinia flava*, *C. uncinata*, *Diacavolinia* sp., *Limacina bulimoides* (d'Orbigny, 1836) (Rampal 1965, 1975) *Desmopterus papilio* Chun, 1889 (Rampal 1988b). Les autres espèces, abondantes en Atlantique et en Méditerranée, sont phénotypiquement proches, mais dans cette dernière se développent des formes originales qui ont vraisemblablement acquis le statut d'espèces écologiques. Nous ajouterons enfin qu'en Méditerranée le 40^e parallèle nord représente une barrière thermique. Au nord de ce parallèle s'épanouit notamment l'espèce tempérée *Cavolinia inflexa*, au sud, les espèces thermophiles *Limacina trochiformis* (d'Orbigny, 1836) et *Styliola subula* (Quoy & Gaimard, 1827) ; dans le bassin oriental, plus franchement thermophile, s'y ajoute *Hyalocylis striata* (Rang, 1828) (Rampal 1971, 1975).

MER ROUGE

Voir Herman 1971 ; Spoel 1971 ; Casanova *et al.* 1973 ; Rampal 1975, 1988a ; Almogi-Labin 1982.

La mer Rouge est à l'océan Indien ce que la Méditerranée est à l'océan Atlantique. Depuis le Miocène moyen, époque de l'effondrement de la mer Rouge actuelle et de son ouverture sur l'océan, l'approvisionnement faunistique est d'origine indienne. En effet, outre les Cavoliniidae à large répartition mondiale, la similitude entre la mer Rouge et l'océan Indien se situe au niveau spécifique avec différenciation éventuelle de taxons typiquement érythréens : *Cavolinia globulosa*, *Creseis chierchiai*, *Cuvierina urceolaris*, *Clio convexa cyphosa* n. ssp., *Diacria erythra erythra* subfossile et *D. e. crassa* du groupe *quadridentata*, *Cavolinia uncinata pulsatapusilla*, *Diacavolinia flexipes*. Dans la mer Rouge méridionale la variété spécifique est la plus impor-

tante. Dans la partie septentrionale (golfe d'Aqaba) nous avons récolté une relicte téthysienne, *Cavolinia gibboides* n. sp. Cette endémique, présente aussi en Méditerranée orientale, est le témoin des relations qui existaient entre ces deux mers presque jusqu'à la fin de l'ère Tertiaire. Malgré leur proximité, leur relation artificielle et l'impact du Haut Barrage d'Assouan sur leurs échanges, il y a quelques décennies encore, ces deux mers abritaient des Thecosomata différents ; on n'avait pas noté de migrations lessepsiennes (Casanova *et al.* 1973) alors qu'elles étaient démontrées pour d'autres organismes marins. Nous concluons cette étude sur la biodiversité spatio-temporelle de ces gastéropodes planctoniques en soulignant la grande plasticité phénotypique et biologique qui a commencé dès leur apparition au Paléocène, s'est poursuivie jusqu'au Pliocène et se manifeste encore actuellement. Issus d'ancêtres benthiques, ces mollusques planctoniques ont optimisé leur morphologie et leur biologie en fonction du milieu.

Remerciements

Je remercie Patrick Arnaud (Centre océanologique de Marseille) et Pierre Lozouet (MNHN) pour leurs conseils dans la rédaction de cette publication. Je remercie aussi Jean-Luc Da Prato (Université de Provence, Marseille) pour son aide technique dans le traitement des images et le montage des planches photographiques.

RÉFÉRENCES

- ALMOGI-LABIN A. 1982. — Stratigraphic and paleoceanographic significance of late Quaternary Pteropods from deep-sea cores in the gulf of Aqaba (Elat) and northernmost Red Sea. *Marine Micropaleontology* 7: 53-72.
- BACESCÚ M. 1980. — Problèmes de systématique évolutive concernant quelques Crustacés de la mer Noire, in *Journées d'études sur la systématique évolutive et la biogéographie en Méditerranée, Cagliari, 1980*. Commission internationale pour l'Exploration scientifique de la Méditerranée: 85-88.
- BÉ A. W. H. & GILMER R. W. 1977. — A zoogeographic and taxonomic review of Euthecosomatous

- Pteropoda. *Oceanic Micropaleontology* 1 (6): 733-808.
- BENOIST E. A. 1888. — Description des Céphalopodes, Ptéropodes et Gastéropodes Opisthobranches (coquilles fossiles des terrains tertiaires moyens du Sud-ouest de la France). *Actes de la Société linnéenne de Bordeaux* sér. 5, 42 (2): 23-33.
- BENZECRI J.-P. 1973. — *L'analyse des données*. I: *La taxinomie*. Dunod, Paris, 615 p.
- BLEEKER J. & SPOEL S. VAN DER 1988. — *Diacria piccola* and *Diacria maculata*: two new Pteropod mollusc species from the Atlantic and Pacific oceans. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 101 (1): 60-66.
- BOAS J. E. V. 1886. — Spolia atlantica. Bidrag til Pteropodernes. Morphologi og systematik samt til kundens kaben om deres geografiske udbredelse. *Vidensk Selsk. Skr.*, 6 *Række, naturvidensk, mathemat.* Afd. IV (1): 1-231.
- BOLTOVSKOY D. 1975. — Ecological aspects of Zooplankton (Foraminifera, Pteropoda and Chaetognatha) of the Southwestern Atlantic Ocean. *The Veliger* 18 (2): 203-216.
- BONNEVIE 1913. — Pteropoda. *Reports scientific Research Michael Sars North Atlantic Deep Sea Expedition 1910* 3 (1): 1-59.
- BRINTON E. 1962. — The distribution of Pacific Euphausiids. *Bulletin Scripps Institution Oceanography University California* 8 (2): 51-270.
- BRODSKY K. A. 1965. — The taxonomy of marine plankton organisms and oceanography. *Oceanology* 5: 1-10.
- BRUNET M. 1980. — Quelques aspects biogéographiques du peuplement de Turbellariés Calyptorhynques méditerranéens, in *Journées d'études sur la systématique évolutive et la biogéographie en Méditerranée, Cagliari, 1980*. Commission internationale pour l'Exploration scientifique de la Méditerranée: 21-28.
- CASANOVA B., DUCRET F. & RAMPAL J. 1973. — Zooplankton de méditerranée orientale et de mer Rouge (Chaetognathes, Euphausiacés, Ptéropodes). *Commission internationale pour l'Exploration scientifique de la Méditerranée* 21 (8): 515-519.
- CHEN C. & BÉ A. W. H. 1964. — Seasonal distributions of Euthecosomatous Pteropods in the surface waters of five stations in the western north Atlantic. *Bulletin of Marine Science of the Gulf and Caribbean* 14 (2): 185-220.
- COATES A. G., JACKSON J. B. C., COLLINS L. S., CRONIN T. M., DOWSETT H. J., BYBELL L. M., JUNG P. & OBANDO J. A. 1992. — Closure of the Isthmus of Panama: the near-shore marine record of Costa Rica and western Panama. *Geological Society of America Bulletin* 104: 814-828.
- CURRY D. 1965. — The English Paleogene Pteropods. *Proceeding of the Malacological Society of London* 36: 357-371.
- DUPONT L. 1979. — Note on variation in *Diacria* Gray, 1847, with descriptions of a species new to science, *Diacria rampali* nov. spec., and a forma new to science, *Diacria trispinosa* forma *atlantica* nov. forma. *Malacologia* 18: 37-52.
- ESCHOLTZ F. 1829. — *Zoologischer Atlas, enthaltend Abbildungen und Beschreibungen neuer Thierarten, während des Flottcapitäns von Kotzbue zweiter Reise um die Welt*. Reimer, Berlin 3: 1-18.
- FROGET C. 1974. — *Essai sur la géologie du précontinent de la Provence occidentale*. Thèse Doctorat d'État, Université Aix-Marseille, Aix-Marseille, France, 219 p.
- FRONTIER S. 1963a. — Présence de *Creseis chierchiai* (Boas) dans l'océan Indien. *Cahiers ORSTOM-océanographie* 6 (série Nosy-Bé II): 229-232.
- FRONTIER S. 1963b. — Zooplankton récolté en mer d'Arabie, golfe Persique et golfe d'Aden. II Ptéropodes: systématique et répartition. *Cahiers ORSTOM-océanographie* 6 (série Nosy-Bé II): 233-254.
- FRONTIER S. 1965. — Le problème des *Creseis*. *Cahiers ORSTOM-océanographie* 3 (2): 11-17.
- FRONTIER S. 1973. — Zooplankton de la région de Nosy-Bé VI. Ptéropodes, Hétéropodes. Première partie: espèces holonétiques et néritiques internes. Contribution à l'étude d'une baie eutrophique tropicale. *Cahiers ORSTOM-océanographie* 11 (3): 273-289.
- FURNESTIN M.-L. 1961. — Ptéropodes et Hétéropodes du plancton marocain. *Revue des Travaux de l'Institut scientifique et technique des Pêches maritimes* 25 (3): 293-326.
- HERMAN Y. 1971. — Vertical and horizontal distribution of Pteropods in Quaternary sequences, in FRINNEL B. M. & RIEDEL W. R. (eds), *Micropaleontology of Oceans*. Cambridge University Press, Cambridge: 436-486.
- HILGERSOM P. C. J. & SPOEL S. VAN DER 1987. — East-West variation in *Diacria* off Northwestern Africa. *Malacological Review* 20: 97-104.
- ICZN 1999. — *Code international de Nomenclature zoologique*. 4^e éd. International Trust for Zoological Nomenclature, Londres, 306 p.
- JACKSON J. B. C. 1992. — Molluscan diversification and extinction on opposite sides of the Isthmus of Panama. *5th American Paleontological Convention of Paleontological Society* 6: 144.
- JACKSON J. B. C., JUNG P., COATES A. G. & COLLINS L. S. 1993. — Diversity and extinction of tropical American Mollusks and Emergence of the Isthmus of Panama. *Science* 260: 1624-1625.
- JANSSEN A. W. 1995. — *Systematic Revision of Holoplanktonic Mollusca in the Collections of the "Dipartimento di Scienze della Terra" at Torino, Italy*. Monografie 17, Silvestrelli & Cappelletto, Torino, 233 p.
- KLAUSEWITZ W. 1969. — Remarks on the geographical situation of the Mediterranean and the Red Sea. *Annale Museo Scienze naturali di Genova* 77: 323-328.
- MAUCLINE J. 1980. — *The biology of Mysids and Euphausiids*. Academic Press, London, 681 p.

- MAYR E. 1974. — *Populations, espèces et évolution*. Hermann, Paris, 496 p.
- MCGOWAN J. A. 1960. — *The systematics, distribution and abundance of Euthecosomata of the North Pacific*. Ph. D. Thesis, University of California, San Diego, USA, 197 p.
- MEISENHEIMER J. 1905. — Pteropoda. *Wiss Ergebnisse Deutsche Tiefsee-Expedition Valdivia, 1898-1899* 9: 1-222.
- MENZIES R. 1958. — Shell-bearing Pteropods Gastropods from Mediterranean plankton (Cavoliniidae). *Pubbliazione Stazione Zoologica Napoli* 30 (3): 381-401.
- MÖRCH O. A. L. 1850. — *Catalogus Conchyliorum quae reliquit C. P. Kierulf*. Md. Dr. Typis trieri, Hafniae dividenda, 33 p.
- ORBIGNY A. D' 1836. — *Voyage dans l'Amérique méridionale exécuté pendant les années 1826-1833*. *Mollusques* 5 (3). Bertrand, Paris: 49-184.
- PAFORT-VAN IERSEL T. 1982. — Variation in *Diacria trispinosa* (De Blainville, 1821) and *Clio pyramidata* Linnaeus, 1767 (Pteropoda, Mollusca) of the Amsterdam Mid North Atlantic Plankton Expedition 1980. *Beaufortia* 32 (6): 97-115.
- PFEFFER G. 1880 — Die Pteropoden des Hamburger Museums. *Abh. Ver. Hamburg* 7: 69-99.
- RAMPAL J. 1965. — Ptéropodes Thécosomes indicateurs hydrologiques. *Revue des Travaux de l'Institut scientifique et technique des Pêches maritimes* 29 (4): 393-400.
- RAMPAL J. 1970. — Ptéropodes Euthécosomes indicateurs d'eau d'influence atlantique en Méditerranée, in *Journées d'Étude planctonologique, Monaco, 1968*. Commission internationale pour l'Exploration scientifique de la Méditerranée: 45-48.
- RAMPAL J. 1971. — Les Ptéropodes Euthécosomes en Méditerranée. *Commission internationale pour l'Exploration scientifique de la Méditerranée* 20 (3): 419.
- RAMPAL J. 1974. — *Cavolinia inflexa* in sediments and in plankton. *Communication au Symposium "Marine Plankton and sediments" and third Planktonic Conference, Kiel, September 1974*.
- RAMPAL J. 1975. — *Les Euthécosomes (Mollusques pélagiques)*. *Systématique et évolution. Écologie et biogéographie méditerranéennes*. Thèse Doctorat d'État, Université de Provence, Marseille, France, 485 p.
- RAMPAL J. 1977. — Caractéristiques morphologiques, écologiques et biogéographiques des Euthécosomes de Méditerranée. *Commission internationale pour l'Exploration scientifique de la Méditerranée* 24 (10): 143-144.
- RAMPAL J. 1979. — Euthécosomes tropicaux dans les sédiments de la mer Tyrrhénienne. *Commission internationale pour l'Exploration scientifique de la Méditerranée* 25/26 (8): 149-150.
- RAMPAL J. 1981. — Biogéographie méditerranéenne d'après l'étude des Euthécosomes, in *Journées d'études sur la systématique évolutive et la biogéographie en Méditerranée, Cagliari, 1980*. Commission internationale pour l'Exploration scientifique de la Méditerranée: 45-54.
- RAMPAL J. 1985. — Systématique du genre *Creseis* (Mollusques Euthécosomes). *Commission internationale pour l'Exploration scientifique de la Méditerranée* 29 (9): 259-263.
- RAMPAL J. 1988a. — Les Euthécosomes de la mer Rouge. *Commission internationale pour l'Exploration scientifique de la Méditerranée* 31 (2): 300.
- RAMPAL J. 1988b. — *Desmopterus papilio* Chun, 1889 en Méditerranée (Mollusque Euthécosome). *Commission internationale pour l'Exploration scientifique de la Méditerranée* 31 (2): 231.
- RAMPAL J. 1996. — *Clio oblonga* n. sp. (Mollusque, Gastéropode, Euthécosome, Cavoliniidae, Clionae) fossile de thanatocœnoses quaternaires de la Méditerranée. *Géologie méditerranéenne* 23 (3-4): 175-185.
- RANG M. 1827. — Description de deux genres nouveaux (*Cuvieria* et *Euribia*) appartenant à la classe des Ptéropodes. *Annales des Sciences naturelles* 12: 320-329.
- RANG M. 1828. — Notice sur quelques mollusques nouveaux appartenant au genre *Cleodore* et établissement et monographie du sous-genre *Creseis*. *Annales des Sciences naturelles* 13: 302-319.
- RANG M. & SOULEYET F. L. A. 1852. — *Histoire naturelle des Mollusques Ptéropodes*. J. B. Baillière, Paris, 86 p.
- RÖGH F. & STEININGER F. F. 1984. — *Fossils and climate*. 10, in *Neogene Paratethys, Mediterranean and Indo-pacific Seaways*. Brenchley, Vienna: 171-200.
- ROTTMAN M. 1976. — Euthecosomatous Pteropods (Mollusca) in the Gulf of Thailand and the South China Sea: seasonal distribution and species associations. *Naga Report* 4 (6): 1-117.
- SAKTHIVEL M. 1974. — A new species of *Creseis* (Gastropoda, Mollusca) from the Laccadive Sea. *Current Science* 43 (19): 619-620.
- SAKTHIVEL M. 1976. — Geographical and seasonal distribution of Euthecosomata (Pteropoda, Gastropoda) in the Indian Ocean. *Meteor Forschung-Ergebnisse* D 23: 1-22.
- SENTZ-BRACONNOT E. 1968. — Répartition des Ptéropodes *Spiratella inflata* (d'Orbigny) et *S. trochiformis* (d'Orbigny) dans la rade de Villefranche-sur-Mer. *Commission internationale pour l'Exploration scientifique de la Méditerranée* 19 (3): 463-467.
- SPOEL S. VAN DER 1967. — Euthecosomata a group with remarkable developmental stages (Gastropoda, Pteropoda). *J. Noorduijn en Zoon N. V. Gorinchem*, 375 p.
- SPOEL S. VAN DER 1970a. — Morphometric data on Cavoliniidae, with notes on a new form of *Cuvierina columnella* (Rang, 1827), (Gastropoda, Pteropoda). *Basteria* 34 (5-6): 103-151.

- SPOEL S. VAN DER 1970b. — The pelagic Mollusca from the *Atlantide* and *Galathea* Expeditions collected in the East Atlantic. *Atlantide Report* 11: 99-139.
- SPOEL S. VAN DER 1971. — New forms of *Diacria quadridentata* (de Blainville, 1821) *Cavolinia longirostris* (de Blainville, 1821) and *Cavolinia uncinata* (Rang, 1829) from the Red Sea and the East Pacific Ocean (Mollusca, Pteropoda). *Beaufortia* 19 (243): 1-19.
- SPOEL S. VAN DER 1973. — Variation in *Cavolinia longirostris* (de Blainville, 1821) from the Pacific Ocean with description of a new form (Mollusca, Pteropoda). *Bulletin Zoologisch Museum Amsterdam* 3 (14): 99-101.
- SPOEL S. VAN DER 1974. — Geographical variation in *Cavolinia tridentata* (Mollusca, Pteropoda). *Bidragen tot de Dierkunde* 44 (1): 99-112.
- SPOEL S. VAN DER 1982. — Intermediates between *Diacria trispinosa* and *D. rampali* (Mollusca, Pteropoda). *Basteria* 46: 121-123.
- SPOEL S. VAN DER 1987. — *Diacavolinia* nov. gen. separated from *Cavolinia* (Pteropoda, Gastropoda). *Bulletin Zoologisch Museum* 11 (9): 77-79.
- SPOEL S. VAN DER & DADON J. R. 1999. — *South Atlantic Zooplankton*. Backhuys Publishers, Leiden, vol. 2: 869-1706.
- SPOEL S. VAN DER & PIERROT-BULTS A. C. 1998. — Variations in *Cavolinia inflexa* (Lesueur, 1813). (Gastropoda: Pteropoda: Euthecosomata). *Zoologisch Ver.* 323: 435-440.
- TESCH J. J. 1946. — The Thecosomatous Pteropods. I. The Atlantica. *Dana Report* 28: 1-82.
- TESCH J. J. 1948. — The Thecosomatous Pteropods. II. The Indo-Pacific. *Dana Report* 30: 1-45.
- THIRIOT-QUIEVREUX C. 1967. — Variations saisonnières qualitatives des Gastéropodes dans le plancton de Banyuls-sur-Mer (novembre 1965-novembre 1969). *Vie et milieu* 18 (2 B): 331-342.
- TIBERI N. 1878. — Mollusques marins d'Italie. Céphalopodes, Pteropodes, Hétéropodes vivants de la Méditerranée et fossiles du terrain tertiaire d'Italie. *Annales Société Malacologie Belgique* 13 (2): 52-84.
- TOJKIOKA T. 1955. — On some plankton animals collected by the *Syunkotu-Maru* in May-June 1954. IV. Thecosomatous Pteropods. *Publications of the Seto Marine Biological Laboratory* 5 (1): 59-74.
- TORTONESE E. 1964. — Main biogeographical features and problems of the Mediterranean fish fauna. *Copeia* 1: 98-107.
- TORTONESE E. 1980. — Aperçu sommaire sur les Asteroidea de la Méditerranée (histoire, distribution, systématique), in *Journées d'études sur la systématique évolutive et la biogéographie en Méditerranée, Cagliari, 1980*. Commission internationale pour l'Exploration scientifique de la Méditerranée: 11-19.
- VACELET J. 1980. — Les affinités du peuplement de Spongiaires de la Méditerranée, in *Journées d'études sur la systématique évolutive et la biogéographie en Méditerranée, Cagliari, 1980*. Commission internationale pour l'Exploration scientifique de la Méditerranée: 29-30.
- VAYSSIÈRE A. 1915. — Mollusques Euptéropodes (Pteropodes Thécosomes) des Campagnes des yachts *Hirondelle* et *Princesse Alice* (1885-1913). *Résultats des Campagnes scientifiques Monaco* 47: 1-226.
- WENZ W. 1959-1960. — Handbuch der Paläozoologie. *Gebrüder Borntraeger Berlin* 6 (2): 47-53.

Soumis le 27 décembre 2000 ;
 accepté le 19 octobre 2001.