

Le genre *Namnetia* COSSMANN 1905 : attribution aux Juliidæ (Opisthobranchia, Gastropoda).

Définition des espèces et implications paléoécologiques pour l'Éocène de la région de Nantes (Loire-Atlantique) *

Jacques LE RENARD (1)

Mots-clés : Sacoglossa, Éocène, Analyse harmonique, Paléoécologie,
Loire Atlantique.

Résumé

Le genre *Namnetia* COSSMANN 1905, est définitivement transféré des Bivalvia dans les Juliidæ, sous-famille Bertheliniinæ (Gastéropodes à deux valves). Son rattachement comme sous-genre à *Anomalomya* COSSMANN 1887 est jugé encore prématuré. *Anomalomya sphaerica* LE RENARD 1980 est mise en synonymie de *Anisodonta sphaerica* COSSMANN 1886. Les deux espèces *N. discoides* et *N. sphaerica* sont distinguées, après caractérisation de leur morphogenèse par analyse de Fourier. Elles ont vécu respectivement au Lutétien supérieur (Biarritzien) de la région de Nantes et au Bartonien inférieur (Auversien) du bassin de Paris. Les caractéristiques écologiques des Juliidæ sont rappelées : association avec les algues *Caulerpa*, dans des eaux marines chaudes et bien oxygénées, à très faible profondeur.

Le nouveau nom de genre *Squamulinia* est introduit en remplacement de *Cossmannella* C.R. Boettger 1963, lui-même remplaçant *Ludovicia* COSSMANN 1887.

Abstract

The genus *Namnetia* COSSMANN 1905 is definitively transferred from the Bivalvia to the family Juliidæ, sub-family Bertheliniinæ (bivalved Gastropods). That it belongs to *Anomalomya* COSSMANN 1887 as a subgenus is still questionable. *Anomalomya sphaerica* LE RENARD, 1980 is synonymized with *Anisodonta sphaerica* COSSMANN 1886. *N. discoides* and *N. sphaerica* are shown to be distinct species, after their morphogenesis having been characterized by the mean of a Fourier analysis ; these species were living, respectively, during the Upper Lutetian (Biarritzian) of the Nantes area, and during the Lower Bartonian (Auversian) of the Paris basin. The ecological characters of the Juliidæ are reminded : association with *Caulerpa* algæ, in very shallow marine environments with warm and well oxygenized waters.

The new generic name *Squamulinia* is introduced, replacing *Cossmannella* BOETTGER 1963, a substitute for *Ludovicia* COSSMANN 1887.

Le genre *Namnetia* a été introduit par Cossmann (30 décembre 1905, p. 147), pour des coquilles de Galeommatidæ (Bivalvia) recueillies par Dumas et par Pissarro dans le gisement du Bois-Gouët (Lutétien du Bassin de Nantes). Le nom choisi, dérivé du latin *Namnetes* (peuple de la Gaule celtique) indique que Cossmann considérait son nouveau genre comme particulier à l'Éocène de la région de Nantes.

1. Connaissances actuelles sur *Namnetia*

La seule espèce attribuée à ce genre par son auteur, Cossmann, est *Namnetia discoides* COSSMANN, 1905,

(1) 118, rue des Saules, 78370 Plaisir.

* Manuscrit déposé le 9 décembre 1986, accepté le 17 février 1989.

décrite d'après deux valves opposées de la collection Dumas (dont on ne sait si elles existent encore). Ceci explique l'attribution, logique à l'époque, aux Bivalves ; mais Cossmann indiquait clairement son embarras quant à la position systématique plus précise de *Namnetia* : « Cette coquille étrange a un peu la forme de *Ludovicia*, quoique moins aplatie ; mais on l'en distingue par sa charnière dentée, et par sa cavité plus profonde près des crochets. Je ne puis la comparer au Genre *Anomalomya* qui est monomyaire, qui a le bord crénelé en arrière du crochet, et dont la surface est ridée. En résumé, c'est encore une forme à rapporter provisoirement à la Famille des Galeommatidæ, de même que *Libratula* Pease. » (Cossmann, 1905 : 147).

La coquille (fig. 1) montre de fait des caractères très proches de ceux de certains genres de la famille des Galeommatidæ, par exemple *Ambuscintilla* IREDALE, 1936. Dans le *Treatise on Invertebrate Paleontology*, daté de 1969, *Namnetia* se trouve classée dans les Montacutidæ, famille très proche des Galeommatidæ.

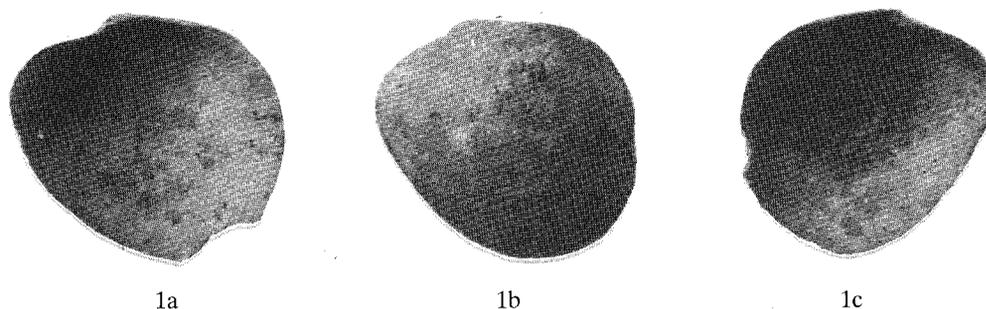


Fig. 1. - Reproduction des figures originales de *Namnetia discoïdes*.

Pourtant, la discussion originale de Cossmann fait très justement porter la comparaison sur les genres *Ludovicia* et *Anomalomya*, tous deux fossiles du bassin de Paris. Or ces deux genres ont été reconnus (Keen, 1960) comme appartenant non pas aux Bivalvia mais aux Gastropoda, dans la famille des Juliidæ. Cette famille comporte 3 sous-familles, dont l'une, celle des Bertheliniinæ, comprend des coquilles à test mince (genres fossiles *Berthelinia*, *Anomalomya*, *Ludovicia*, plus d'autres genres actuels).

C'est à l'occasion de l'étude des fossiles de l'Auvergnien de Baron (Le Renard, 1980 : 21-23) que le genre *Namnetia* a pour la première fois été soupçonné d'appartenir aux Juliidæ. Une nouvelle espèce lui était rapportée : *Anomalomya* (*Namnetia* ?) *sphærica* Le Renard (LE RENARD, 1980, pp. 21-23, fig. 11a-11c ; DOLIN, DOLIN & LE RENARD, 1980, pl. 3, fig. 26a-26b) (fig. 2). Le doute provenait du fait que la description originale de *Namnetia* mentionne l'existence de deux empreintes musculaires, l'une antérieure, l'autre postérieure ; les figures de *N. discoïdes* (COSSMANN, 1905 : pl. IX, fig. 47-49) ne laissent rien deviner en fait d'empreintes musculaires. A ce sujet, on peut s'interroger sur les raisons qui ont fait figurer une « empreinte en forme de club » sur la figure du *Treatise on Invertebrate Paleontology* (p. N 528, fig. 13a), alors que la source indiquée pour cette figure est « Cossmann, 1905 » donc probablement la figure originale (sur laquelle absolument rien de semblable n'apparaît). Bien que l'espèce *sphærica* montre une unique empreinte subcentrale (position caractéristique des Juliidæ), la discussion originale indiquait : « Pourtant, la similitude est si frappante entre la coquille du Bois-Gouët et celle de Baron (même galbe général, même « charnière » avec un dent en forme de cuilleron et une échancrure sous le sommet, même absence apparente d'impressions musculaires) que nous aurions peine à croire que ces deux espèces ne soient pas cogénériques. » (LE RENARD, 1980, p. 23).

Des récoltes récentes ont fourni un matériel plus important, qui permet de préciser largement tous ces points, et de parfaire la définition et le contenu du genre *Namnetia*.

1) Dans le bassin de Paris, plusieurs nouveaux exemplaires de l'espèce auversienne *A. sphærica* ont été retrouvés, dont une valve gauche munie de sa protoconque spiralée. L'attribution de l'espèce aux Juliidæ se trouve donc certifiée.

2) Dans le bassin de Nantes, le gisement de Saint-Aignan-de-Grand-Lieu a fourni quelques valves droites de *N. discoïdes*, sur lesquelles l'empreinte musculaire centrale est mise en évidence, et qui se montrent très proches de *A. sphærica* au niveau spécifique.

La présente étude se propose donc de répondre aux deux questions suivantes : existe-t-il une ou plusieurs espèces de *Namnetia*, et *Namnetia* est-il un genre à part ou un sous-genre de *Anomalomya* comme cela a été indiqué au sujet de *A. sphærica* ?

2. Étude descriptive de *Namnetia*

A. Matériel d'étude

Le matériel disponible comprend :

- D1 : Valve droite de grande taille, du gisement de Saint-Aignan (Loire-Atlantique), Lutétien. Récolte Viaud, 1976 (fig. 3).
- D2 : Valve droite du même gisement. Récolte Viaud, 1976.
- D3 : Valve droite du même gisement. Récolte Dolin, 1984.
- S1 : Valve droite incomplète, de Vendrest (Seine-et-Marne), Auversien. Récolte Pacaud, 1985.

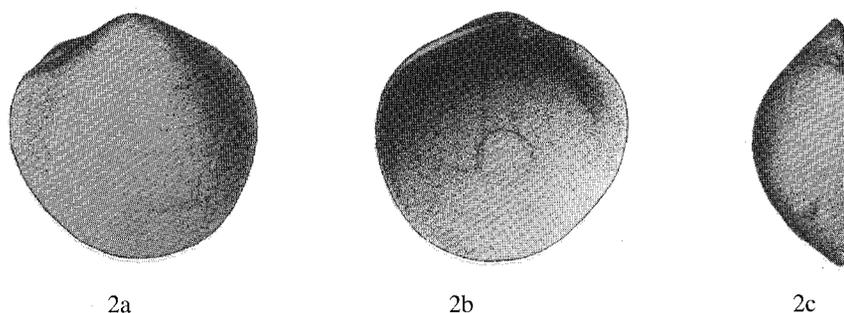


Fig. 2. - Holotype de *Anomalomya* (*Namnetia* ?) *sphærica*.

- S2 : Valve droite, holotype de *A. sphaerica*, de Baron (Oise), Auversien. Récolte Dolin, 1979.
 S3 : Valve droite incomplète, paratype de *A. sphaerica*, du même gisement. Récolte Dolin, 1979.
 S4 : Valve droite, du Guépelle (Val-d'Oise), Auversien. Récolte Dolin, 1983.
 S5 : Valve droite incomplète, du même gisement. Récolte Chauveau, 1985.
 S6 : Valve droite jeune, du même gisement. Récolte Chétif, 1985.
 S7 : Valve gauche, du même gisement. Récolte Dolin, 1983.

Les individus D1 à D3 appartiennent sans conteste à *Namnetia discoïdes*, même s'ils ne proviennent pas du gisement original du Bois-Gouët. Les deux premiers ont été trouvés lors de la découverte du gisement de la Pierre-Aiguë (Viaud, 1978) ; ils sont cités dans la partie « Bivalves », dans la famille des Montacutidæ (LAURIAT-RAGE, 1982 ; 125-126), lors de l'étude synthétique de la faune de ce gisement. L'exemplaire (C1) photographié par Cossmann (1905, fig. 47), holotype de *Namnetia discoïdes*, provient du Bois-Gouët (Loire-Atlantique) ; Cossmann connaissait 3 autres valves, une dans chacune des collections Dumas, Pissarro et Cossmann (1921, 140).

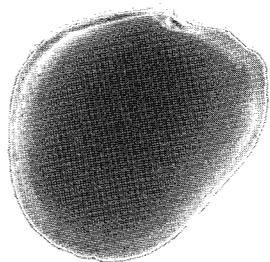


Fig. 3. - *Namnetia discoïdes* : individu D1, $\times 1,7$.

Les individus S1 à S7 se rapportent à *Namnetia sphaerica* de par leur origine auversienne du bassin de Paris.

La disproportion entre le nombre de valves droites et gauches trouvées saute aux yeux. Plusieurs hypothèses peuvent être mises en avant lorsque l'on trouve une inégalité de répartition entre deux ou plusieurs pièces calcaires d'une même espèce. D'abord, une différence de nature de ces pièces (exemple : valve fixée ou valve « operculaire » des Huîtres, Spondyles et Chames) ; ou une différence de taille ou de forme des pièces, pouvant expliquer une dispersion différentielle par des courants marins ; enfin, des différences de résistance mécanique ou chimique se traduisant par des « chances » inégales de bonne fossilisation (exemple : otolithes de Téléostéens, dents de Sélaciens, opercules de Gastéropodes, etc.).

On voit mal ici laquelle de ces hypothèses pourrait s'appliquer : les deux valves des Juliidæ sont presque symétriques, et de même nature. Cossmann a décrit *Namnetia discoïdes* sur deux valves opposées, sans indiquer la moindre dyssymétrie. Seule la sous-famille des Gougerotiinæ (genres *Gougerotia* et *Hemiplicatula*) montre une très légère différence des valves droites et gauches (Le Renard, 1980, p. 24). Il semble donc qu'on ne puisse expliquer la répartition observée ici que par le

faible effectif observé (différence statistiquement peu significative), ou par des récoltes non exhaustives.

La seule valve gauche observée (S7) pour cette étude est celle d'un individu jeune, allongé et aplati, à test mince et très fragile. Comparée à l'échantillon S6, une valve droite du même gisement et de taille comparable, elle montre un aplatissement de 15 % supérieur (voir tableau 1) ; or l'absence ou la faiblesse de galbe de la coquille constitue un facteur reconnu de fragilité ; l'exemple des *Ludovicia squamula* est éloquent à cet égard, puisqu'il est tout à fait inespéré de trouver une valve entière de cette espèce très déprimée.

B. Morphologie générale

Le tableau 1 consigne les différentes mesures effectuées sur les individus (figure 4). A part l'épaisseur (E) de la valve, dont on peut soupçonner l'importance pour séparer deux formes qualifiées de *discoïdes* et de *sphaerica*, toutes les mesures sont effectuées dans le plan de commissure des valves (le plan de leur contour), en vue interne. La hauteur (H) de la coquille est mesurée selon l'axe de croissance (conventionnellement orienté verticalement, l'apex au sommet) ; cet axe correspond chez les Juliidæ à l'axe « d'inertie minimale » passant par l'apex, c'est-à-dire qu'il découpe la surface du contour en deux parties d'aires égales, donc qu'il passe par le « centre de gravité » (le centroïde) du contour. La largeur (L) de la valve est la plus grande dimension mesurée perpendiculairement à la hauteur. La plus grande dimension (M) de la valve est obtenue suivant une corde généralement proche d'un diamètre (qui passe à peu de distance du centroïde). La convexité de la coquille est mesurée par le rapport H/2E (elle serait égale à 1 si la coquille complète était sphérique), et son allongement par H/L. L'inclinaison I de la charnière d'articulation par rapport à l'axe de croissance a été aussi relevée.

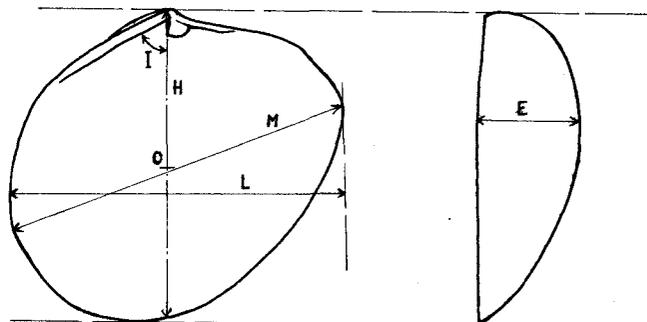


Fig. 4. - Définition des mesures.
 O est le centroïde du contour.

L'ensemble des individus montre une grande variabilité de taille. Le plus grand exemplaire représente la plus grande coquille de Juliidæ jamais décrite (fig. 3) ; il dépasse très largement par son volume les plus grands exemplaires de *Ludovicia squamula*, dont il se rapproche par le contour général (voir l'échantillon L1). Au passage, je propose le **nouveau nom** *Squamulinia* en remplacement de *Cossmannella* BOETTGER (1963 : 414), créé pour remplacer *Ludovicia* COSSMANN préemployé par Marshall en 1873, mais lui-même préemployé par Mayer-Eymar en 1896 pour un genre de Bivalves.

No	M (mm)	H (mm)	L (mm)	E (mm)	H/2E	H/L	I (degrés)
D1	21,4	20,1	18,3	5,6	1,8	1,09	63
D2	17,4	17,2	15,6	4,5	1,9	1,10	62
D3	12,8	12,2	12,1	3,0	2,0	1,01	62
C1	13,5	12,8	12,3	?	?	1,04	63
S1	10,0	9,3	9,6	2,8	1,7	0,97	60
S2	14,2	13,9	14,1	4,4	1,6	0,99	63
S3	14,2	14,0	12,9	4,3	1,6	1,09	59
S4	12,9	11,2	11,7	3,2	1,7	0,96	62
S5	16,8	16,1	15,5	5,4	1,5	1,04	62
S6	5,7	5,3	5,2	1,6	1,7	1,02	59
S7	6,1	5,3	5,5	1,4	1,9	0,96	61
L1	18,2	16,2	16,2	2,5	3,2	1,00	77

Tabl. 1. - Mesures sur les *Namnetia*.

Le paramètre H/2E traduit l'aplatissement de la valve, et H/L, son allongement.

La variété des contours est elle aussi importante, ce qui m'a conduit à une étude morphométrique plus précise, pour essayer de faire ressortir des caractéristiques qui permettraient d'appuyer la séparation des deux espèces actuellement reconnues.

C. Analyse du contour

Pour caractériser et étudier le contour des valves, j'ai procédé par analyse de Fourier. La méthode utilisée est adaptée de celle employée pour caractériser la forme de grains de sable (Ehrlich et Weinberg, 1970), la forme de zoécies de Bryozoaires (Anstey et Delmet, 1973), celle de Blastoïdes (Waters, 1977), ou celle de Foraminifères (Healy-Williams, 1984). Une approche analogue a aussi été utilisée pour l'étude du contour de valves d'Ostracodes (Kaesler et Waters, 1972) ou de Bivalves (Gevirtz, 1973, 1976). Il a fallu reconstituer le contour complet de celles des coquilles à bord endommagé, en extrapolant d'après le dessin des stries d'accroissement.

Je rappellerai le principe de l'analyse de Fourier, pour donner un sens aux différents coefficients obtenus. Il semble, en effet, que ce type d'analyse de formes ne soit pas très fréquemment employé, du moins en paléontologie, alors même qu'il est bien adapté.

Le contour de la coquille est digitalisé en coordonnées polaires ; le centre utilisé est le centroïde, déterminé par intégration à partir des coordonnées cartésiennes du contour. On détermine ensuite le cercle, de rayon R_0 , qui s'ajuste le mieux au contour, dont l'aire est égale à celle du contour. Puis on détermine l'amplitude (A_n) et le déphasage (φ_n) de chacune des harmoniques (h_n) ; si l'on prend par exemple l'harmonique d'ordre 2 (h_2), son effet sera de déformer le cercle pour qu'il soit étiré dans deux directions opposées (par rapport au centroïde) : h_2 traduit l'allongement du contour ; plus son amplitude sera grande, plus allongé sera le contour ; et plus son déphasage sera grand, plus l'axe d'allongement sera incliné. Pour l'harmonique

d'ordre 3 (h_3), c'est une déformation trigone qui sera envisagée, la déformation du cercle initial étant maximale aux sommets d'un triangle équilatéral. Et ainsi de suite : on démontre que l'on peut ainsi « décomposer » un contour quelconque avec une approximation d'autant meilleure que le nombre d'harmoniques (m) pris en compte est élevé.

L'angle de déphasage de chaque harmonique s'exprime par rapport à un même diamètre, dont le choix reste libre. Dans le cas des *Juliidæ*, le point le plus caractéristique du contour est le « crochet », qui porte la protoconque spiralée sur la valve gauche ; mais ce point n'est pas précisément défini chez les *Namnetia*, de forme arrondie, et il lui a été préféré un autre point (d'ailleurs très proche) situé à la troncature du cuilleron.

Une fois adoptée cette convention d'orientation, l'analyse de Fourier détermine les coefficients A_n et φ_n des m harmoniques auxquelles on s'intéresse :

$$R_\theta = R_0 + \sum_{n=1}^m A_n \cos(n\theta - \varphi_n)$$

où A_n est l'amplitude de l'harmonique h_n d'ordre n , et φ_n le déphasage de h_n par rapport à l'axe de référence.

Connaissant les coefficients A_n et φ_n , il est donc possible de reconstituer le contour, en calculant pour différentes valeurs de θ la valeur du rayon R_θ correspondante.

A des fins de comparaison entre plusieurs contours, il est intéressant de s'affranchir de l'effet « taille de la coquille » en ramenant l'aire des contours à une même valeur ; cette normalisation s'obtient simplement :

$$r_\theta = \frac{R_\theta}{R_0} = 1 + \sum_{n=1}^m a_n \cos(n\theta - \varphi_n) \quad \text{où } a_n = \frac{A_n}{R_0}$$

Dans le cas des *Namnetia*, dont le contour est assez circulaire, il suffit en pratique des 15 premières harmoniques ($m = 15$) pour pouvoir re-synthétiser un contour correct. Le graphique suivant (figure 5) montre l'amélioration qu'apporte progressivement chacune des 20 premières harmoniques ; le critère Y^2 d'ajustement retenu est la somme pondérée des carrés des écarts entre rayons mesurés (ρ_θ) et rayons calculés (R_θ), ici sur 400 points régulièrement répartis sur le contour :

$$Y^2 = \frac{\sum(\rho_\theta - R_\theta)^2}{\sum \rho_\theta^2}$$

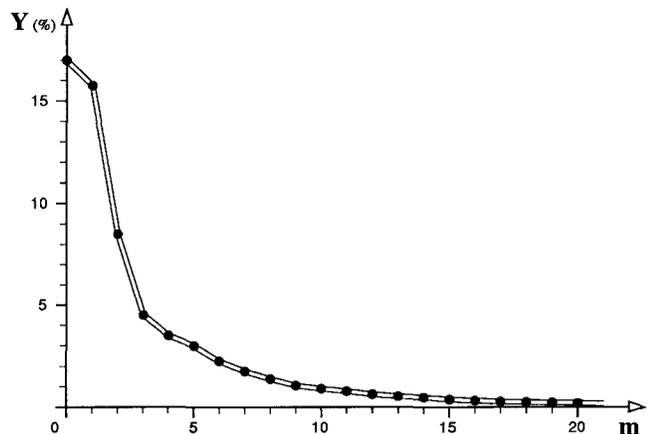


Fig. 5. - Variation du résidu d'ajustement. (Valeurs moyennes sur l'ensemble des individus.)

Noter que l'harmonique d'ordre 1 traduit une déformation du cercle moyen « en œuf », en partie induite par une légère erreur dans le positionnement du centroïde. Son amplitude reste très faible dans le cas des *Namnetia*, et il n'en sera pas tenu compte dans les interprétations.

On voit que la prise en compte d'harmoniques de rang élevé n'apporte plus qu'une amélioration infime de l'ajustement, les contours mesuré et calculé paraissant superposables à l'épaisseur du trait près : le résidu est inférieur à 1 % dès la 10^e harmonique, et à 0,3 % pour 15 harmoniques. En fait, seules les premières harmoniques ont un sens directement interprétable en terme de caractéristique du contour : une forme elliptique se traduira par une h_2 forte (les autres faibles), une forme trigone par la dominance de h_3 , une forme « carrée » par une forte h_4 .

La figure 6 représente les contours recalculés de chacun des individus, après normalisation. Le tableau 2 regroupe l'ensemble des coefficients de contour obtenus (pour les 4 premières harmoniques).

Les diagrammes de répartition des premières harmoniques apportent le plus d'information. La figure 7 montre comment l'ensemble des individus se place dans le plan des amplitudes a_2 et a_3 :

Le graphique met en évidence des différences entre les individus des bassins de Nantes et de Paris. Pour les

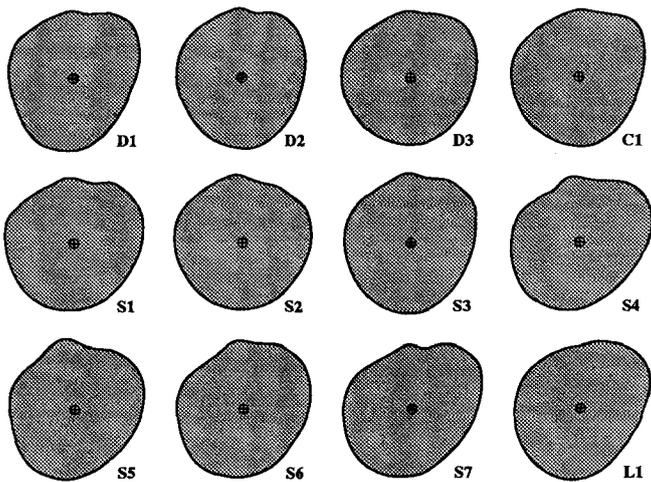


Fig. 6. - Contours recalculés des *Namnetia*. L'individu S7 est représenté par symétrie verticale. L'échantillon L1 (*Squamulinia squamula*) figure pour comparaison.

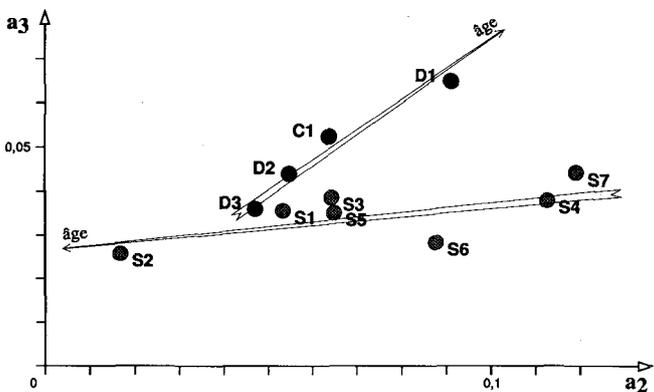


Fig. 7. - Répartition des *Namnetia* en fonction de a_2 et de a_3 .

No	10000 × a ₁	10000 × a ₂	10000 × a ₃	10000 × a ₄	Φ ₁	Φ ₂	Φ ₃	Φ ₄
D1	47	911	648	116	161	62	32	52
D2	30	548	440	39	161	74	38	38
D3	17	470	360	58	223	46	41	29
C1	44	636	524	107	184	56	41	35
S1	21	533	356	13	211	37	35	39
S2	13	167	257	144	178	23	25	12
S3	29	642	386	33	172	62	37	12
S4	47	1124	379	50	207	40	28	37
S5	10	648	351	86	179	53	15	10
S6	24	877	283	22	212	50	37	72
S7	57	1190	441	152	211	41	34	42
L1	47	1119	567	125	197	51	33	46

Tabl. 2. - Coefficients de contour des *Namnetia*.

premiers, le rapport a_2/a_3 reste compris entre 1,2 et 1,4 ; la croissance de la coquille se caractérise par un allongement progressif, mais aussi par une trigonalisation proportionnelle. Pour les seconds au contraire, la coquille reste à tout âge trigone à peu près au même degré ; les jeunes sont très allongés, et l'allongement se réduit fortement avec l'âge, les adultes montrant un contour presque circulaire. Dans chaque bassin, les individus se répartissent selon un axe, et les 2 axes ainsi définis sont orientés (par le sens croissant de taille) dans deux directions presque opposées. Sur le plan de la morphogénèse, l'analyse de Fourier conduit donc à une **différentiation nette** des deux groupes d'individus.

D. Compléments descriptifs

Les échantillons S4 et S7, récoltés par les frères Dolin dans la partie supérieure (niveau 17 « Beach Rocks », in Pomerol *et al.*, 1965, p. 258) du gisement auversien du Guépelle, sont dans un excellent état de conservation, et permettent de préciser la description des *Namnetia*, notamment en ce qui concerne la valve gauche.

La valve droite porte en avant une area ligamentaire rectiligne, séparée du rebord de la valve par une dépression en V, la surface de l'area est recouverte d'un enduit calcaire poreux, qui laisse deviner quelques reliefs allongés dans le sens de l'axe de l'area. L'extrémité antérieure de l'area est délimitée par une légère arête oblique peu saillante. Le crochet est occupé par une coquille népionique allongée, dont le plan d'ouverture était situé verticalement. Juste au niveau du sommet de la coquille népionique, le cuilleron postérieur de la charnière est tronqué, comme tranché, laissant devant lui une profonde échancrure. Le cuilleron, qui s'étend parallèlement au plan de commissure, porte 5 stries concentriques nettes. En arrière du cuilleron se détache un rebord mince, un peu saillant, qui marque le contour postérieur de la valve.

La valve gauche a une area semblable à celle de l'autre valve. Mais, sous le crochet, une protubérance se détache du rebord interne de l'area et se replie vers le haut, en formant une forte saillie au-dessus du plan de

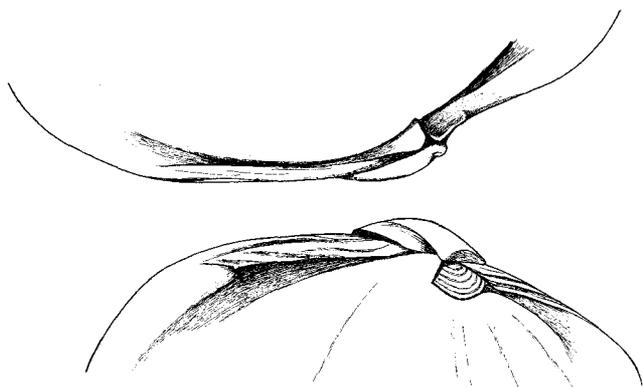


Fig. 8. - Charnières des valves S4 et S7, ramenées à des dimensions semblables, vues dans le plan de commissure des valves.

commissure (voir figure 9). La partie postérieure de cette saillie pyramidale est verticalement tronquée : elle doit butter contre le bord antérieur du cuilleron de l'autre valve quand les deux valves sont assemblées. En arrière du crochet, la charnière comporte une protubérance aplanie, déclive et peu saillante, qui fait face au cuilleron ; dans son prolongement, le rebord postérieur de la valve est déversé dans le plan de commissure. Le crochet est occupé par la partie népionique de la coquille, qui porte postérieurement une protoconque spiralée de 1/4 tour, petite, couchée dans un plan normal à celui de la commissure des valves ; cette protoconque fait très légèrement saillie au-dessus de la charnière, dont elle est séparée par une entaille verticale étroite et profonde.

Le plan de commissure des valves est gauchi en avant et en arrière, dans le sens concave pour la valve gauche et dans le sens convexe pour la valve droite ; ce caractère se retrouve chez la plupart des autres Juliidæ.

L'empreinte du muscle adducteur des valves est circulaire ou elliptique, très faiblement imprimée dans le test (il faut la rechercher avec un éclairage rasant). Sa position est subcentrale, plus ou moins excentrée dans le sens opposé au crochet. Sur plusieurs individus, comme S1, on remarque deux rides obsolètes orientées vers l'apex, qui sont tangentes de chaque côté de l'empreinte musculaire, délimitant un secteur cicatriciel des positions successives de l'empreinte.

Enfin il semble que la valve gauche soit un peu plus transverse et plus aplatie que l'autre valve. Ceci demande cependant à être confirmé sur un matériel plus fourni.

3. Contenu du genre *Namnetia*

A. *Namnetia discoïdes* et *Namnetia sphærica*

L'analyse des résultats précédents permet de préciser le degré de la ressemblance entre *Namnetia discoïdes* et *N. sphærica*. La partie droite du tableau 1 fait ressortir la grande homogénéité des caractères dimensionnels. L'allongement (H/L) varie dans chacun des deux groupes, mais reste toujours faible, compris entre 0,96 et 1,10. L'inclinaison de la charnière (I), comprise

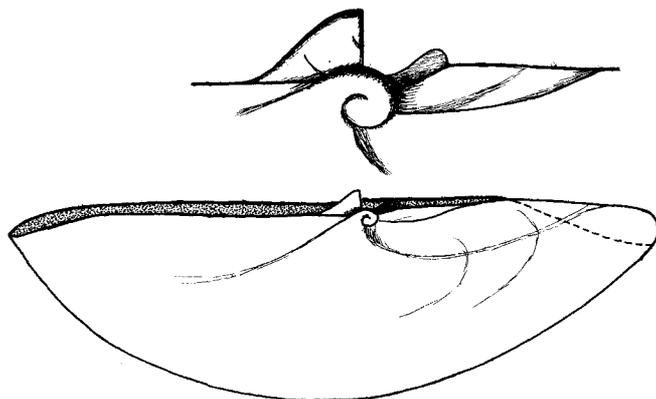


Fig. 9. - Valves S7, vue normalement au plan de la valve.

entre 59 et 63 degrés, montre une remarquable constance. D'autres caractères morphologiques sont communs : forme générale de la charnière (avec sur la valve droite un cuilleron abruptement tronqué), aspect lisse de la surface externe, forme légèrement gauchie du plan de commissure des valves.

Mais nous avons vu que l'analyse de Fourier permettait de mettre en évidence (fig. 7) une différence morphogénétique nette : *N. discoïdes* s'allonge avec l'âge, tandis que la jeune *N. sphærica* est allongée et devient circulaire en devenant adulte. Ceci confère de la validité au critère diagnostique initialement invoqué pour la séparation spécifique des deux formes : les adultes ont un contour soit orbiculaire (*N. sphærica*), soit trigone arrondi (*N. discoïdes*), comme cela ressort de la comparaison des figures 1 et 2.

D'autres différences s'ajoutent. *N. discoïdes* a son bord « ventral » (abapical postérieur) rectiligne ou même légèrement creusé, au lieu de régulièrement incurvé ; son aplatissement (H/2E) est en moyenne plus accentué (1,9 contre 1,6) ; ses « crochets » sont moins proéminents ; enfin sa charnière est plus fine, avec sur la valve droite un cuilleron moins large, et sur la valve gauche une dent nettement plus faible.

Aussi faut-il considérer *N. sphærica* et *N. discoïdes* comme deux espèces distinctes, connues jusqu'ici uniquement dans l'Auversien du bassin de Paris pour la première, et dans le Lutétien supérieur du bassin de Nantes pour la seconde.

B. *Namnetia sphæricula* (Cossmann, 1886)

Il paraît à présent fort probable que l'espèce *N. sphærica* soit synonyme de *Anisodonta (Fulcrella) sphæricula* Cossmann (1886 : 141-142, pl. II, fig. 34-36) (fig. 10), décrite voici tout juste un siècle sur une unique valve gauche de la collection Bernay, provenant de l'Auversien de Valmondois (Val-d'Oise) dont la faune est par ailleurs très proche de celle de Baron ou du Guépelle.

Voici intégralement sa description ; notons qu'elle parle d'une valve « droite » conformément au modèle des Bivalvia, si bien que l'avant et l'arrière se trouvent permutés :

« Belle espèce, de forte taille pour une *Fulcrella*, globuleuse, presque hémisphérique, très inéquilatérale,

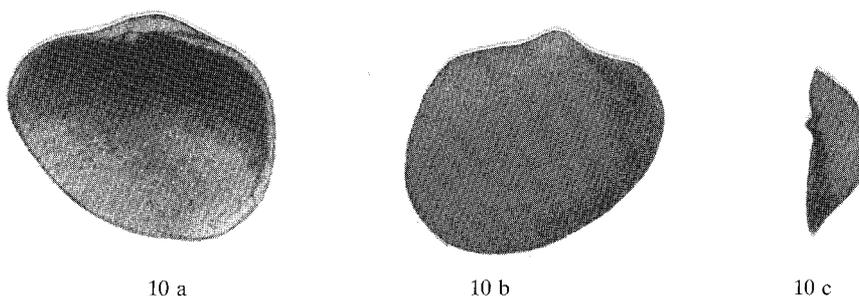


Fig. 10. - Reproduction de la figure de *Anisodonta* (*Fulcrella*) *sphaericula*.

fortement rétrécie ; plus courte et ovale du côté antérieur, tandis que le côté postérieur s'étale largement en demi-cercle, sans troncature, et que le bord supérieur présente une bosse irrégulière en arrière du crochet. Celui-ci est gonflé, sans saillie, dirigé tout à fait du côté antérieur, et sa pointe vient d'aplatir sur le dessus du bord cardinal, en avant de la dent, aux trois onzièmes de la longueur totale. Surface externe lisse ; là où l'épiderme est enlevé, on distingue de fins rayons gravés dans le test, comme en portent les *Nucula*. Charnière de la valve droite, la seule connue, munie d'une grosse dent pyramidale, très calleuse et insérée tout au fond de la cavité cardinale ; en avant de cette dent, existe une fossette superficielle ; en arrière est une nympe obtuse, et le bord épaissi est divisé par un sillon très obtus. Je ne puis distinguer les impressions musculaires ni celle du manteau. »

Les dimensions indiquées (H = 9,5 mm, L = 11 mm, E = 4,5 mm) ainsi que les figures originales montrent une coquille tout à fait analogue aux exemplaires jeunes de *N. sphaerica*. La ressemblance des deux noms spécifiques est significative.

Lors de la description de *N. sphaerica*, je n'avais pas osé pousser le rapprochement, car les caractères de la charnière semblaient différents : « dent pyramidale » au lieu de « cuilleron ». Nous savons maintenant que sa valve gauche a en fait la même charnière (figure 8) que *A. sphaericula*.

De plus, un caractère de la description, les « fins rayons gravés dans le test », est très typique : il s'observe sur tous les exemplaires, même non usés. Cet aspect traduit la structure même de la coquille, différente de celle des *Bivalvia*. Cette structure consiste en deux couches, l'une externe à éléments radiaux, l'autre interne à éléments concentriques. Lorsque la coquille est fissurée, la fente a une direction radiale, mais ses bords en vue interne sont indentés et engrenés. Sur la face externe des valves, l'apparence est effectivement celle des *Nucules*, avec de nombreuses travées radiales accolées, très régulières.

Je n'ai pu observer le type de *A. sphaericula*, que Cossmann lui-même n'avait pas retrouvé pour le photographe pour son Iconographie, dans laquelle sa figure reproduit le dessin original (Cossmann et Pissarro, 1906 : pl. XVI fig. 65-6) (fig. 10). Cependant le doute ne semble pas permis, et je n'hésite pas à reporter *Namnetia sphaerica* en synonymie de *A. sphaericula*, et à transférer cette espèce de Bivalves dans le genre *Namnetia*.

Le contenu du genre *Namnetia* se compose ainsi de :

— *Namnetia sphaericula* (COSSMANN, 1886 : *Anisodonta*), Auversien du bassin de Paris = *Anomalomya* (*Namnetia* ?) *sphaerica*, LE RENARD, 1980.

— *Namnetia discoïdes* (COSSMANN, 1905), Lutétien supérieur du bassin de Nantes.

4. Position du genre *Namnetia*

Lors de sa description de *Namnetia*, COSSMANN avait indiqué qu'il ne pouvait comparer ce genre avec *Anomalomya* « qui est monomyaire ». Pourtant, ayant posé l'hypothèse (à présent avérée) que *Namnetia* ne comportait qu'une empreinte musculaire unique, subcentrale, j'avais proposé de considérer *Namnetia* comme un sous-genre d'*Anomalomya* (LE RENARD, 1980 : 21-23). La charnière d'*Anomalomya corrugata* COSSMANN, 1887 (du moins celle de la valve droite, seule connue) est en effet extrêmement proche de celle des jeunes *Namnetia*.

Pour se prononcer, il faudrait pouvoir étudier une coquille d'*Anomalomya*. J'ai indiqué (Le Renard, 1980 : 22) que le type unique de l'unique espèce, de la collection Chevallier, provenant de l'Auversien du Fayel (Oise), était vraisemblablement perdu. Peut-être a-t-il été trouvé d'autres exemplaires ; par exemple, l'espèce est indiquée dans la liste de Ramond, Combes et Morin (1908) avec l'indication d'abondance RR (et non RRR, ce qui signifie : au moins 2 individus) ; comme cette indication concerne le gisement du Guépelle, on peut soupçonner qu'il s'agissait en fait de jeunes *Namnetia sphaericula*.

Si donc on peut penser que *A. corrugata* est bien différente au niveau spécifique de *N. sphaericula* (à cause de l'ornementation lamelleuse concentrique de sa surface, de son area ligamentaire à ornementation en échelle, de sa taille plus réduite), un fort doute subsiste quant au bien fondé de la distinction générique entre *Namnetia* et *Anomalomya*. Il est ainsi préférable de ne plus tenter d'assimiler ces deux taxa avant d'avoir pu étudier effectivement du matériel indubitable, et de laisser côte-à-côte les deux genres dans la sous-famille des *Bertheliniinae*.

5. Implications paléoécologiques

Les représentants de la famille des Juliidæ constituent d'excellents indicateurs de paléomilieu. J'en ai discuté en détail dans une étude (Le Renard, 1983) concernant principalement le bassin de Paris, mais sans y inclure le genre *Namnetia* ; les conclusions demeurent cependant valables pour les Juliidæ du bassin de Nantes.

Il faut noter que les gisements du Lutétien supérieur de la région nantaise fournissent, outre les rares *Namnetia*, d'assez nombreux exemplaires de petites Juliidæ. Le tableau 3 donne un aperçu des récoltes que j'y ai effectuées :

LOCALITÉ	<i>Berthelinia elegans</i>			<i>Hemiplicatula pissarroi</i>
	<i>elegans</i>	<i>elata</i>	<i>elongata</i>	
Le Bois-Gouët	200	8	3	50
Campbon	1			
Saint-Aignan-de-Grand-Lieu	70	3	4	3
Saint-Philbert (Le Maupas)	3			

Tabl. 3. — Autres Juliidæ du Lutétien du bassin de Nantes.

Dans le bassin de Nantes, Cossmann n'a signalé que *Hemiplicatula pissarroi* et *Berthelinia elongata*, toutes deux décrites par lui du gisement du Bois-Gouët. Curieusement, la seule valve de *Berthelinia* connue de Cossmann appartenait à une forme allongée de *Berthelinia elegans*, que je considère comme une sous-espèce (on ne la retrouve pas dans le bassin de Paris), et qui est beaucoup plus rare que la forme typique *B. elegans elegans* (abondante dans le Lutétien du bassin de Paris) ; on trouve aussi des individus de la sous-espèce auversienne *B. elegans elata*. Quant à *Hemiplicatula pissarroi*, elle est spéciale au bassin de Nantes, où elle représente la sous-famille des Gougerotiinae.

La caractéristique biologique essentielle des Juliidæ est leur association très étroite avec les Algues Vertes du genre *Caulerpa*. Toutes les Juliidæ connues dans les mers actuelles, réparties dans une vingtaine d'espèces, vivent sur des *Caulerpa*, leur nourriture exclusive

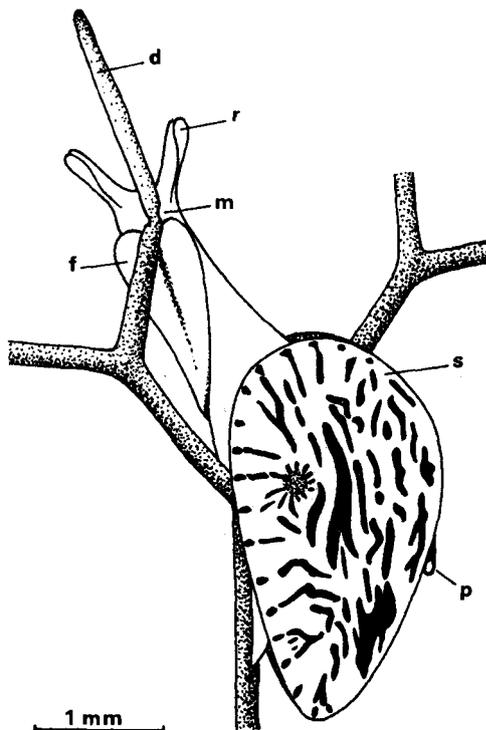


Fig. 11. - *Berthelinia carribea* s'alimentant sur *Caulerpa verticillata* (d'après J. Grahame, 1969, fig. 1).
d = extrémité vidée du filament attaqué ; f = lobe antérieur du pied ; m = bouche ; p = protoconque spiralée portée par la valve gauche ; r = rhinophore ; s = coquille à deux valves.

(fig. 11). Comme les Juliidæ constituent un groupe zoologique primitif (au sein des Opisthobranches Saccoglosses) et ayant peu évolué depuis son origine à l'Yprésien, il est possible de conclure que les Juliidæ ont toujours vécu associées à des *Caulerpa*. J'ai ainsi pu indiquer (Le Renard, 1983) que la présence d'algues à *Caulerpes* pouvait être inférée dans les paléomilieus à Juliidæ. Plaziat (1984 : 844) fait remarquer que la présence de Juliidæ atteste plutôt l'existence de petites *Caulerpa* éventuellement dispersées, que d'algues (peuplements denses de grandes *Caulerpa* à thalles phylloïdes, formant de véritables prairies sous-marines). L'attribution des *Namnetia* aux Juliidæ permet de penser, étant donné la forte taille atteinte par ces animaux, que leurs *Caulerpes*-hôtes ne pouvaient être de simples filaments algues isolés mais bien des plantes plus solides, du type de celles rencontrées dans les algues.

Quoi qu'il en soit de la densité des peuplements de *Caulerpa* mis en évidence, les Juliidæ présentent des exigences de milieu de vie strictes, qui constituent de précieux enseignements sur les paléo-environnements où elles ont vécu.

On ne trouve pas de Juliidæ dans les eaux dont la température ne se maintient pas au-dessus de 25 °C. Ces espèces de mers chaudes montrent une aire de répartition plus réduite que celle des *Caulerpa*, leurs plantes-hôtes : on ne connaît par exemple aucune espèce de Juliidæ sur les *Caulerpes* de Méditerranée.

La salinité des eaux doit rester régulière, à une valeur « normale » (entre 30 et 35 pour mille). On a constaté que les œufs de *Julia* ne pouvaient supporter une salinité de moins de 22 pour mille, même de courte durée.

Les Juliidæ exigent aussi des eaux très oxygénées. Ceci a été montré lors des élevages en laboratoire, et se trouve confirmé par les endroits où vivent ces animaux, généralement dans des zones de courants (chenaux, récifs) ou aérées par les vagues.

Les Juliidæ constituent aussi de bons indicateurs bathymétriques. On n'en a trouvé qu'à de très faibles profondeurs, jamais à plus de 2,50 mètres. Pourtant les *Caulerpes* se développent bien à des profondeurs supérieures (par 30 mètres de fond).

Les *Caulerpa* ne poussent que sur des substrats plutôt grossiers et anfractueux, affectionnant les fonds recouverts de blocs ou de morceaux de roches. On constate de fait pour les Juliidæ fossiles qu'elles se rencontrent surtout dans les gisements où le sédiment est sableux et contient de nombreuses coquilles, alors qu'elles paraissent rares dans les sédiments à granulométrie fine (argiles et marnes). Sous cet aspect, les gisements du bassin de Nantes paraissent très favorables ; en contrepartie, ils n'assurent pas une préservation excellente des coquilles fragiles, qui se trouvent le plus souvent broyées. Dans le bassin de Paris, les gisements de l'Yprésien et de l'Auversien, à sédiment quartzueux, se montrent plus riches en espèces (4 espèces à chaque étage) que les sédiments calcaires du Lutétien (3 espèces) ; cette répartition de la richesse spécifique par étage semble d'ailleurs exceptionnelle, et ne se retrouve que chez très peu d'autres familles de Gastéropodes.

En conclusion, les Juliidæ sont à considérer surtout comme d'excellents fossiles « de faciès », apportant de

précieuses informations sur leur milieu de vie, partout où on les trouve. Ainsi, le fait que le genre *Namnetia* ne se rencontre qu'à l'Auversien dans le bassin de Paris ne saurait plaider pour l'attribution d'un âge correspondant aux gisements du bassin de Nantes. L'analogie porte bien d'avantage sur la nature des sédiments, quartzeux et grossiers, déposés dans des milieux à haute énergie hydrodynamique.

Références bibliographiques

- ANSTEY R.L., DELMET D.A. (1973). - Fourier Analysis of Zoecial Shapes in Fossil Tubular Bryozoans. *Geol. Soc. America Bull.*, **84**, pp. 1753-1764.
- BOETTGER C.R. (1963). - Gastropoden mit zwei Schalenklappen. *Verh. Deutsch. Zool. Ges.*, Leipzig, 56, pp. 403-439.
- COSSMANN M. (1886). - Catalogue illustré des coquilles fossiles de l'Eocène des environs de Paris. (1^{er} fascicule). *Ann. Soc. r. Malac. Belgique*, **21**, pp. 1-174.
- COSSMANN M. (1905). - Mollusques éocéniques de la Loire-inférieure. **3**, n° 2. *Bull. Soc. Sci. nat. Ouest Fr.* (2), 5, 1905 (publ. 1906 ?), pp. 135-189 (sep. pp. 69-123).
- COSSMANN M. (1921). - Deuxième supplément aux Mollusques éocéniques de la Loire-inférieure. Pélécytopes & additions aux Gastropodes. *Bull. Soc. Sci. nat. Ouest Fr.*, 4, t. I, 1921 (publ. 1922), pp. 117-140 (sep. pp. 1-24) t. I, 1922.
- COSSMANN M., PISSARRO G. (1904-1906). - Iconographie complète des coquilles fossiles de l'Eocène des environs de Paris. Tome I : Pélécytopes. In 4, Paris (Hermann), pl. I-XLV.
- COX L.R. et al. (1969). - Treatise on Invertebrate Paleontology, by R.C. Moore. Part N, vol. 2 : Mollusca 6 (Bivalvia). In 8, Lawrence (Univ. Kansas Press, and *Geol. Soc. Amer.*), pp. I-XXXVIII et N490-N952.
- DOLIN C., DOLIN L., LE RENARD J. (1980). - Inventaire systématique des Mollusques de l'Auversien à « faciès charrié » de Baron (Oise), et remarques paléontologiques *Bull. Inf. Géol. Bassin Paris*, **17**, (3), pp. 26-48.
- EHRlich R., WEINBERG B. (1970). - An exact method for characterization of grain shape. *J. Sedimentary Petrology*, **40**, (1), pp. 205-212.
- GEVIRTZ J.L. (1973). - Harmonic analysis of the two-dimensional pelecypod outlines. *Geol. Soc. Amer., Abstr. Programs*, **5**, (7), p. 633.
- GEVIRTZ J.L. (1976). - Fourier analysis of bivalve outlines : implications on evolution and autecology. *J. Int. Assoc. Math. Geo.*, **8**, pp. 151-163.
- GRAHAME J. (1969). - The biology of *Berthelinia caribbea* EDMUNDS. *Bull. marine Sci. Gulf Caribb.*, Coral-Gabbles, **19**, pp. 868-879.
- HEALY-WILLIAMS N. (1984). - Fourier shape analysis of *Globorotalia truncatulinoides* from late quaternary sediments in the southern Indian Ocean. *Marine Micropaleontology*, **8**, 1983-1984, pp. 1-15.
- KAESLER R.L., WATERS J.A. (1972). - Fourier analysis of the Ostracode margin. *Geol. Soc. America Bull.*, **83**, pp. 1169-1178.
- KEEN A.M. (1960). - The riddle of the bivalved Gastropod. *The Veliger*, Berkeley, **3**, (1), pp. 28-30.
- LAURIAT-RAGE A. (1982). - In BLONDEAU et al. - Le Lutétien supérieur de Pierre-Aigüe près de Saint-Aignan-Grand-Lieu (Loire-Atlantique). 6 : Bivalves *Bull. BRGM Fr.*, **2**, I, (1-2), pp. 124-129.
- LE RENARD J. (1980). - Nouvelles espèces de Gastéropodes de l'Auversien à « faciès charrié » de Baron (Oise). *Bull. Inf. Géol. Bassin Paris*, **17** (2), pp. 17-25.
- LE RENARD J. (1983). - Mise en évidence d'Algueraies à *Caulerpa* par les Juliidæ (Gastéropodes à 2 valves : Sacoglossa) dans l'Eocène du bassin de Paris. *Geobios*, Lyon, **16** (1), pp. 39-51.
- MAYER-EYMAR Ch. (1896). - Description d'un sous-genre nouveau du genre *Cardita*, *J. Conchyl.*, Paris, **44**, pp. 366-368.
- PLAZIAT J.C. (1984). - Le domaine pyrénéen de la fin du Crétacé à la fin de l'Eocène. Stratigraphie, paléoenvironnements et évolution paléogéographique. Thèse, Orsay, n° 2885, 3 vol., 1362 p.
- POMEROL Ch. et al. (1965). - Étude paléontologique et sédimentologique du Bartonien inférieur (Auversien) dans sa localité-type du Guépelle (Seine-et-Oise). *Bull. Soc. géol. Fr.*, (7), VII, pp. 257-267.
- RAMOND G., COMBES P., MORIN M. (1908). - Études géologiques dans Paris et sa banlieue. Note sur le gîte fossilifère du Guespel. *Assoc. Fr. Avanc. Sci.*, Congrès de Clermont-Ferrand, 1908, pp. 300-310.
- VIAUD J.M. (1978). - Découverte d'un gisement fossilifère d'âge Lutétien à La Pierre-Aiguë près Saint-Aignan-de-Grand-Lieu (Loire-Atlantique). *Bull. Soc. Sci. nat. Ouest Fr.*, **76**, pp. 190-191.
- WATERS J.A. (1977). - Quantification of shape by use of Fourier analysis : the Mississippian Blastoid genus *Pentremites*. *Paleobiology*, USA, **3**, (3), pp. 288-299.