



HAL
open science

Deux espèces sous un même masque. Le point de vue paléontologique piégé par les coquilles de deux espèces européennes de Trivia (Mollusca, Gastropoda).

Elisabeth Dommergues, Jean-Louis Dommergues, Cyril Hugues Dommergues

► **To cite this version:**

Elisabeth Dommergues, Jean-Louis Dommergues, Cyril Hugues Dommergues. Deux espèces sous un même masque. Le point de vue paléontologique piégé par les coquilles de deux espèces européennes de Trivia (Mollusca, Gastropoda).. *Revue de Paléobiologie*, 2006, 25 (2), pp.775-790. hal-00198515

HAL Id: hal-00198515

<https://hal.science/hal-00198515>

Submitted on 19 Aug 2019

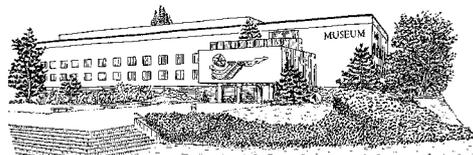
HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

R E V U E D E PALÉOBIOLOGIE

ISSN 1661-5468

VOL. 25, N° 2, 2006



Muséum d'Histoire Naturelle • Ville de Genève • Suisse

**Deux espèces sous un même masque.
Le point de vue paléontologique piégé par les coquilles de deux espèces
européennes de *Trivia* (Mollusca, Gastropoda)**

Elisabeth DOMMERGUES¹, Jean-Louis DOMMERGUES¹
& Cyril Hugues DOMMERGUES¹

Résumé

L'expérience tentée dans ce travail a pour but d'évaluer certaines conséquences des lacunes d'information liées à la fossilisation sur la perception de l'espèce en paléontologie.

Cette expérience consiste à mener une étude de « type paléontologique » sur du matériel actuel puis à relire les résultats à la lumière des connaissances biologiques. L'objet et le cadre de l'étude ont donc été sélectionnés pour disposer d'un matériel abondant et de bonne qualité dans un contexte spatio-temporel bien défini, et ainsi permettre de simuler ou non des lacunes d'information. *Trivia arctica* et *T. monacha*, deux espèces proches de gastéropodes marins actuels vivant dans les eaux infra-littorales des côtes européennes et nord-africaines répondent à ces conditions. Ces deux espèces se distinguent par de nombreux caractères biologiques. Leurs coquilles se différencient visuellement par l'absence de taches colorées chez *T. arctica* et la présence de trois taches dorsales chez *T. monacha*. L'étude est basée sur 957 coquilles provenant de localités réparties le long des côtes de la Norvège à la Sicile et regroupées en 19 secteurs. La forme des coquilles a été traitée par analyse de Fourier (DFT, Discrete Fourier Transform) sur les contours 2D des vues dorsale, latérale et apicale. La densité de la costulation a également été prise en compte.

L'approche expérimentale paléontologique est fondée sur des caractères ordinairement accessibles sur du matériel fossile bien conservé (forme des coquilles adultes et densité de costulation). L'absence ou la présence de taches colorées sur les coquilles est volontairement ignorée. Les résultats ne permettent pas de supposer l'existence d'espèces sympatriques distinctes, même si la variabilité est localement importante. Néanmoins, une tendance clinale se dessine de la Mer de Norvège à la Méditerranée. Ce cline, assez sensible sur la morphologie des coquilles, est très net pour la densité de la costulation.

L'approche néontologique est fondée exactement sur les mêmes spécimens traités avec les mêmes méthodes, mais, cette fois, les espèces *T. arctica* et *T. monacha* sont différenciées respectivement par l'absence ou la présence de taches colorées. A la lumière de ces informations, on observe que les deux espèces ont des structururations géographiques clinales globalement parallèles, très forte chez *T. arctica*, plus faible et plus confuse chez *T. monacha*. Bien que *T. arctica* et *T. monacha* contribuent diversement à la disparité de l'ensemble, les différences sont insuffisantes pour permettre de discriminer ces espèces à l'aveugle. Le cline observé dans l'approche expérimentale paléontologique est donc une image cohérente, mais composite, qui masque la biodiversité réelle sous-jacente.

Mots-clés

Trivia, Europe, Biodiversité, Biodisparité, Biogéographie, Espèce en paléontologie, Morphométrie, Analyse de Fourier.

Abstract

Two species behind the same mask. The palaeontological approach caught out by two European species of *Trivia* (Mollusca, Gastropoda).- The experiment reported in this paper was devised to assess to what extent loss of information as a result of fossilization might affect species discrimination in palaeontology. The test consisted in first conducting a "palaeontological-style" study of a set of recent mollusc shells and then reviewing those results in the light of our biological (neontological) knowledge of the group. The study species and their geographical range were selected (1) so as to provide a plentiful set of finely preserved shells collected in a clearly defined spatio-temporal framework and (2) to allow "manipulation" of information usually lost during fossilization. *Trivia arctica* and *T. monacha*, two closely related extant species of marine gastropods living in the infratidal zone of the European and North-African coasts, meet these requirements perfectly. The two species can be readily and conclusively identified from numerous biological traits. In particular, *T. monacha* shells can be easily recognized by three obvious dark coloured spots on their dorsal side whereas *T. arctica* shells display no such spots. The study was based on a set of 957 shells collected from 19 separate sectors along coasts from Norway to Sicily.

Shell morphology was quantified by a Fourier-type analysis (DFT, Discrete Fourier Transform) of the dorsal, lateral and apical contours of each shell. Ribbing density was also considered.

The "palaeontological-style" study concentrated exclusively on features usually available on a well preserved fossil shell. For example, the coloured pattern of the shell (e.g. dark spots) was deliberately ignored. The results obtained did not indicate the existence of

¹ UMR CNRS 5561, Biogéosciences Dijon, Centre des Sciences de la Terre de l'Université de Bourgogne, 6 boulevard Gabriel, F-21000 France, Email : <Jean-Louis.Dommergus@u-bourgogne.fr>

separate sympatric species although the wide range and/or complex structure of variability was locally difficult to interpret. Even so, a clinal trend from the Norwegian Sea to the Mediterranean Sea was apparent. This trend was most obvious for ribbing density and less pronounced for shell morphology.

The neontological study was based on the same set of 957 shells but the species *T. arctica* and *T. monacha* were distinguished by the absence vs. presence of dark dorsal spots. Initial identification of the species revealed that *T. arctica* and *T. monacha* both display a broadly similar clinal variation but that the pattern is more obvious for *T. arctica* than for *T. monacha*. So, although the two species contribute to overall disparity in different proportions, the discrepancy is nevertheless insufficient to infer the existence of two separate sympatric species unless the coloured patterns are taken into account. In the “palaeontological-style” study, the cline observed is a coherent but composite image, masking the true underlying biodiversity.

Key words

Trivia, Europe, Biodiversity, Biodisparity, Biogeography, Palaeontological species, Morphometry, Fourier analysis.

INTRODUCTION

Nul ne contestera que la paléontologie est «l’art d’accommoder les restes». Néanmoins, il y a très peu d’études qui cherchent à évaluer les conséquences des lacunes d’information sur la perception de l’espèce, concept clé des sciences de l’évolution et de la biodiversité.

Aussi, il est apparu intéressant de tenter une «expérience»: mener une étude «paléontologique» sur des coquilles de mollusques marins actuels puis relire les résultats à la lumière de ceux d’une approche néontologique conduite en parallèle sur les mêmes spécimens et avec les mêmes outils analytiques.

Cette démarche est pertinente puisqu’elle permet de disposer d’un matériel abondant dans un contexte spatio-temporel parfaitement maîtrisé — situation idéale pratiquement inaccessible en paléontologie — et de simuler des lacunes d’information.

Le travail nécessaire à la réalisation de cette expérience d’une grande ampleur (presque un millier d’individus répartis le long des côtes de la Norvège à la Sicile) a permis, d’une part, de prendre un certain recul par rapport à la perception de l’espèce en paléontologie et, d’autre part, d’aboutir à des résultats qui ont dépassé les espérances en réservant quelques surprises...

SECTEURS ET ESPÈCES ÉTUDIÉS

Le cadre géographique de l’étude comprend dix-huit secteurs répartis le long des côtes européennes, depuis la région de Trondheim-Bergen en Norvège (1-WNO) jusqu’à Catania sur la côte est de la Sicile (19-SIC) (Fig. 1, Tab. 1). Avec la région de Tanger au Maroc (13-TAN), cela fait dix-neuf secteurs localisés et numérotés sur la carte, treize secteurs dans l’Atlantique et six en Méditerranée.

Les deux espèces étudiées, *Trivia arctica* (PULTENEY, 1799) et *Trivia monacha* (DA COSTA, 1778) sont des gastéropodes marins actuels appartenant à la famille des Triviidae (Caenogastropoda) (Planche I). Ces deux espèces proches sont différenciées sans ambiguïté notamment par des caractères anatomiques (radula, genitalia, couleur

du manteau), par leur morphologie larvaire (forme du velum), par leur période de reproduction (printemps ou automne) (PEILE, 1925; PELSENEER, 1926, 1932; LEBOUR, 1931, 1933; FRETTER & GRAHAM, 1962; STROBEN *et al.*, 1992) ainsi que par la présence de taches sombres sur la coquille chez *T. monacha*. Excepté l’absence ou la présence de ces taches, la morphologie des coquilles est trop voisine pour permettre de distinguer visuellement avec certitude les deux espèces.

Le cadre taxinomique des *Trivia* européennes utilisé est celui détaillé dans la Check List of European Marine Mollusca (CLEMAM, 2006). Deux autres espèces, *T. pulex* (SOLANDER *in* GRAY, 1828) et *T. bitou* (PALLARY, 1912), sont présentes dans la partie méridionale de la zone étudiée. Hors du cadre géographique de notre étude, CLEMAM cite également en Méditerranée orientale *T. spongicola* MONTEROSATO, 1923 et *T. levantina* SMRIGLIO *et al.*, 1998 ainsi que *T. multilirata* (SOWERBY, 1870) dans l’Adriatique. Ces cinq espèces ne sont pas prises en compte dans ce travail, la morphologie de leur coquille étant suffisante pour les exclure visuellement des deux espèces étudiées *T. arctica* et *T. monacha*.

La distribution de *T. arctica* est plus vaste que celle de *T. monacha* qui est absente des secteurs les plus distaux : Norvège (1-WNO), Suède (2-WSW), Corse (18-COR), Sicile (19-SIC) (Fig. 1, Tab. 1). En zone de sympatrie, on peut trouver les deux espèces vivant dans les mêmes environnements rocheux infra-littoraux, parfois à quelques centimètres l’une de l’autre comme nous l’avons observé au sud de la Bretagne. Dans certains secteurs, il arrive parfois qu’une espèce ne soit pas récoltée ou le soit trop rarement pour être retenue dans l’étude (seulement trois *T. monacha* en Irlande [5-IRL], une seule *T. arctica* en Alentejo [11-ALE], aucune *T. monacha* aux Baléares [15-BAL]). De même, certaines localités marginales n’ont pas été retenues (aucune *T. arctica* et seulement trois *T. monacha* aux Canaries, ni *T. arctica* ni *T. monacha* à Malte...).

Nos échantillons sont constitués de spécimens récoltés en laines coquillières, à l’exception de quelques-uns provenant de dragages. Chaque spécimen introduit dans l’analyse répond aux critères de sélection suivants :

- coquilles en parfait état (forme, ornementation et couleur)

Tableau 1: Signification des codes des secteurs étudiés avec les principales localités ayant livré des coquilles et indication des effectifs des échantillons.

SECTEURS		LOCALITES	EFFECTIFS arctica / monacha
ATLANTIQUE			413 / 369
01-WNO	Western NOR way	Trondheim, Bergen	41 / 00
02-WSW	Western SW eden	Bohuslän	36 / 00
03-SCO	SCO tland (UK)	John O’Groat, Islands of Skye, Coll & Tiree	42 / 44
04-IRS	IR ish Sea (UK)	Shell Island (Anglesey)	00 / 29
05-IRL	Western IR eLand	Dingle Peninsula (Kerry)	31 / 00
06-CDD	Cornwall Devon Dorset (UK)	Falmouth, Exmouth, Lyme Regis	39 / 39
07-NOR	NOR mandy (France)	Saint Vaast-la-Hougue	38 / 38
08-SBR	South BR ittany (France)	Iles de Groix, Houat, Hœdic, Presqu’île de Quiberon (Morbihan)	39 / 39
09-OLE	Ile d’ OLE ron (France)	Ile d’Oléron (Charente-Maritime)	39 / 29
10-GAL	GAL icia (Spain)	El Ferrol, Cabo de Finisterre, Vigo	43 / 37
11-ALE	AL entejo (Portugal)	Porto Covo (Sud de Sines)	00 / 40
12-ALG	ALG arve (Portugal)	Sagres, Lagos	26 / 37
13-TAN	TAN gier (Morocco)	Tanger	39 / 37
MEDITERRANEE			123 / 52
14-AND	AND alusia (Spain)	Algeciras, Almeria	03 / 07
15-BAL	BAL earic Islands (Spain)	Formentera	06 / 00
16-CAT	CAT alonia (Spain & France)	Roses, Banyuls	29 / 39
17-PCA	Pro vence-Côte d’ Az ur (France)	Marseille, Iles des Embiez, Iles d’Hyères Saint-Raphaël, Iles de Lérins	45 / 06
18-COR	COR sica (France)	Calvi & ?	13 / 00
19-SIC	SIC ily (Italia)	Catania & ?	27 / 00
EFFECTIF arctica / EFFECTIF monacha			536 / 421
EFFECTIF TOTAL			957



Fig. 1: Localisation des 19 secteurs d'où proviennent les coquilles de *Trivia* analysées. Les flèches précisent les zones concernées. Chaque secteur est caractérisé par un numéro et un code de trois lettres dont la signification est donnée sur le Tableau 1. Les codes sont suivis par deux nombres qui correspondent successivement aux effectifs de *Trivia arctica* et *Trivia monacha*.

- coquilles adultes non ambiguës caractérisées par des côtes et des dents labiales bien développées (LEBOUR, 1931 ; PELSENEER, 1932)
- localisation fiable.

Lorsque nos récoltes et le matériel prêté ont été suffisamment abondants, nous avons sélectionné au hasard des échantillons d'au moins trente individus par secteur et par espèce. Les effectifs de ces échantillons sont indiqués à la suite du code de chaque secteur sur la carte (Fig. 1) et dans le tableau (Tab. 1) pour un effectif total de 957 individus (536 *T. arctica* et 421 *T. monacha*). La longueur des coquilles de *T. arctica* varie de 5,3 mm à 14 mm et celle de *T. monacha* de 5,5 mm à 14,5 mm.

Aucune coquille fossile n'est prise en considération dans

cette étude bien que ces deux espèces soient, par exemple, citées dans le pléistocène d'Europe occidentale (GLIBERT, 1963).

MÉTHODES

Saisie des données

Pour chaque coquille étudiée, les vues dorsale, latérale, apicale et aperturale (Fig. 2) ont été dessinées par la même personne et à l'aide du même matériel optique (loupe binoculaire, chambre claire, agrandissement $\times 6,6$) en respectant un protocole d'orientation strictement standar-

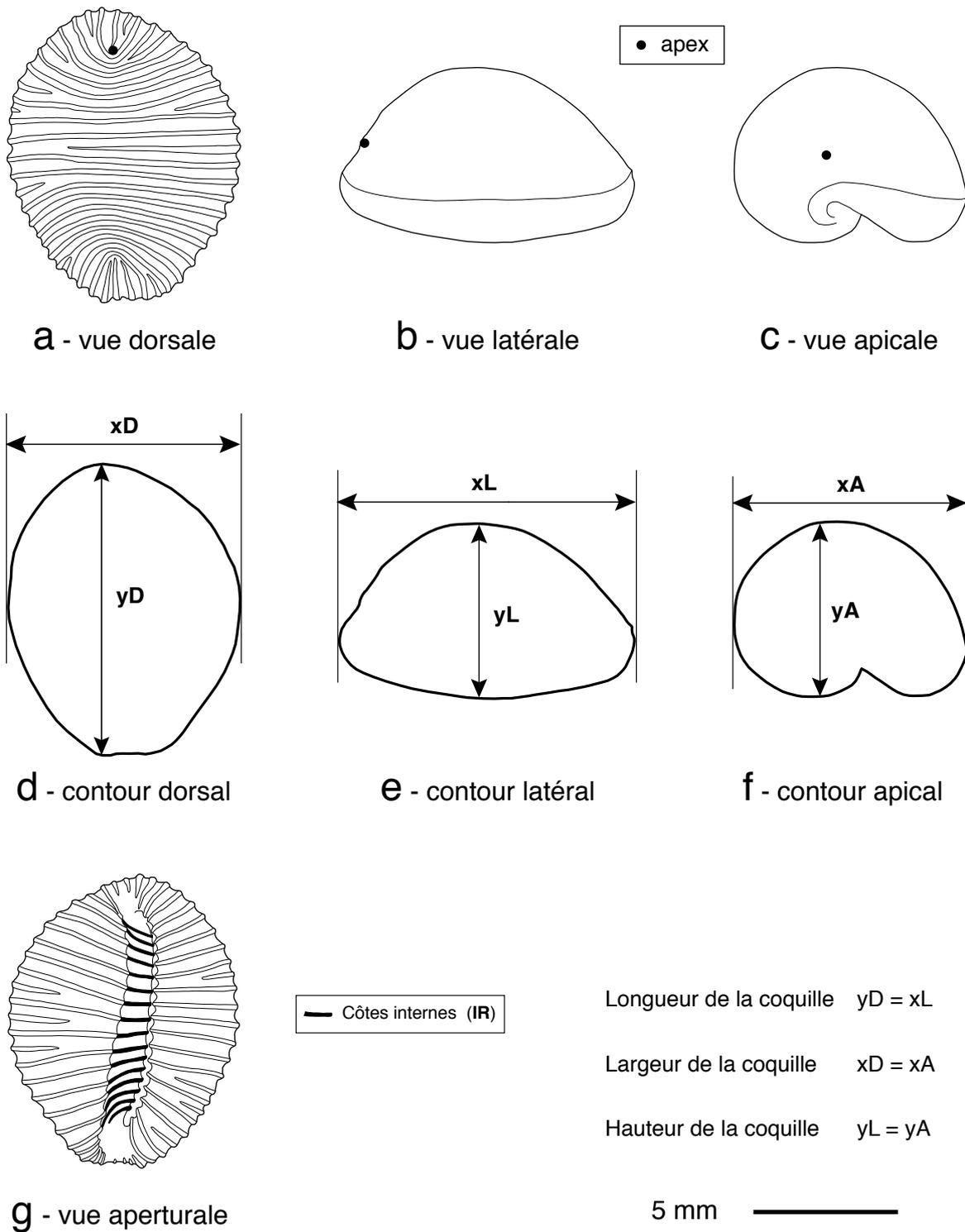


Fig. 2: a-c, g: Morphologie et ornementation des coquilles de *Trivia*. Les côtes ne sont représentées que pour les vues dorsale (a) et aperturale (g). Les côtes internes dont le nombre IR est pris en compte dans l'analyse sont figurées en noir. d-f; Contours (dorsal, latéral et apical) traités par analyse de Fourier et mesures linéaires (longueur, hauteur et largeur de la coquille) utilisées pour standardiser les amplitudes des harmoniques et calculer la densité de costulation.

disé. Ainsi les vues dorsale, latérale et apicale sont rigoureusement dessinées dans des plans orthogonaux. Ces dessins ont été ensuite digitalisés avec le même scanner et toutes les mesures de distances linéaires et analyses de contours pratiquées dans cette étude ont été effectuées par analyse d'image avec le même logiciel (Toolkit CDFT développé sous Matlab par l'un des auteurs C.H. D.). Les comptages des côtes internes ont été effectués à partir des dessins de la vue aperturale (opposée à la vue dorsale).

Analyse de la morphologie

L'étude de la forme des coquilles a été menée à partir des trois contours (cf. ci-dessus) pour tenir au mieux compte de la tridimensionnalité de ces objets. Les contours extérieurs des vues dorsale, latérale et apicale ont été traités par analyse de Fourier. Les applications morphométriques des analyses de Fourier sont largement utilisées en bio et géosciences. Il en existe différentes catégories et, selon la méthode choisie, il est possible de traiter tous les types de contours ouverts ou fermés. Leur principe commun — la décomposition en harmoniques dans le domaine des fréquences d'un signal 2D préalablement défini dans un plan — est développé dans de nombreuses publications (e.g., ANSTEY & DELMET, 1973; CHRISTOPHER & WATERS, 1974; GEVIRTZ, 1976; YOUNGER & EHRLICH, 1977; VERRECCHIA *et al.*, 1996; RENAUD *et al.*, 1996; LESTREL, 1997; SCHMITTBUHL *et al.*, 1997, 2003; DOMMERGUES *et al.*, 2003; BERROU *et al.*, 2004; DOMMERGUES *et al.*, 2006). L'organisation des spectres fréquentiels fourni par les analyses de Fourier explique leurs capacités à compacter l'information. Les contributions des harmoniques de moyennes et hautes fréquences peuvent être ignorées car elles expriment des détails négligeables et du bruit. Le signal est filtré en ramenant les amplitudes de ces harmoniques à zéro (low-pass filter), et la transformation de Fourier inverse, du domaine des fréquences vers l'espace 2D, reconstruit un contour lissé. La précision de ce processus peut être mesurée dans le domaine spatial par la moyenne des carrés des différences (mean-square error, MSE) entre le contour d'origine et le contour lissé reconstruit et aussi dans le domaine des fréquences par le pourcentage d'énergie du signal source (la somme des carrés des amplitudes des harmoniques) préservée dans le signal filtré.

L'analyse de Fourier utilisée ici pour l'étude des contours digitalisés de *Trivia* est la DFT (Discrete Fourier Transform). Cette méthode est adaptée au traitement de tous les types de contours fermés, qu'ils soient simples ou non. Dans le présent travail, la DFT a été appliquée en utilisant une version prototype du logiciel CDFT. Celui-ci est de mise en œuvre aisée et permet de traiter rapidement un grand nombre de spécimens. Chaque contour est représenté par un échantillon de 200 points uniformément espacés. La dentelure des côtes n'étant

pas prise en compte (Fig. 2), cette densité d'échantillonnage est largement suffisante même pour les spécimens de grande taille. Le couple de coordonnées cartésiennes de chacun de ces points a été traité sous la forme d'un nombre complexe lors du calcul de la DFT. On obtient ainsi la moyenne du signal notée H0 ainsi que 199 autres harmoniques dont les amplitudes sont notés H1, H2, ..., H198, H199. Les harmoniques de rangs extrêmes sont ceux de plus basses fréquences, dans l'ordre H0, puis H1 et H199, puis H2 et H198, ... Afin de permettre des comparaisons indépendamment de la taille, les amplitudes (en valeur absolue) des harmoniques calculées par la DFT sont standardisées par la longueur pour la vue dorsale (yD), la hauteur pour la vue latérale (yL) et la largeur pour la vue apicale (xA) (Fig. 2). Ces amplitudes standardisées sont invariantes aux translations (excepté la moyenne H0 qui n'est donc pas utilisée), aux rotations, réflexions et variations d'échelles. Ce sont les seuls descripteurs de la forme retenus dans l'analyse. Le spectre des basses fréquences est ainsi utilisé comme une signature numérique compressée de la forme.

Une analyse multivariée est ensuite effectuée pour obtenir une représentation synthétique quantitative de la décomposition en harmoniques calculée par la DFT. Dans le présent travail, nous avons employé une analyse en composante principale (ACP, mode R) calculée sur la base d'une signature numérique constituée pour chaque spécimen de 12 amplitudes correspondant aux quatre harmoniques de plus basse fréquence pour chacun des contours dorsal (HD1, HD2, HD198, HD199), latéral (HL1, HL2, HL198, HL199) et apical (HA1, HA2, HA198, HA199). Ces quatre harmoniques restituent la quasi-totalité de l'énergie du signal et l'essentiel de l'information morphologique est prise en compte. En se fondant seulement sur les amplitudes de ces 12 harmoniques, l'ACP fournit sur trois axes une image très lisible de la structuration de l'espace morphologique. Le choix de quatre harmoniques par vue s'est révélé être le plus pertinent après de nombreux essais. L'introduction d'harmoniques supplémentaires dans le calcul de l'ACP disperse l'information sur un plus grand nombre d'axes, rend la structuration de l'espace morphologique moins lisible et surtout n'apporte aucune aide à la discrimination des échantillons selon les espèces et/ou les secteurs.

Nous avons également effectué de nombreuses mesures de géométrie élémentaire par analyse d'image avec les mêmes dessins et le même logiciel qui offre un grand nombre de possibilités (e.g., longueurs entre «landmarks», périmètres des contours, aires internes aux contours, aires convexes, aires des rectangles de surface minimum incluant les contours) et calculé beaucoup de combinaisons (e.g., indices d'allongement, de circularité). Certaines de ces mesures et leurs combinaisons sont décrites dans un travail précédent (DOMMERGUES *et al.*, 2003). Les résultats obtenus ainsi sont redondants avec ceux qui sont fondés sur l'analyse de Fourier. Ils ne sont donc pas utilisés dans cette étude.

Analyse de la densité de costulation

La présence de côtes orientées plus ou moins perpendiculairement à l'axe d'enroulement ainsi que de dents correspondant à la terminaison labiale des côtes (Fig. 2, Planche I) sont les traits ornementaux les plus évidents portés par les coquilles adultes de *Trivia*. Chez certaines espèces, les côtes sont interrompues sur l'aire dorsale mais elles sont presque toujours continues chez *T. arctica* et *T. monacha*. La costulation forme à la surface des coquilles des dessins (Fig. 2, Planche I) individuellement distincts, mais structurellement semblables, quels que soient l'espèce, le secteur géographique et/ou la densité de l'ornementation. Cette dernière, qui varie en fonction de la distribution géographique, est un caractère important. Le paramètre sélectionné pour la représenter est la densité des côtes internes (IR/yD) (Fig. 2). Ce paramètre a été choisi car il est facile à quantifier (les côtes internes ne sont jamais usées) et très représentatif de la densité ornementale dans son ensemble. De plus, il offre la meilleure discrimination entre échantillons (espèces et/ou secteurs). Les autres paramètres méristiques liés à l'ornementation (e.g., densité des côtes mesurées selon différents points de vue, densité des dents labiales) ont fourni des résultats redondants et ne sont donc pas utilisés dans cette étude.

Présentation des résultats

Le mode de quantification de la densité ornementale, fondé sur le comptage d'un caractère discret, est très différent de celui de la forme globale des coquilles qui est basée sur la décomposition en harmoniques par analyse de Fourier des contours 2D. Ces deux aspects sont pris en compte indépendamment. Afin de faciliter la comparaison de leurs influences respectives, les résultats des analyses sont présentés de façon identique sous forme univariée (histogrammes et/ou graphes en boîtes) illustrant successivement les deux premiers axes factoriels de l'ACP (analyse des contours) et la densité des côtes internes. La représentation par graphes en boîtes permet de suivre aisément les modifications morphologiques survenant le long des côtes de l'Europe occidentale, secteur après secteur. La représentation classique des résultats de l'ACP sous forme de plans factoriels n'a pas été retenue pour l'analyse globale car le grand nombre de spécimens et de secteurs traités ne permet pas une lecture aisée des résultats.

APPROCHE EXPÉRIMENTALE «PALÉONTOLOGIQUE»

Dans cette approche expérimentale, nous ne retenons que des données (morphologie et costulation) habituellement

accessibles en paléontologie. Ainsi, les 957 coquilles appartenant aux deux espèces de *Trivia* actuelles étudiées sont traitées «à l'aveugle» comme si elles étaient dépourvues de toute trace de couleur et donc sans information sur l'appartenance à l'une ou l'autre des deux espèces *T. arctica* ou *T. monacha*. La possibilité de révéler, parfois, tout ou partie des patterns colorés de coquilles fossiles exposées à la lumière UV (CATE, 1972; HOERL, 1976; HOERL & VOKES, 1978) ne concerne pas notre démarche expérimentale. Les récoltes étant contemporaines, les cadres chronologique et géographique de l'étude sont définis sans ambiguïté. Il n'y a donc pas de problèmes de localisation ni de corrélations stratigraphiques. De plus, le matériel est le plus souvent suffisamment abondant dans l'ensemble du vaste domaine étudié. Ce contexte idéal est très favorable à une réflexion expérimentale sur la perception de l'espèce en paléontologie.

Approche intra-sectorielle

Comme dans une démarche paléontologique, la première étape consiste à évaluer l'homogénéité des échantillons récoltés dans chacun des différents secteurs. La grande ressemblance des coquilles, lorsque l'on fait abstraction des couleurs, ne permet ni de définir visuellement des différences objectives discriminantes au sein de la disparité du matériel récolté dans chaque secteur, ni d'y présupposer l'existence d'espèces sympatriques distinctes.

Pour chacun des 19 secteurs, la forme de la coquille et la densité des côtes internes ont été analysés pour permettre une approche quantitative de la disparité locale. Une ACP a donc été calculée pour chaque secteur avec les 12 harmoniques de plus basse fréquence. Les résultats sont représentés par histogrammes pour les scores des individus sur les deux premiers axes factoriels. L'axe 1 discrimine principalement les individus en fonction du rapport hauteur/longueur (yL/xL sur la vue latérale) et l'axe 2 en fonction du rapport hauteur/largeur (yA/xA sur la vue apicale) (Fig. 2). Ainsi les *Trivia* les plus globuleuses se trouvent vers les valeurs positives des axes 1 et 2. La densité de costulation (IR/yD) a aussi été analysée par histogramme.

Dans chacun des secteurs, les trois histogrammes ainsi obtenus sont, soit quasi gaussiens, soit confusément bi ou trimodaux, parfois platykurtiques et/ou asymétriques, difficiles à interpréter. Il n'apparaît nulle part de groupes distincts évidents. Tout au plus, lorsqu'ils existent, les écarts par rapport à une distribution normale suggèrent localement une disparité hétérogène mais la présence d'espèces sympatriques ne peut pas être établie sur la base des caractères accessibles en paléontologie retenus dans cette étude. Une illustration de ces résultats est donnée pour les secteurs Ecosse (3-SCO), Alentejo (11-ALE) et Catalogne (16-CAT) (Fig. 3).

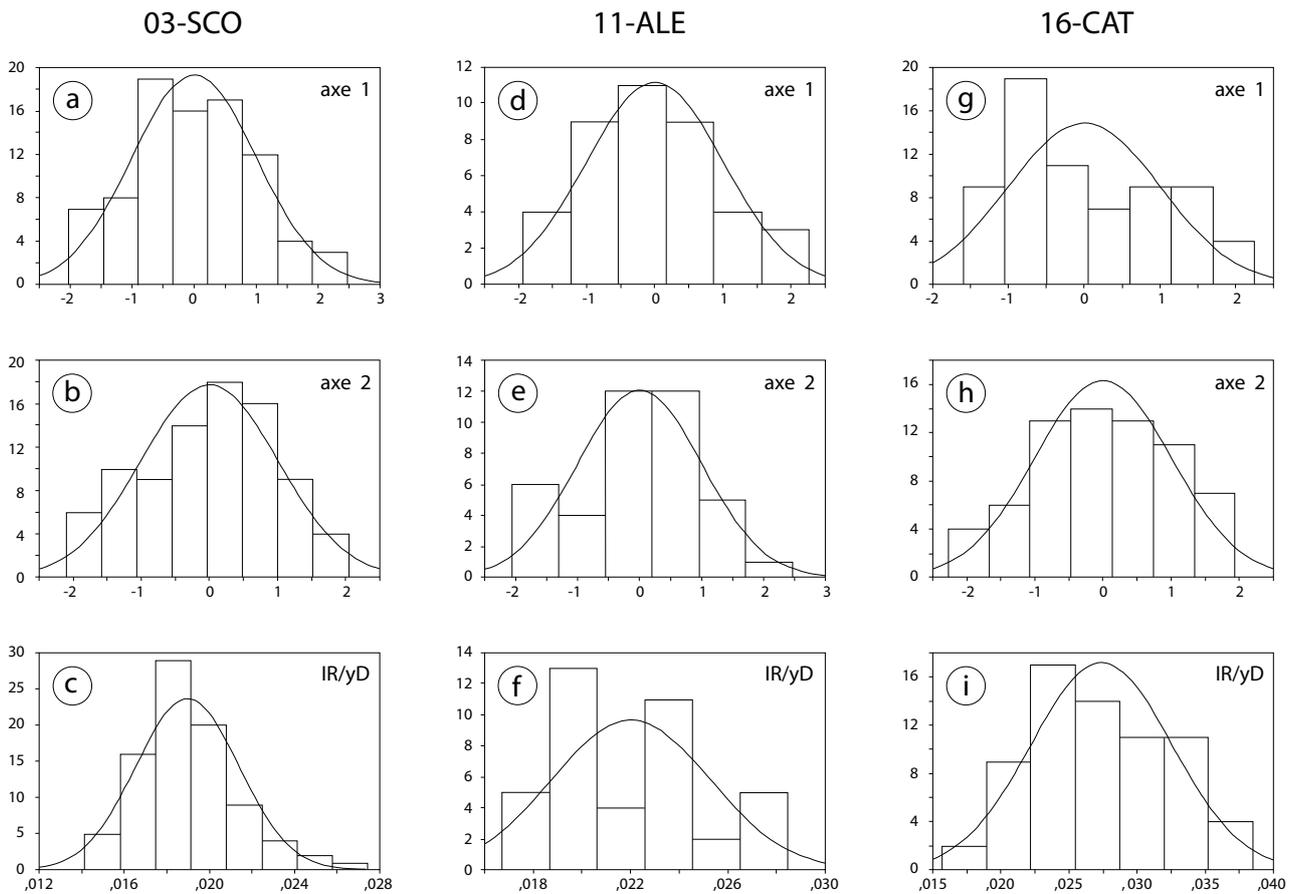


Fig. 3: Exemples d'analyses intra-sectorielles, sans distinction a priori des espèces *T. arctica* et *T. monacha*, pour les secteurs Ecosse (03-SCO), Alentejo (11-ALE) et Catalogne (16-CAT). Pour chacun de ces secteurs, deux histogrammes illustrent les scores des individus pour les deux premiers axes factoriels d'une analyse en composante principale calculée avec 12 harmoniques. Le troisième histogramme correspond à la densité de costulation IR/yD. Le nombre de classes des histogrammes est établi selon la règle de Yule.

Approche globale

Il est alors intéressant d'étudier la disparité de l'ensemble du matériel. Pour cela, nous avons effectué les mêmes analyses que ci-dessus mais avec les 957 coquilles de l'étude.

L'analyse des contours montre une disparité de structure homogène, les histogrammes des scores factoriels des deux premiers axes de l'ACP étant quasi gaussiens (Fig. 4a-b). Ces axes représentent respectivement 39% et 18,3%, soit 57,3% de la variance (Tab. 2). L'histogramme de la densité costale est nettement asymétrique ce qui soulève un problème (e.g., allométrie, hétérogénéité taxinomique, hétérogénéité géographique) (Fig. 4c).

Ainsi, comme l'approche intra-sectorielle, l'approche globale ne permet pas non plus d'attester la présence d'espèces distinctes dans l'ensemble du domaine étudié et ce, malgré l'abondance du matériel.

Approche géographique

L'étendue de ce domaine, de la Mer de Norvège à la Méditerranée occidentale, incite à rechercher s'il existe néanmoins une organisation spatiale de la disparité. Les résultats (analyse des contours et densité de costulation) de l'approche globale sur les 957 coquilles ont alors été éclatés par secteurs et représentés par des graphes en boîtes, les 19 secteurs étant ordonnés de la Norvège (1-WNO) à la Sicile (19-SIC) (Tab. 1, Fig. 1, 5).

Pour les scores factoriels des deux premiers axes de l'ACP, on obtient deux clines confus de faible amplitude, la plupart des secteurs se chevauchant largement (Fig. 5a-b):

- sur l'axe 1, on observe une différence de la valeur des médianes entre les secteurs atlantiques « avant » Tanger (secteurs 1 à 12) (sauf pour le secteur Irlande 05-IRL) et les secteurs « suivants », Tanger et méditerranéens (secteurs 13 à 19). Les secteurs Irlande (05-IRL), Alentejo (11-ALE) et Baléares (15-BAL) ressortent comme

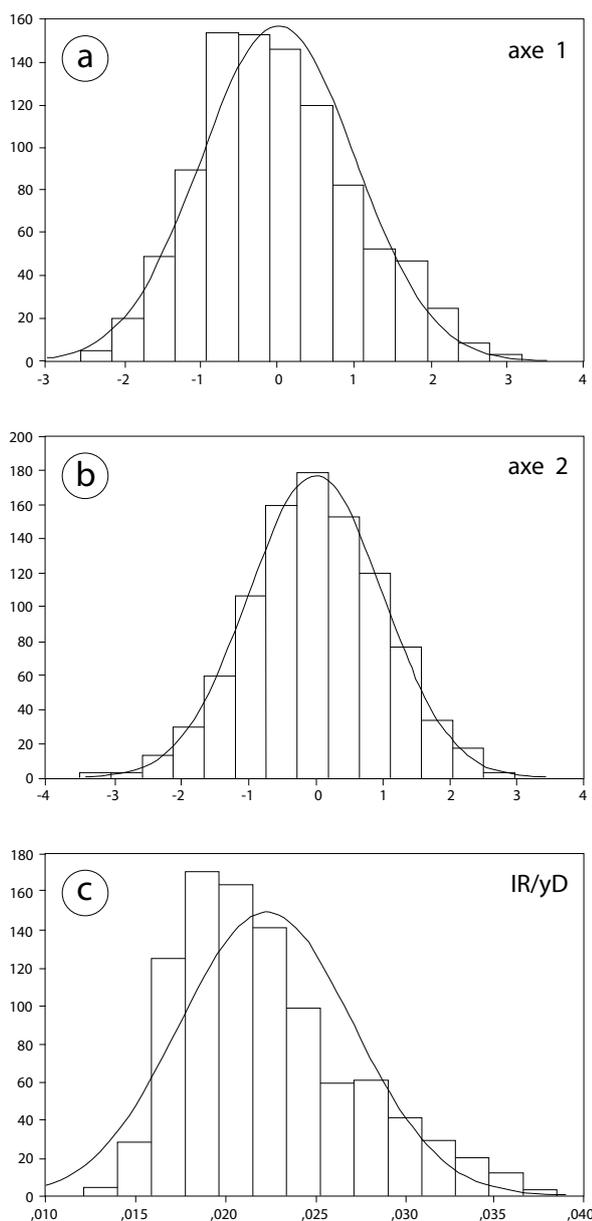


Fig. 4: Analyse globale des 957 individus sans distinction ni d'espèces ni de secteurs. Deux histogrammes (a et b) illustrent les scores des individus pour les deux premiers axes factoriels d'une analyse en composante principale calculée avec 12 harmoniques. Le troisième histogramme (c) correspond à la densité de costulation IR/yD. Le nombre de classes des histogrammes est établi selon la règle de Yule.

des « anomalies » par rapport aux secteurs voisins (médianes décalées et faible variabilité).

- sur l'axe 2, le cline est léger mais plus régulier. On note aussi une différence de la valeur des médianes mais cette fois entre les secteurs atlantiques « avant » Alentejo (secteurs 1 à 10) et les secteurs « suivants », Alentejo, Algarve, Tanger et méditerranéens (secteurs 11 à 19).

Tableau 2: Valeurs propres pour les quatre premiers axes factoriels de l'analyse en composante principale calculée avec les 12 harmoniques de plus basse fréquence sur la base des 957 individus. Les nombres en gras correspondent aux valeurs significatives. HD1, HD2, HD198, HD199 = amplitudes des quatre harmoniques de plus basse fréquence correspondant au contour dorsal. De même pour le contour latéral (HL) et le contour apical (HA).

Variable	ACP			
	Axe 1	Axe 2	Axe 3	Axe 4
HD1	0,797	- 0,441	0,067	- 0,087
HD2	- 0,107	0,020	0,858	0,073
HD198	0,344	- 0,252	0,697	- 0,103
HD199	- 0,629	0,615	- 0,059	- 0,061
HL1	0,956	0,092	- 0,025	- 0,201
HL2	0,520	- 0,231	- 0,140	0,653
HL198	0,886	- 0,129	- 0,115	0,150
HL199	0,939	0,063	- 0,036	- 0,237
HA1	0,589	0,707	0,004	- 0,167
HA2	0,184	0,369	0,077	0,744
HA198	0,020	0,470	0,416	0,114
HA199	- 0,536	- 0,786	0,056	0,045

Pour la densité de costulation, les 19 secteurs ont également été représentés par des graphes en boîtes (Fig. 5c). Un cline se dessine nettement, la costulation étant de plus en plus dense de la Norvège à la Méditerranée. On remarque une disparité très importante dans le secteur Catalogne (16-CAT), dans une moindre mesure en Provence-Côte d'Azur (17-PCA) et même en Andalousie (14-AND) où l'effectif est pourtant faible.

Synthèse de l'approche expérimentale paléontologique

En ne tenant compte que de critères accessibles en paléontologie, on peut conclure qu'il n'y a apparemment qu'une seule espèce présentant une variation clinale affectant nettement la densité de costulation, plus faiblement la

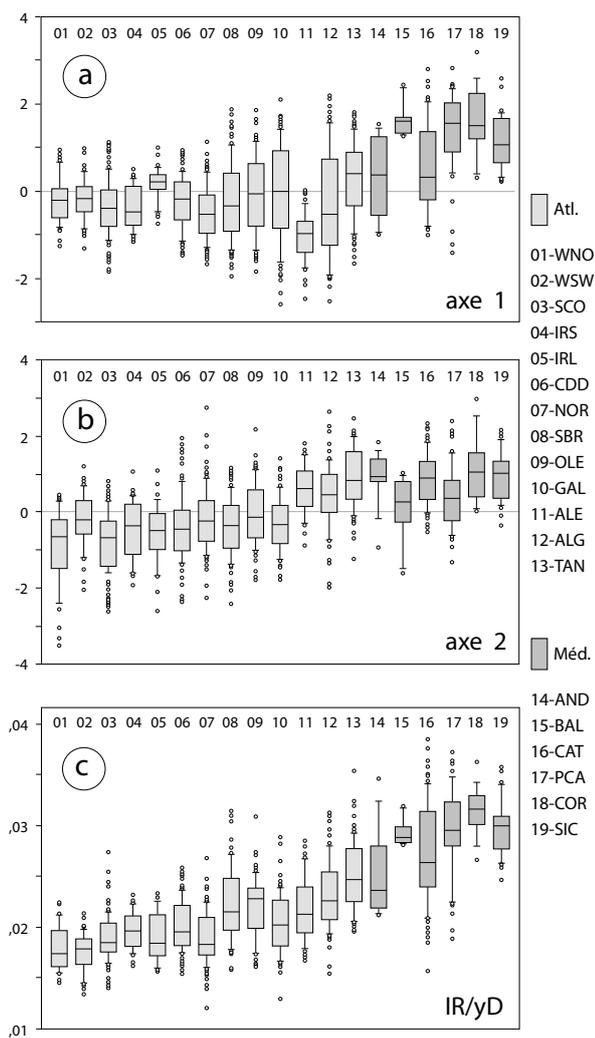


Fig. 5: Structuration géographique de la disparité, sans distinction a priori des espèces *T. arctica* et *T. monacha*. Les 19 secteurs, représentés par des graphes en boîtes, sont ordonnés de gauche à droite de la Norvège (01-WNO) à la Sicile (19-SIC). Deux diagrammes (a et b) illustrent la distribution dans les différents secteurs des scores des individus pour les deux premiers axes factoriels d'une analyse en composante principale calculée avec 12 harmoniques sur la base des 957 individus. Le troisième diagramme (c) correspond à la densité de costulation IR/yD. Chaque graphe en boîte indique le minimum, le premier décile, le premier quartile, la médiane, le troisième quartile, le neuvième décile et le maximum.

morphologie de la coquille. La structuration géographique clinale est graduelle et rien ne permet de distinguer des groupes clairement définis géographiquement.

On remarque notamment que les secteurs méditerranéens ne constituent pas une entité objectivement distincte, bien que restreints à une mer presque fermée.

APPROCHE NÉONTOLOGIQUE ET RELECTURE DES RÉSULTATS DE L'APPROCHE «PALÉONTOLOGIQUE»

Dans l'approche néontologique, nous traitons les mêmes caractères que dans l'approche «paléontologique» sur le même matériel et avec les mêmes méthodes mais la prise en compte de l'absence ou de la présence de taches dorsales sur les coquilles permet de séparer sans ambiguïté les espèces *T. arctica* et *T. monacha* (CLEMAM, 2006). Il est donc maintenant possible de comparer la structuration géographique de la variabilité des deux espèces dans les 19 secteurs, notamment en parallèle dans la zone de sympatrie — de l'Écosse (3-SCO) à la Provence (17-PCA) — puis de confronter les résultats avec ceux obtenus dans l'approche paléontologique.

Morphologie de la coquille

Les graphes en boîtes de la Figure 6, obtenus de la même façon que dans la Figure 5, révèlent que les deux espèces contribuent différemment à la disparité de l'ensemble :

- sur l'axe 1 de l'ACP des contours, on note un cline très net pour *T. arctica* du secteur Sud-Bretagne (08-SBR) au secteur Provence-Côte d'Azur (17-PCA). La variabilité de *T. monacha* est moins étendue et ne dégage pas de variation clinale globale évidente. On note toutefois une tendance clinale inverse de celle de *T. arctica* entre le sud-ouest de l'Angleterre (06-CDD) et l'Algarve (12-ALG) ce qui s'accorde avec la structure de la disparité constatée dans l'approche paléontologique. En effet, la forte variance observée dans certains secteurs de la Figure 5a (e.g., Galice [10-GAL] et Algarve [12-ALG]) s'explique maintenant par la présence des deux espèces dans les échantillons combinée à la divergence des tendances clinales. Les trois «anomalies paléontologiques» de cette figure, Irlande (5-IRL), Alentejo (11-ALE) et Baléares (15-BAL) pourraient résulter de l'absence de *T. monacha* dans l'échantillon irlandais, de l'absence de *T. arctica* dans l'échantillon de l'Alentejo et l'absence de *T. monacha* dans celui des Baléares.
- sur l'axe 2, *T. arctica* et *T. monacha* montrent deux clinés parallèles d'ampleurs et de valeurs comparables d'où la tendance clinale régulière observée pour ce même axe dans l'approche paléontologique (Fig. 5b et 6b).

Densité de costulation

La variation de la densité costale de chaque espèce est illustrée sur la Figure 6c.

Pour *T. arctica*, on distingue deux groupes très différents de secteurs, ceux de l'Atlantique «avant» Tanger (1 à 12) et ceux de Méditerranée (14 à 19). Le secteur de Tanger

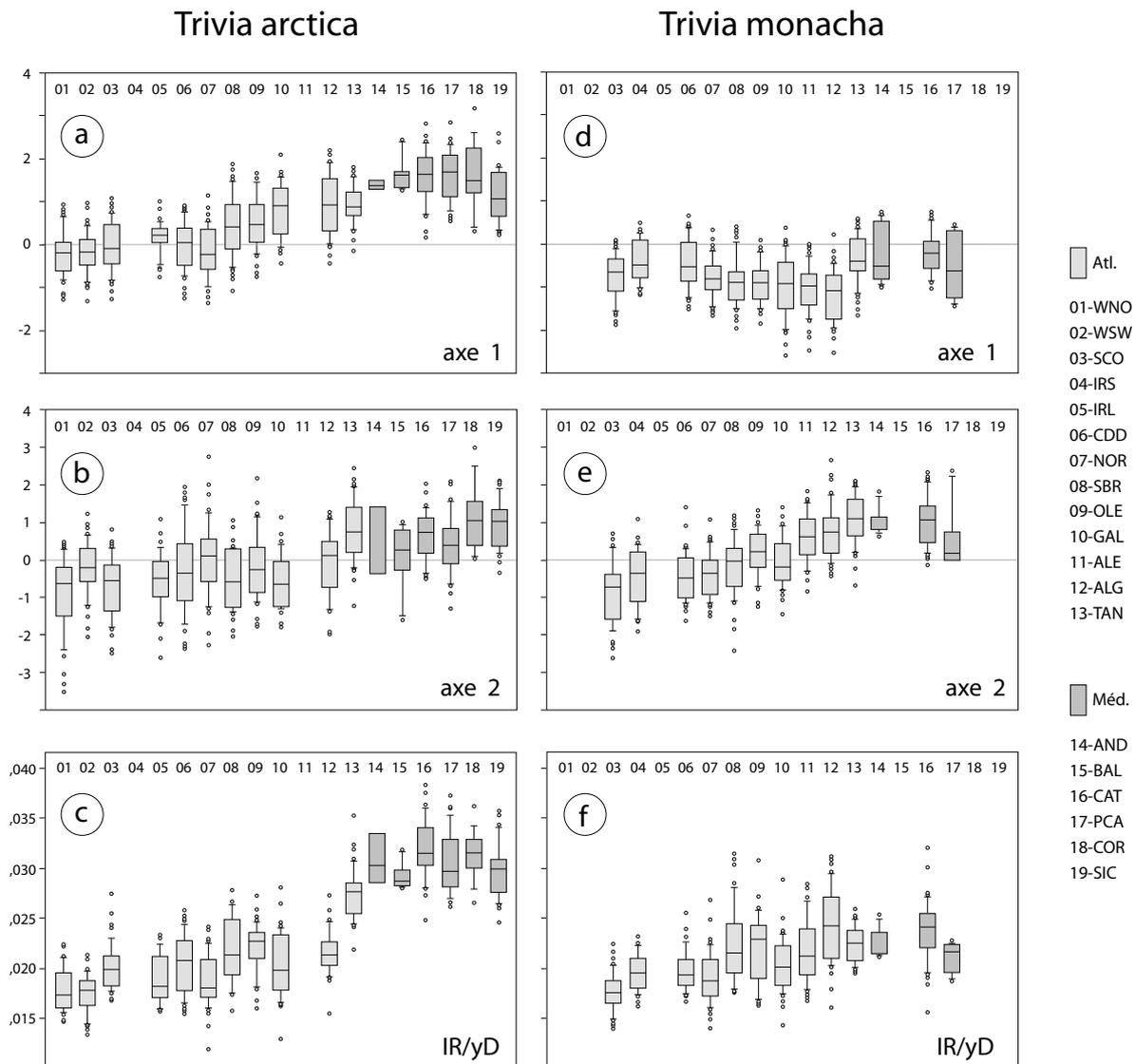


Fig. 6: Comparaison des structurations géographiques de la disparité de *T. arctica* et *T. monacha*. Les secteurs, représentés par des graphes en boîtes sont ordonnés de gauche à droite de la Norvège (01-WNO) à la Sicile (19-SIC). L'une ou l'autre des deux espèces peut manquer dans certains échantillonnages. *T. monacha* n'est notamment présente que de l'Ecosse (03-SCO) à la Provence (17-PCA). Les diagrammes (a-b et d-e) illustrent, pour chaque espèce et dans les différents secteurs, la distribution des scores des individus pour les deux premiers axes factoriels d'une analyse en composante principale calculée avec 12 harmoniques sur la base des 957 individus. Les diagrammes (c et f) correspondent à la densité de costulation IR/yD.

(13-TAN) occupe une position intermédiaire entre ces deux groupes. On observe une légère tendance clinale dans les secteurs 1 à 12 de l'Atlantique.

Pour *T. monacha*, les secteurs méditerranéens ne forment pas un groupe distinct comme chez *T. arctica*. On note une tendance clinale de l'Ecosse (3-SCO) à la Catalogne (16-CAT). Ce léger clinal, parallèle à celui de *T. arctica* dans l'Atlantique, se poursuit en Méditerranée, Provence-Côte d'Azur (17-PCA) exclue. La densité de costulation de *T. monacha* dans l'Atlantique comme en Méditerranée est

quasi semblable à celle de *T. arctica* dans l'Atlantique. La densité de costulation élevée de *T. arctica* en Méditerranée est, par contre, notoire et caractéristique. Elle explique l'accentuation du clinal observée dans l'approche paléontologique et la forte variabilité remarquée dans les trois secteurs méditerranéens où les deux espèces *T. arctica* et *T. monacha* sont représentées dans nos échantillons : Andalousie (14-AND), Catalogne (16-CAT) et Provence-Côte d'Azur (17-PCA) (Fig. 5c).

DISCUSSION

Biais d'interprétation

Bien que basée exactement sur le même matériel et les mêmes méthodes, l'approche paléontologique aboutit presque toujours à des résultats discordants avec ceux obtenus dans l'approche néontologique. Les quelques exemples ci-dessous, fondés sur la confrontation des résultats illustrés par les Figures 5 et 6, soulignent certains biais d'interprétation :

1. Si l'on dispose de tous les secteurs depuis la Norvège (1-WNO) jusqu'à la Sicile (19-SIC), l'approche paléontologique conduit à proposer l'existence d'une espèce unique largement répandue, avec une forte variation clinale et l'on se trompe car on ne distingue nulle part *T. arctica* de *T. monacha*.
2. Si l'on suppose que l'échantillonnage est plus réduit, ce qui est fréquemment le cas en paléontologie, donc que l'on dispose de moins de secteurs, le cline apparaît plus ou moins nettement, voire pas du tout :
 - 2a : Si, par exemple, les quelques secteurs dont on dispose sont seulement situés dans l'Atlantique (13 secteurs ou moins), on conclut également à une espèce unique plus ou moins structurée géographiquement et l'on se trompe car on ne distingue pas non plus *T. arctica* de *T. monacha*.
 - 2b : De même si l'on ne dispose que de secteurs en Méditerranée.
 - 2c : De même si l'on dispose de plusieurs secteurs situés dans l'Atlantique et d'autres en Méditerranée.
3. Si l'on suppose ne disposer que de deux secteurs, l'interprétation peut être ou non biaisée selon leur localisation (Fig. 6, 7) :
 - 3a : Si l'on n'a que les secteurs Irlande (5-IRL) et Alentejo (11-ALE) (Fig. 7a-c), on pourrait conclure à l'existence de deux espèces (différenciées sur l'axe 1), l'une en Irlande, l'autre en Alentejo et, dans ce cas, on a raison car il se trouve que, par hasard, l'échantillon irlandais ne contient que *T. arctica* et que cet échantillon portugais ne contient que *T. monacha*.
 - 3b : Avec seulement l'Ecosse (3-SCO) et la Catalogne (16-CAT) (Fig. 7d-f), on peut soupçonner l'existence de deux espèces géographiques distinctes (différenciables sur l'axe 2), l'une en Ecosse, l'autre en Catalogne mais, dans ce cas, on se trompe car *T. arctica* et *T. monacha* sont présentes dans les deux échantillons.
 - 3c : Avec deux secteurs encore plus éloignés l'un de l'autre, par exemple, Norvège (1-WNO) et Corse (18-COR) (Fig. 7g-i), on pourrait aussi conclure à l'existence de deux espèces géographiques distinctes, l'une en Norvège et l'autre en Corse (clairement différenciées par la densité costale), ce qui est contraire au cadre taxinomique retenu par CLEMAM (2006). En effet, ces deux secteurs étant hors de la zone de sympatrie, *T. monacha* est absente, et l'on a seulement *T. arctica* dans ces deux échantillons.

Néanmoins, en Méditerranée, *T. arctica* est si différente (surtout pour la costulation) (Fig. 7i) de la forme nordique que *T. molleati* LOCARD, 1894, espèce anciennement décrite en Méditerranée à Saint-Raphaël dans le Var pourrait être valide. En 1894, p. 131, LOCARD écrit : «Ce joli petit *Trivia*, le plus mignon de ceux connus jusqu'à ce jour ... nous a paru nouveau et par sa taille et par son galbe ... ». LOCARD ne fait d'ailleurs pas mention de la densité de costulation. Les quatre syntypes de la collection LOCARD font partie de notre échantillon du secteur Provence-Côte d'Azur (17-PCA). Mais le problème de l'éventuelle validité de cette espèce – d'après CLEMAM, *T. molleati* est synonyme de *T. arctica* – n'est pas simple lorsque l'on tient compte d'autres secteurs, notamment Galice (10-GAL), Algarve (12-ALG), Tanger (13-TAN) et Sicile (19-SIC) qui, selon les caractères considérés, occupent des positions intermédiaires (Fig. 6a-c). Tous les peuplements de *Trivia* méditerranéennes du groupe d'*arctica* sont-ils homogènes et peuvent-ils être rattachés à une seule forme (e.g., celle de LOCARD)? Des données supplémentaires, notamment moléculaires, permettraient peut-être d'élucider la question.

4. Avec un seul secteur et quelle que soit sa localisation, on ne reconnaît qu'une seule espèce «paléontologique», plus ou moins variable, à tort ou à raison selon la présence ou l'absence des deux espèces dans l'échantillon.

Limites et efficacité de l'analyse morphométrique

Ainsi, les descripteurs de la forme des contours et la densité costale utilisés dans cette étude ne permettent pas de discriminer à l'aveugle les espèces *T. arctica* et *T. monacha* mais ils révèlent un net pattern géographique clinal graduel qui domine la différenciation spécifique. C'est pourquoi l'approche paléontologique aboutit à des conclusions erronées, sauf par pur hasard dû aux aléas de l'échantillonnage. Paradoxalement, les lacunes d'information (e.g., absence d'une espèce dans un secteur et absence de l'autre espèce dans le secteur de comparaison) conduisent parfois à distinguer deux «espèces» qui coïncident fortuitement avec *T. arctica* et *T. monacha* alors que l'abondance d'information (ici 957 spécimens répartis sur 19 secteurs) n'y aboutit pas. Abondance de biens ...

Toutefois, la difficulté à distinguer *T. arctica* de *T. monacha* à l'aveugle avec des analyses de Fourier des contours de leur coquille contraste avec l'efficacité de ce même type d'analyses pour discriminer les individus lorsque l'on connaît les espèces au préalable. En effet, sur la base des résultats (matrice de classification) de l'analyse discriminante d'une étude précédente (DOMMERGUES *et al.*, 2003) fondée sur 278 *T. arctica* et *T. monacha* atlantiques et méditerranéennes, on constate que 135 (91 %) des 148

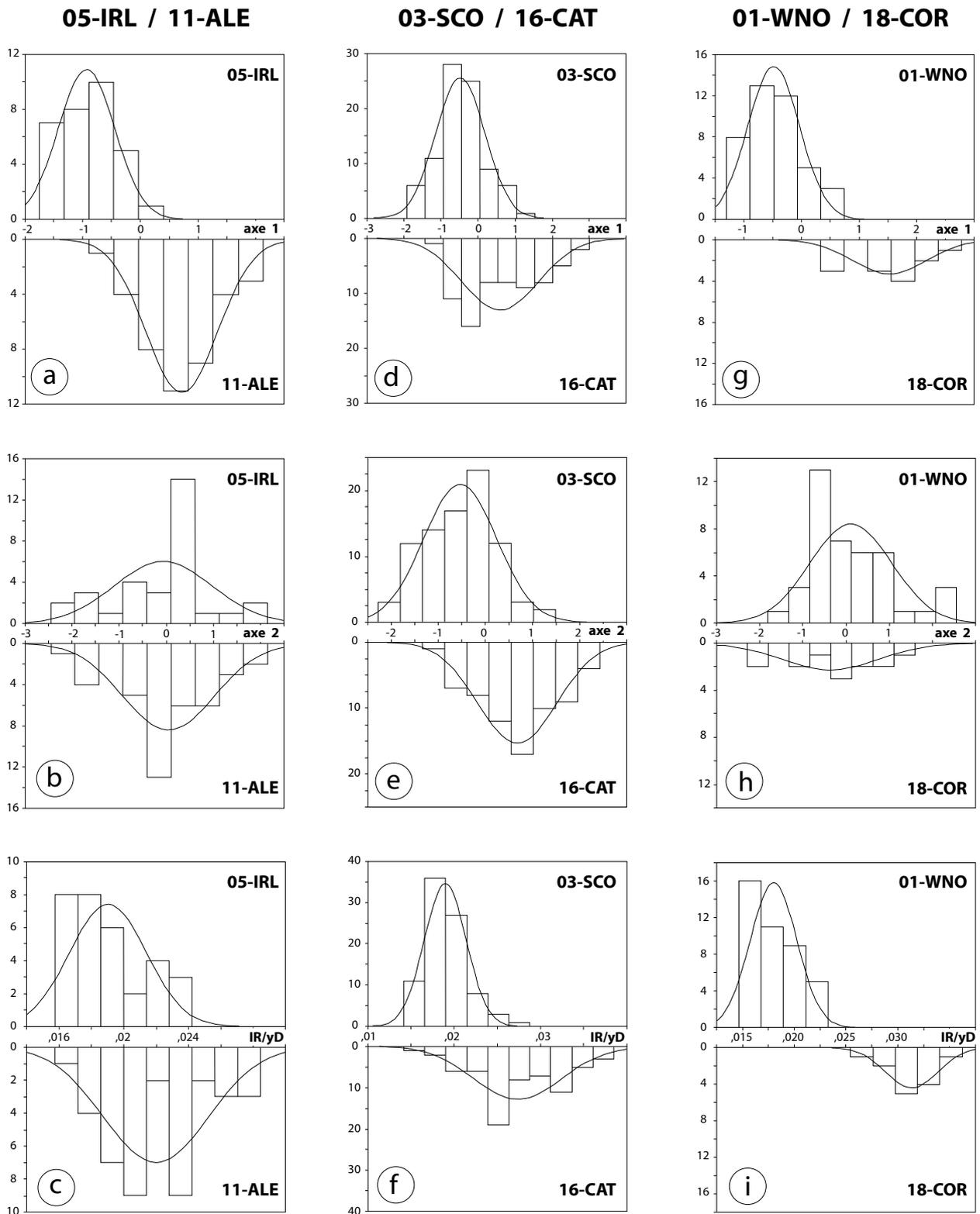


Fig. 7: Exemples de comparaisons de disparité entre des paires de secteurs de plus en plus éloignés l'un de l'autre : (a-c) Irlande (O5-IRL) vs. Alentejo (11-ALE), (d-f) Ecosse (O3-SCO) vs. Catalogne (16-CAT) et (g-i) Norvège (01-WNO) vs. Corse (18-COR). Les espèces, *T. arctica* et *T. monacha* ne sont pas distinguées a priori. Pour chacun des six secteurs considérés, deux histogrammes illustrent les scores des individus pour les deux premiers axes factoriels d'une analyse en composante principale calculée avec 12 harmoniques sur la base des 957 individus. Un troisième histogramme correspond à la densité de costulation IR/yD. Le nombre de classes est un compromis permettant une comparaison commode des histogrammes disposés en vis à vis.

spécimens de *T. arctica* sont correctement attribués et que 121 (93 %) des 130 spécimens de *T. monacha* sont correctement attribués. Cette étude ne tenait pas compte de la costulation, caractère certainement très discriminant. Par contre, la méthode employée dans le présent travail (analyse de Fourier des contours et densité costale) s'est révélée un outil très efficace pour mettre en évidence, dans l'approche paléontologique et surtout dans l'approche néontologique, une structuration géographique clinale, insoupçonnée jusqu'alors. Il existe d'ailleurs de nombreux autres exemples de ce type de « patterns » (e.g., GRAUS, 1974; TISSOT, 1984, 1988).

CONCLUSION

Dans l'approche paléontologique, la mise en évidence de la structuration géographique clinale est un résultat important en terme de disparité mais la biodiversité réelle sous-jacente reste masquée. Ainsi que nous l'avons vu précédemment, ce piège peut conduire à des erreurs en terme de biodiversité, comme ignorer les deux espèces biologiques voire même en proposer d'autres qui ne sont que des artéfacts géographiques (surtout vers les extrémités du cline). Seule l'observation d'un cline étendu et bien documenté permet d'éviter ce piège, mais pourtant ce résultat spectaculaire très satisfaisant en soi est un leurre. En effet, l'observation du cline trompe la vigilance et n'incite pas à approfondir l'étude, l'interprétation des résultats paraissant d'autant plus sûre que les données sont abondantes.

La conclusion de cette approche paléontologique expérimentale n'est guère optimiste (la méthode employée ne démasque pas la biodiversité réelle et n'apporte pas de solutions) mais la prise de conscience des problèmes soulevés stimule la réflexion. Des démarches analogues portant sur d'autres groupes seraient certainement aussi riches en enseignements, des pièges différents pouvant apparaître dans d'autres contextes et, pourquoi pas, l'émergence de solutions. Un paléontologiste averti en vaudrait deux!

REMERCIEMENTS

Ce travail se rattache aux thèmes de recherche de l'équipe

« Macroévolution et dynamique de la biodiversité » de l'UMR CNRS 5561 (Biogéosciences Dijon).

C'est avec plaisir que nous tenons à remercier les organismes et personnes ci-dessous pour leur fructueuse collaboration, leur aide précieuse sur le terrain, le prêt ou le don généreux de matériel :

Swedish Museum of Natural History, Karin SINDEMARK et Anders WARÉN (Stockholm), Nature Conservancy Council et Kevin PAGE (Cornwall, Devon, Dorset), de même que Janice LIGHT, Sarah LONGRIGG, Sebastian PAYNE, David RICHARD-JONES, Christine STREET-NORMAN et Chris THOMAS (Scotland, Irlande, Wales), Muséum d'Histoire Naturelle et Yves FINET (Genève), Muséum National d'Histoire Naturelle, Serge GOFAS et Didier MERLE (Paris), Parc National de Port-Cros et Madame OLIVIER, Ph. ROBERT, Nicolas GIRARDIN, André ROYER, Patrick VANDERBROUCK ainsi que Jean ROCHÉ et Nicole ROCHÉ-YAVERCOVSKI (île de Porquerolles), Réserve Naturelle François LE BAIL et Catherine PICHOT (île de Groix, Morbihan), Emilio ROLAN (Galicia), José Maria Hernandez OTERO et Miguel ARTILES RUIZ (Gran Canaria), ainsi que Didier BERTHET (Îles des Embiez), Didier NERAUDEAU (Andalousie et Île d'Oléron), Eric VINCENT (Andalousie, Languedoc et Provence), Pascal NEIGE (Catalogne, Cornwall, Devon) et tout particulièrement Françoise MAGNIEZ pour son aide sur le terrain (Catalogne) et sa contribution au laborieux travail d'analyse.

REFERENCES

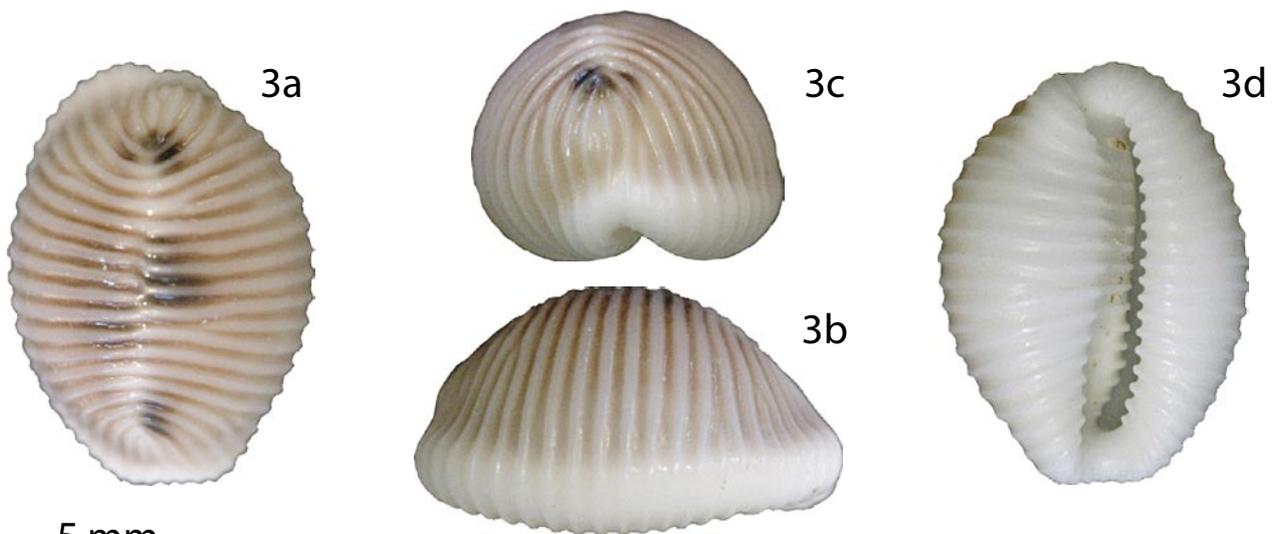
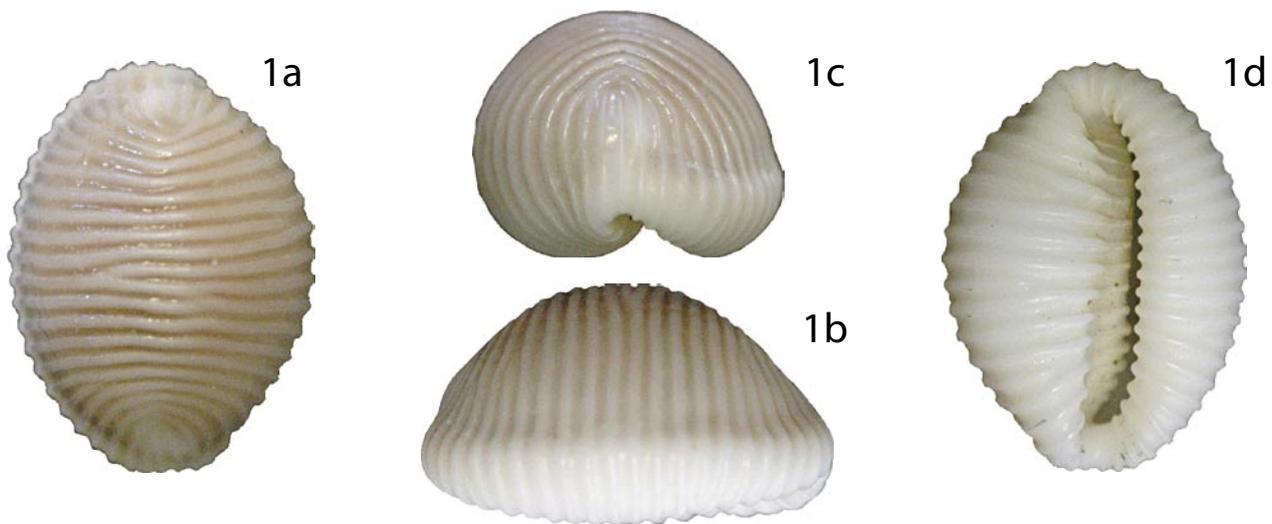
- ANSTEY, R.L. & D.A. DELMET (1973) - Fourier analysis of zoecial shapes in fossil tubular Bryozoans. *Geological Society of America Bulletin*, 84: 1753-1764.
- BERROU, V., D. MERLE, J.-L. DOMMERGUES, C. CRONIER & D. NERAUDEAU (2004) - Comparative morphology of Pliocene, Quaternary and Recent shells of *Ocenebra erinaceus* (Linnaeus, 1758) and *O. brevirobusta* Houart, 2000 (Mollusca, Muricidae, Ocenebrinae): reflexions on the intra- and interspecific variations. *Geodiversitas* 26: 263-295.
- CATE, J.M. (1972) - Notes on the fauna of the Chipola Formation - X. On the occurrence of the volutid subgenus *Enaeta*. *Tulane Studies in Geology and Paleontology*, 10: 47-50.
- CHRISTOPHER, R.A. & J.A. WATERS (1974) - Fourier series as quantitative descriptor of miospore shape. *Journal of Paleontology*, 48: 697-709.
- CLEMAM (Check List of European Marine Mollusca) 2006 -

Planche I

Fig. 1: *Trivia arctica* (PULTENAY, 1799), île de Groix, Morbihan, France, (secteur 08-SBR, South Brittany); a) vue dorsale, b) vue latérale, c) vue apicale, d) vue aperturale. Echelle × 5.

Fig. 2: *Trivia arctica* (PULTENAY, 1799), îles de Lérins, Alpes-Maritimes, France, (Secteur 17-PCA, Provence-Côte d'Azur). Echelle × 5.

Fig. 3: *Trivia monacha* (DA COSTA, 1778), île de Groix, Morbihan, France, (secteur 08-SBR, South Brittany). Echelle × 5.



5 mm

- (Conception et réalisation, J. LE RENARD), Museum National d'Histoire Naturelle, Paris. ><http://www.somali.asso.fr/clemam/index.php><
- DA COSTA E.M. (1778) - *Historia Naturalis Testaceorum Britanniae*. Millan, White, Elmsley & Robson, London: 254.
- DOMMERGUES, E., J.-L. DOMMERGUES., F. MAGNIEZ, P. NEIGE & E.P. VERRECCHIA (2003) - Geometric measurement analysis versus Fourier series analysis for shape characterization using the gastropod shell (*Trivia*) as an example. *Mathematical Geology*, 35: 887-894.
- DOMMERGUES, J.-L., C.H. DOMMERGUES & C. MEISTER (2006) - Exploration of the Oxynoticeratidae ornamental morphospace using the discrete cosine transform (DCT) to analyze rib patterns. *Paleobiology*, 32 (4): 627-648.
- FRETTER, V. & A. GRAHAM (1962) - *British prosobranch molluscs. Their functional anatomy and ecology*. Ray Society, London: 755p.
- GEVIRTZ, J.L. (1976) - Fourier analysis of bivalve outlines: Implications on evolution and autecology. *Mathematical Geology*, 8: 151-163.
- GLIBERT, M. (1963) - Les Mesogastropoda fossiles du Cénozoïque étranger - 2^e partie, Ficidae à Fossaridae. *Mémoires de l'Institut royal des Sciences naturelle de Belgique*, 2^e série, 73: 1-154.
- GRAUS, R.R. (1974) - Latitudinal trends in the shell characteristics of marine gastropods. *Lethaia*, 7: 303-314.
- GRAY, J.E. (1825-1828) - Monograph on the Cypraeidae, a family of testaceous Mollusca. *The Zoological Journal*, 1: 71-80, 137-152, 367-391, 489-518 (1825); 3: 363-371 (1827); 3: 567-576 (1828).
- HOERLE, S.E. (1976) - The genus *Conus* (Mollusca: Gastropoda) from the Alum Bluff group of Northwestern Florida. *Tulane Studies in Geology and Paleontology*, 12: 1-31.
- HOERLE, S.E. & E.H. VOKES (1978) - A review of volutid genera *Lyra* and *Falsilyra* (Mollusca, Gastropoda) in the tertiary of the western Atlantic. *Tulane Studies in Geology and Paleontology*, 14: 105-130.
- LEBOUR, M.V. (1931) - The larval stages of *Trivia europea*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 17: 819-832.
- LEBOUR, M.V. (1933) - The British species of *Trivia*: *T. arctica* and *T. monacha*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 18: 477-484.
- LESTREL, P. (1997) - *Fourier descriptors and their application in biological sciences*. Cambridge University Press, Cambridge, Massachusetts: 480 p.
- LOCARD, A. (1894) - Description de deux coquilles marines nouvelles. *L'Echange*, 10(119): 131-132.
- MONTEROSATO, T.A. 1923 - Molluschi delle coste Cirenaiiche raccolti dall'ing. Camillo Crema. Reale Comitato Talassografico Italiano Memorie, 106: 3-14.
- PALLARY, P. (1912) - Catalogue des mollusques du littoral méditerranéen de l'Égypte. *Mémoires de l'Institut d'Égypte*, 7: 69-207.
- PEILE, A.J. (1925) - The differentiation as species of the two forms of British *Trivia*. *Proceedings of the Malacological Society of London*, 16: 195-197.
- PELSENEER, P. (1926) - Notes d'embryologie malacologique. Ponte et développement de *Cypraea europaea*, *Triforis perversa* et *Lucina lactea*. *Bulletin biologique de la France et de la Belgique*, 60: 88-112.
- PELSENEER, P. (1932) - La métamorphose préadulte des Cypraeidae. *Bulletin biologique de la France et de la Belgique*, 66: 149-163.
- PULTENEY, R. (1799) - *Catalogue of the birds, shells, and some of the more rare plants of Dorsetshire*. Nichols, London: 92 p.
- RENAUD, S., J. MICHAUX, J.-J. JAEGER & J.-C. AUFRAY (1996) - Fourier analysis applied to *Stephanomys* (Rodentia, Muridae) molars: nonprogressive evolutionary pattern in a gradual lineage. *Paleobiology*, 22: 255-265.
- SCHMITTBULH, M., B. ALLENBACH, A. SCHAAF & J.L. LE MINOR (1997) - Méthodes de Fourier elliptiques appliquées à la quantification de la forme de contours complexes. *Biométrie Humaine et Anthropologie*, 15: 233-241.
- SCHMITTBULH, M., B. ALLENBACH, J.L. LE MINOR & A. SCHAAF (2003) - Elliptical descriptors: some simplified morphometric parameters for the quantification of complex outlines. *Mathematical Geology*, 35: 853-871.
- SMRIGLIO, C., P. MARIOTTINI & G. BUZZURRO (1998) - The *Trivia spongicola* complex, with the description of a new species (Caenogastropoda; Triviidae). *Bollettino Malacologico*, 33: 161-168.
- SOWERBY, G.B. (II) (1870) - *Thesaurus conchyliorum*, volume 4 *Cypraea*. London.
- STROBEN, E., C. BRÖMMEL, J. OEHLMANN & P. FIORONI (1992) - The genital systems of *Trivia arctica* and *Trivia monacha* (Prosobranchia, Mesogastropoda) and tributyltin induced imposex. *Zoologische Beiträge, Neue Folge*, 34: 349-374.
- TISSOT, B.N. (1984) - Multivariate analysis of geographic variation in *Cypraea caputserpentis* (Gastropoda: Cypraeidae). *The Veliger*, 27: 106-119.
- TISSOT, B.N. (1988) - Geographic variation and heterochrony in two species of cowries (genus *Cypraea*). *Evolution*, 42: 103-117.
- TOR, A. (2003) - Elliptical Fourier functions as a morphological descriptor of the genus *Stenosarina* (Brachiopoda, Terebratulida, New Caledonia). *Mathematical Geology*, 35: 873-885.
- VERRECCHIA, E. P., G. VAN GROOTEL & G. GUILLEMET (1996) - Classification of Chitinozoa (Llandoveryan, Canada) using image analysis. *Microscopy Microanalysis Microstructures*, 7: 461-466.
- YOUNGER, J.L. & R. EHRLICH (1977) - Fourier biometric: Harmonic amplitudes as multivariate shape descriptors. *Systematic Zoology*, 26: 336-342.

Accepté octobre 2006