



XENOPHORA

T A X O N O M Y

Supplément à *Xenophora*, Bulletin de liaison de l'Association Française de Conchyliologie



- The genus *Theodoxus* Montfort, 1810 (Gastropoda : Neritidae) in Europe
Part 1: Contribution to the knowledge of operculum morphology. 3
O. CARO & R. CRNKOVIĆ
- Description de quatre espèces nouvelles d'*Athleta* (Mollusca, Gastropoda, Volutidae) 16
du Bartonien (Éocène moyen) du bassin de Paris et du Priabonien (Éocène supérieur) du bassin d'Aquitaine.
J-M. PACAUD, D. LEDON & D. GARCIA
- The genus *Jaspidiconus* in the Caribbean Sea – an ongoing problem. 29
J. ROSADO & A. MONTEIRO
- Comparaison de deux espèces brésiliennes de *Voluta* (Gastropoda, Voluridae) 32
récemment décrites avec *Voluta ebraea* Linné, 1758.
O. CRABOS

Association Française de Conchyliologie

www.xenophora.org
19 Avenue du Maréchal Foch
Coreex- Cedex 08
77500 Chelles

Président

Loïc Limpalaër
loiclimpalaer@gmail.com
11 rue de la Poste - 60510 Haudivillers

Editeur en Chef

Alain Robin
alrob38@orange.fr
3 rue de la Croix au Beau - 78320 Le Mesnil-Saint-Denis



XENOPHORA TAXONOMY is a supplement to XENOPHORA, the quartely bulletin published by AFC. It is shipped to all AFC members with the regular publication.



Couverture

Theodoxus fluviatilis (Linnaeus, 1758)? NERITIDAE. Riu Sellent, Província de València, Spain. 7,55-7,9mm.

© O. Caro

Guidelines

AFC and its magazine ***Xenophora Taxonomy*** accept to publish taxonomic works including descriptions of new species and revisions of supraspecific groups of mollusks. The manuscripts must be in accordance with the rules and recommendations of the ICZN (International Code of Zoological Nomenclature). The manuscripts will be submitted to a board of referees before publication. Decisions to publish or not will follow careful refereeing and this committee may suggest changes to the author.

These descriptions will be sent to the Editor of ***Xenophora*** (redaction@xenophora.org) in English (with an abstract or introduction in French). The illustrations must be provided in high definition, on CD or other digital media. Colour pictures are preferred. Captions of the figures and plates must be provided with the references to the pictures. Texts shall be provided in *.doc, *.txt or *.rtf format, while the photos must be in jpg format with 300 dpi resolution. The pictures submitted can be used by ***AFC-Xenophora*** for any of its , magazine or its web-site.

Publication is free of charge for the authors. At least one of the Authors must be an AFC member. The Senior author will receive two print copies of the paper, the juniors one copy.

Copyright © Association Française de Conchyliologie
Reproduction in whole or part without written permission is prohibited.

Impression : Groupe IGR NEUVILLE IMPRESSION/IMPRIMERIE SEIC

☎ 03 85 92 05 29

Espace Neodev- Rue Sainte-Elizabeth- 71300 MONTCEAU-LES-MINES

The genus *Theodoxus* Montfort, 1810 (Gastropoda : Neritidae) in Europe

Part 1: Contribution to the knowledge of operculum morphology

Olivier CARO – Rennes, France – olivier.caro60@sfr.fr
Robert CRNKOVIĆ – Trogir, Croatia – tragos.crni@gmail.com

ABSTRACT:

The ability to identify *Theodoxus* species based on the morphology of the operculum has often been debated and led to contradictory conclusions: yes it is possible, no it is not. The studies conducted on this subject have, in the process, allowed to detect and name various parts, but some of them seem not to have been clearly defined enough. This article proposes a light update of the nomenclature concerning the morphology of the operculum, in the hope that the resulting better knowledge will allow progress in species identification.

KEYWORDS:

Neritidae, apophysis, operculum, pseudoapophysis, *Theodoxus*, western Palearctic.

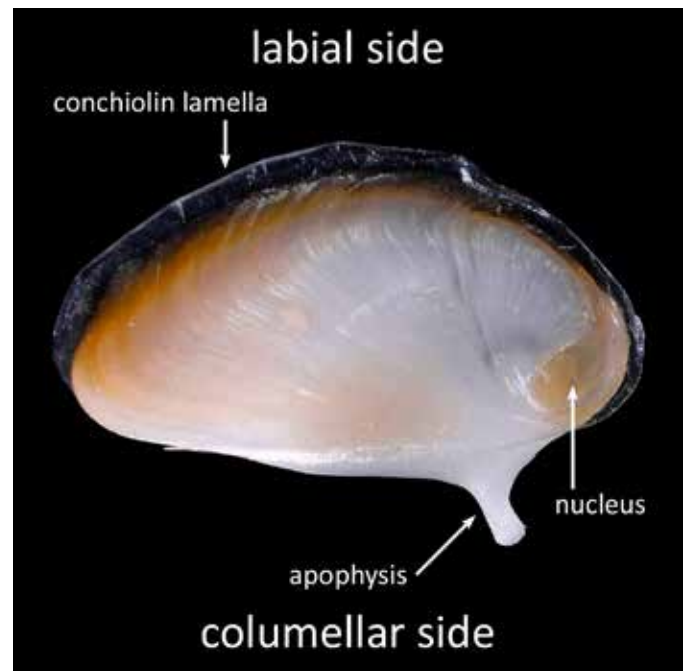
INTRODUCTION:

The genus *Theodoxus* Montfort, 1810 is a group of freshwater snails that dwell in springs, rivulets, rivers and lakes, in calcium-rich environments. Two species (or ecotypes), *Th. octagonus* (Eichhorst, 2016) and *Th. subterrelictus* Schütt, 1963, seem to be stygophile, and at least one is stygobiont.

Usually, these animals do not appreciate brackish water, but some populations of *Th. fluviatilis* tolerate salinity up to 15-17‰ (coastal lagoons, northern cretan springs, estuaries with tidal flows).

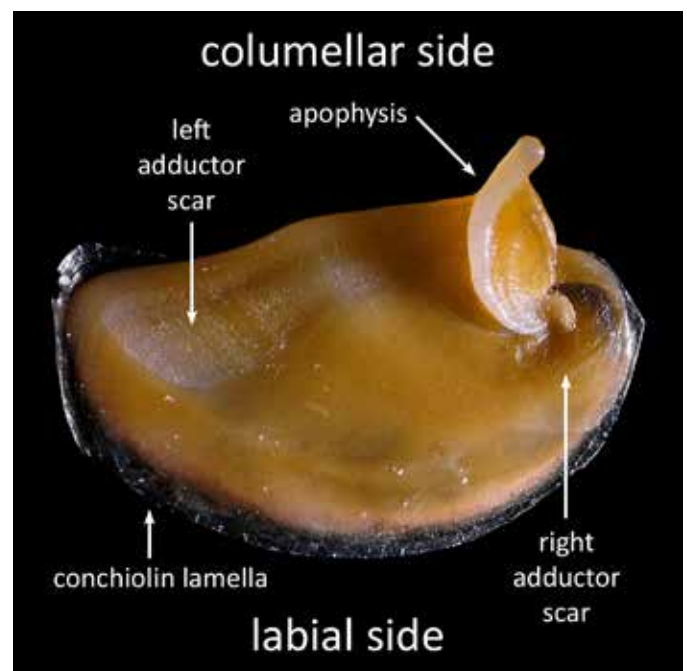
Apart *Th. octagonus* and *subterrelictus*, which seem to inhabit in cave rivers, and *Th. fluviatilis* that can live in the low infralittoral (ZETTLER ET AL., 2004) and even possibly deeper (WŁODARSKA-KOWALCZUK et al., 1996), where photosynthesis is no longer possible, all these snails feed on the organic film that is found on hard substrates as well as at the surface of leaves and stems of aquatic plants.

At this time, about thirty species are identified in Europe, north Africa and western Asia. Due to the high variability of some species, and to many morphological convergences, an impressive number of synonyms complicate the task of taxonomists. The idea of using the operculum to identify species with a reasonable accuracy has given rise to a detailed understanding of its morphology, but some unclarities remain, which may be removed.



External view of an operculum. Here *Th. danubialis*.

The operculum is mostly calcareous, with a labial edge made up of conchiolin, flexible enough to closely fit the inner contour of the tube in which the animal lives, thus providing an effective sealing. The embryonic operculum (nucleus) is always very anteriorly placed. On the columellar side, an apophysis raises and anchors deeply into the flesh.



Internal view of an operculum. Here *Th. fluviatilis*.

Unlike many other genera of Neritidae, *Theodoxus* lacks the second process, sometimes horn-shaped, or cone-shaped, which can be seen either above or in the place of the anterior marginal callus in *Clithon*, *Mienerita*, *Nereina*, *Nerita*, true *Neritina* etc. The apophysis is, in *Theodoxus*, the only available extension. Here is the definition given by E. Von Martens: « On the operculum, only a single projection, the rib, while the cone remains undeveloped ; the rib, however, is well developed and sharply compressed. Shell transversely oval or hemispherical, sometimes with a raised thread, but this varies individually. Columellar surface moderately large, flat; columellar margin indistinctly toothed. On the tongue, the middle plate is elongated, the marginal teeth toothed » (VON MARTENS, 1879). Regarding the radula, the description given by von Martens is, however, partially correct : the marginal teeth are crenulate only in *fluviatilis*.

MATERIAL AND METHOD:

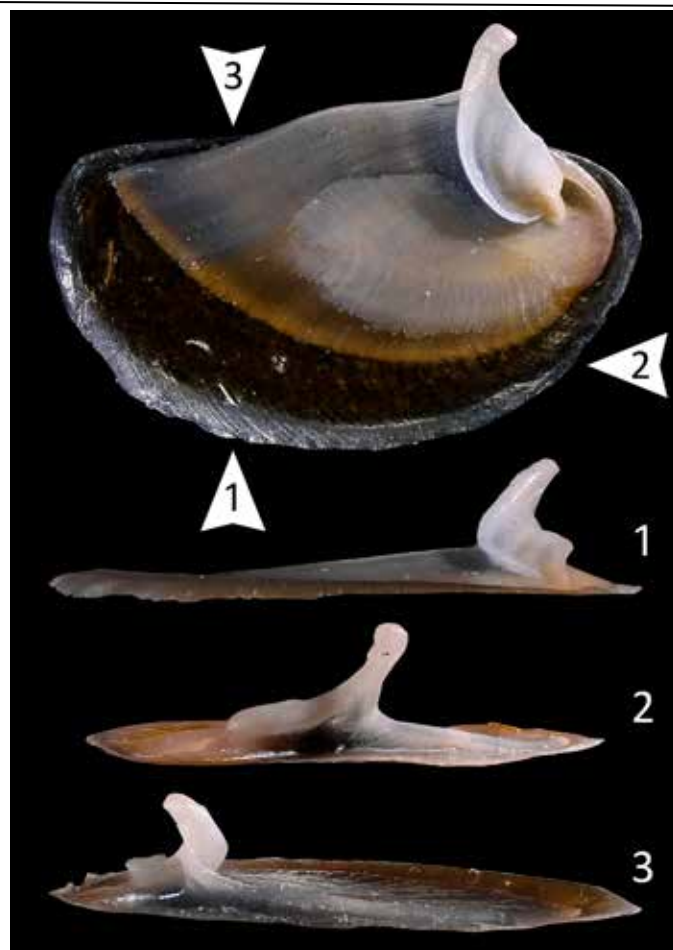
Numerous specimens of the various species of european *Theodoxi* have been photographed, and their opercula closely studied via some magnification devices. For each operculum, five views were registered : outside, inside, labial view, anterior view, columellar view.

The shots from multiples angles enable us to better analyze the complexity of this apophysis and of its outbuildings. Some characteristics, which did not appear on top-view alone, are now visible, raising questions but also providing new answers about the scope of validity for certain terms that will be now discussed: « rib-shield », « rib-pouch », or « pseudoapophysis ».

New words will also be introduced, such as the useful « anterior abutment » which regroups three types of extensions.

Regarding *Theodoxus fluviatilis* (Linnaeus, 1758), current researches (work in progress) appear to reveal that this taxon regroups some very similar species; this is the reason why, from now on, we are going to think about it as a possible complex of species.

Regarding the group of species centered around *baeticus* and *meridionalis*, which is the subject of some disagreements, we follow the statements given by Martínez-Ortí & Osca, under which *baeticus* has to be considered as a *nomen dubium*. This large group of snails will be here named under the current valid name : *meridionalis* (MARTINEZ-ORTÍ & OSCA, 2023); but how many cryptic species are hidden inside?



Pictures of the inner face in *Th. major*:
1- labial, 2- anterior, 3- columellar views.

CLOSE-UP OF THE APOPHYSIS :

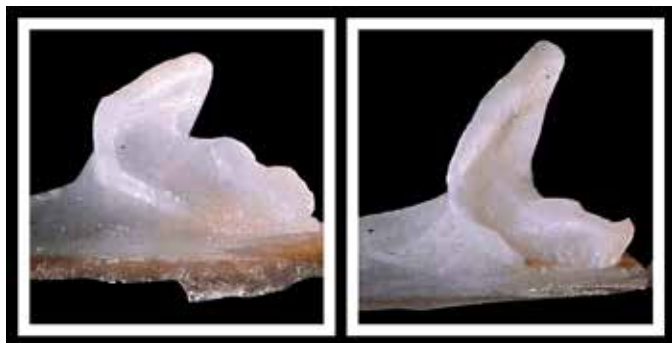
1 The constants

1a the rib



Left : *Th. anatolicus* from Dodecanese.
Right : *Th. fluviatilis* complex from W. Georgia.

The **rib** is this pale arched cord that runs along the ridge. It starts, on the base, as a tiny bead, and progressively enlarges as it rises above the surface, towards the columella. The cross-section can be oval-circular as well as more or less quadrangular.



The rib in *Th. transversalis*:
Left: E. Serbia, labial view.
Right: N. Greece, anterior view.

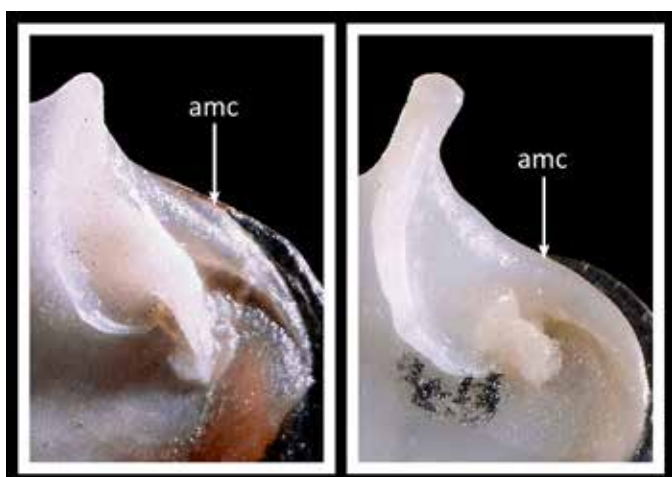
Within the same species, the rib can vary in shape and in elevation, but the global design remains that of an ascending arcus.



Left : *Th. fluviatilis* complex from Croatia.
Right: *Th. meridionalis* from Spain.

The rib can strongly overhang above the columellar flank or stop when arrived at this edge. It can be smooth as well as rugged (picture above).

1b the anterior marginal callus



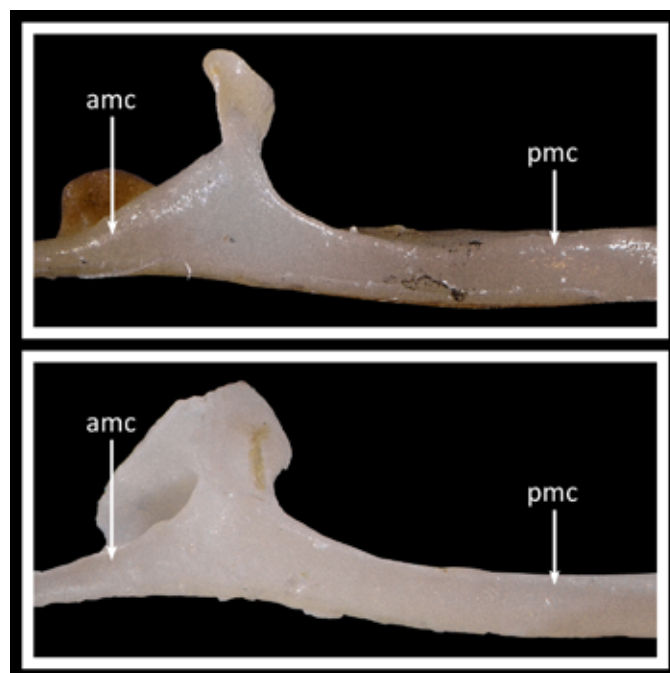
Left : *Th. meridionalis* from Spain.
Right : *Th. danubialis* from Croatia.

The **anterior marginal callus**, named simply « callus » in Glöer, Sands, Alba etc., is a hooked bead that runs like a tentacle along the antero-columellar margin of the operculum. It strengthens the resistance of the apophyseal edifice, in a place

where the stresses carried on the edge of the operculum are particularly high during the closure.

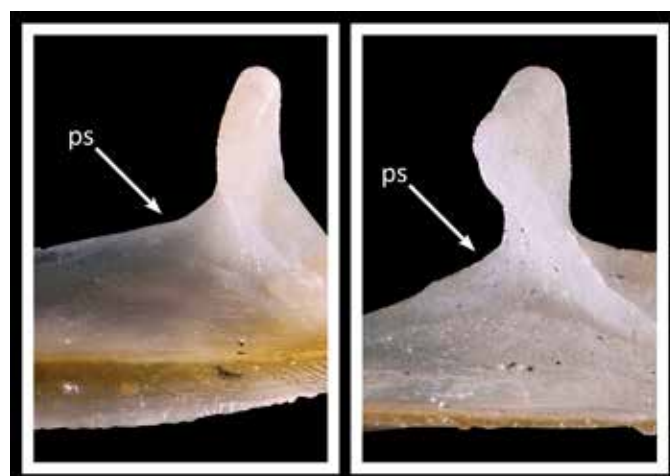
1c the posterior marginal callus

The **posterior marginal callus** (pmc) runs along the columellar edge. It enhances the solidity of the latter, which is constantly in contact with the shell when the operculum is locked. Anterior and posterior calli meet under the extremity of the rib, building at this place a delta-shaped structure.



Top: *Th. danubialis* from Croatia.
Bottom : *Th. poppei* from N. Morocco.

1d the posterior slope



Top: *Th. arctilineatus* from N. Morocco.
Bottom : *Th. meridionalis* from Portugal.

The **posterior slope** is the foothill of the apophysis. It can extend over the entire length of the operculum, like in the *arctilineatus* pictured above, or rise abruptly, as does the deltoid muscle of the human shoulder, like in *Th. meridionalis*.

2 The variables

These are the **anterior abutments**, which are of three types, one of them gathering the vast majority of cases.

Nota bene that each species has only one assortment of abutments, always the same. The variations within a species affect only the shape and size of the selected abutments, never their type.

2a the rib-shield

The term seems to appear in an article published in 2015 by Peter Glöer and Vladimir Pešić. A **rib-shield** is a solid membrane that crosses the anterior face of the apophyseal edifice, approximately by the median, from the summit to the middle of the base, where it often finishes by a small hook that is somewhat similar, in planar view, to the anterior marginal callus, but can be a bit chaotic.



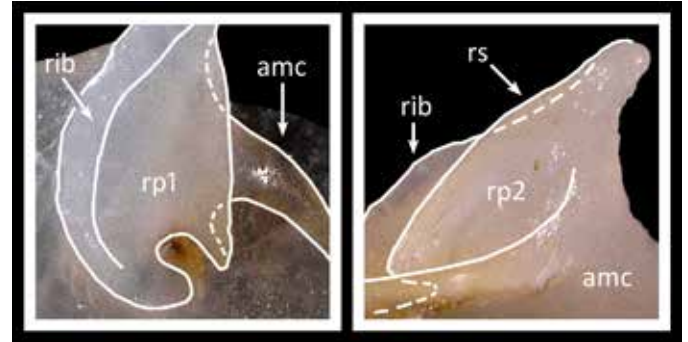
The rib-shield (rs) in a *fluviatilis* from Croatia.

The rib-shield is restricted to very few species. In the far western Palearctic, it appears in the widely distributed *Th. fluviatilis complex* and also in the moroccan *Th. poppei* Ahuir, 2020, where it is combined with another abutment that will be discussed later, in the section 2c. It appears also in *Th. major* Issel, 1865, with a tentacular shape.

The rib-shield divides the anterior face of the apophyseal edifice in two parts, one visible on top-view, the other one being hidden by the shield itself and only seen from the columellar side. The anterior face therefore is composed of two concave surfaces, separated by the rib-shield.

The surface visible in top-view is named the « rib-pouch » by Peter Glöer and further authors. In fact,

there are two pouches, which can be labelled rp1 and rp2.



The rib-pouches 1 and 2 in a *fluviatilis* from SW. France
Left: top view – Right: columellar view.

In *Th. fluviatilis*, there is a correlation between the sexual gender and the curvature of the rib-shield: straight in female specimens, curved in male specimens (GLÖER & PEŠIĆ, 2015).



Variations of the rib-shield in female and male *fluviatilis* :

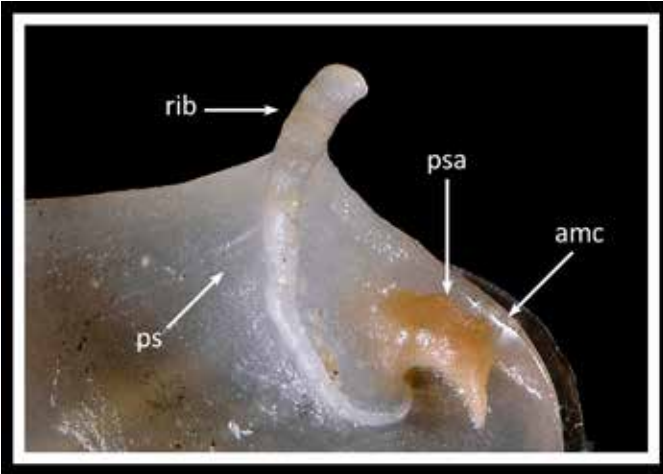
Left : SW. France, female – Right : N. Crete, old male.

In this right image, one can be confused by the appearance of this peculiar rib-shield, which looks remarkably like a pseudoapophysis (see below; tentacular form, pronounced curvature). This is the existence of the second, hidden rib-pouch (rp2) that definitively signs the membership of this specimen to the *fluviatilis complex*.

2b the pseudoapophysis

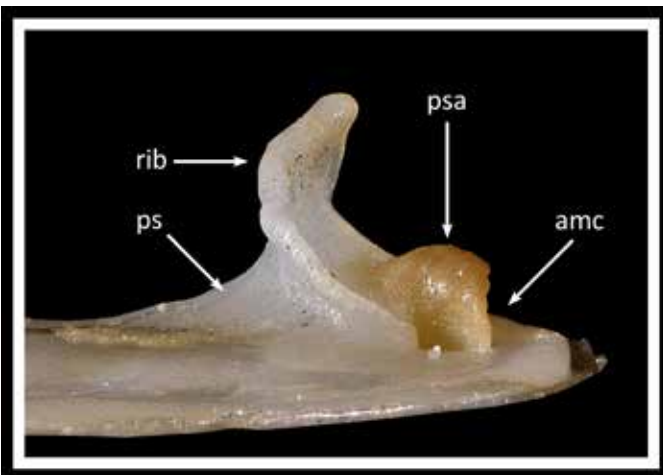
This abutment, the most common of all, is hook-shaped like the anterior marginal callus, but its profile is often very chaotic.

Contrary to the rib-shield, the **pseudoapophysis** does not start at the summit of the edifice but protrudes from the anterior face between the third and the half of the height, where its root merges laterally with the marginal callus.



The pseudoapophysis (psa) in a *Th. danubialis* from Croatia:

ps: posterior slope – amc: anterior marginal callus.



The pseudoapophysis of this *Th. danubialis*, seen from labial side.

It happens that the pseudoapophysis produces a digitation oriented toward the anterior edge of the operculum. This is particularly common in certain forms of *Th. meridionalis*, or in *Th. anatolicus*.



Left: in a "*gadianensis*" – right: in an *Th. anatolicus*.

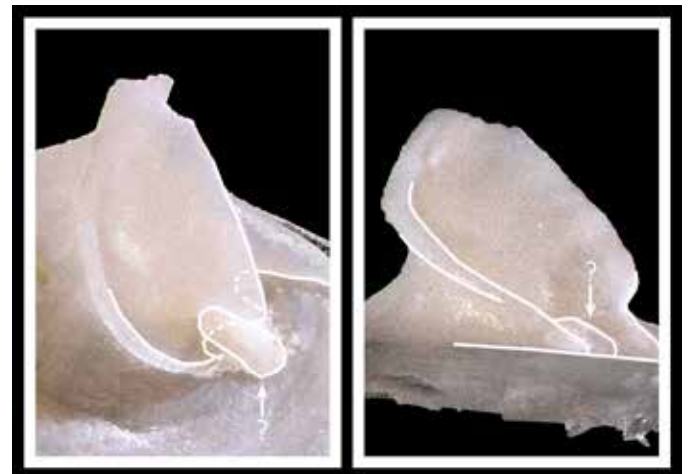
2c the case of *Th. poppei* Ahuir, 2020

Finally, there is the very special operculum of *Th. poppei*, in which there is not only a rib-shield but

also a kind of **(pseudo) pseudoapophysis** of the simplest shape.



Th. poppei from the type locality; the apophyseal edifice is that of *Th. fluviatilis*, but with a small extra digitation.



What name can we give to this little thing? Rice grain?

This digitation is not located at the usual place for a pseudoapophysis, which is flank-to-flank with the anterior marginal callus, but pops out at the base of the Rib-Pouch 1, between the rib and the shield.

TO SUMMARIZE, IN THE FAR WEST PALEARCTIC, WE MEET:

- 1- rib-shield alone: *Th. fluviatilis* complex or *Th. major*.
- 2- rib-shield + rice grain at the base: *Th. poppei*.
- 3- pseudoapophysis: other species of *Theodoxus*.

THREE CRASH-TESTS:

Crash-test number one. Here are some *Theodoxi* from the same riu of València province. The labial margin of the operculum is reddish on its inner face, there is a pseudoapophysis, the shells are globose, and we are in Spain: at first glance it cannot be something else than a form of *Th. meridionalis*.

But when you compare the two details of this image below, you notice that, despite the strongly tentacular appearance of these abutments, the one of the top detail merges with the anterior marginal callus (like in *meridionalis*), while the one of the bottom detail seems to be in alignment with something that is, indeed, a true rib-shield: *we are here looking at a gerontic male fluviatilis!*



Two species in syntopy in the same river.

This is the reason why it is so important to check the existence of the rib-shield, because we could also meet, one day, a monstrous pseudoapophysis emerging from near the summit of the edifice, and therefore disguised as a rib-shield. *A contrario*, in *Th. major*, the rib-shield is disguised as a

pseudoapophysis... **The presence, or the absence, of the rib-pouch 2, will provide the answer.**



Operculum of a *Th. major* from the Volga.

Crash-test number two. Unlike *major*, which is rather constant, *fluviatilis* is highly variable.



A *Th. fluviatilis* of 9,65mm, Durugöl, İstanbul province... but with an operculum of *major*.



Th. major-like opercula in specimens from Durugöl.

Hopefully, *major* has a pattern that never vary towards this spotted design of Durugöl. We are facing a new example of the extreme plasticity of *Theodoxus fluviatilis* in its complex.

Crash-test number three. *Theodoxus prevostianus* (Pfeiffer, 1828) has usually a black-coated shell, while *Theodoxus danubialis* (Pfeiffer, 1828) has a more horny-translucent periostracum. Molecular studies suggest that extant populations of *prevostianus* can be « remnant lineages of the stem species, whereas the *T. danubialis* can be one of the lineages that rapidly evolved into a new species » (FEHÉR & AL., 2009). As *prevostianus* is dramatically vanishing in its ancient domain, each new find must be controlled very carefully. Below are two specimens from a spa in the lower Sava area. First, a normal black one :



5mm, black periostracum, darkened callus.

This is the average shell of *prevostianus*, close to that of *danubialis* by the shape, **but always smaller**.



Now a patterned one, from the same spa. 7,5mm.

There are no significant differences between these two shells. Intergrades do exist in the spring between the dark and the patterned variant, and the opercula vary also within the expected range.

What about a true *danubialis* from the region?



Rusenski Lom river, about 8mm.

It is time to focus on the apophyseal edifice. Its colour is rather constant, and similar in both species. Regarding the rib, we understand that it can take any form in *danubialis*, and most probably also in *prevostianus*. But what about the pseudoapophyses? Do they bear something specific that could help us to separate the two species?



Top: a *Th. prevostianus* – bottom: a *danubialis*.

The answer is: probably no. The pseudoapophysis is often higher in *prevostianus*, with here a kind of horn pointing upwards on the picture, while *danubialis* shows lower pseudoapophyses, but who can affirm that intergrades will not exist somewhere?

In fine, the differences between the two species lie firstly is their sizes: smaller for *prevostianus*, larger for *danubialis*; and in their habitat: cool river for *danubialis*, thermal springs for *prevostianus*. So, for these two species, at this time the study of the operculum did not give any result that could allow us to understand the difference between them. The

third crash-test has failed. Maybe it failed because *danubialis* and *prevostianus* are reputed to be very close genetically.

TEMPORARY CONCLUSION

The morphological study of the operculum may usually provide insights on the identity of this or that population but, for complicated pseudoapophyses like in some eastern forms of *meridionalis*, or in *anatolicus*, whose operculum seems almost indistinguishable from that of the *jordani* from Cyprus, the studies of the shell (*danubialis* vs. *prevostianus*), of the radula (in the case of *fluviatilis*) and of the locality remain necessary.

ACKNOWLEDGEMENTS:

Ivan Ferrer (Spain), Viktor Gashtarov (Bulgaria), Maja Grozdanović-Kyriákou (Cyprus), Demetris Kolokotronis (Cyprus) and Christos Zeimbekis (Greece), who provided many informations and specimens.

BIBLIOGRAPHICAL GUIDANCE:

Alba D. M., Corbella J., Guillén G., Prats L., Taruella A.: "Presence of two different species of *Theodoxus* Montfort, 1810 (Gastropoda: Neritidae) in Catalonia", *Spira* vol. 6, Barcelona 2016, p. 41-65.

Fehér Z., Zettler M., Boszó M., Szabó K.: "An attempt to reveal the systematic relationship between *Theodoxus prevostianus* (C. Pfeiffer, 1828) and *Theodoxus danubialis* (C. Pfeiffer, 1828) (Mollusca, Gastropoda, Neritidae)", *Mollusca* vol. 27(2), 2009, p. 95-107.

Glöer P., Pešić V.: "The morphological plasticity of *Theodoxus fluviatilis* (Linnaeus, 1758) (Mollusca: Gastropoda: Neritidae)", *Ecologica Montenegrina* vol. 2(2), 2015, p. 88-92.

Glöer P.: *The freshwater gastropods of the West-Palaeoarctis*

Martinez-Ortí A., Osca D.: "Contribution to the taxonomic study of *Theodoxus* Montfort, 1810 (Mollusca, Gastropoda, Neritidae) from the Iberian Peninsula and the Balearic Islands", *Zoolentia* vol. 3, 2023, p. 1-17.

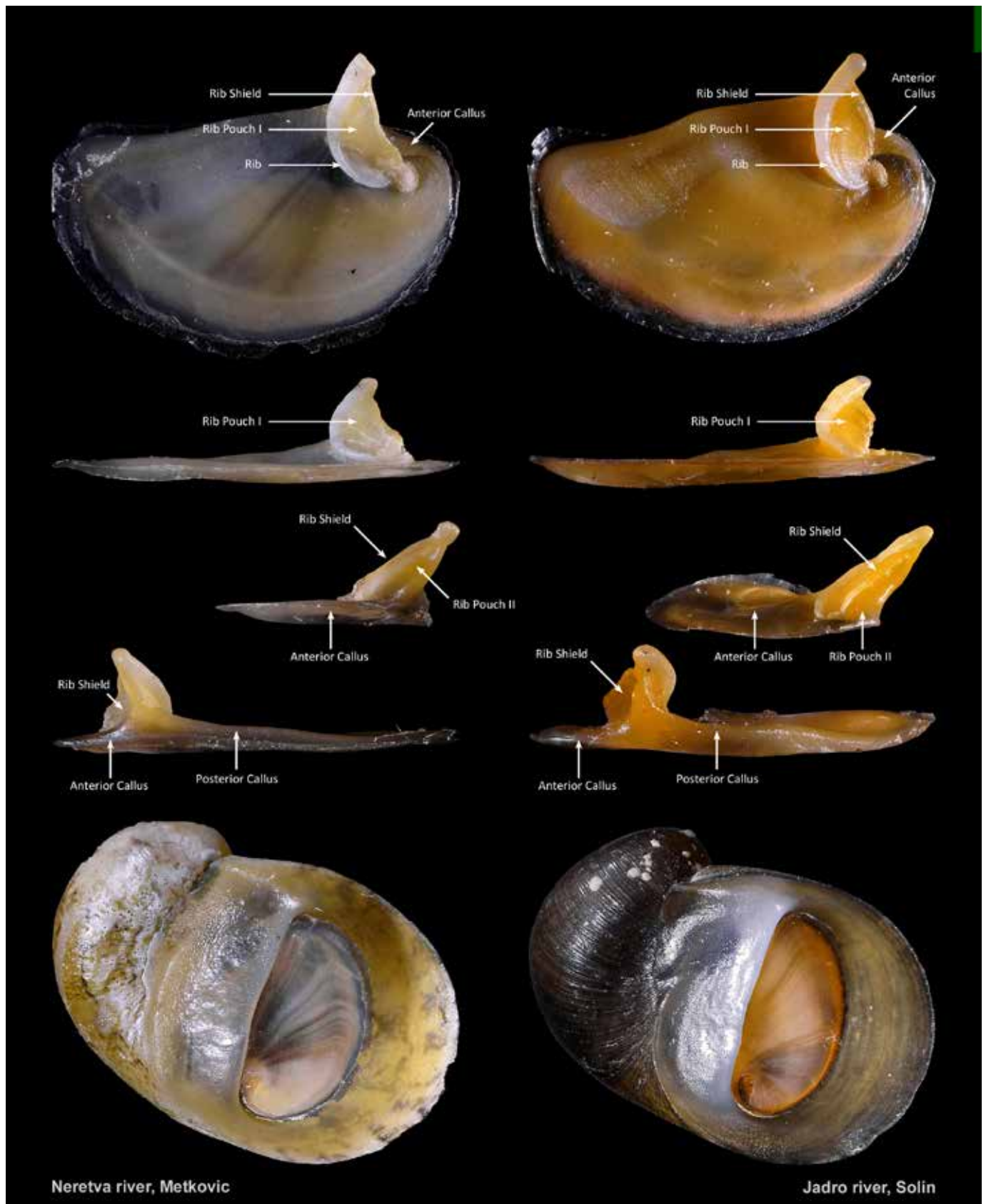
Sands A., Glöer P., Gürlek M., Albrecht C., Neubauer T.: "A revision of the extant species of *Theodoxus* (Gastropoda, Neritidae) in Asia, with the description of three new species", *Zoosystematics and Evolution* vol. 96(1), 2020, p. 25-66.

Mabrouki Y., Glöer P., Taybi F.: "The *Theodoxus* Montfort, 1810 species of North Africa (Gastropoda: Neritidae) with the description of a new species", *Invertebrate Zoology* vol. 20 (4), 2023, p. 401-410.

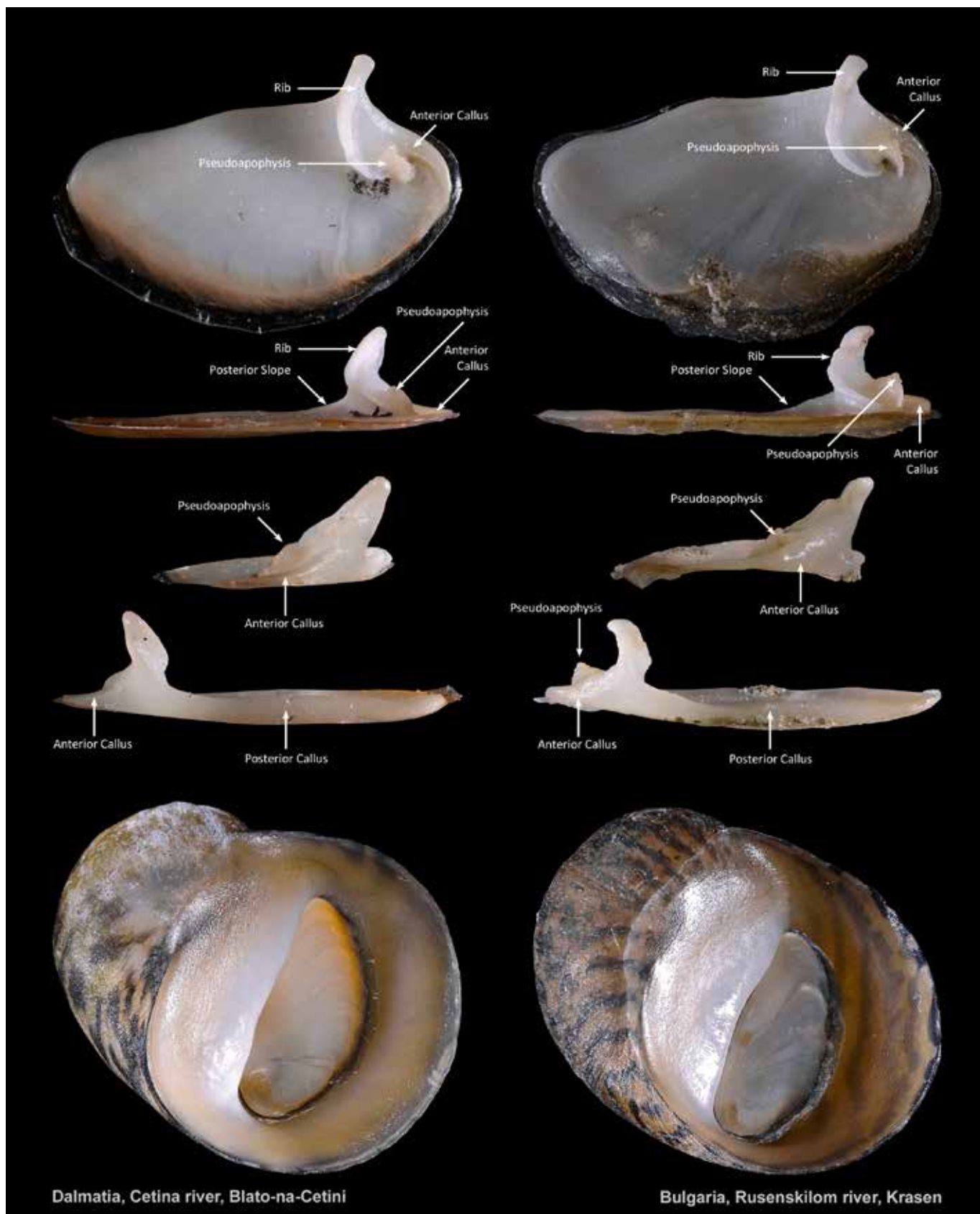
Von Martens E.: "Die Gattung *Neritina*", *Systematisches Conchylien-Cabinet von Martini und Chemnitz* Bd.2:Abt.10, Nürnberg 1879, pages 9, 12 and 14 for some discussions about the operculum, page 19 for a definition of the genus *Theodoxus*.

Włodarska-Kowalczyk M., Janas U. & Szaniawska A.: "Hydrogen sulphide and other factors influencing the macrobenthic community structure in the Gulf of Gdańsk", *Oceanologia* vol. 38(3), 1996, p. 384.

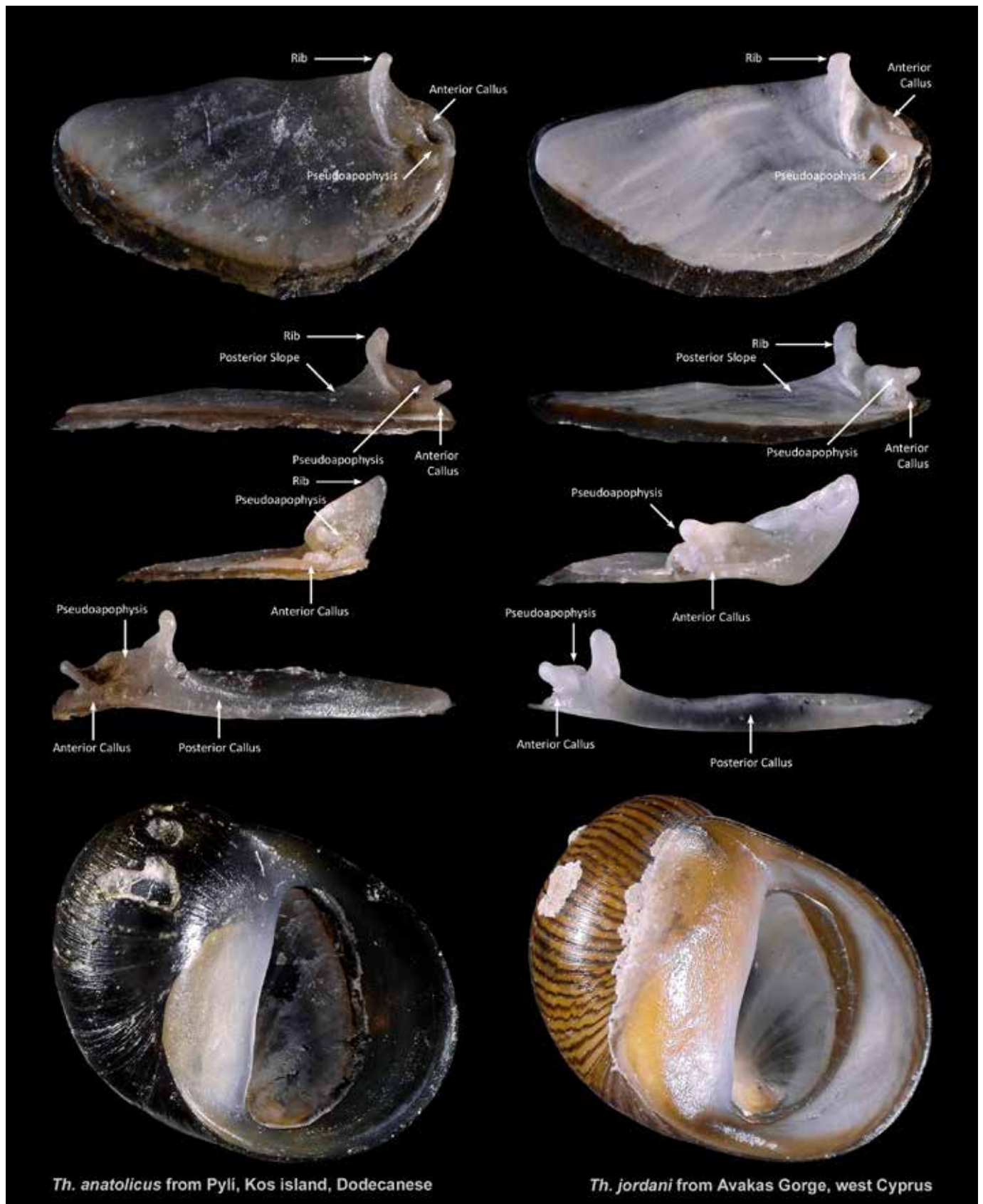
Zettler M., Frankowski J., Bocher R., Röhner M.: "Morphological and ecological features of *Theodoxus fluviatilis* (Linnaeus, 1758) from Baltic brackish water and German freshwater populations", *Journal of Conchology* vol. 38(3), 2004, p. 305-316.



Two specimens of *Theodoxus fluviatilis* (Linnaeus, 1758) from Dalmatia.

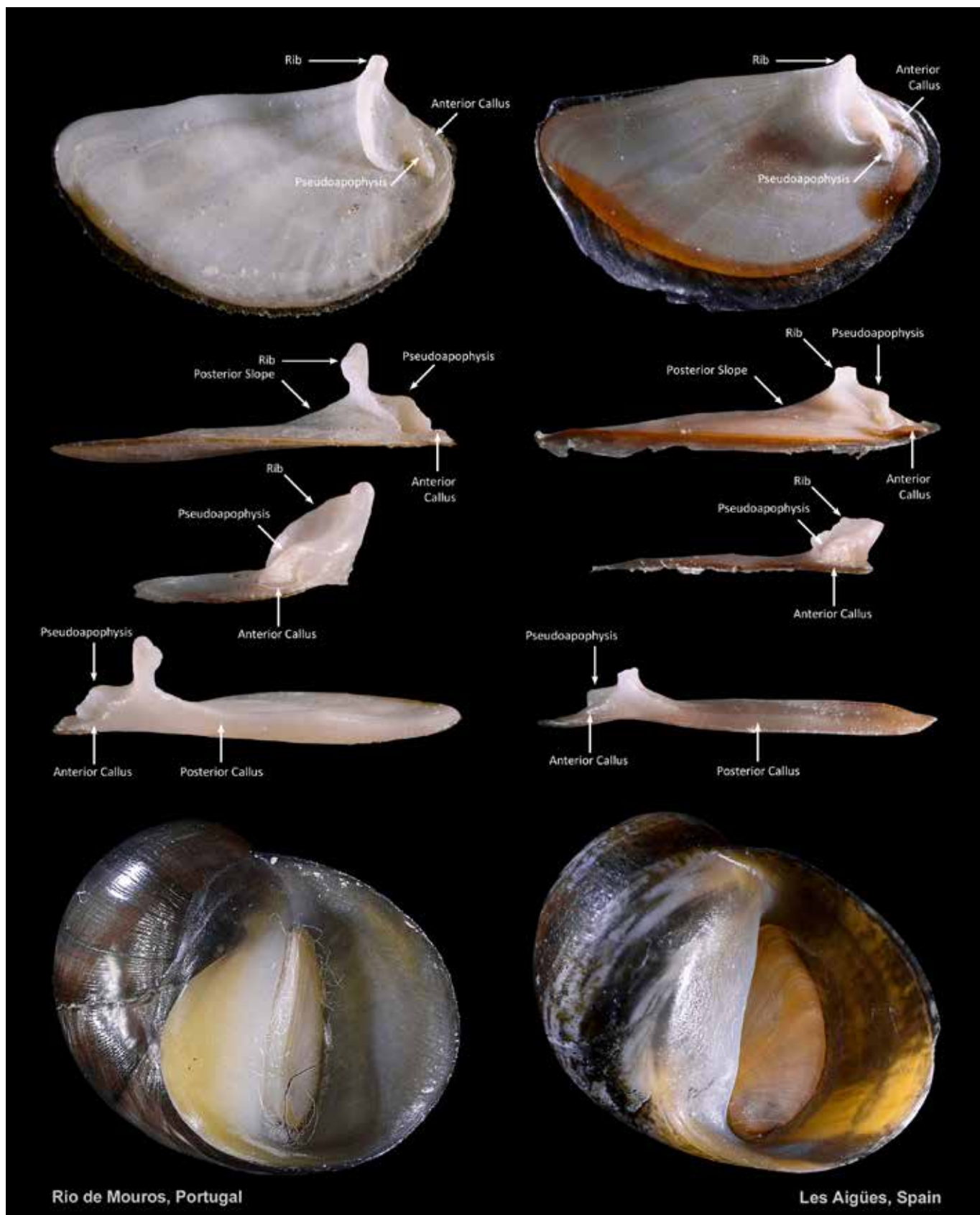


Two specimens of *Theodoxus danubialis* (C. Pfeiffer, 1828) from Dalmatia and Bulgaria.

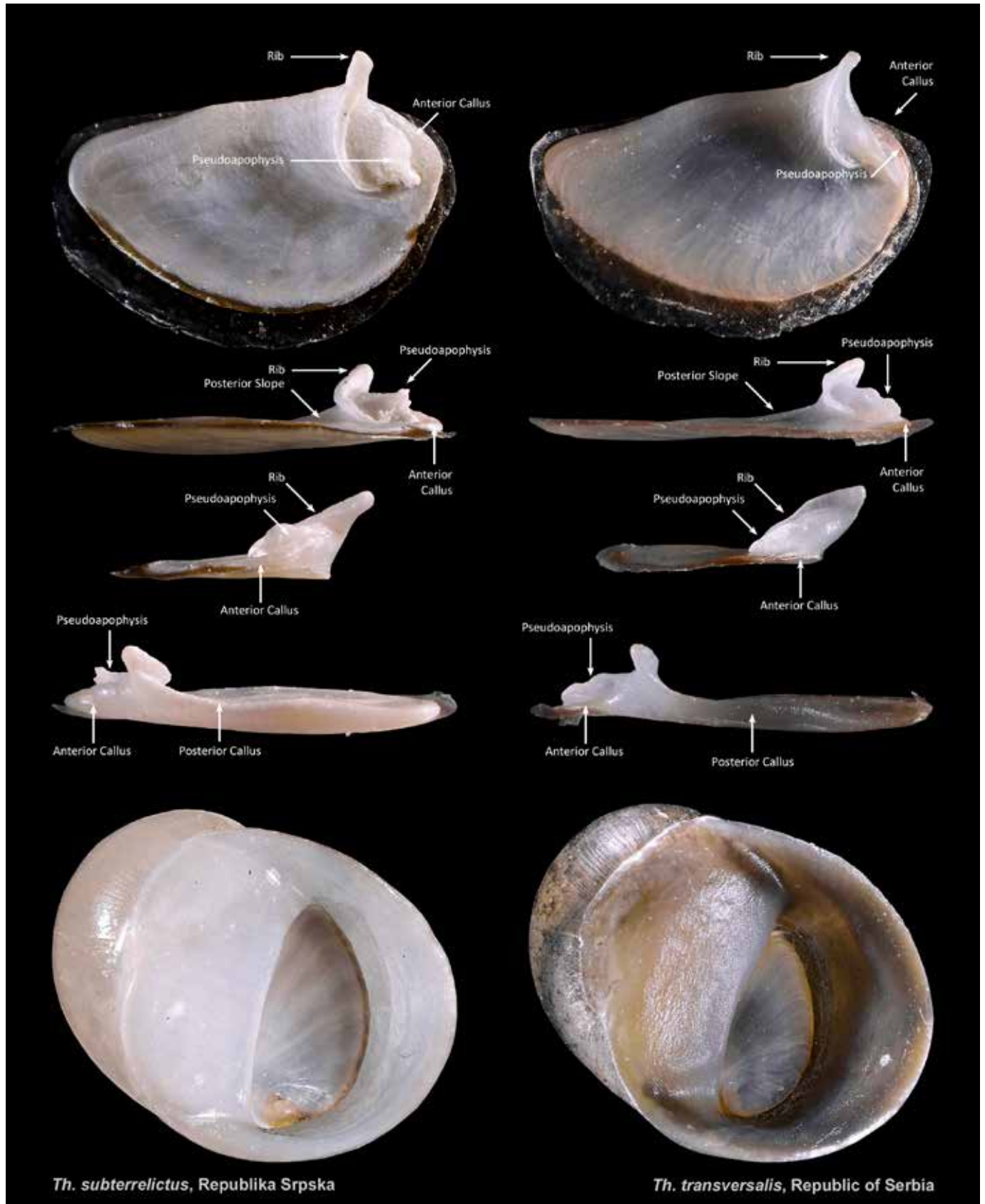


Similarities in opercula:

Th. anatolicus (Récluz, 1841) and *Th. jordani* (Sowerby I, 1836).



Th. meridionalis (Philippi, 1836) in Iberia, motherland of the *Neritina baetica* Lamarck.



The two brothers *Th. subterrelictus* Schütt, 1863 and *Th. transversalis* (Pfeiffer, 1828).

Description de quatre espèces nouvelles d'*Athleta* (Mollusca, Gastropoda, Volutidae) du Bartonien (Éocène moyen) du bassin de Paris et du Priabonien (Éocène supérieur) du bassin d'Aquitaine

Jean-Michel PACAUD ⁽¹⁾, Daniel LEDON ⁽²⁾ & Damien GARCIA ⁽³⁾

⁽¹⁻²⁾ CR2P Centre de Recherche en Paléontologie – Paris
Muséum national d'Histoire naturelle, Sorbonne Université, CNRS
57 rue Cuvier, CP 38, 75005 Paris (France)
E-mail : pacaud@mnhn.fr
dnledon@yahoo.fr

⁽³⁾ 102 rue de Cassan, 33720 Landiras (France)
E-mail : dagarcia.falun.33@gmail.com

Résumé : une espèce nouvelle de Volutidae assignée au sous-genre *Athleta* (*Volutospina*) Newton, 1906 a été récemment signalée dans les sédiments du Bartonien (Éocène moyen) du bassin de Paris (PACAUD & LEDON, 2023). À la suite de ce travail, une attention accrue a été portée aux Athletinae du Paléogène du Bassin parisien, si bien qu'il nous faut déjà donner un complément descriptif avec l'introduction de quatre autres nouvelles espèces provenant des sédiments du Bartonien (Éocène moyen) et du Priabonien (Éocène supérieur). Les espèces *Athleta* (*Volutospina*) *maxencei* nov. sp., *Athleta* (*Volutospina*) *loubryi* nov. sp., *Athleta* (*Volutospina*) *cazesi* nov. sp. et *Athleta* (*s.str.*) *caunelha* nov. sp., sont décrites. Des éclaircissements taxonomiques et nomenclatureaux sont par ailleurs apportés pour plusieurs taxons rapportés au genre *Athleta*.

Mots clés : Mollusca, Gastropoda, Éocène, Bartonien, Priabonien Systématique, *Athleta* (*Volutospina*), *Athleta* (*s.str.*), espèces nouvelles, Taxonomie, Nomenclature.

Abstract: A new species of Volutidae belonging to the subgenus *Athleta* (*Volutospina*) Newton, 1906 has recently been reported in Bartonian (Middle Eocene) sediments of the Paris Basin (PACAUD & LEDON, 2023). Following this work, increased attention has been focused on the Athletinae of the parisian Basin to such an extent that it is already necessary for us to give a descriptive supplement, with the introduction of four other new species also from Bartonian (Middle Eocene) and Priabonian (Upper Eocene) sediments. The species *Athleta* (*Volutospina*) *maxencei* nov. sp., *Athleta* (*Volutospina*) *loubryi* nov. sp., *Athleta* (*Volutospina*) *cazesi* nov. sp. and *Athleta* (*s.str.*) *caunelha* nov. sp. are described. Taxonomic and nomenclatural clarifications are also provided for several taxa of the genus *Athleta*.

Key words: Mollusca, Gastropoda, Eocene, Bartonian, Priabonian, Systematic, *Athleta* (*Volutospina*), *Athleta* (*s.str.*), new species, Taxonomy, Nomenclature.

Introduction

La position systématique de quatre espèces appartenant aux sous-genres *Athleta* (*Volutospina*) et *Athleta* (*s.str.*) est redéfinie après l'examen de plusieurs exemplaires des collections du Muséum et de collections privées. L'espèce *Athleta* (*Volutospina*) *maxencei* nov. sp. de l'Auversien (Bartonien, Éocène moyen) du bassin de Paris, que nous décrivons ci-après, avait été confondue avec *Athleta* (*Volutopupa*) *mutatus* (Deshayes, 1835) et considérée comme une variété [non dénommée] de cette dernière. BAYAN (1873 : 112-113, n° 28, pl. 14, fig. 4 et 7) avait en effet déjà signalé la présence de cette espèce et en avait donné des illustrations. Il écrit à ce sujet : « Nous avons fait figurer une curieuse variété de la *Voluta mutata* que M. Deshayes considérait dans sa collection comme une espèce distincte, mais qu'il n'a pas décrite. Elle se distingue du type de l'espèce par sa forme plus allongée, par sa taille plus petite : car les échantillons que nous représentons semblent adultes. Tous les autres éléments sont les mêmes : les plis columellaires notamment sont absolument identiques. Nous ne trouvons entre les deux formes aucun caractère qu'on puisse considérer comme spécifique, surtout dans un genre où nous sommes habitués à trouver des variations de forme assez étendues. Les échantillons que nous avons sous les yeux de la variété qui nous occupe ont conservé leur couleur : à savoir, une douzaine de lignes foncées parallèles à l'enroulement, comme dans la *V. lineolata*. Elle ne paraît pas rare dans les localités que nous citons [Caumont (Seine-et-Marne), Mary-sur-Marne (Seine-et-Marne), Auvers-sur-Oise (Val d'Oise) et Le Fayel (Oise)] ; car la

collection de l'École des Mines en possède 13 échantillons ».

COSSMANN (1889 : 195) ajoute à propos de cette espèce : « La variété figurée par Bayan est un peu plus allongée [que *mutatus*] ». GOUGEROT & BRAILLON (1968 : 195-196) rencontrent cette espèce lors de leur fouille à Saint-Vaast-lès-Mello [Bois-Bréleux à Barisseuse] (Oise) et écrivent : « [...] Nous avons rencontré quelques exemplaires de classement très embarrassant [...] dont les caractères participent à ceux de la forme précédente [*depauperatus*] et à ceux d'*Athleta mutata* (Desh) (qui existe aussi à Barisseuse quoique plus rare que *depauperata*) en ce sens que la rampe suturale devient tellement déclive et les tubercules, qui terminent en arrière les côtes axiales, tellement émoussés que l'on tend vers la forme régulièrement convexe qui caractérise *Ath. mutata*, mais sans que l'on observe l'ornementation spirale qui, chez cette dernière, forme de petites crénelures à l'intersection des côtes axiales. La forme générale rappelle aussi celle d'*Ath. cithara* [en fait *Athleta (Volutopupa) citharoedus* (Holten, 1802)], mais nos coquilles n'en ont ni l'ornementation, ni le gros embryon. Cette forme embarrassante pose une fois de plus le problème, insoluble strictement en paléontologie, des hybrides : puisque *A. depauperata* et *A. mutata* existent toutes deux sous leur formes typique (la première étant abondante) dans le gisement de Barisseuse, il se pourrait que ces exemplaires qui participent aux caractères morphologiques des deux espèces soient des hybrides *A. depauperata* X *A. mutata* ».

Matériel et méthode

L'observation de nombreux exemplaires des trois nouvelles espèces du sous-genre *Athleta* (*Volutospina*) Newton, 1906 (Espèce-type : *Conus spinosus* Linnaeus, 1758 par désignation originale) et d'un unique et rare spécimen du sous-genre *Athleta* (*s.str.*) Conrad, 1853 (Espèce type : *Voluta rarispina* Lamarck, 1811 par désignation subséquente – DALL, 1890) que nous décrivons ici nous ont permis de mettre en évidence des caractères particuliers permettant de les distinguer sans ambiguïté. Nous avons également préparé tous ces spécimens dans un bain d'hypochlorite de sodium concentré pendant 24 heures ; les résidus de pigments, oxydés, se trouvent ainsi révélés par fluorescence lorsque les coquilles sont exposées sous une lampe émettant une lumière UV à ondes longues (longueur d'ondes de 3600 Å) nous permettant de décrire le motif résiduel de couleur. Ces motifs résiduels apparaissent clairs et fluorescents sur un fond sombre. Les coquilles sont par la suite lavées abondamment pour éviter tout dépôt de sodium. Nous précisons une fois encore que les couleurs résiduelles, observées et photographiées sous UV, ne sont pas les couleurs d'origine. Le spécimen du Priabonien (Éocène

supérieur) du bassin d'Aquitaine quant à lui, extrêmement fragile, a nécessité près de 12 heures de travail pour le reconstituer après son dégagement des marnes de Cauneille ; il n'a pas été préparé dans un bain d'hypochlorite de sodium, mais seulement observé sous UV. Certains caractères diagnostiques de la sculpture spirale sont codifiés en suivant la méthode utilisée par MERLE & PACAUD (2014), LOZOUET (2019) et PACAUD & LEDON (2023) (Fig. 1). Le matériel décrit ici est conservé dans la Collection de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle à Paris.

Abréviation des références aux collections.

MNHN.F Muséum National d'Histoire Naturelle, Collection de Paléontologie, Paris, France.

MHNH Muséum d'Histoire Naturelle du Havre, France.

Autres abréviations

Cs Cordon sous-sutural, plus ou moins épineux.

Ce Cordon épineux de l'épaulement, généralement appelé « couronne d'épines ».

Sr Sillon plus ou moins creux, parfois véritable rampe adapicale, encadrée par les cordons Cs et Ce.

s Suture.

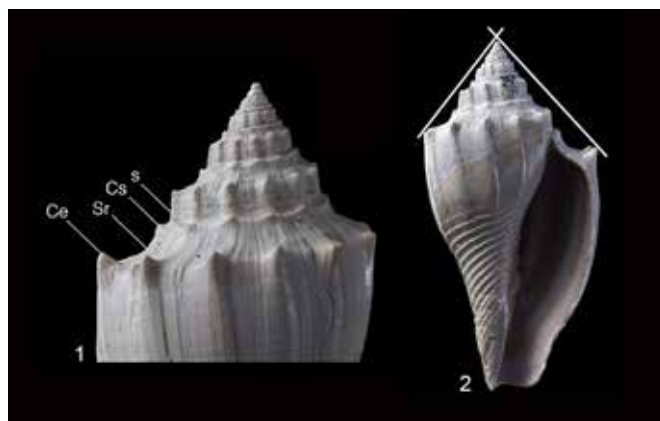


Figure 1

1. Terminologie utilisée pour les Athletinae : **Cs** (Cordon sous-sutural), **Ce** (Cordon d'épaulement ou couronne d'épines), **Sr** (Sillon ou rampe encadrée par les cordons Cs et Ce), **s** (suture). – 2. Angle subapical. *Athleta (Volutospina) depauperatus* (Sowerby J. de C., 1823), MNHN.F.A89319 (coll. Pacaud).

Systématique

Super-famille **Muricoidea** Rafinesque, 1815

Famille Volutidae Rafinesque, 1815

Sous-famille Athletinae Pilsbry & Olsson, 1954

Genre ***Athleta*** Conrad, 1853

Sous-genre ***Volutospina*** Newton, 1906

Espèce-type : *Conus spinosus* Linnaeus, 1758 par désignation originale

Origine : Lutétien (Éocène moyen), France

***Athleta (Volutospina) maxencei* nov. sp.**

Pl. 1, Fig. 1-3

Synonymie

Voluta mutata variété Bayan, 1873 : 112-113, n° 28, pl. 14, fig. 4 et 7.

Volutilithes mutatus sensu Cossmann, 1889 : 195 (*partim*) [*non Voluta mutata* Deshayes, 1835].

Voluta mutata sensu Guillemot, 1923 : 168 (*partim*) [*non Voluta mutata* Deshayes, 1835].

Athleta sp. Gougerot & Braillon, 1968 : 195-196.

Athleta (Neoathleta) mutatus sensu Dolin et al., 1980 : 33 (*partim*) [*non Voluta mutata* Deshayes, 1835].

Matériel type : Holotype MNHN.F.C02719 (coll. Pacaud). — Paratypes : 10 ex., MNHN.F.C02720, C02721 et C02722 (coll. Pacaud).

Localité type : Baron [Sablière Heudebert] (Oise), Auversien (Bartonien, Éocène moyen).

Dimensions (Holotype) : Hauteur : 42,2 mm ; Diamètre : 18,8 mm.

Étymologie : Espèce dédiée au petit fils du second auteur, prénommé Maxence.

Autre matériel examiné : Baron [Sablière Heudebert] (Oise) : 8 ex., MNHN.F.C02723 (coll. Pacaud), 1 ex. (coll. Ledon) • Saint-Vaast-lès-Mello [Bois-Bréleux à Barisseuse] (Oise) : 4 ex. (coll. Ledon) • Auvers-sur-Oise [Bois-le-Roi] (Val d'Oise) : 3 ex. (coll. Ledon) • Bézu-le-Guéry (Aisne) : 2 ex., MNHN.F.C02725 (coll. Pacaud), 8 ex., MNHN.F.C02726 (coll. Ledon) • Vendrest (Seine-et-Marne) : 1 ex. (coll. Ledon) • Sainte-Aulde [Caumont] (Seine-et-Marne) : 2 ex., MNHN.F.C02724 (coll. Pacaud) • Germigny-sous-Coulombs (Seine-et-Marne) : 2 ex. (coll. Ledon).

Description : La coquille est de taille moyenne, légère, fusiforme, à test fin, ayant un angle subapical de 75°. Elle présente une protoconque de 2 tours et une téléconque de 5 tours croissant régulièrement. La protoconque, haute, paucispirale, présente des tours convexes et lisses. La transition protoconque/téléconque est indistincte. Les 2 premiers tours adultes sont légèrement convexes et ornés de 4 cordons spiraux recoupés par des côtes axiales, nettement plus fortes, 10 à 11 sur le premier et le 2e tour ; l'ensemble forme un treillis avec de faibles granules aux intersections. Sur les deux premiers

tours, les cordons [Cs] (le long de la suture adapicale) et [Ce] sont peu saillants, séparés par un sillon étroit [Sr]. Sur le 3e tour, [Cs] est déjà plus saillant, [Ce] a encore une position postérieure et devient épineux et [Sr] s'élargit et prend la forme d'une rampe adapicale. Dès le 4e tour adulte, [Cs] s'éloigne légèrement de la suture [s], créant un sillon et se transforme en une carène ornée de petites épines légèrement saillantes dans le prolongement des côtes. Le cordon [Ce] devient particulièrement épineux ; le nombre de côtes est plus important (env. 16). L'intervalle entre [Cs] et [Ce] augmente et forme une rampe adapicale [Sr] inclinée à 30°. Les tours deviennent alors étagés, la partie abapicale des tours est modérément inclinée. La suture est nettement visible, linéaire. Sur le dernier tour, le cordon [Cs] est surélevé, caréné et orné de pointes émoussées. Le sillon entre [Cs] et la suture [s] est plus large. [Ce] délimite une large rampe adapicale ; il est orné d'épines plus fortes. Le dernier tour occupe 77% de la hauteur totale, il compte environ 16 côtes se prolongeant en avant. La rampe adapicale est large et présente dans la région abapicale un cordon [Ce] orné de fortes épines, pointues, d'orientation adapicale et d'un fin cordon dans la région abapicale. Le dernier tour est large dans sa partie postérieure, lisse, atténué au niveau du cou et orné dans cette région d'environ 13 stries décurrentes. L'ouverture est oblongue, moyennement large en arrière, étroite et peu profondément échancrée en avant. Le canal siphonal est court, étroit. La columelle porte 2 plis, l'antérieur très saillant, l'autre plus petit ; le reste de la columelle présente des reliefs pliciformes plus atténués, formés par le prolongement des stries décurrentes du cou. On observe un relief pliciforme entre les deux plis columellaires. Le bord de l'ouverture présente une callosité columellaire distincte luisante, brunâtre, très largement étalée latéralement, s'arrêtant en hauteur dans la zone pariétale, noyant les épines des cordons [Cs] et [Ce] proches de l'ouverture. Elle longe la columelle, étroite et limitée en dehors par une légère dépression. Le labre est fin, orthocline, lisse à l'intérieur. Le motif de couleur résiduel observé sous éclairage UV est constitué de bandes spirales, claires et fluorescentes, sur un fond sombre. Sur le dernier tour, le motif est constitué d'une vingtaine de bandes spirales fines, continues, d'épaisseur égale, très serrées et régulièrement espacées. Sur le cou, elles suivent les stries décurrentes. La rampe adapicale montre également une bande spirale fine, continue.

Discussion. Cette espèce diffère d'*Athleta (Volutopupa) mutatus* (Deshayes, 1835), avec laquelle elle a été confondue (Pl. 1, fig. 6), par des dimensions plus faibles, par sa coquille plus légère, bien plus fusiforme, plus allongée, par son dernier tour nettement anguleux et non ovale-oblongue et ventru, par sa spire plus haute, par sa rampe adapicale [Sr] plus importante, plus large,

présentant dans la région abapicale un cordon [Ce] orné d'épines plus fortes, plus pointues et surtout par l'absence, au-delà du cordon [Ce] d'un filet spiral épineux. Sur le dernier tour, le cordon [Cs] est nettement surélevé, caréné et plus nettement orné de pointes émoussées. Elle en diffère également par son cou plus étroit, par sa sculpture spirale, qui chez *A. (V.) mutatus* montre des stries imbriquées qui ornent toute la surface du dernier tour et par son motif de couleur résiduel observé sous éclairage UV constitué de bandes spirales plus nombreuses et moins espacées ; la rampe adapicale montre par ailleurs une bande spirale fine, continue, absente chez *A. (V.) mutatus* (Pl. 1, fig. 7). Proche également d'*A. (Volutospina) depauperatus* (Sowerby J. de C., 1823), espèce syntopique dans de nombreux gisements auversiens du bassin de Paris (Pl. 1, fig. 4), elle en diffère cependant par une coquille plus fusiforme, plus allongée, moins biconique, à test plus fin, par son dernier tour moins large, moins anguleux, par ses côtes plus nombreuses, par sa rampe adapicale présentant dans la région abapicale un cordon [Ce] orné d'épines moins fortes, moins pointues, par sa columelle portant 2 plis et non un seul, fort et large, suivi de reliefs pliciformes plus atténués et par son motif de couleur résiduel observé sous éclairage UV constitué de bandes spirales plus nombreuses et moins espacées ; la rampe adapicale montre par ailleurs une bande spirale fine, continue, absente chez *A. (V.) depauperatus* (Pl. 1, fig. 5).

***Athleta (Volutospina) loubryi* nov. sp.**

Pl. 2, fig. 1-2

Matériel type : Holotype MNHN.F.C02727 (coll. Schtrock). — Paratypes : 2 ex., MNHN.F.C02728 et C02729 (coll. Pacaud) • Baron [Sablière Heudebert] (Oise) : 1 ex., MNHN.F.C02730 (coll. Pacaud).

Localité type : Sainte-Aulde [Caumont] (Seine-et-Marne), Auversien (Bartonien, Éocène moyen).

Dimensions (Holotype) : Hauteur : 59,8 mm ; Diamètre : 30,5 mm.

Étymologie : Dédié à Philippe Loubry (MNHN/CNRS) en amical hommage et pour son travail photographique.

Autre matériel examiné :

Auversien (Bartonien, Éocène moyen). Auvers-sur-Oise [Bois-le-Roi] (Val d'Oise) : 1 ex., MNHN.F.C02731 (coll. Ledon) • Saint-Vaast-lès-Mello [Bois-Bréleux à Barisseuse] (Oise) : 1 ex., MNHN.F.C03276 (coll. Pacaud).

Marinésien (Bartonien, Éocène moyen). Neuville-Bosc [Cresnes] (Oise) : 2 ex., MNHN.F. C03277 et C03279 • Berville (Val d'Oise) : 1 ex. MNHN.F.C03280 (coll. Houdas) • Haravilliers [Le Quoniam] (Val d'Oise) : 1 ex., MNHN.F.C03278 (coll. Pacaud) • Chavençon [Carrière Tuytens] (Oise) : 1 ex., SSS 9658 (coll. Hessel).

Description : La coquille est de taille moyenne, oblongue, élancée, biconique, à test épais, ayant un angle subapical de 85°. Elle présente une téléoconque de 5 tours croissant rapidement. La protoconque est non observable sur nos exemplaires. Les 2 premiers tours adultes sont légèrement convexes et ornés de 5 cordons spiraux recoupés par des côtes axiales, nettement plus fortes, 12 à 13 sur le premier et le 2e tour ; l'ensemble forme un treillis avec de faibles granules aux intersections. Sur le premier et le deuxième tour, les cordons [Cs] (le long de la suture adapicale) et [Ce] sont peu saillants, séparés par un sillon étroit [Sr]. Sur le 3e tour adulte, [Cs] est déjà plus saillant, [Ce] a encore une position postérieure et se transforme en une carène ornée de petites épines légèrement saillantes dans le prolongement des côtes et [Sr] s'élargi et prend la forme d'une rampe adapicale. Sur le quatrième tour, le cordon [Cs] s'atténue et n'est plus orné de granules. Le cordon [Ce] devient modérément épineux ; le nombre de côtes est moins important (env. 14). L'intervalle entre [Cs] et [Ce] augmente nettement et forme une rampe adapicale [Sr] très large et inclinée à 50°. Les tours deviennent alors étagés, la partie abapicale des tours est droite, noyée sous le vernis. La suture est nettement visible, linéaire. Sur le dernier tour, le cordon [Cs], modérément surélevé, filiforme, surplombe la suture. [Ce] délimite une très large rampe adapicale ; il est orné d'épines émoussées. Le dernier tour occupe 80 % de la hauteur totale, il compte environ 16 côtes se prolongeant en avant. La rampe adapicale est très large et présente dans la région abapicale un cordon [Ce] orné d'épines émoussées, d'orientation abaxiale et d'un fin cordon le surplombant. Le dernier tour est étroit dans sa partie postérieure, lisse, fortement atténué au niveau du cou et orné dans cette région d'environ 13 stries décurrentes et d'une nette fasciole. L'ouverture est oblongue, étroite en arrière, moyennement élargie et peu profondément échancrée en avant. Le canal siphonal est court, large. La columelle porte 1 pli très saillant ; le reste de la columelle présente des reliefs pliciformes plus atténués, formés par le prolongement des stries décurrentes du cou. Le bord de l'ouverture présente une large callosité columellaire, distincte, luisante, brunâtre, très largement étalée latéralement, s'étalant jusque sur l'avant dernier tour, le recouvrant totalement, puis longeant la columelle, étroite et limitée en dehors par une légère dépression. Le labre est peu épais, orthocline, lisse à l'intérieur. Le motif de couleur résiduel observé sous éclairage UV est constitué de bandes spirales, claires et fluorescentes, sur un fond sombre. Sur le dernier tour, le motif est constitué d'une vingtaine de bandes spirales, fines, continues, d'épaisseur égale, largement et régulièrement espacées.

Discussion : En moyenne, cette espèce présente une taille supérieure à celle d'*Athleta (Volutospina) depauperatus* (Sowerby J. de C., 1823), espèce syntopique dans de nombreux gisements auversiens du bassin de Paris (Pl. 1, fig. 4). Elle en diffère également, malgré les variations de cette espèce, soit pour la longueur de la spire, soit pour l'ornementation du dernier tour, par un angle subapical un peu plus obtus de 85° (contre 80° chez *A. (V.) depauperatus*), par une spire plus courte, par un dernier tour plus large dans sa partie adapicale, atténué au niveau du cou, montrant presque un étranglement, par une rampe adapicale [Sr] bien plus large et plus inclinée, par une sculpture axiale plus forte, aux côtes plus nombreuses, moins espacées. Les épines du cordon [Ce] montrent par ailleurs une orientation abaxiale et non adapicale. L'intervalle entre [Cs] et la suture [s] n'est pas canaliculé, mais nettement aplati ; [Cs] est modérément surélevé, filiforme et non épineux. Le motif de couleur résiduel observé sous éclairage UV est très nettement différent. Celui d'*A. (V.) depauperatus* est constitué de rares bandes spirales, claires et fluorescentes, sur un fond sombre, très espacées (Pl. 1, fig. 5), à la différence du motif d'*A. (V.) loubryi* nov. sp., constitué d'une vingtaine de bandes spirales, fines, continues, d'épaisseur égale, largement et régulièrement espacées (Pl. 2, fig. 2c). Le galbe d'*Athleta (Volutospina) loubryi* nov. sp. présente quelques affinités avec celui d'*Athleta (Oligoathleta) subelegans* (d'Orbigny, 1852) de l'Oligocène supérieur du bassin d'Aquitaine, notamment par sa large rampe adapicale. Cependant, le genre *Oligoathleta* Lozouet, 2019 [Espèce type : *Volutilithes (Neoathleta) costellata tournoueri* Peyrot, 1928 par désignation originale] est caractérisé par le développement tardif, voire par l'absence de cordon épineux [Ce] et la plupart des espèces appartenant à ce sous-genre ne possèdent pas de cordon sous-sutural [Cs]. Même si ce dernier cordon est à peine marqué sur l'espèce bartonienne, réduit à un cordonnet filiforme et non épineux sur le dernier tour, il est cependant présent sur tous les tours.

***Athleta (Volutospina) cazesi* nov. sp.**

Pl. 2, fig. 3-4

Matériel type : Holotype MNHN.F.C03281 (coll. Ledon). — Paratypes : Baron [Sablière Heudebert] (Oise) : 3 ex., MNHN.F.C03282 et C03283 (coll. Pacaud), 2 ex., MNHN.F.C03284 (coll. Faullummel) • Luzancy (Seine-et-Marne) : 1 ex., MNHN.F.C03285 (coll. Faullummel) • Auvers-sur-Oise [Bois-le-Roi] (Val d'Oise) : 1 ex., MNHN.F.C03286 (coll. Ledon),

Localité type : Bézu-le-Guéry (Aisne), Auversien (Bartonnien, Éocène moyen).

Dimensions (Holotype) : Hauteur : 40,8 mm ; Diamètre : 24,1 mm.

Étymologie : Dédié à Lilian Cazes (MNHN/CNRS) en amical hommage et pour son travail photographique.

Autre matériel examiné : Bézu-le-Guéry (Aisne), 2 ex. (coll. Romanek).

Description : La coquille est de taille moyenne, pyriforme, biconique, ayant un angle subapical de 85°. Elle présente une téléoconque de 5 tours croissant régulièrement. La protoconque est non observable sur nos exemplaires. Les premiers tours adultes sont légèrement convexes. La sculpture de la téléoconque se compose sur le 2e et 3e tour [le premier tour est desquamé] de 5 cordons spiraux recoupés par 13 côtes axiales, nettement plus fortes ; l'ensemble forme un treillis avec de gros granules aux intersections. Rapidement, dès le 3e tour adulte, les deux cordons proches de la suture adapicale présentent des granules plus importants, l'intervalle des côtes est fortement gravé par de nombreuses stries d'accroissement. Dès le 4e tour, la sculpture spirale n'est déjà plus constituée que de 3 cordons spiraux. Les deux cordons proches de la suture adapicale deviennent des carènes crénelées. Le premier [Cs] est situé à la périphérie adapicale et est situé près de la suture. Le second [Ce], plus fort, se développe sur le deuxième cordon adapical. L'intervalle entre les deux cordons spiraux adapicaux augmente et forme une rampe adapicale [Sr] inclinée à 50°. Les cordons spiraux deviennent plus larges, aplatis et imbriqués abapicalement. Les tours deviennent alors étagés, la partie abapicale des tours est verticale. Les sutures sont peu visibles, noyées sous le vernis et les stries d'accroissement du sinus labral. Sur le dernier tour, les côtes sont plus rares (env. 10). On ne distingue plus que le cordon adapical [Cs], séparé de la suture par un intervalle formant une petite rampe et un cordon spiral marquant l'angle de l'épaule, l'autre est noyé par un vernis calleux dépassant de la suture abapicale. Le cordon adapical [Cs] est orné de pointes aiguës, le second cordon [Ce] est orné d'épines plus fortes. Le dernier tour occupe 80% de la hauteur totale, il compte environ 10 protubérances épineuses, d'orientation abaxiale, et disposées à la partie adapicale du dernier tour. La rampe adapicale [Sr] est large. La spire montre alors des tours plans, peu élevés. Le dernier tour est large dans sa partie adapicale, lisse, atténué au niveau du cou et orné dans cette région d'environ 12 stries décurrentes. L'ouverture est oblongue, aux bords presque parallèles, à peine élargie en arrière, étroite et peu profondément échancrée en avant. Le canal siphonal est court, large. La columelle porte 2 plis, l'antérieur très saillant, l'autre plus petit ; le reste de la columelle présente des reliefs pliciformes plus atténués, formés par le prolongement des stries décurrentes du cou. Le bord de l'ouverture présente une large callosité columellaire distincte, luisante, brunâtre, largement étalée latéralement, elle s'étale de l'angle

pariétal aux épines les plus proches de l'ouverture. Elle longe également la columelle ; elle est étroite et limitée en dehors par une légère dépression. Le labre est peu épais, légèrement prosocline, lisse à l'intérieur. Le motif de couleur résiduel observé sous éclairage UV est constitué de bandes spirales, claires et fluorescentes, sur un fond sombre. Sur le dernier tour, le motif est constitué de 24 à 25 bandes spirales, fines, continues, d'épaisseur inégale, assez serrées et irrégulièrement espacées. La rampe adapicale est sombre, sans motif. On distingue également un alignement spiral de taches claires et fluorescentes noyant largement les épines de la couronne abapicale [Ce] du dernier tour et sur toute l'étendue du bourrelet adapical [Cs], caréné et orné de pointes aiguës.

Discussion : Cette espèce présente une taille similaire à celle d'*Athleta (Volutospina) depauperatus* (Sowerby J. de C., 1823), espèce syntopique dans de nombreux gisements auversiens du bassin de Paris (Pl. 1, fig. 4). Elle en diffère cependant par un angle subapical un peu plus obtus de 85° (contre 80° chez *A. (V.) depauperatus*), par un dernier tour bien plus large dans sa partie adapicale, par son labre rectiligne à peine atténué au niveau du cou, par une rampe adapicale [Sr] bien plus large, par sa callosité columellaire plus épaisse et plus largement étalée latéralement, par une sculpture axiale plus forte, aux côtes moins nombreuses, plus espacées. Les épines du cordon [Ce] montrent par ailleurs une orientation abaxiale et non adapicale. L'intervalle entre [Cs] et la suture [s] n'est pas canaliculé, mais forme une petite rampe ; [Cs] est nettement surélevé et épineux. Le motif de couleur résiduel observé sous éclairage UV est très nettement différent. Celui d'*A. (V.) depauperatus* est constitué de rares bandes spirales, claires et fluorescentes, sur un fond sombre, très espacées (Pl. 1, fig. 5), à la différence du motif d'*A. (V.) cazesi* nov. sp., constitué de 24 à 25 bandes spirales, fines, continues, d'épaisseur inégale, assez serrées et irrégulièrement espacées. On distingue également un alignement spiral de taches claires et fluorescentes noyant largement les épines de la couronne abapicale [Ce] du dernier tour et sur toute l'étendue du bourrelet adapical [Cs] ; motif absent chez *A. (V.) depauperatus* (Pl. 2, fig. 3d).

Sous-genre ***Athleta*** Conrad, 1853 sensu stricto

Espèce type : *Voluta rarispina* Lamarck, 1811 par désignation subséquente (Dall, 1890)

[= *Voluta ficulina* Lamarck, 1811]

Origine : Miocène, France

Athleta (s.str.) caunelha nov. sp.

Pl. 3, fig. 1

Matériel type : Holotype MNHN.F.C03287 (coll. Garcia).

Localité-type : Caunelle [Lasserre] (Landes), Priabonien (Éocène supérieur).

Dimensions (Holotype) : Hauteur : 42,7 mm ; Diamètre : 24,2 mm.

Étymologie : De sa localité d'origine, Caunelha en Occitan gascon. Nom donnée en apposition.

Description : La coquille est de taille moyenne, oblongue, biconique, un peu strombiforme, à test modérément épais, à spire courte, ayant un angle subapical de 100°. La protoconque, brisée lors du dégagement, est non observable. La téléconque présente 5 tours croissant régulièrement et séparée par une forte ligne suturale. La sculpture de la téléconque se compose sur le deuxième tour [le premier tour est desquamé] de 15 côtes axiales et de deux rangées de nodules : une rangée légèrement saillante [Cs] et une rangée épineuse [Ce] en position médiane. Sur le troisième tour, la rampe adapicale [Sr] s'élargie, le cordon [Cs] s'affaiblit et la couronne d'épaulement [Ce] devient épineuse. Sur le quatrième tour la rampe adapicale [Sr] est particulièrement large. Le cordon [Cs] s'atrophie et n'est plus qu'un faible bourrelet à peine noduleux, tandis que la couronne d'épaulement [Ce], située près de la suture, devient épineuse. La surface de tous ces premiers tours montre nettement de nombreuses et fines stries d'accroissement gravées dans la coquille. Le dernier tour occupe plus de 85% de la hauteur totale ; la couronne [Ce] compte 9 nodules épineux qui délimitent une très large rampe adapicale. La sculpture spirale est constituée de 23 sillons spiraux, forts, à peine plus serrés sur la fasciole. L'ouverture est étroite, quadrangulaire, allongée, étroite en arrière, large et peu profondément échancrée en avant. Le canal siphonal est court, large. La columelle est presque droite et porte deux forts et larges plis principaux, le reste de la columelle présente des reliefs pliciformes (3-4) plus atténués, formés par le prolongement des stries décurrentes du cou. Le bord de l'ouverture présente une callosité columellaire assez épaisse, distincte, luisante, brunâtre, largement étalée latéralement sur la partie pariétale, elle s'étale de l'angle pariétal aux épines les plus proches de l'ouverture (elle laisse voir par transparence les stries décurrentes). Elle longe également la columelle en recouvrant le cou ; elle est étroite et limitée en dehors par une légère dépression. Le labre, d'orientation orthocline, très épais, se prolonge par une digitation postérieure, s'étendant au niveau de l'avant-dernier tour. Il est bordé de forts plis axiaux, sinueux et festonné dans sa partie antérieure par les stries décurrentes ; son bord interne porte une vingtaine de rides se prolongeant à peine dans l'ouverture. L'observation de la coquille sous éclairage UV ne montre aucun motif de couleur préservé, hormis un alignement spiral de taches claires et fluorescentes noyant les épines de la couronne abapicale [Ce] de l'avant-dernier tour.

Discussion : On ne connaissait du Priabonien (Éocène supérieur) de France que deux autres espèces d'*Athleta* : *Athleta (Volutospina) scalaris* (Sowerby J. de C., 1843) [= *Voluta fabri* Deshayes, 1866. = *Athleta ludensis* Bous-sac in Périer, 1941] et *Athleta (Volutospina) placentiger* (Oppenheim, 1901), provenant respectivement du Priabonien du bassin de Paris et des Hautes-Alpes (SOWERBY J. de C., 1843 : pl. 625, fig. 4-5 ; DESHAYES, 1866 : 338-339, pl. 7, fig. 4-5 ; OPPENHEIM, 1901 : 227-228, pl. 16, fig. 6-8 ; BOUSSAC, 1911 : 361, pl. 21, fig. 27-27a ; BOUSSAC in PÉRIER, 1941 : 19 ; PACAUD & LEDON, 2007 : 13, pl. 3, fig. 1-3). Ces deux taxons diffèrent radicalement de notre espèce par leurs caractères ornementaux les assignant au sous-genre *Volutospina*. En fait, *A. (s.str.) caunelha* nov. sp., par son galbe, sa couronne d'épaulement [Ce] très épineuse, sa callosité columellaire épaisse, largement étalée latéralement, le bord de son labre nettement festonné, la nette digitation postérieure de ce dernier, sa sculpture spirale constituée de sillons incisant la surface du dernier tour, préfigure *A. (s.str.) ficulina* (Lamarck, 1811) de l'Oligocène et du Miocène, *A. (s.str.) subaffinis* (d'Orbigny, 1852) [Lectotype UB 65-2-138 (coll. Grateloup)] de l'Oligocène ou *A. (s.str.) maculosus* Lozouet, 2019 [Holotype UB- 22-2-24 (coll. Neuville)] du Langhien (Miocène moyen). Ces espèces présentent toutefois des coquilles plus pyriformes, bien plus larges, moins élancées (LOZOUET, 2019 : pl. 1, 2 et 6) et s'en éloignent donc.

Annexe :

- Le rapprochement par GOUGEROT & BRAILLON (1968) de l'une de nos espèces décrites ici avec *Athleta (Volutospina) depauperatus* (Sowerby J. de C., 1823), nous permet de revenir sur cette dernière, notamment sur un taxon introduit par Cossmann en 1896 : *Volutilithes depauperatus tenuisuturalis* du Lutétien inférieur (Éocène moyen) du bassin de Paris. Cette espèce diffère en fait radicalement de *A. depauperatus* et ne peut lui être assignée comme sous-espèce. Nous-mêmes (PACAUD & PONS, 2013 : 38 (*partim*) ; PACAUD, 2014 : 49, fig. 2 ; 2025 : 352), nous nous étions trompés en l'attribuant, en premier lieu à *Athleta (Volutospina) depauperatus* (Sowerby J. de C., 1823), puis à *Athleta (s.str.) depressus* (Lamarck, 1803), espèce du Thanétien (Paléocène supérieur) et du Cuisien (Yprésien, Éocène inférieur) du Bassin parisien. En 2014 nous ne connaissions alors que le seul exemplaire incomplet que nous avons figuré [MNHN.F.A90655 (coll. Ledon)], mais depuis, l'examen de plusieurs beaux spécimens récoltés dans les sédiments du Lutétien inférieur des gisements de Liancourt-Saint-Pierre [Bois de la Brosse] et de Boury-en-Vexin [Les Pierres tournantes] (Oise), nous permet de discuter de cette espèce.

COSSMANN (1896 : 40, pl. 2, fig. 22) en donne cette description tout à fait correcte : « *Taille grande ; forme ventrue ; embryon lisse, conique ; spire pointue, à galbe extraconique ; cinq tours subulés, avec une couronne médiane d'épines ; sutures linéaires à peine distinctes ; un ou deux filets obsolètes sur la rampe comprise entre la couronne d'épines et la suture inférieure ; dernier tour entièrement lisse, sauf les côtes d'accroissement correspondant aux épines ; base ornée de quelques stries obliques enroulées sur le cou. Ouverture à bords presque parallèles ; labre mince ; trois plis obliques, dont l'antérieur est plus saillant ; bord columellaire largement étalé en arrière* ». Par ailleurs, ce taxon a reçu une orthographe alternative dans le travail original [légende de la planche 2] : *Volutilithes depauperatus tenuisuturata*. Le taxon est rarement signalé (COSSMANN & PISSARRO, 1911 : pl. 43, note 2 ; PACAUD, 2014 : 49 ; BELLARD & GAIN, 2025a : 145), cependant nous n'avions pas alors cité ensemble les deux orthographes et choisi l'une d'entre elles comme étant correcte. Conformément à l'Art. 24.2.3 de l'ICZN (1999) et en l'absence d'un choix antérieur par l'auteur original, nous fixons comme orthographe originale correcte *Athleta (Volutospina) tenuisuturalis* ; l'orthographe *tenuisuturata* est incorrecte et indisponible (ICZN, 1999 : Art. 32.4).

L'introduction du nom *Athleta (s.str.) acutinodula* Bellard & Gain, 2025 [Holotype MNHN-2016-79-07999 (coll. Gain)] pour cette espèce est totalement superflu (BELLARD & GAIN, 2025a : 145, fig. 85, pl. 21, fig. A), attendu que Cossmann dès 1896 avait proposé le nom *tenuisuturalis* que nous considérons ici comme une espèce à part entière et non comme une sous-espèce d'*Athleta (Volutospina) depauperatus* (Sowerby J. de C., 1823) qui s'en éloigne radicalement. Les types porte-nom de ce taxon, appartenant à la collection Bernay et provenant du Lutétien (Éocène moyen) de Parnes (Oise), se trouvaient à l'origine déposés à l'École Nationale Supérieure des Mines de Paris (COSSMANN, 1909 : 353) par les enfants de Jules Bourdot qui avait acquis ces coquilles avec le reste de la collection Bernay. Malgré les recherches, les spécimens n'ont pu être localisés dans les collections de l'Université Claude Bernard à Lyon (comm. pers. Emmanuel Robert). La désignation d'un néotype s'impose donc pour clarifier le statut taxonomique de cette espèce. Nous désignons ici comme néotype d'*Athleta (Volutospina) tenuisuturalis* (Cossmann, 1896) (**Pl. 3, fig. 2**), un spécimen [MNHN.F.C03288 (coll. Remy)] provenant du Lutétien (Éocène moyen) de Boury-en-Vexin [Les Pierres tournantes] (Oise). Un second exemplaire [MNHN.F.C03289 (coll. Hessel)] provenant du Lutétien (Éocène moyen) de Liancourt-Saint-Pierre [Bois de la Brosse] (Oise) est également illustré (**Pl. 3, fig. 3**).

• L'introduction du nom *Athleta (Volutospina) fournigaulti* Belliard & Gain, 2025 [Holotype MNHN-2016-79-07997 (coll. Belliard)] pour une espèce du Marinésien (Bartonien, Éocène moyen) de Haravilliers [Le Ruel] (Val d'Oise), est totalement inutile (BELLARD & GAIN, 2025b : 145, fig. 85, pl. 21, fig. A). Il s'agit à l'évidence d'un exemplaire tératologique d'*Athleta (Volutospina) athleta* (Solander in Brander, 1766). Le terme tératologie a été inventé et utilisé pour la première fois par le zoologiste français Isidore Geoffroy Saint-Hilaire dans son ouvrage *De la nécessité et des moyens de créer pour les Monstres une nomenclature rationnelle et méthodique* publié en 1830. Les tératologies sont dues à des causes environnementales ou génétiques, mais elles ne sont pas létales et les animaux, lorsqu'ils se reproduisent, donnent naissance à une progéniture parfaitement normale.

Les cas de déformations ou de cordon épineux de l'épaulement [Ce] surnuméraire chez le genre *Athleta* sont largement connus. Dès 1972, JEBRAK & LAMOUILLE (p. 64, pl. 10, fig. 1-3) dans leur *Essai de phylogénie des Athletinae*, ont illustrés de tels exemplaires, notamment un spécimen du Bartonien (Éocène moyen) de Barton-on-Sea (Angleterre) absolument identique à *A. (V.) fournigaulti*, qu'ils caractérisent avec justesse et simplement par « un dédoublement de la couronne d'épines sur l'angle spiral ». Nous avons également examiné des spécimens tératologiques [MNHN.F.C01807 (coll. Schtrock) et 1 ex. (coll. Marcomini)] d'*Athleta (Volutospina) athleta* (Solander in Brander, 1766) provenant du Marinésien (Bartonien, Éocène moyen) de Chavençon [Carrière Tuytens] (Oise) parfaitement identiques et qui présentent les mêmes caractéristiques (Pl. 3, fig. 5). De même, *Athleta (Volutospina) athleta canaligera* Staadt in Cossmann, 1913 du Bartonien (Éocène moyen) du bassin de Paris [MNHN.F.A99998 (coll. Pacaud), MNHN.F.C01806 et MNHN.F.C03290] montre une coquille d'*Athleta (Volutospina) athleta* présentant un cordon sous-sutural [Cs], généralement absent sur la forme typique ; l'intervalle entre [Cs] et la suture [s] devient alors nettement canaliculé (COSSMANN, 1913 : 197, pl. 6, fig. 205-9' ; JEBRAK & LAMOUILLE, 1972 : pl. 10, fig. 4-6) (Pl. 3, fig. 4). Les autres caractères sont absolument identiques à ceux observés chez *A. (V.) athleta*, notamment les épines saillantes du dernier tour, simples, d'orientation abaxiale, courbes, à partie distale fermée et aux bords antérieur et postérieur se rejoignant. COSSMANN (1913 : 197) écrivait par ailleurs au sujet de cette espèce : « C'est peut-être une monstruosité d'*A. athleta* » ; ce que nous soutenons également. Les taxons *Voluta athleta fortis* Edwards, 1854 et *V. athleta brevispina* Newton, 1891 (*nomen nudum*) ne représentent que des

malformations d'*Athleta (Volutospina) athleta* (Solander in Brander, 1766) (EDWARDS, 1854 : 161, pl. 21, fig. 7e ; NEWTON, 1891 : 132). BURTON (1933 : 159) introduit également et bien inutilement le taxon *Volutospina luctatrix bispina [nomen nudum]* pour une forme tératologique d'*Athleta (Volutospina) luctator* (Solander in Brander, 1766) (JEBRAK & LAMOUILLE, 1972 : 73, pl. 7, fig. 1-4). Un spécimen du Bartonien (Éocène moyen) de Barton-on-Sea (Angleterre) (coll. Orman) (Fig. 2) présente une malformation de la couronne d'épines absolument identique à celle visible chez *A. (V.) fournigaulti* Belliard & Gain, 2025.

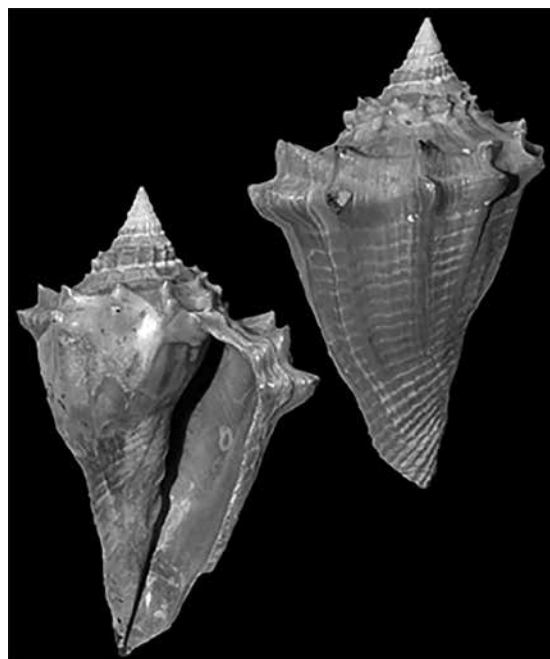


Figure 2

Athleta (Volutospina) luctator (Solander in Brander, 1766), Bartonien (Éocène moyen) de Barton-on-Sea (Angleterre) (coll. Orman), h = 83,0 mm. [© photo Alan Morton].

Nous avons également trouvé plusieurs exemplaires d'*Athleta (Volutospina) spinosus* (Linnaeus, 1758) [MNHN.F.A99993 (coll. de Roissy)] présentant des cordons épineux de l'épaulement [Ce] surnuméraires (Pl. 3, fig. 6). Rappelons également que *Voluta cithara angulata* Edwards, 1854 [*non Voluta angulata* Lightfoot, 1786, *nec V. angulata* Swainson, 1821] n'est qu'une forme d'*Athleta (Volutopupa) citharoedus* (Holten, 1802) qui présente anormalement une très large rampe adapicale (EDWARDS, 1854 : 176-177, pl. 23, fig. 6b).

Remerciements

Nous remercions Philippe Loubry (MNHN/CNRS) pour les photographies et l'infographie des planches, Nicolas Remy et Rudi Hessel pour le matériel de leurs collections qu'ils ont mis à notre disposition pour cette étude, Alan Morton pour l'autorisation de publier une photographie de son site internet.

Références

BAYAN, F., 1873. Études faites dans la collection de l'École des Mines sur des fossiles nouveaux ou mal connus. 2ème fascicule, Notes sur quelques fossiles tertiaires, Savy, Paris, p. 91-136, pl. 13-15.

BELLIARD, L. & GAIN, O., 2025a. Description d'une nouvelle espèce d'*Athleta* (Mollusca, Gastropoda, Volutoida) du Lutétien inférieur de Boury-en-Vexin (Oise, France). *Carnets de Voyages Paléontologiques dans le Bassin Anglo-Parisien*, 8 : 143-147, fig. 84-86, pl. 21.

BELLIARD, L. & GAIN, O., 2025b. Description d'une nouvelle espèce d'*Athleta* (Mollusca, Gastropoda, Volutoida) dans les sables marinésiens de Cresnes (Oise, France). *Carnets de Voyages Paléontologiques dans le Bassin Anglo-Parisien*, 8 : 167-173, fig. 103-107, pl. 24.

BOUSSAC, J., 1911. Études paléontologiques sur le nummulitique alpin. *Mémoires pour servir à l'explication de la carte géologique détaillée de la France* : 1-437, pl. 1-22.

BURTON, E. ST. JOHN, 1933. Faunal horizons of the Barton Beds in Hampshire. *Proceedings of the Geologists' Association*, 44 (2) : 131-167.

COSSMANN, M., 1889. Catalogue illustré des coquilles fossiles de l'Éocène des environs de Paris faisant suite aux travaux paléontologiques de G.-P. Deshayes. 4ème fascicule. *Annales de la Société royale Malacologique de Belgique*, 24 : 3-381, pl. 1-12 (après le 17 septembre). [Également publié par COSSMANN, M., 1889 (décembre) : *Catalogue illustré des coquilles fossiles de l'Éocène des environs de Paris faisant suite aux travaux paléontologiques de G.-P. Deshayes*. 4ème fascicule, Société royale Malacologique de Belgique, Bruxelles, 385 p. 12 pls.]

COSSMANN, M., 1896. Appendice n° 2 au Catalogue illustré des coquilles fossiles de l'Éocène des environs de Paris. *Annales de la Société royale Malacologique de Belgique*, 31 : 3-94, pl. 1-3. [Également publié par COSSMANN M., 1896 (juin) : *Catalogue illustré des coquilles fossiles de l'Éocène des environs de Paris faisant suite aux travaux paléontologiques de G.-P. Deshayes*. Appendice n° 2, Société royale Malacologique de Belgique, Bruxelles, 96 p., 3 pls]

COSSMANN, M., 1909. Nécrologie de Jules Bourdot. *Journal de Conchyliologie*, 57 (4) : 352-354.

COSSMANN, M., 1913. Appendice n° 5 au Catalogue illustré des coquilles fossiles de l'Éocène des environs de Paris. *Annales de la Société royale Zoologique et Malacologique de Belgique*, 49 : 19-238, pl. 1-8, fig. 1-154.

[Également publié par COSSMANN, M., 1913 (octobre) : *Catalogue illustré des coquilles fossiles de l'Éocène des environs de Paris faisant suite aux travaux paléontologiques de G.-P. Deshayes*. Appendice n° 5, Société royale Malacologique de Belgique, Bruxelles, 224 p., 8 pls, 154 figs.]

COSSMANN, M. & PISSARRO, G., 1911. *Iconographie complète des coquilles fossiles de l'Éocène des environs de Paris*. Tome 2, Hermann, Paris, pl. 26-45.

DALL, W.H., 1890. Contributions to the Tertiary fauna of Florida: with especial reference to the Miocene silex-beds of Tampa and the Pliocene beds of the Caloosahatchie River, Part 1. Pulmonate, opisthobranchiate and orthodont gastropods. *Transactions of the Wagner Free Institute of Philadelphia*, 3 (1) : 1-200, pl. 1-12.

DESHAYES, G.P., 1866. Note sur les coquilles marines du gypse d'Argenteuil. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 2 (23) : 327-339.

DOLIN, C., DOLIN, L. & LE RENARD, J., 1980. Inventaire systématique des Mollusques de l'Auvernien à «faciès charrié» de Baron (Oise), et remarques paléontologiques. *Bulletin d'Information des Géologues du bassin de Paris*, 17 (2) : 26-48, fig. 13, pl. 1-3.

EDWARDS, F.E., 1854. A Monograph of the Eocene Mollusca, or descriptions of shells from the older Tertiaries of England. Part 3.1: Prosobranchiata, *Monographs of the Palæontographical Society* : 121-180, pl. 16-23.

GEOFFROY SAINT-HILAIRE, I., 1830. De la nécessité et des moyens de créer pour les Monstres une nomenclature rationnelle et méthodique. *Annales des Sciences*, 20 : 326-341.

GOUGEROT, L. & BRAILLON, J., 1968. Contribution à l'étude de la faune de Gastéropodes des sables auversiens de Barisseuse (Oise). 1 : Liste des espèces de Gastéropodes recueillies à Barisseuse. 2 : Observations et discussions paléontologiques (Colloque sur l'Éocène). *Mémoires du Bureau de Recherches Géologiques et Minières*, 58 : 175-207, 1 pl.

GUILLEMOT, H., 1923. Première note sur les Volutidae. Observations sur quelques Volutidae de l'Éocène du Bassin de Paris, appartenant à la collection Bonnet. *Compte Rendu du Congrès des Sociétés Savantes de Paris et des Départements, Section des Sciences*, 154-171, fig. 1-5.

I.C.Z.N., 1999. *International Code of Zoological Nomenclature (Fourth edition)*. The Natural History Museum. Cromwell Road, London, 306 p.

- JEBRAK, M. & LAMOUILLE, B., 1972. *Révision de la sous-famille des Athletinae. Essai de phylogénie*. 117 p., 62 figs., 22 pls. [Inédit]
- LOZOUET, P., 2019. Volutidae, Volutomitridae, Marginellidae, Cysticidae et Cancellariidae (Mollusca, Gastropoda, Neogastropoda) de l'Oligocène supérieur (Chattien) du bassin de l'Adour (Sud-Ouest de la France). *Cossmanniana*, 20 : 3-109, pl. 1-30.
- MERLE, D. & PACAUD, J.-M., 2014. Systematics. In: MERLE, D., PACAUD, J.-M., METAIS, G., BARTOLINI, A., LASHARI, R.A., BROHI, I.A., SOLANGI, S.H., MARIVAUX, L. & WELCOMME, J.-L. 2014. Volutidae (Mollusca: Gastropoda) of the Lakhra Formation (Earliest Eocene, Sindh, Pakistan): systematics, biostratigraphy and paleobiogeography. *Zootaxa*, 3826 (1) : 107-138, fig. 1-12.
- NEWTON, R.B., 1891. *Systematic list of the F.E. Edwards collection of British Oligocene and Eocene Mollusca in the British Museum (Natural History), with references to the type specimens from similar horizons contained in other collections belonging to the Geological Department of the Museum*, British Museum (Natural History), London, xxviii + 365 p.
- OPPENHEIM, P., 1901. Die Priabonaschichten und ihre Fauna, im Zusammenhange mit gleichalterigen und analogen Ablagerungen vergleichend betrachtet. *Palaeontographica*, 47 : 137-348, pl. 13-21.
- PACAUD, J.-M. 2014. *Volutospina* du Lutétien du bassin de Paris. *Fossiles. Revue française de paléontologie*, 18 : 49, fig. 1-3.
- PACAUD, J.-M. 2025. *The palaeontological content of the Lutetian of the Paris basin. Kingdom Animalia: Mollusca*. In: MERLE, D. *Lutetian Stratotype*, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, p. 282-283 ; 325-393.
- PACAUD, J.-M. & LEDON, D., 2007. Sur les espèces de mollusques du Ludien (Priabonien, Éocène supérieur) du bassin de Paris introduites par Périer en 1941. *Cossmanniana*, 11 (1-4) : 7-25, pl. 1-4.
- PACAUD, J.-M. & LEDON, D., 2023. *Athleta (Volutospina) baili* nov. sp., une espèce nouvelle de Volutidae (Mollusca, Gastropoda) du Bartonien (Éocène moyen) du bassin de Paris. *Xenophora Taxonomy*, 40 : 3-10, fig. 1, pl. 1-2.
- PACAUD, J.-M. & PONS, J., 2013. Contribution des motifs résiduels de couleur dans la discrimination des espèces d'Athletinae (Mollusca : Gastropoda) de l'Éocène du bassin de Paris. *Fossiles. Revue française de paléontologie*, 16 : 21-39, pl. 1-8, fig. 1-6.
- PÉRIER, S., 1941. *Contribution à l'étude du Ludien du Bassin de Paris. La faune des marnes à Pholadomya ludensis*, Tournier & Constans, Paris, 30 p.
- SOWERBY, J. DE C., 1843. *The Mineral Conchology of Great Britain or coloured figures and descriptions of those remains of testaceous animals or shells, which have been preserved at various times and depths in the earth*, London, vol. 7, Part. 109 : 17-24, pl. 624-628.

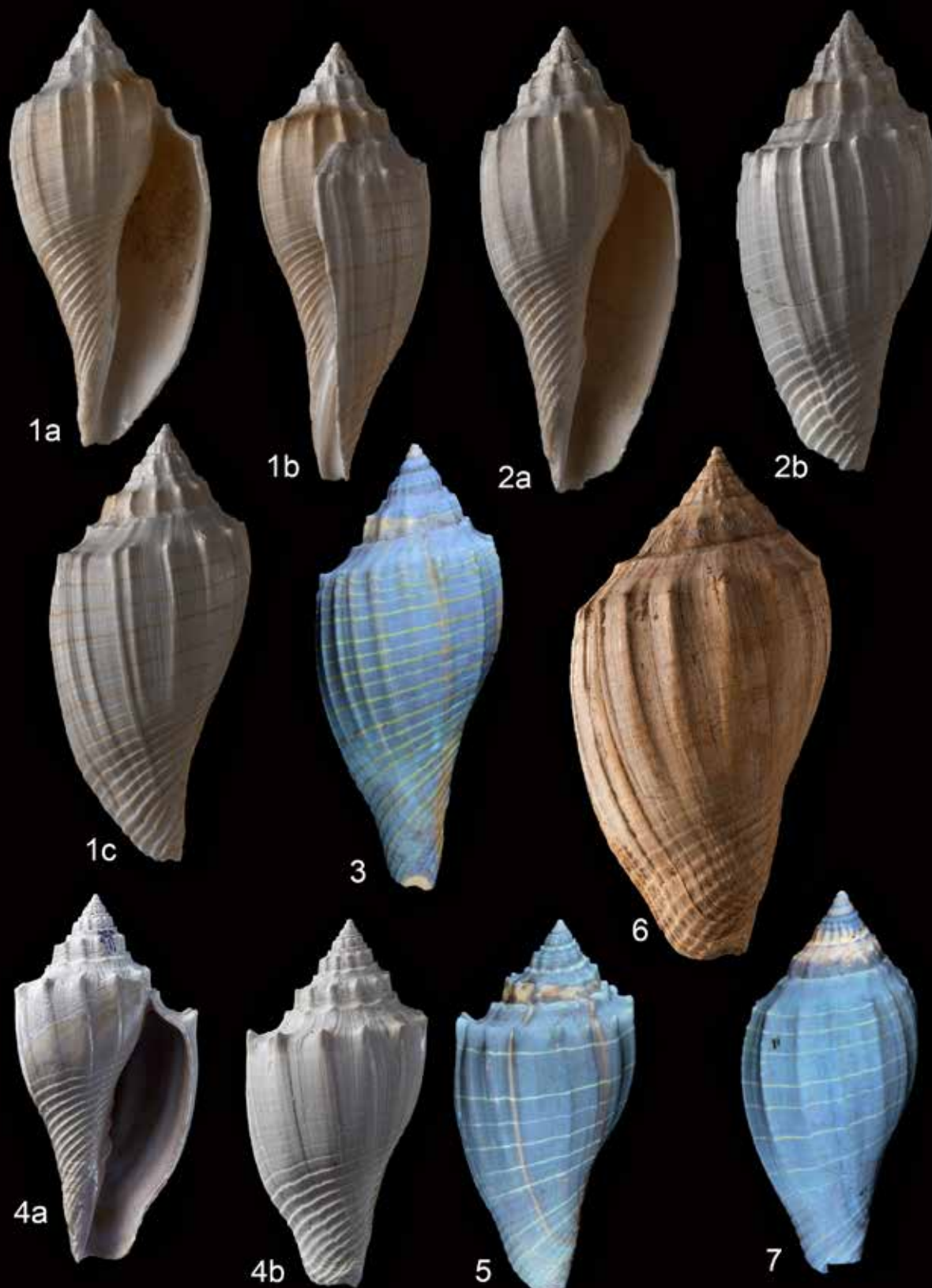


Planche 1.

1-3. *Athleta (Volutospina) maxencei* nov. sp. Auversien (Bartonien, Éocène moyen) de Baron, [Sablière Heudebert] (Oise). 1a-c. Holotype MNHN.F.C02719 (coll. Pacaud), h = 42,2 mm. – 2a-b. Paratype MNHN.F.C02720 (coll. Pacaud), h = 42,0 mm. – 3. Motifs résiduels de couleur observés sous UV. Paratype MNHN.F.C02721 (coll. Pacaud), h = 34,6 mm. – 4-5. *Athleta (Volutospina) depauperatus* (Sowerby J. de C., 1823), Auversien (Bartonien, Éocène moyen) de Baron [Sablière Heudebert] (Oise). – 4a-b. MNHN.F.A89319 (coll. Pacaud), h = 41,4 mm. – 5. Motifs résiduels de couleur observés sous UV. MNHN.F.A89325 (coll. Pacaud), h = 38,8 mm. – 6. *Athleta (Volutopupa) mutatus* (Deshayes, 1835). Auversien (Bartonien, Éocène moyen) de Vendrest (Seine-et-Marne). MNHN.F.J10126 (coll. Cossmann), h = 55,7 mm. 7. *Athleta (Volutopupa) mutatus* (Deshayes, 1835). Auversien (Bartonien, Éocène moyen) de Baron, [Sablière Heudebert] (Oise). Motifs résiduels de couleur observés sous UV. MNHN.F.C03291 (coll. Pacaud), h = 39,3 mm.

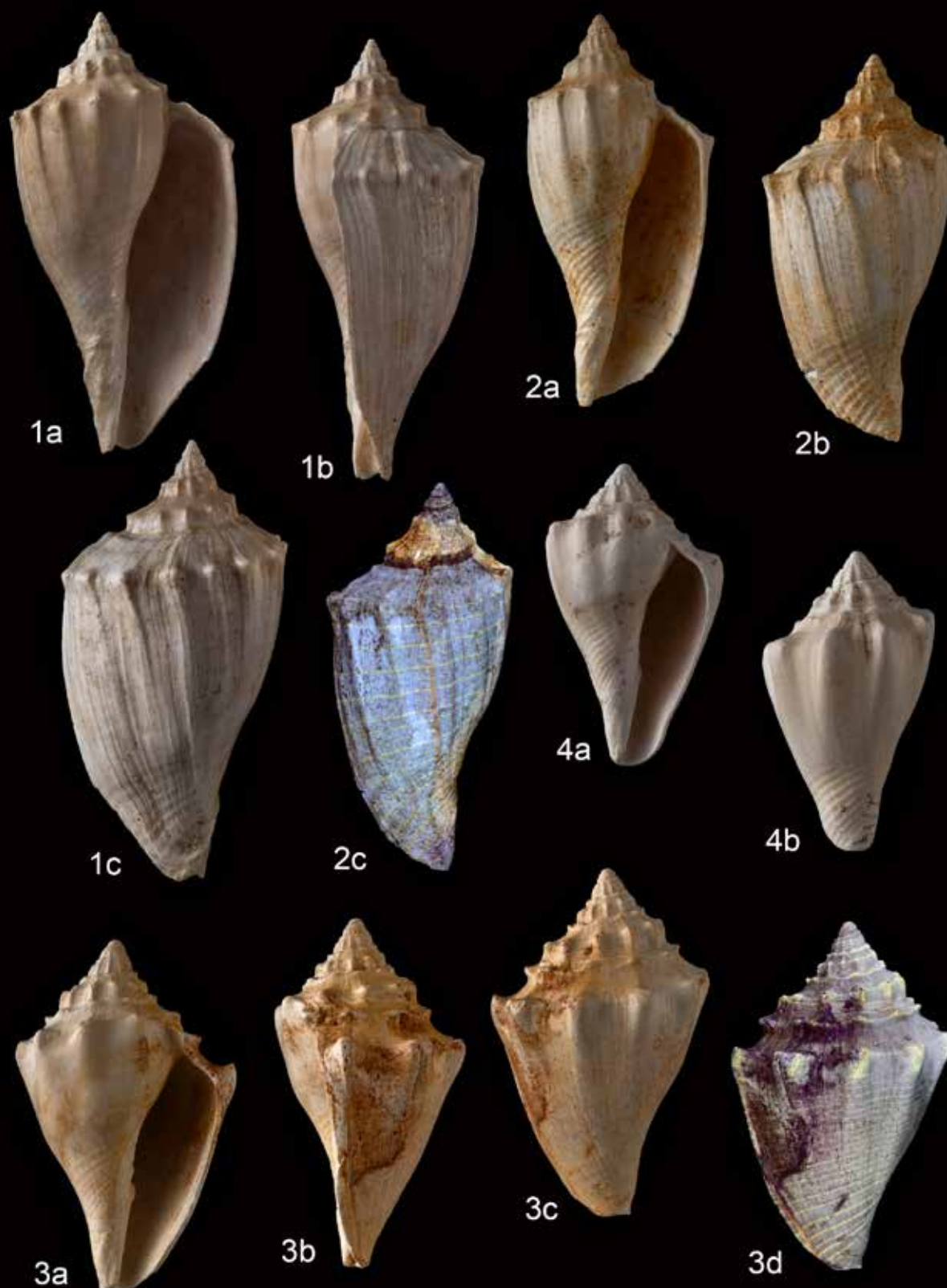


Planche 2

1-2. *Athleta (Volutospina) loubryi* nov. sp. **1a-c.** Auversien (Bartonien, Éocène moyen) de Sainte-Aulde [Caumont] (Seine-et-Marne). Holotype MNHN.F.C02727 (coll. Schtrock), h = 59,8 mm. – **2a-b.** Auversien (Bartonien, Éocène moyen) de Sainte-Aulde [Caumont] (Seine-et-Marne). Paratype MNHN.F.C02728 (coll. Pacaud), h = 49,1 mm. – **2c.** Motifs résiduels de couleur observés sous UV. MNHN.F.C02728 (coll. Pacaud), h = 49,1 mm. – **3-4. *Athleta (Volutospina) cazesi* nov. sp.** – **3a-c.** Auversien (Bartonien, Éocène moyen) de Bézu-le-Guéry (Aisne). Holotype MNHN.F.C03281 (coll. Ledon), h = 40,8 mm. – **3d.** Motifs résiduels de couleur observés sous UV. MNHN.F.C03281 (coll. Ledon), h = 40,8 mm. – **4a-b.** Auversien (Bartonien, Éocène moyen) de Baron [Sablière Heudebert] (Oise). Paratype MNHN.F.C03282 (coll. Pacaud), h = 28,4 mm

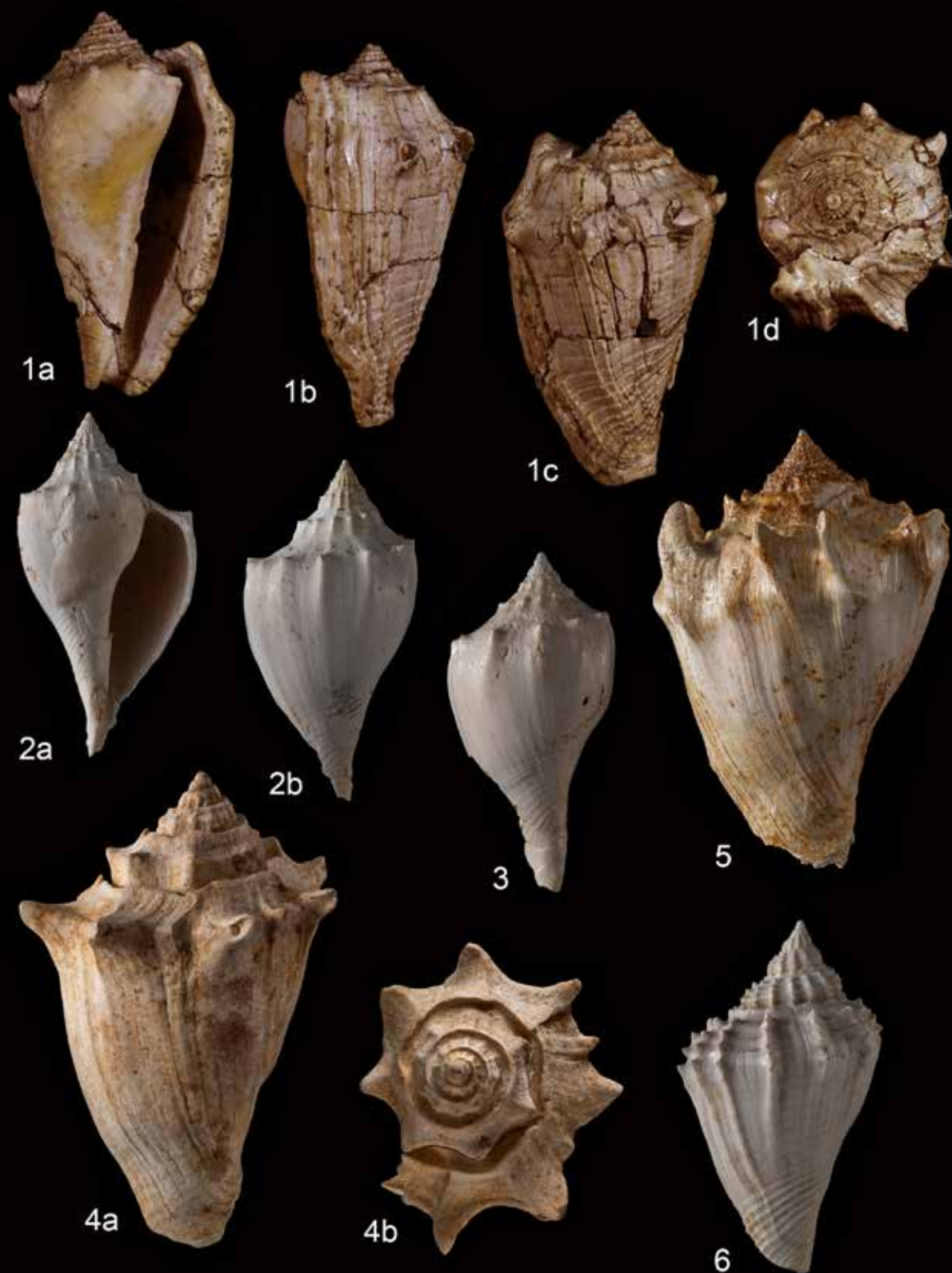


Planche 3

1-2. *Athleta* (*s.str.*) ***caunelha*** nov. sp. 1a-d. Priabonien (Éocène supérieur) de Cauneille [Lasserre] (Landes). Holotype MNHN.F.C03287 (coll. Garcia), h = 42,7 mm. – 2a-b. *Athleta* (*Volutospina*) ***tenuisuturalis*** (Cossmann, 1896). Lutétien inférieur (Éocène moyen) de Boury-en-Vexin [Les Pierres tournantes] (Oise). Néotype MNHN.F.C03288 (coll. Rémy), h = 42,7 mm. – 3. *Athleta* (*Volutospina*) ***tenuisuturalis*** (Cossmann, 1896). Lutétien inférieur (Éocène moyen) de Liancourt-Saint-Pierre [Bois de la Brosse] (Oise). MNHN.F.C03289 (coll. Hessel), h = 40,1 mm. – 4a-b. *Athleta* (*Volutospina*) ***athleta*** (Solander in Brander, 1766). Marinésien (Bartonien, Éocène moyen) de Haravilliers [Le Ruel] (Val d'Oise), MNHN.F.C03290 (coll. Staadt), h = 61,0 mm. – 5. *Athleta* (*Volutospina*) ***athleta*** (Solander in Brander, 1766). Marinésien (Bartonien, Éocène moyen) de Chavençon [Carrière Tuytens] (Oise), MNHN.F.C01807 (coll. Schtrock), h = 56,0 mm. – 6. *Athleta* (*Volutospina*) ***spinus*** (Linnaeus, 1758). Lutétien (Éocène moyen) de Parnes (Oise). MNHN.F.A99993 (coll. de Roissy), h = 34,3 mm.

The genus *Jaspidiconus* in the Caribbean Sea – an ongoing problem

José Rosado(*) & António Monteiro(**)

(*) – joserosadoi@hotmail.com ; (**) – a.j.a.monteiro@gmail.com

The genus *Jaspidiconus* (family Conidae, subfamily Conilithinae) was introduced by Edward Petuch in 2003, its designated type species being *J. jaspideus* (Gmelin, 1791); it includes a large number of species from the western Atlantic Ocean, the Gulf of Mexico and the Caribbean Sea.

According to Monnier *et al.* (2018), the genus is characterized by specimens having very small to medium sized shells, their last whorl conical to ventricosely conical, spire moderately high to high, deep anal notch, and subsutural ramp without cords. The radular structure indicates that the species of *Jaspidiconus* are vermivorous. They are present in the tropical western Atlantic Ocean.

The same authors acknowledge the proximity of *Jaspidiconus* to *Ximeniconus* when it comes to molecular phylogeny, but state that *Jaspidiconus* is a geologically young group, having appeared after the closure of the Panama isthmus, but radiated throughout the tropical western Atlantic. As a result, they decided to separate the two “to keep manageable taxonomic units and to emphasize the interest of this radiation for studies on evolutionary processes.”

It should also be pointed out that the distribution area of most of the species within *Jaspidiconus* appears to be very limited, as their multispiral protoconch indicates that there are severe restrictions for the mobility of the larvae.

The identification of the different species is rather hard, which clearly explains why Éric Monnier *et al.* (2018), after presenting the known species, added a whole plate with unidentified specimens, from different locations (including Brazil, Venezuela, Guadeloupe, Panama and Nicaragua), stating that “there are still many populations belonging to the genus *Jaspidiconus* that await identification and in some cases description.”

During a short trip to Jamaica, in early October 2025, the first author found a number of specimens that eluded identification, even after having sent photos of some of those specimens to a number of specialists. Edward Petuch (pers. comm.) suggested that the specimens could represent a new species endemic to Jamaica, adding that “the island houses many endemic species, so I am not totally surprised to see a new *Jaspidiconus* from there. It looks like every island group in the Caribbean has its own endemic *Jaspidiconus* species,” whereas Loïc Lim-

palaër (pers. comm.) said “To my knowledge, no Jamaican population has been named. There are similar populations in various locations in the Caribbean (including the Cayman Islands), but they do not have names.” As far as we could ascertain, no specimens from Jamaica are shown in Éric Monnier *et al.* (2018). Perusing Alan Kohn (2014) also failed to provide an identification of the Jamaican specimens examined.

Even without proposing a new taxon for the specimens in question, we decided to present them in a short article that may draw the attention to this population, also hoping that someone could suggest a proper identification amongst previously described species.

Jaspidiconus sp. 1



Locality: N. E. Montego Bay, Jamaica Island (in the Antillean Subprovince of the Caribbean Molluscan Province, according to Edward Petuch (2013)). Collected from depths of 1 to 3 m.

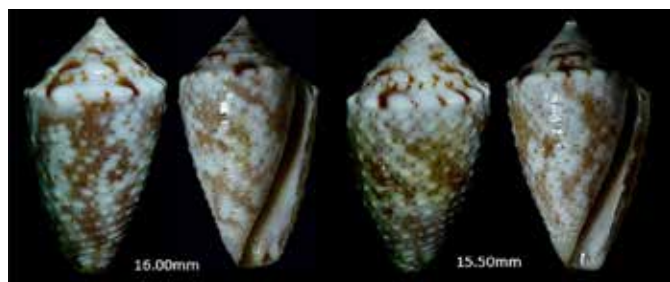
Shell features: The collected specimens have a more or less triangular shell, slightly elongated, of small size (approximately 12.5-15.9 mm) even for the genus, with gently convex sides. The shoulder is angled, the spire elevated, pyramidal and very slightly scalariform.

The body whorl is sculpted with a number of evenly-spaced incised spiral sulci, which are larger and deeper towards the anterior end of the shell, and tend to disappear near the shoulder, the shell becoming smooth in that area. The base colour is

pale whitish, usually overlaid with darker irregular flammules, the same pattern extending to the spire whorls, although some specimens are almost entirely white, with only a few very sparse brown markings. Some specimens show several spiral evenly-spaced rows of dark brown dots on the whole body whorl. The aperture is narrow, and its interior is whitish.

When trying in vain to identify the above described specimens, we thought that similar references to specimens collected by the first author in Martinique, in late 2004, and in Guadeloupe, in 2012, could be added here:

Jaspidiconus sp. 2



Locality: Saint Anne, Southeastern Guadeloupe Island (Atlantic side) (in the Grenadian Subprovince of the Caribbean Molluscan Province, according to Edward Petuch (2013)). Collected from depths of 1 to 3 m.

Shell features: The collected specimens have a distinctly triangular shell, of small size (15.5-16.0 mm). The surface of the body whorl is sculpted with numerous spiral cords punctuated by regularly spaced nodules. The spire is relatively high, with a more or less straight profile.

The ground colour of the shell is white, as is the aperture; the body whorl is decorated with irregular brownish blotches and with rows of dark brown dots along the spiral cords. The shoulder is decorated with brown flammules that extend along the spire whorls, as well as with dark dots, which are also present below the sutures of previous whorls.

As for the identification of these specimens, Edward Petuch provided a few suggestions, although no final decision could be reached.

One possibility is *J. duvali* (Bernardi, 1862). The species was described in the Journal de Conchyliologie 10, page 404, plate 13, fig. 3 and the holotype, measuring 13.6 mm, is at the Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France. The type locality, as it happens, is precisely Guadeloupe, in the Leeward Islands.

The holotype is unfortunately a dead collected and rather eroded specimen (see <http://www.theconcollector.com/lib/docs/filmer/D.pdf>, page 35). Mi-

chael Filmer (2011) indicates that *J. duvali* should be considered as a synonym of *J. pusio* (Hwass, 1792).

According to Michael Filmer, after Alan Kohn, the lectotype is the figure 4, plate 334 of the original publication, the figured specimen said to measure 18 mm. The type locality is indicated by Michael Filmer as "Santo Domingo, (Dominican Republic), Martinique & Guadeloupe, restricted (Kohn) to Santo Domingo, corrected (Vink) to Guadeloupe."

The specimen figured, is rather difficult to compare with actual live collected specimens like the ones shown above, and appears to have a significantly higher spire (see <http://www.theconcollector.com/lib/docs/filmer/PQ.pdf>, page 101).

Still another suggested identification is *J. boubeeae* (Sowerby III, 1903), which Michael Filmer (2011) indicates as a synonym of *J. pusio*. The photo of the holotype (see <http://www.theconcollector.com/lib/docs/filmer/B.pdf>, page 40) undoubtedly appears to confirm the synonymy. The holotype of *J. boubeeae* measures 16 mm and is kept in the Natural History Museum, London, England.

Ximeniconus (*Perplexiconus*) *puncticulatus columba* (Hwass in Bruguière, 1792)



Unlike the previous two samples, these specimens collected in Martinique are now identified (we thank Loïc Limpalaër for his help in this identification). As a matter of fact, the type locality for *X. puncticulatus columba*, erroneously indicated as "Indian Ocean" in the original description was corrected by Vink to Fort-de-France, Martinique is Fort-de-France, Martinique and, even though some specimens of this particular subspecies may show some dots on the body whorl, the shells are typically ivory white. So, briefly and for the record, here are the main characteristics of this population:

Locality:

Le Vauclin, south eastern Martinique Island (Atlantic side) (in the Grenadian Subprovince of the Caribbean Molluscan Province, according to Edward Petuch (2013)). Collected from depths of 2 to 6 m.

Shell features:

The collected specimens have a slightly barrel-shaped shell, of very small size (12.7-17.4 mm). The surface of the body whorl is smooth, except for a few very shallow spiral sulci, on the anterior third of the shell. The spire is relatively high, with a markedly concave profile.

The entire shell (including the spire and the aperture) is of a glossy ivory-white.

X. puncticulatus columba is illustrated and described in Monnier *et al.* (2018), page 226, and also in Kohn (2014), pages 100-101, and in Tuitou & Clovel (2020), pages 236-237.

From what is said above, it is clear that further study is sorely needed to clarify the whole *Jaspidiconus* genus throughout the Caribbean.

Names like *J. pusio* and *J. duvali*, for instance, appear to have been applied by different authors to different samples from several separated populations, an issue that certainly needs clarification.

An in depth study of *Jaspidiconus* should take into consideration not only the morphology of the shells and of the living animals (whenever known), but also their geographical distribution and, if possible, the results of DNA sequencing.

References:

- Bernardi, A. C.** (1862). Description d'un Cône nouveau. *Journal de Conchyliologie*.
- Filmer, Michael R.** (2011). *Nomenclature and Taxonomy in Living Conidae* (www.theconcollector.com).
- Hwass, C. H.** (1792). Conus, in Bruguière J.G., *Encyclopédie méthodique ou par ordre de matières. Histoire naturelle des vers*. Volume 1. Pancoucke, Paris.
- Kohn, Alan J.** (2014). *Conus of the Southeastern United States and Caribbean*. Princeton University Press
- Lamy, Dominique & Pointier, Jean-Pierre** (2018). *Marine and Fresh Water Molluscs of the French Caribbean*. PLB Éditions.
- Monnier, Eric, Limpalaër, Loïc, Robin, Alain & Roux, Christophe** (2018). *A Taxonomic Iconography of Li-ving Conidae*, Association Française de Conchyliologie & ConchBooks.
- Petuch, Edward J.** (2003 ["2004"]). *Cenozoic Seas: The view from eastern North America*. CRC Press
- Petuch, Edward J.** (2013). *Biogeography and biodiversity of western Atlantic mollusks*.

CRC Press.

Sowerby, G. B. III (1903). Descriptions of new species of *Nassa*, *Purpura*, *Latirus*, *Voluta*, *Conus*, *Stomatella*, and *Spondylus*. *Journal of Malacology*.

Tuitou, David & Clovel, Pierre (2020). *Cônes de Martinique et de Guadeloupe*. Ed. Seashell Collector.

Vink, Danker N. (1984-1990). The Conidae of the Western Atlantic, Parts I-XIV. *La Conchiglia*.

Comparaison de deux espèces brésiliennes de *Voluta* (Gastropoda, Volutidae) récemment décrites avec *Voluta ebraea* Linné, 1758.

Olivier Crabos

Introduction :

Dans son article intitulé « New species, misidentifications and problematic taxonomy of some Atlantic South American marine mollusks: a review » (*Papéis Avulsos de Zoologia*, vol. 64 (2024)) Luiz Ricardo L. Simone, du Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP), a décrit une nouvelle espèce, qu'il a intitulée *Voluta melodica*, sur la base d'un unique exemplaire.

Dans le même article Simone place la récemment décrite espèce *Voluta thevenini* Cossignani & Allary 2024 en synonymie avec *Voluta ebraea* Linnaeus, 1758.

Pour prévenir à l'avenir de nouvelles descriptions de *Voluta* brésiliennes insuffisamment argumentées, nous nous devons d'analyser la variabilité de *V. ebraea*, laquelle démontre, à notre avis, qu'aucune des deux espèces mentionnées n'est valable.

Analyse :

En 1758 Linné décrit deux espèces : *Voluta musica*, ainsi nommée car son dessin ressemble à une partition, et *Voluta ebraea*, dont le dessin ressemblerait à l'alphabet hébreu. Cette dernière n'est pas seulement endémique du Brésil mais c'est aussi la seule espèce du genre *Voluta* vivant sur la côte brésilienne, principalement depuis l'état de Bahia (même si elle y est rare) jusqu'à l'État d'Amazonie; cette espèce est assez commune dans la sous-province Cearienne. De fait il semble que l'embouchure de la rivière São Francisco limite sa progression vers le Sud, celle du fleuve Amazone ayant le même effet vers le Nord.

En conclusion, *V. ebraea* est présente sur plus de 3000 kilomètres de rivage.

La variabilité de cette espèce est très importante : Comme dit par Eliezer Rios (in *Siratus* 4, 1990) : « *Voluta ebraea* présente un dimorphisme sexuel ; les coquilles des animaux femelles ont des nodules plus saillants et sont plus larges que celles des mâles ». Le même phénomène est connu dans un autre genre de Volutidae, les *Cymbium* d'Afrique de l'Ouest, et bien visible dans ce cas puisque les femelles sont ovovivipares.

La taille des spécimens adultes de *V. ebraea* varie de 75 mm à 240 mm, un ratio important de 3.2 rarement vu entre coquilles adultes de même espèce.

Les motifs de la coquille de *V. ebraea* sont blancs, brun, crème rosé, noir (parfois bleuté) et orange, quelques coquilles présentent deux couleurs, d'autres présentant jusqu'à quatre couleurs. Comme son nom l'indique, le motif ressemble à un texte hébreu écrit sur des lignes horizontales interrompues par des bandes colorées.

Un point de variabilité déterminant concerne le nombre de tours de la protoconque, comme cela sera évoqué plus loin, variant de 2 à 3,5 tours.

Le bien connu volutologue français Patrice Bail, qui a observé attentivement de nombreux exemplaires de *Voluta ebraea* nous a confié que, de même que pour *Cymbiola vespertilio* (Linnaeus, 1758) (une espèce très répandue et commune de l'Asie du Sud Est), en conséquence de la très grande variabilité de l'espèce les tentatives de décrire des formes ou des sous espèces s'est révélée improductive,



Répartition des espèces de *Voluta* en Amérique du Sud et Centrale

même si un spécialiste peut dire si une coquille de *Voluta ebraea* provient du Ceará ou du Rio Grande do Norte par la forme et le motif de sa coquille (à noter qu'il existe des intermédiaires entre ces populations). La même observation est valable pour *Voluta musica*, bien qu'un auteur américain tente de découper cette espèce...

***Voluta thevenini* :**

L'espèce décrite comme *Voluta thevenini* par Cossignani et Allary montre des coquilles blanches et noires de taille moyenne à grande caractérisées par la quasi absence de nodules sur la spire, typique d'individus femelles de populations du Ceará. Mais la présence de nodules sur l'épaule de la spire est variable chez les spécimens de *V. ebraea*, donc certainement insuffisant pour justifier la description d'une nouvelle espèce, conclusion partagée par Luiz Simone. Notre conclusion est donc que *V. thevenini* Cossignani & Allary, 2024 est une simple forme de *V. ebraea* Linné, 1758.

***Voluta melodica* :**

Simone a basé sa description sur une coquille de 120 mm pêchée à l'embouchure du fleuve Amazone, dans l'état de l'Amapá, à une profondeur de 46 mètres.

Il présente une nouvelle espèce intermédiaire entre *V. ebraea* Linné, 1758 et *V. virescens* [Lightfoot], 1786, déclarant "Elle possède le profil et la sculpture caractéristiques de l'espèce caribéenne *V. virescens* Lightfoot, 1786, bien que de taille, robustesse et pigmentation en mosaïque rappelant l'espèce brésilienne *V. ebraea*. »

Le même auteur note un caractère special, à savoir une protoconque protubérante avec 3.5 tours, à comparer aux 2 tours caractéristiques de *V. ebraea*.

Après examen de 40 exemplaires de *Voluta ebraea* de notre collection, provenant de l'État de Bahia à celui du Pará, on y trouve des coquilles de même taille et forme que *V. melodica* et de plus nous avons récemment acquis une coquille d'Icapui (Ceará) montrant toute les caractéristiques de *V. ebraea* et portant une protoconque saillante de 3.5 tours.

Nos *Voluta virescens* de Colombie et celles illustrées dans *La Collection de Volutidae de Patrice Bail* (page 50) de même que les coquilles de la collection des frères Coltro n'ont clairement rien en commun, en termes de profil et de sculpture, avec la coquille de *V. melodica* : elles présentent des stries spirales discrètes, non visibles sur cette dernière, les coquilles sont en moyenne plus allongée (rapport Longueur/largeur de 2,04 basé sur 15 coquilles variant de 1,84 à 2,18) que la compacte *V. melodica* (L/l de 1,85). La comparaison est encore plus évidente lorsque faite avec des *V. virescens* de 115 à 120 mm (même taille que le seul exemplaire de *V. melodica*) : le ratio

monte à 2,11 pour ces coquilles à comparer avec la valeur de 1,85, *V. virescens* étant donc en moyenne 14% plus allongée.

De plus la zone de répartition de *Voluta virescens* va de la côte Atlantique de Colombie au Nicaragua, étant donc absente de la zone contigüe de *Voluta ebraea*, laissant libre un espace où la seule espèce présente est *Voluta musica*.

En conclusion, même si l'unique exemplaire de *Voluta melodica* provient de la limite extrême au Nord de l'aire de répartition de *Voluta ebraea* et possède des caractéristiques intéressantes comme une protoconque de 3.5 tours, un périostacum de coloration rouille, il ne nous paraît pas souhaitable de créer une nouvelle espèce sur la base d'aspects rencontrés, bien que rarement, sur des coquilles de *Voluta ebraea*.

Nous suggérons donc, si de nouvelles coquilles de mêmes caractéristiques sont trouvées sur le même lieu, de les considérer comme une sous-espèce de *Voluta ebraea* provenant de l'environnement en eau profonde de l'embouchure du fleuve Amazone, et de les nommer ainsi *Voluta ebraea ssp. melodica*.

Remerciements:

Merci Antonio Monteiro pour la relecture. Et mes deux inspireurs, Patrice Bail, le roi des volutophiles et Sergio Vanin, le maître des coquillages brésiliens.

Références :

- Cossignani, T. & Allary, A.** 2024. *Voluta thevenini* (Gastropoda: Volutidae: *Voluta*) nuova specie dal Brasile. *Malacologia Mostra Mondiale*, 122: 24-26.
- Crabos, O.** 2024. Diversité des Volutidae, Mise en synonymie de *Voluta thevenini* Cossignani et Allary, 2024 avec *Voluta ebraea* Linné, 1758. *Xenophora Taxonomy* 43. pp. 40-43.
- Linnaeus, C.** 1758. *Systema naturae, per Regna tria Naturae secundum Classes, Ordines, Genera, Species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. Ed. 10, Tomus 1: 1-823. Laurentii Salvii, Holmiae [Stockholm].
- Poppe, G and Goto, Y.** 1992. Volutes. *L'Informatore Picens*.
- Rios, E. C.** 1990. *Voluta ebraea* Linnaeus 1758. *Siratus* 4 (Conchiliologistas do Brasil)
- Rios, E. C.** 1994. *Seashells of Brazil* (2nd ed.). Rio Grande: FURG. p. 135.
- Robin, A. ; Monnier, E. ; Barnel, C.,** 2024. *La Collection de Volutidae de Patrice Bail*. Conchbooks/AFC. p. 50.
- Simone, L.** 2024. New species, misidentifications and problematic taxonomy of some Atlantic South American marine mollusks: a review. *Papéis Avulsos de Zoologia* MZUSP. Vol. 64: pp 25-28.



Voluta melodica Simone 2024 120 mm, Delta du fleuve Amazone, Amapá, Brazil, 46 m deep, L/l= 1,85



Voluta ebraea Maranhão, 80 mm, à 70 m de profondeur avec forme identique à *V. melodica*, L/l= 1,75



Voluta ebraea Icapui, Ceará, 112 mm avec protoconque de 3,5 tours et comparaison avec une autre *Voluta ebraea* du même lieu



Voluta ebraea Lençois Maranhenses, Maranhão,
101,5 mm avec 3,5 tours de protoconque
(photo J. et M. Coltro)



Voluta virescens 119,2 mm Est Colombie
L/l= 2,12 (photo J. et M. Coltro)

Voluta virescens 120,2 mm
Cartagena, Colombie L/l= 2,24



Emmericia narentana Bourguignat, 1881, EMMERICIIDAE. Endemic to Lower Neretva river, Dalmatia, on the left bank only. 7mm © O. Caro



Sorholia lescherare (Boeters, 1981), MOITESSIERIIDAE. Bétharram cave-river, Hautes-Pyrénées, S. France. 2,9mm © O. Caro