



Disponible en ligne sur

ScienceDirect
www.sciencedirect.com

Elsevier Masson France

EM|consulte
www.em-consulte.com



Article original

Révision de *Caprina incerta* Leymerie, 1878, rudiste du Crétacé supérieur pyrénéen et attribution au nouveau genre *Pseudocaprinula*



Review of the Pyrenean Cretaceous rudist *Caprina incerta* Leymerie, 1878, and attribution to the new genus *Pseudocaprinula*

Michel Bilotte

Université de Toulouse, Géosciences Environnement Toulouse (GET), UMR 5563/UR 234 UPS, 14 avenue Edouard Belin, 31400 Toulouse & Service Commun Étude et Conservation des Collections Patrimoniales (UPS-SCoECCP), 2, rue Lamarck, 31400 Toulouse, France

INFO ARTICLE

Historique de l'article :

Reçu le 3 mars 2015

Accepté le 8 avril 2015

Disponible sur Internet le 23 mai 2015

Mots clés :

Paléontologie

Rudiste

Pseudocaprinula nov. gen.

Campanien

Maastrichtien

Pyrénées

France

Keywords:

Palaeontology

Rudist

Pseudocaprinula nov. gen.

Campanian

Maastrichtian

Pyrenees

France

RÉSUMÉ

Le gisement de Paillon, dans les Petites Pyrénées de la Haute-Garonne (France), a livré à Leymerie (1878) une petite faune de rudistes dont certains taxons supportent encore des diagnoses insatisfaisantes. C'est le cas en particulier de *Caprina incerta*. Une révision de cette forme a été entreprise, à la fois sur le matériel originel et sur un matériel inédit, qui justifie la création du nouveau genre *Pseudocaprinula*.

© 2015 Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

ABSTRACT

The Paillon outcrop, in the "Petites Pyrénées" of the Haute-Garonne (France), provided to Leymerie (1878) a rudist fauna, including some taxa still carrying inadequate diagnoses. In particular, this is the case of *Caprina incerta*. A review of this taxon undertaken both on the original material and on previously unpublished material justifies the creation of the new genus *Pseudocaprinula*.

© 2015 Elsevier Masson SAS. All rights reserved.

1. Introduction

Lors de sa découverte par A. Leymerie, le gisement de Paillon (Petites Pyrénées de la Haute-Garonne, Fig. 1) a été attribué au Turonien ; sa faune constituait, selon l'auteur, une « colonie de retardataires exotiques » au sein de la série sénonienne de l'anticlinal de Saint-Martory (Leymerie, 1881). Cette étrange affirmation fut très vite démentie par A. Péron (1885) suite à une révision magistrale du contexte lithostratigraphique et des contenus paléontologiques.

Surtout caractérisée par une abondante faune de spongiaires associées à quelques coralliaires, gastéropodes et bivalves, dont rudistes (Fig. 2), la faune de Paillon se singularise par une silicification plus ou moins poussée de tous ces restes.

La révision des rudistes de la collection Leymerie déposés au Muséum d'Histoire Naturelle de Toulouse (MHNT) et d'un matériel inédit conservé dans les collections du service commun d'étude et conservation des collections patrimoniales (SCoECCP) de l'université de Toulouse (Bilotte, 2012) conduit à rejeter les attributions génériques antérieures formulées à propos de l'espèce « *Caprina* » *incerta* Leymerie, 1878 et à proposer pour celle-ci la création du nouveau genre *Pseudocaprinula*.

Adresse e-mail : michel.bilotte@get.obs-mip.fr

<http://dx.doi.org/10.1016/j.annpal.2015.04.004>

0753-3969/© 2015 Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

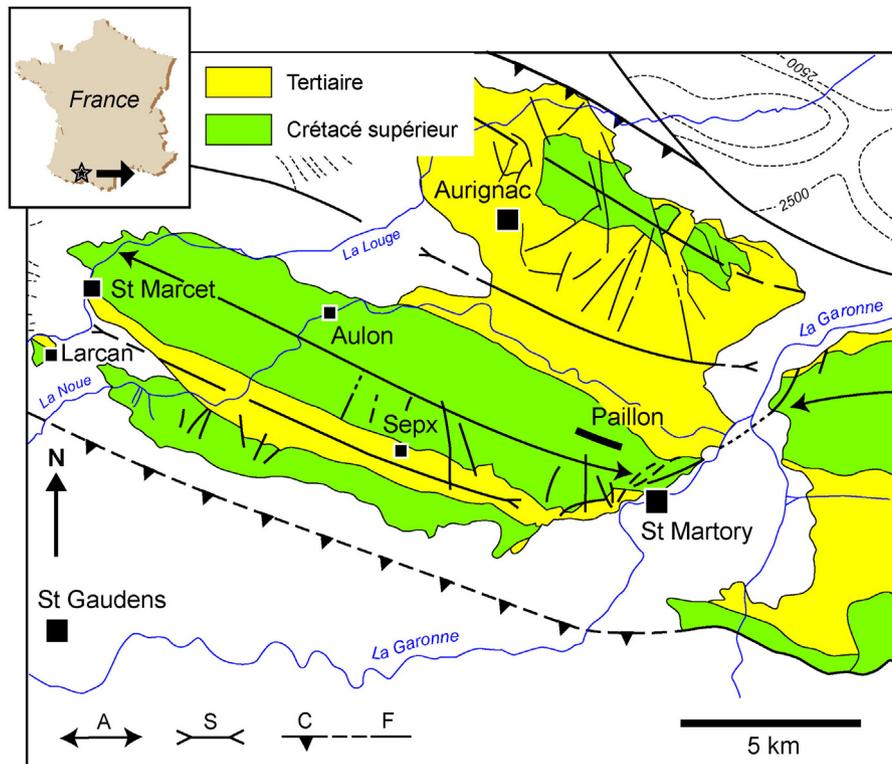


Fig. 1. Localisation du gisement de Paillon dans le flanc nord de l'anticlinal de Saint-Martory–Saint-Marcet (A : anticlinal ; S : synclinal ; C : chevauchement ; F : faille).
Location of the Paillon fossil layer on the northern flank of the Saint-Martory–Saint-Marcet anticline (A : anticline ; S : syncline ; C : thrust ; F : fault).

2. Cadre géographique et géologique

Le gisement de Paillon se situe dans les Petites Pyrénées de la Haute-Garonne et plus précisément dans le flanc nord de l'anticlinal de Saint-Martory–Saint-Marcet (Fig. 1). Au sein de la formation des Marnes de Saint-Martory se développe une assise carbonatée (Fig. 2C) qui forme un petit plateau plongeant, en surface structurale, de 15° environ vers le nord ; la transition aux marnes inférieures est rapide et le contact légèrement érosif ; dans le grainstone qui forme les calcaires de Paillon les clastes carbonatés, quasiment indéterminables, se mêlent à de petits éléments de marno-calcaires blancs empruntés au niveau marneux sous-jacent. Un couvert végétal dense masque le passage des calcaires de Paillon à la récurrence marneuse supérieure (Fig. 2D), épaisse d'une dizaine de mètres, qui les surmonte. Ces marno-calcaires sont finement sableux dans les premiers mètres et intensément bioturbés.

D'un point de vue chronologique, les éléments de datations (Bilotte et Ferré, 2011) proviennent pour l'essentiel des Marnes de Saint-Martory inférieures (Fig. 2A). Ce sont, pour la macrofaune : *Hoploscaphites pumilus*, ammonite caractéristique du Campanien supérieur et *Inoceramus smirnovi* du Campanien supérieur (zone à *Nostoceras hyatti*) ; pour la microfaune, la nannoflore étudiée dans les Marnes de Saint-Martory inférieures est typique du Campanien terminal–Maastrichtien basal avec l'association *Quadrum trifidum* et *Aspidolithus parvus* (Lp. 1) ; ces taxons ne se retrouvent pas dans les Marnes de Saint-Martory supérieures (Lp. 2 et Lp. 3) qui renferment elles de « grands » *Arkhangelskiella cymbiformis*, ce qui laisse penser que l'on se trouve maintenant dans le Maastrichtien inférieur. L'ensemble de ces données contraint l'âge du calcaire de Paillon et donc des rudistes qui en proviennent, à l'intervalle Campanien supérieur–Maastrichtien inférieur.

3. Historique de *Caprina incerta*

La création de l'espèce « *incerta* » repose à l'origine sur la figuration de la partie externe d'une valve libre (Leymerie, 1878, Pl. F, fig. 6) reproduite Fig. 3. Dans l'ouvrage posthume de 1881, aucune description n'est donnée de cette espèce. Ultérieurement, l'attribution au genre *Caprina* formulée par Leymerie est contestée par Péron (1885) qui, sans plus d'explication, place l'espèce dans le genre *Plagiptychus*. Puis, Douvillé (1904) à son tour rejette cette appartenance et donne la première description du taxon qu'il rattache hypothétiquement au genre *Caprinula*.

Les caractéristiques mentionnées par Douvillé sont les suivantes :

Valve gauche. Extérieurement, elle « est caprinoïde et à sommet fortement enroulé mais restant séparé du tour suivant » ; sa surface « paraît lisse » ; intérieurement la cavité accessoire est séparée de la cavité principale par « la cloison habituelle des Caprines » ; à l'extérieur du plateau cardinal (dents et lame myophore postérieure), le limbe est occupé par des canaux ; en interne, « de grands canaux grossièrement rectangulaires » et en externe « une zone marginale occupée par des lames radiantes et présentant en outre quelques canaux polygonaux » ; « cette ceinture continue paraît correspondre seule aux canaux du limbe » ; la zone interne des grands canaux visibles dans la région postérieure est interprétée comme « une ancienne cavité . . . qui aurait ensuite été cloisonnée ».

Valve droite. Extérieurement conique à cylindro-conique, parfois cylindrique, elle est ornée « de côtes convexes de 1,5 mm de largeur séparés par des sillons » ; intérieurement, outre l'appareil cardinal classique, il « paraît exister des canaux sur toute la périphérie. . . des canaux polygonaux . . . mais quelques fois aussi des lames radiantes marginales. . . ». Douvillé n'en donne pas de représentation.

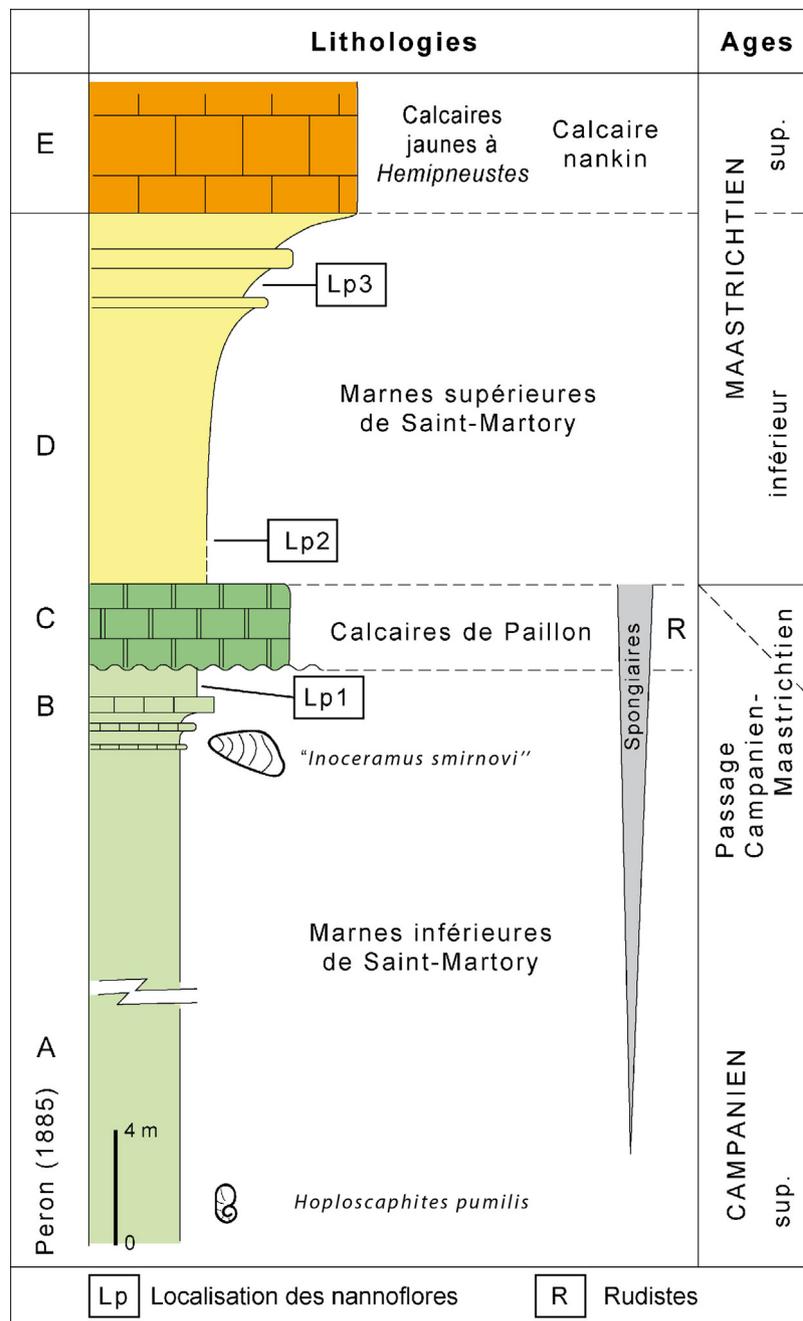


Fig. 2. Coupe géologique du flanc nord de l'anticlinal de Saint-Martory–Saint-Marcet passant par le gisement de Paillon (légende voir texte).
Geological cross-section of the northern flank of the Saint-Martory–Saint-Marcet anticline through the Paillon outcrop (legend see text).



Fig. 3. Figuration originale (à droite) de *Caprina incerta* (Leymerie, 1878, pl. F, fig. 6) et photographie (à gauche) du même individu (MHNT.PAL.2012.0.200) montrant les points de concordances et de notables différences de retranscription.
Original figuration (right) of *Caprina incerta* (Leymerie, 1878, pl. F, fig. 6) and picture (left) of the same individual (MHNT.PAL.2012.0.200) showing the points of concordances and notable differences in transcription.

Les critères avancés par Douvillé pour le rattachement au genre *Caprina* sont: extérieurement «la forme générale et l'ornementation (qui) sont les mêmes jusque dans le détail» et la présence de canaux dans le test interne des deux valves; Douvillé reconnaît malgré tout des différences importantes avec les *Caprina* du Cénomani en particulier pour ce qui concerne la taille et l'organisation des canaux.

Remarque. Les dessins donnés par Douvillé des 2 valves gauches (Fig. 4A) ne rendent pas bien compte de tous les caractères déduits de l'observation d'un matériel en «mauvais état de conservation». La révision de ces pièces fait apparaître de notables différences avec la description qu'en a donnée Douvillé. Par exemple, sur le type de l'espèce les cavités accessoires ne sont qu'au nombre de 6 et non de 9 comme dessiné par Douvillé; dans le test interne on observe

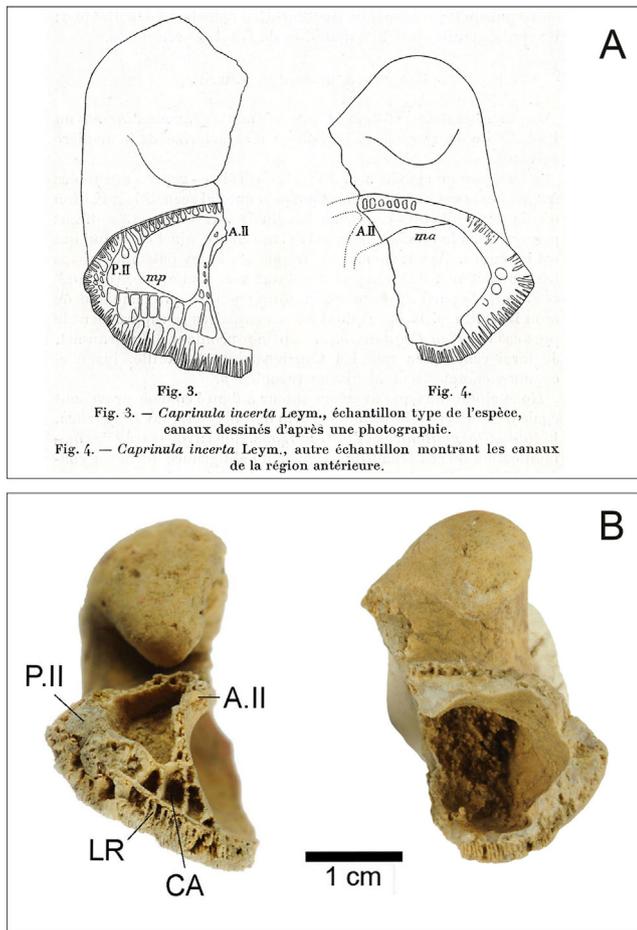


Fig. 4. A. Organisation interne de la valve gauche du taxon *incerta* d'après les dessins de Douvillé (1904). B. Photographies du même matériel ; dent postérieure PII, dent antérieure AII, lame radiante LR et cavité accessoire CA – (MHNT.PAL.2012.0.200, à gauche ; MHNT.PAL.2012.0.213, à droite).
A. Organization of the internal structures of the left valve of the taxon *incerta* from the drawings of Douvillé (1904). B. The picture of the same material; posterior tooth PII, anterior tooth AII, radial plate LR and accessory cavity CA – (MHNT.PAL.2012.0.200, on the left; MHNT.PAL.2012.0.213, on the right).

seulement des lames radiantes simples séparant les canaux paléaux et nulle part les canaux pyriformes et les lames radiantes polyfurquées du dessin de Douvillé (sa fig. 3).

4. Matériel d'étude

Les prospections récentes menées sur le site de Paillon (Bilotte et Ferré, 2011) n'ont pas permis la récolte de matériel nouveau. C'est donc essentiellement à partir des collections historiques du Muséum (MHNT) et de l'Université de Toulouse (UPS-SCoECCP), qu'une révision du taxon *incerta* a pu être réalisée.

Le matériel de la collection Leymerie attribuable à *incerta* est conservé au Muséum de Toulouse ; il se compose de 8 pièces ; 5, dont le type (planche F de l'Atlas de 1878 et Fig. 3), sont des fragments plus ou moins complets de valves gauches ; les 3 autres sont des fragments de valves droites. Des commentaires écrits de la main de Leymerie accompagnent l'échantillon type ; on peut lire sur l'un de ces documents : « Ce sont de véritables *Caprines*. L'espèce est sans doute nouvelle ; elle ne ressemble à aucune de celles que je connais. » ; sur un autre : « Cette espèce n'est pas un *Rudiste* mais une véritable *Came*. Quand les deux valves seront connues on pourra en déterminer l'espèce ». De plus, ce dernier document porte une annotation au crayon, qui dit « *Voisin de la Caprinula Boissyi D'Orb. de Fourtour*

(*craie chloritée*) » ; elle est incontestablement due à H. Douvillé, lors de la révision du matériel en 1904.

Les collections de l'Université (UPS) renferment 24 pièces ayant pour provenance Le Paillon. L'espèce *incerta* y est représentée par 4 fragments de valves gauches et 14 de valves droites. Le matériel est dans son ensemble fortement silicifié ; quasiment toutes les valves sont dégradées au niveau de la zone de commissure, ce qui entraîne une détérioration plus ou moins importante de l'appareil cardinal et myophoral.

5. Discussion

Analyse critique des diagnoses génériques antérieures, fondées sur la seule valve gauche. Le taxon *incerta* a été créé à partir d'une valve gauche ; il a été successivement placé dans les genres *Caprina* (Leymerie, 1878), *Plagioptychus* Péron (1885) et *Caprinula* (Douvillé, 1904). Seul le travail de Douvillé, argumente ce dernier rattachement et par la même réfute les attributions à *Caprina* et *Plagioptychus*. L'appellation « *Caprina* » par Leymerie, résulte vraisemblablement de l'aspect extérieur de la valve libre dont l'enroulement est caprinoïde (cf. *ante*) ; la désignation comme *Plagioptychus* aurait dû satisfaire Douvillé car, si l'on observe la fig. 3 de l'article de 1904 qui prétend être la reproduction du « type de l'espèce », on constate que les canaux et lames radiantes du test interne présentent l'aspect classique des *Plagioptychus* avec canaux pyriformes et lames radiants polyfurquées (cf. *ante*). Enfin, en ce qui concerne l'attribution à *Caprinula*, un argument majeur s'y oppose qui consiste dans le fait que, dans ce genre, les cavités accessoires se développent aussi bien à l'extérieur de la lame myophorale postérieure que de la lame myophorale antérieure, ce qui n'est pas le cas chez *incerta* où elles ne sont présentes qu'à l'extérieur de la lame myophorale postérieure (Fig. 5c).

Nouvelles observations sur la valve gauche. La pièce MHNT-PAL-2012-0-214, figurée fig. 7c, permet de mieux appréhender l'organisation des canaux dans la couche interne de la valve gauche. On y observe nettement la présence d'une couche basale de canaux polygonaux surmontés de lames radiantes simples qui soutiennent le test externe pelliculaire. Cette disposition n'était pas manifeste dans les dessins de Douvillé (1904).

L'énigme de la valve droite. En l'absence de figuration, et avec pour seul critère le fait que la valve droite attribuée au taxon *incerta* présente des « côtes convexes de 1,5 mm de largeur séparés par des sillons », cette pièce constituait une véritable énigme.

La collection Leymerie du Muséum de Toulouse renferme 4 fragments de valves droites ; les collections de l'Université de Toulouse, 14. Ce matériel est lui aussi fortement silicifié et d'analyse délicate ; seulement deux pièces présentent un niveau de conservation acceptable (Fig. 6g,h,i et Fig. 7a,b). Le fait que ces valves n'aient pas été trouvées en connexion avec leur valve libre laissait planer un doute quant à leur appartenance, doute qu'il nous paraît maintenant possible de lever. Les caractéristiques de ce matériel sont les suivantes :

- morphologie externe : forme tubulaire droite ou légèrement courbe de section sub-elliptique ; le test externe est lisse ; sur le plus grand échantillon incomplet les mensurations sont 11 cm de hauteur, 5 cm pour le grand axe de l'ellipse et 3,5 cm pour le petit axe (fig. 6g,h) ; pas de trace de ligament ;
- morphologie interne ; on observe la présence d'une cavité principale profonde, limitée à sa partie inférieure par un plancher concave (fig. 7a,d) ; le test interne est plus épais du côté du bord cardinal (9 mm) que du côté opposé (5 mm) (fig. 6h et fig. 7a,d) ; les fossettes subégales des dents antérieures et postérieures encadrent une dent centrale (N) apparemment massive (fig. 7a,d) ; aucune trace de ligament n'existe ; sur toute la périphérie,

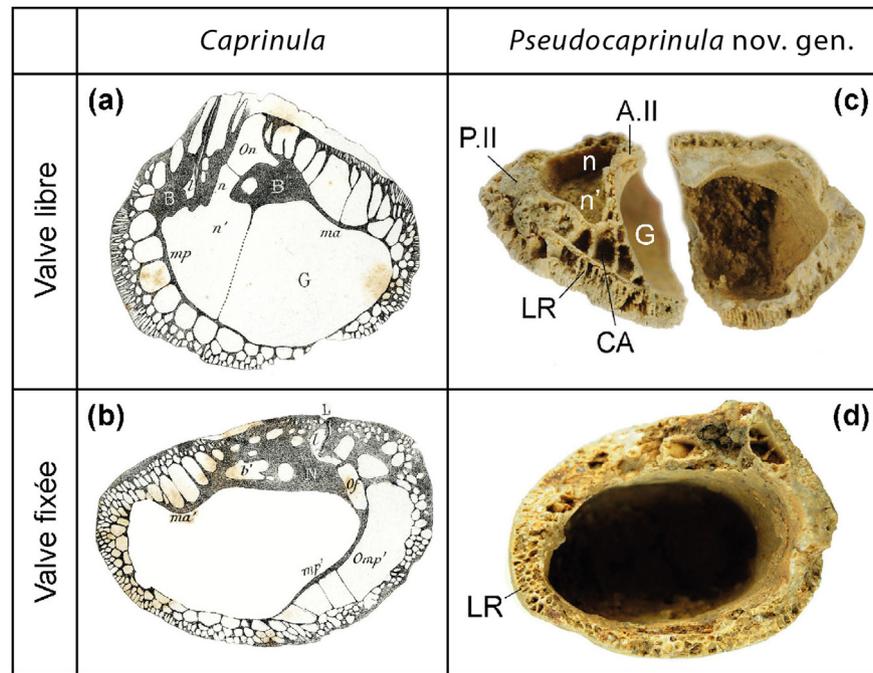


Fig. 5. Comparaison des caractéristiques morphologiques internes des genres *Caprinula* d'Orb. (a et b – Douvillé, 1888, pl. 22, fig. 1a', 1b') et *Pseudocaprinula* nov. gen. (c – MHNT.PAL.2012.0.200 & 2012.0.213 et d – UPS-12500-Collection Bazerque) – G : cavité principale ; n' : cavité secondaire ; ma/ma' : lame myophore antérieure ; mp/mp' : lame myophore postérieure ; P.II n A.II/B n B' : appareil cardinal de la valve gauche ; b' N b : appareil cardinal de la valve droite ; LR : lame radiante ; CA : cavité accessoire ; L/l : sillon et fossette ligamentaire ; Omp'/Of : canaux de la valve droite.

Comparison between the inner morphologic characters of genera *Caprinula* d'Orb. (a and b – Douvillé, 1888, pl. 22, fig. 1a', 1b') and *Pseudocaprinula* nov. gen. (c – MHNT.PAL.2012.0.200 & 2012.0.213 and d – UPS-12500-Bazerque collection) – G : body cavity, n' : secondary cavity ; ma/ma' : anterior myophore ; mp/mp' : posterior myophore ; P.II n A.II/B n B' : elements of the hinge of the left valve ; b' N b : elements of the hinge of the right valve ; LR : radial plate ; CA : accessory cavity ; L/l : furrow and ligament groove ; Omp'/Of : canals of the right valve.

le test interne est parcouru de canaux polygonaux de petite taille (1 mm en moyenne) répartis sur 1 à 3 niveaux et qui se prolongent vers le test externe par de courtes lames radiantes simples parfois bifides (fig. 6h,i) ; canaux et lames radiantes sont présents sur toute la hauteur de la valve (fig. 6g et fig. 7b) ; certains canaux montrent dans leur développement vertical la présence d'un cloisonnement horizontal (fig. 6f) ; le test externe est pelliculaire.

Les quelques caractères diagnostiques donnés par Douvillé tels « des canaux sur toute la périphérie... des canaux polygonaux... mais quelques fois aussi des lames radiantes marginales... » se retrouvent sur notre matériel, à l'exclusion de la costulation externe.

En conclusion, l'architecture de l'ensemble canaux–lames radiantes du test interne observée sur ces 2 valves droites est totalement conforme à celle observée sur les valves gauches ; cette parfaite conformité est illustrée sur les fig. 7b (valve droite) et 7c (valve gauche) du taxon *incerta*.

Comparaison avec *Rousselia guilhoti* Douvillé, 1898. Dans des niveaux géographiquement et stratigraphiquement proches, Douvillé (1898) a décrit le taxon *Rousselia guilhoti* ; les différences et similitudes que présente cette espèce avec le taxon *incerta* sont les suivantes : sa valve libre est de forme capuloïde (« fortement convexe » fig. 7h) et non caprinoïde ; l'appareil myocardinal, observé en section (Douvillé, 1808, fig. 11 et, fig. 7i) montre des dents de taille très inégale ; la dent postérieure B (P.II) est petite alors que la dent antérieure B' (A.II) est très grande, ce qui n'est pas le cas chez *incerta* où les dents et fossettes correspondantes sont subégales ; de même, la dent N (3b) chez *R. guilhoti* est massive et épaisse, alors qu'elle est plus grêle chez *incerta*. L'observation sur une section orthogonale pratiquée dans la valve libre a permis à Douvillé d'observer la position marginale des myophores portés par

« deux épaisissements du test » comme chez *Monopleura*. Quelques similitudes entre les deux espèces s'observent essentiellement sur les valves fixées ; chez les deux espèces le test externe est très mince ; le test interne est parcouru de canaux polygonaux qui se terminent dans la zone marginale par de courtes lames radiales ; chez *guilhoti* dans la zone cardinale les canaux ont tendance à envahir la dent N ; cette tendance n'est pas visible chez *incerta* ; les canaux, dans leur développement axial, montrent fréquemment des planchers transversaux irrégulièrement répartis comme cela s'observe aussi chez *incerta* ; enfin on note l'absence, dans les deux espèces, de zone ligamentaire.

Remarque. À partir du matériel dont nous disposons, les caractéristiques établies pour l'espèce *incerta* ne permettent plus de souscrire aux conclusions de Douvillé (1904) en ce qui concerne l'attribution au genre *Caprinula* ; elles permettent par contre de proposer pour ce taxon la création d'un nouveau genre, *Pseudocaprinula*, confirmant ainsi l'opinion de Ch. Jacob (1939) quand il écrit : « il s'agit sans doute d'un type nouveau, que, faute de bons exemplaires, H. Douvillé laisse encore dans les *Caprinules* ».

6. Paléontologie systématique

Ordre HIPURITIDA Newell, 1965
Superfamille HIPURITACEA Gray, 1848
Famille CAPRINULIDAE Yanin, 1990
Genre *Pseudocaprinula* nov. gen.
Espèce type : *Caprina incerta* Leymerie, 1878

Origine du nom. En raison des ressemblances à *Caprinula* qui ont motivé une attribution à ce genre.

Diagnose du genre. Valve gauche caprinoïde, enroulée en spirale hélicoïdale lâche sénestre. Valve droite cylindro-conique de

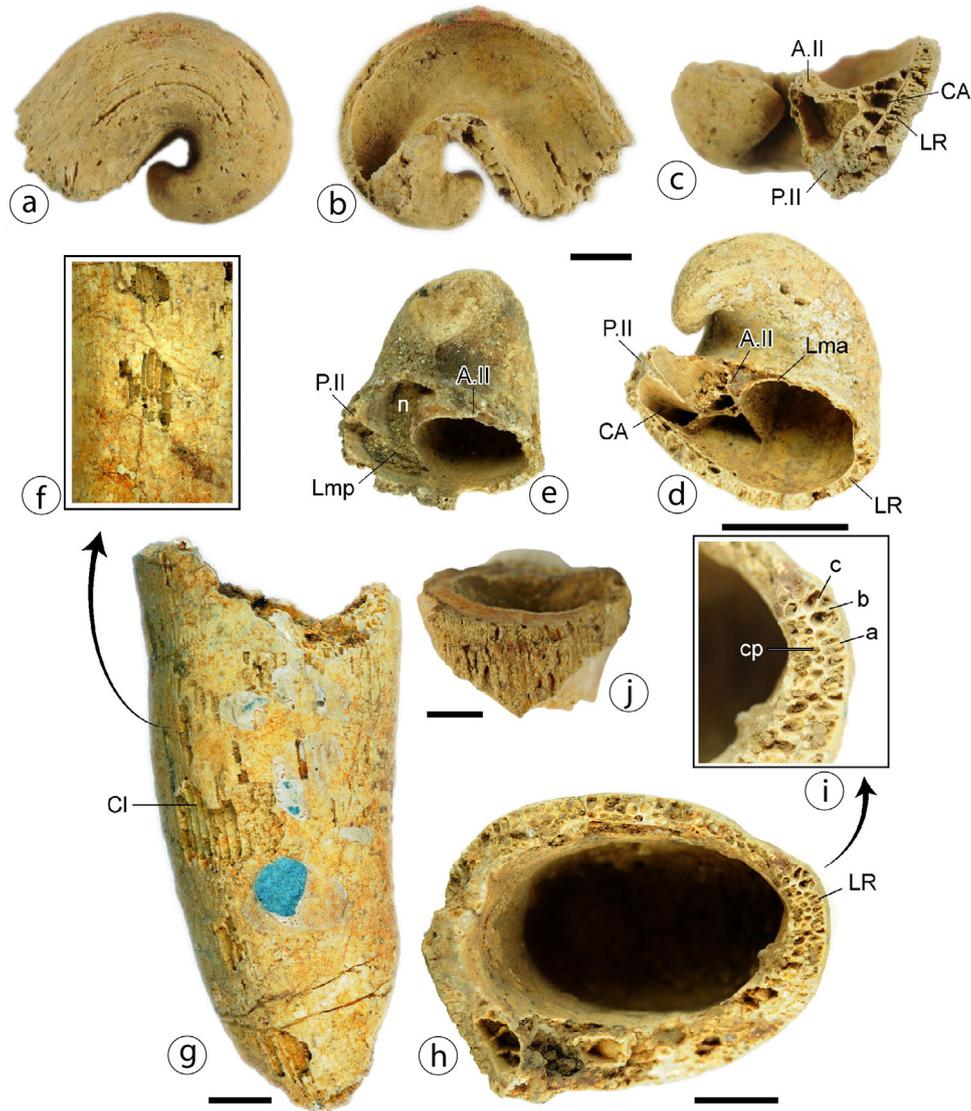


Fig. 6. *Pseudocaprinula incerta* (Leymerie, 1878) – a,b,c: Holotype (MHNT.PAL.2012.0.200); a: valve gauche observée en vue externe (pl. F, fig. 6, Leymerie, 1878) et interne (b); c: montre quelques détails de l'organisation myocardinale (A.II, dent antérieure et P. II dent postérieure) et de la structure du test interne avec les cavités accessoires (CA) de la région postérieure et les lames radiantes (LR) de la zone marginale; d, e: valves gauches (d: UPS-12152 A & e: UPS-12152 B); P. II, dent cardinale postérieure; A. II, dent cardinale antérieure; n, fossette cardinale; Lmp, lame myophore postérieure; Lma, lame myophore antérieure; LR, lame radiante; f, g, h, i: valve droite (UPS-12500-collection Bazerque); f, g: vue extérieure montrant sous le test externe mince et lisse, la présence des canaux (CI) formés par les lames radiantes du test interne; on distingue (f) la présence de cloisons transverses; h, i: coupe transversale naturelle permettant d'observer dans le test interne l'organisation des canaux polygonaux (cp) disposés sur 1 à 3 rangées et prolongés vers l'extérieur (i) par des lames radiantes (LR) simples (a) ou dichotomisées (b–c); j: fragment de valve droite (MHNT.PAL.2012.0.201) sur lequel on devine la présence de canaux très dégradés par la silicification et qui fut attribué par Leymerie (1878, Pl. F, fig. 5) au genre *Hippurites*. Barre d'échelle: 1 cm.

Pseudocaprinula incerta (Leymerie, 1878) – a, b, c: holotype (MHNT.PAL.2012.0.200); a: left valve in external (F, fig. 6, Leymerie, 1878 pl.) and internal view (b); c: shows few details of the myocardial organization (A. II, anterior tooth and P. II posterior tooth) and the structure of the inner shell with accessory cavities on the posterior region (CA) and the radial plates (LR) on the marginal zone; d, e: left valves (d: UPS-12152 A & e: UPS-12152 B); P. II, posterior cardinal tooth; A. II, anterior cardinal tooth; n, cardinal socket. LMP, posterior myophore plate; LMA, anterior myophore plate; LR, radial plate; f, g, h, i: right valve (UPS-12500-Bazerque collection); f, g: external view showing under the external thin and smooth shell, the presence of pallial canals (CI) formed by the radial plates of the inner shell. To observe (f) the presence of transverse wall; h, i: natural cross-section allowing to observe in the inner shell the organization of polygonal canals (cp) arranged in 1 to 3 rows and extended outwards (i) by radial plates (LR) simple (a) or dichotomized (b–c); j: fragment of right valve (MHNT.PAL.2012.0.201) on which it is observed the presence of silicified poorly preserved canals and which was attributed by Leymerie (1878, Pl. F, fig. 5) to the genus *Hippurites*. Scale bar: 1 cm.

section subcirculaire dans sa partie inférieure, de section pratiquement elliptique dans sa partie supérieure. Test externe lisse. Appareil myocardinal voisin de celui des Caprinidés mais s'en différenciant par la taille des dents subégales. Cavité de la valve libre divisée par une paroi transversale issue de la dent antérieure A.II; cavité myophorale postérieure subdivisée (cavités accessoires). Test interne de la valve droite parcouru par des canaux polygonaux irrégulièrement répartis sur un à trois niveaux et se prolongeant en externe par des lames radiantes courtes simples ou plus rarement dichotomisées.

Pseudocaprinula incerta (Leymerie 1878)

Synonymie :

1878–*Caprina incerta* Leymerie–Pl. F., fig. 6

1881–*Caprina incerta* Leymerie–p. 756

1885–*Plagiotychus incerta* (Leymerie)–Péron, p. 257

1904–*Caprinula incerta* (Leymerie)–Douvillé, p. 529–532, fig. 3 & 4

2002–*Caprina incerta* Leymerie–Steuber, website

Type. Une valve gauche, coll. Leymerie, MHNT.PAL.2012.0.200, (fig. 6a,b,c).

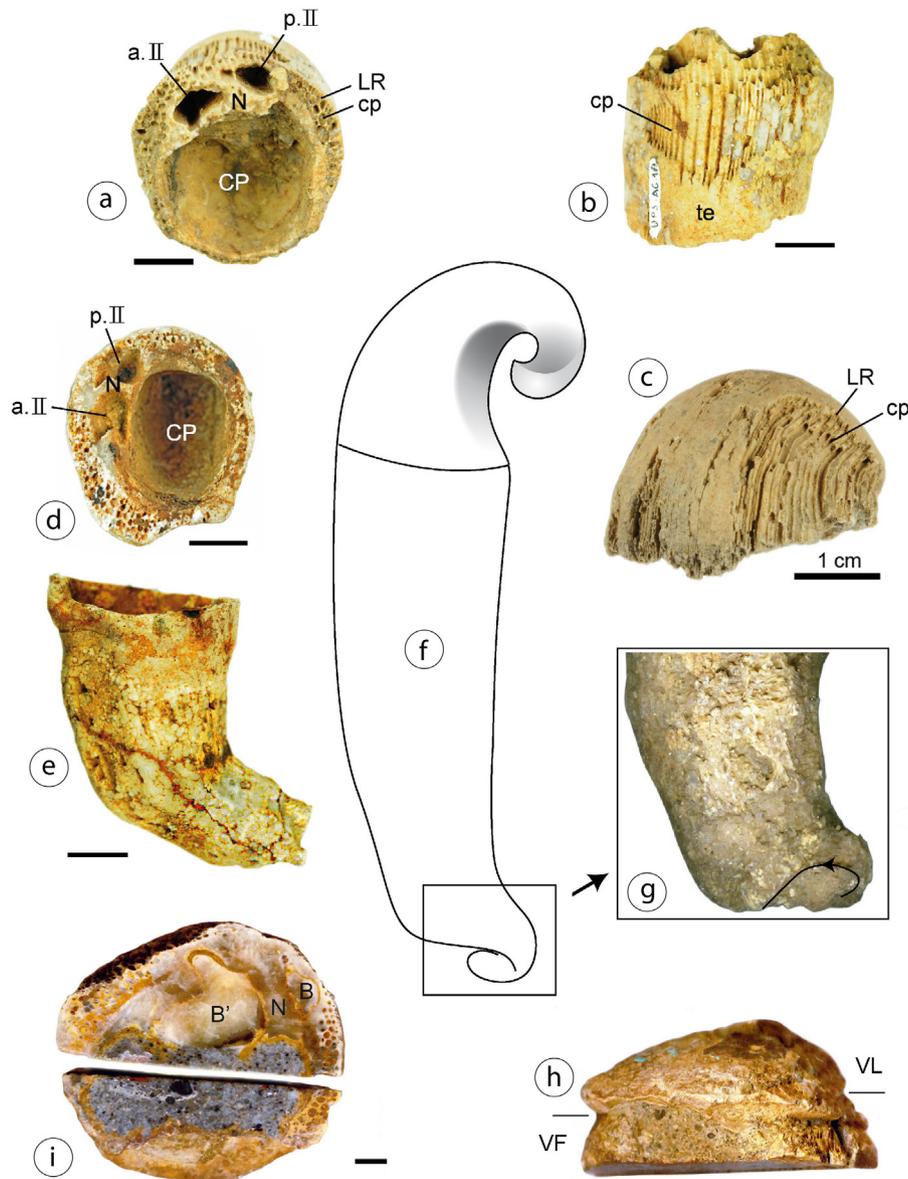


Fig. 7. *Pseudocaprinula incerta* (Leymerie, 1878) – a,b: valve droite (UPS-AC1A) montrant les éléments de la charnière (a. II, p. II et N), les canaux polygonaux (cp) et les lames radiantes (LR) du test interne; CP: cavité générale; c: valve gauche (MHNT.PAL.2012.0.214) montrant la couche basale de canaux polygonaux (cp) surmontés de lames radiantes (LR); d, e: valve droite (UPS-sans n°-collection Ferré); d: vue de dessus montrant les mêmes éléments que sur a, mais plus dégradés; e: vue extérieure d'un individu géniculé; f: essai de reconstitution de *Pseudocaprinula incerta*; g: valve droite sur laquelle on observe un enroulement trochospiral des premiers stades de croissance (MHNT.PAL.2012.0.217.1). *Roussetia guilhoti* Douvillé; 1898 – h: type de l'espèce (Université Claude-Bernard, Lyon 1, EM 15894) montrant la valve gauche capuliforme en connexion avec la partie supérieure de la valve fixée dont le test interne laisse apparaître la présence de canaux palléaux; i: Section de la valve droite du même individu montrant les éléments de la charnière (B = P.II, B' = A.II & N = 3b) et les canaux du test interne (fig. 11 in Douvillé, 1898). Barre d'échelle: 1 cm.

Pseudocaprinula incerta (Leymerie, 1878) – a,b: right valve (UPS-AC1A) showing the elements of the hinge (a. II, p. II and N), polygonal canals (cp) and radial plates of the inner shell. CP: body cavity; c: Left valve (MHNT.PAL.2012.0.214) showing a basal layer of polygonal canals (cp) overlain by radial plates (LR); d,e: Right valve (UPS-without n°- Ferré collection); d: top view showing the elements of the hinge (a. II, p. II- and N) and the polygonal canals (cp) of the inner shell. CP: body cavity; e: external view of geniculate right valve; f: reconstitution attempt of *Pseudocaprinula incerta*; g: right valve showing a trochospiral coiling of the early stages of growth (MHNT.PAL.2012.0.217.1). *Roussetia guilhoti* Douvillé, 1898 – h: type species (University Claude-Bernard, Lyon 1, EM 15894) showing the capuliform left valve in connection with the upper part of the right valve; to observe the presence of pallial canals in the inner shell; i: section of the right valve of the same individual showing the elements of the hinge (B = P.II, B' = A.II & N = 3b) and the pallial canals of the inner shell (fig. 11 in Douvillé, 1898). Scale bar: 1 cm.

Matériel complémentaire étudié: 4 fragments de valve gauche (MHNT.PAL.2012.0.213, 214, 215, 216) et 3 de valve droites, (MHNT.PAL.2012.0.201.1-2-3) coll. Leymerie, Muséum d'Histoire Naturelle de Toulouse; 4 fragments de valve gauche, UPS-12152-a-b-c-d, 1 de valve droite, UPS-12500, Université de Toulouse; 1 fragment de valve droite, UPS.AC 1A, Université de Toulouse; 1 valve droite, sans n°, coll. R. Ferré; 13 fragments de valve droite sans n° (UPS-récoltés en 1908).

Localité type et âge. Le Paillon, flanc nord de l'anticlinal de Saint-Martory, Petites Pyrénées de la Haute-Garonne, Campanien supérieur–Maastrichtien inférieur.

Diagnose. Celle du genre.

Description.

Morphologie externe:

- valve gauche: caprinoïde enroulée en spirale hélicoïdale lâche sénestre; crochet opisthocline; apex triangulaire; section

sub-elliptique ; test externe lisse ; le caractère fragmentaire et dissocié des pièces ne permet qu'une estimation de ses dimensions qui ne devait pas dépasser plus de 4 cm de hauteur (fig. 6a,b,c,d,e)

- valve droite : les caractéristiques reconstituées à partir de plusieurs échantillons montrent une forme tubulaire droite ou légèrement courbe de section sub-elliptique ; le test externe est lisse ; sur le plus grand échantillon incomplet les mensurations sont, 11 cm de hauteur, 5 cm pour le grand axe de l'ellipse et 3,5 cm pour le petit axe (fig. 6g,h). La trace d'un ligament n'est nulle part visible.

Morphologie interne :

- valve gauche (fig. 6c,d,e) : la cavité principale est très nettement elliptique séparée des autres cavités par la cloison issue de la dent antérieure A II (B'). La dent postérieure PII (B) se prolonge par une lame myophorale postérieure (Lmp) à l'extérieur de laquelle la cavité myophorale est subdivisée en cavités accessoires quadrangulaires (6 ou plus) ; la lame myophorale antérieure (Lma) est réduite et se raccorde très rapidement à la muraille interne ; une zone marginale externe occupe toute la périphérie ; l'unique couche de canaux polygonaux qui la parcourt supporte des lames radiantes courtes et simples qui soutiennent le test externe pelliculaire. La trace du ligament n'est pas visible.

- valve droite (fig. 6g,h,i et fig. 7a,b,d) : elle montre une cavité principale profonde, limitée à sa partie, inférieure par un plancher concave ; le test interne est plus épais (9 mm) du côté du bord cardinal que du côté opposé (5 mm) ; les fossettes subgales des dents antérieures et postérieures encadrent une dent centrale (N) plus ou moins géniculée. Pas de trace de ligament visible. Sur toute la périphérie, le test interne est parcouru de canaux polygonaux de petite taille (1 mm en moyenne) répartis sur 1 à 3 niveaux et qui se prolongent vers le test externe par de courtes lames radiantes simples parfois bifides ; canaux et lames radiantes sont présents sur toute la hauteur de la valve ; certains canaux montrent dans leur développement vertical la présence d'un cloisonnement horizontal (fig. 6f). Le test externe est pelliculaire.

Remarque. Douvillé (1904) indique que la valve droite est ornée « de côtes convexes . . . séparés par des sillons . . . » ; pourtant tous les fragments de valves fixées étudiées montrent un test externe lisse. Il est probable, en raison de l'état médiocre des spécimens dont disposait cet auteur, qu'il s'agisse de valves fixées d'un autre taxon qui ont conduit à cette affirmation. Une étude réalisée sur la faune de rudistes de Paillon semble le confirmer (Bilotte, 2012).

7. Conclusion

Malgré un état de conservation médiocre des pièces disponibles il a été possible de préciser les principaux caractères morphologiques interne et externe du taxon *incerta* dont, pour la première fois, ceux de la valve fixée. Malgré des similitudes morphologiques au niveau du test interne, le taxon *incerta* est fondamentalement différent du taxon *Rousselia guilhoti*, en particulier au niveau de l'appareil myocardinal. À l'inverse, les similitudes avec le genre

Caprinula sont importantes tant au niveau de l'appareil myocardinal que du test interne (présence de canaux et de cavités accessoires sur les deux valves), ce qui a motivé son placement dans la famille des Caprinulidae (Skelton, 2013). Enfin, les caractéristiques morphologiques propres au taxon *incerta* ont conduit à la création du nouveau genre *Pseudocaprinula*. Une représentation hypothétique des deux valves en connexion est proposée (fig. 7f).

Déclaration d'intérêts

L'auteur déclare ne pas avoir de conflits d'intérêts en relation avec cet article.

Remerciements

Cette étude a pu être menée à bien grâce à Mme A. Masriera (Musée de Barcelona) et MM. A. Prieur et E. Robert (Université Claude-Bernard de Lyon) qui nous ont communiqué les échantillons de *Rousselia guilhoti* de Catalogne (collection Vidal) et de l'Ariège (type, collection Douvillé) ; les déterminations des macrofaunes et de la nannofaune sont dues respectivement à W. J. Kennedy, G. Lopez-Martinez et S. Gardin ; les remarques et suggestions de J. Philip, de J. M. Pons et de D. Néraudeau ont orienté la forme finale du manuscrit ; Mme C. Cavaré-Hester (GET) a réalisé l'illustration graphique et M. Y. Laurent (Muséum de Toulouse) les prises de vue ; à tous nous adressons nos plus vifs remerciements.

Références

- Bilotte, M., 2012. La faune de rudistes du gisement de Paillon (Petites Pyrénées de la Haute-Garonne, France). *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse* 148, 67–72.
- Bilotte, M., Ferré, R., 2011. Le site paléontologique de Paillon – Petites Pyrénées, France. Données historiques et nouvelles sur son âge et sa position dans la série sédimentaire du Campanien–Maastrichtien. *Revue du Comminges* 127 (1), 217–225.
- Douvillé, H., 1888. Études sur les Caprines. *Bulletin de la Société géologique de France* 3 (16), 699–730.
- Douvillé, H., 1898. Études sur les rudistes VII. Sur un nouveau genre de Rudistes (*Rousselia Guilhoti*). *Bulletin de la Société géologique de France* 3 (26), 140–158.
- Douvillé, H., 1904. Sur quelques rudistes à canaux. *Bulletin de la Société géologique de France* 4 (4), 519–538.
- Jacob, C., 1939. La vie et l'œuvre d'HENRI DOUVILLE–1846–1937. *Bulletin de la Société géologique de France* 5 (9), 323–591.
- Leymerie, A., 1878. Description géologique et paléontologique des Pyrénées de la Haute-Garonne. Atlas. E. Privat éditeur, Toulouse, 110 p.
- Leymerie, A., 1881. Description géologique et paléontologique des Pyrénées de la Haute-Garonne. E. Privat éditeur, Toulouse, 1010 p.
- Newell, N.D., 1965. Classification of the Bivalvia. *American Museum Novitates* 2206, 1–25.
- Péron, A., 1885. Nouveaux documents pour l'histoire de la Craie à Hippurites. *Bulletin de la Société Géologique de France* 3 (13), 239–257.
- Skelton, P.W., 2013. Rudist classification for the revised Bivalvia volumes of the «Treatise on Invertebrate Paleontology». *Caribbean Journal of Earth Science* 45, 9–33.
- Steuber, T., 2002. A palaeontological database of RUDIST BIVALVES. <http://www.paleotax.de/rudists/intro.htm/Taxonomic Database/Publications>
- Yanin, B.T., 1990. Kriterii sistematiki rudistov. In: Menner, V.V. (Ed.), *Sistematika i Filogeniia Bespozvonochikh. Kriteri Vydeleniia Vyschikh Taksanov*, Nauka, Moscou, pp. 57–69.