

LES FISSURELLES EUROPEENNES

PAR

J. CHRISTIAENS

INTRODUCTION

Dans le but, suite à la demande de notre président M. Lambiotte, de décrire les fissurelles de notre continent, nous commençons aujourd'hui une série d'articles sur les fissurelles récentes et plus spécialement sur les genres *Fissurella*, *Diodora* et leurs représentants européens.

Nous consacrons un premier article à la description de la radula et à la systématique de la famille des FISSURELLIDAE. Vu plusieurs faiblesses dans la classification actuelle, nous y apporterons quelques changements, basés sur les caractères qui nous semblent les plus distinctifs, les plus constants et les plus génériques.

Dans un second article, nous examinerons les sous-genres de *Fissurella*. Nous mentionnerons les principales espèces connues et tâcherons de regrouper et de réduire autant que possible le nombre d'espèces, car nous sommes persuadés que, au point de vue morphologie et radula, les fissurelles sont plus proches spécifiquement et plus variables individuellement qu'il n'a été soupçonné et admis jusqu'à présent. Dans ce même article, nous nous attarderons un peu sur *Fissurella nubecula* L., espèce européenne très polymorphe et à vaste répartition.

Un troisième article traitera du genre *Diodora* et terminera provisoirement notre étude des FISSURELLIDAE, famille très hétérogène de l'ordre des ARCHAEOGASTROPODA.

I. SYSTEMATIQUE DE LA FAMILLE DES FISSURELLIDÆ

La Radula des Fissurellidæ

Les FISSURELLIDAE appartiennent par leur radula au groupe des Rhipidoglossa. Parmi toutes les formules de radula proposées, nous choisissons la formule :

$$m + (P + U) + M + (U + P) + m$$

qui pour les FISSURELLIDAE devient :

$$m + (1 + 4) + 1 + (4 + 1) + m$$

et où les lettres M, P, U, m désignent successivement :

- M : dent médiane ou centrale. Cette dent médiane est toujours présente, ce qui dans les Docoglossa n'est pas le cas. Elle a généralement

une cuspide développée, faiblement recourbée, parfois finement, rarement fortement denticulée. Dans la plupart des genres elle a une largeur plus ou moins constante et est plus large que les latérales (*Diodora*, *Emarginula*, etc.). Dans d'autres genres (*Fissurella* ...) elle a une base large et étalée et devient au cou plus étroite que les latérales adjacentes. Cette différence, qui est considéré par presque tous les auteurs comme premier et principal élément distinctif des différentes sous-familles, n'est à nos yeux qu'un caractère générique.

- (P + U) : dents latérales au nombre de 5, dont les 4 dents internes peuvent être unicuspidées (U) et la dent externe pluricuspidée (P). Les 4 dents internes sont assez petites et molles et ne jouent certainement pas un grand rôle dans la mastication de la nourriture, contrairement à la pluricuspidée qui est très grande et plus dure. Nous écrivons donc les 2 nombres U et P séparément et les plaçons entre les mêmes parenthèses, contrairement aux *Docoglossa* où on indique seulement la somme des latérales puisque les unicuspidées y ont à peu près la même importance que la pluricuspidée.

Les latérales unicuspidées (U) ont une largeur assez constante; la cuspide, comme celle de la médiane, est généralement non denticulée, parfois finement, rarement fortement denticulée (chez *Clypidina*).

Dans quelques genres, entre autres *Fissurella*, la latérale unicuspidée extérieure est la plus mince, n'a pas de cuspide et a à sa base un élargissement en forme de poche ventrale (buidelzak) perpendiculaire au plan de la radula, que Thiele 1891 appelle "eine nach der Mitte gewendete Lamelle".

Les latérales pluricuspidées (P), encore appelées dents déterminantes, ont plusieurs cuspides transparentes plus ou moins pointues, peu kératinisées ou chitinisées, contrairement aux *PATELLIDAE* où les cuspides sont opaques. De chaque côté de l'axe il ne se trouve qu'une seule déterminante. Hutton (Trans.N.Z.Inst. (15), 1882, pl.XV, fig.I) donne pourtant pour *Parmophorus unguis* L. (= *Scutus*) deux pluricuspidées. Bien que la phrase "fourth and fifth laterals large with two strong cutting-points" soit de toute façon erronée (la 4ème latérale est une unicuspidée, à moins que Hutton néglige dans la formule la quatrième unicuspidée comme le fait par exemple Turner pour le genre *Hemitoma*), nous n'excluons pas la possibilité d'une 6ème latérale et nous figurons fig.16 le dessin donné par Hutton. Thiele 1891 qui figure quelques autres radula de *Scutus* (voir fig.17), mentionne Hutton mais ne parle pas des deux pluricuspidées.

Le nombre de cuspides de la pluricuspidée peut être 2 (*Diodora*..) 3 (*Monodilepas* ..) ou 4 (*Fissurella* ..). Ziegenhorn 1926 dit à propos de *Diodora* que la pluricuspidée peut être "einhöckerig bis zweihöckerig" mais ceci n'a jamais été confirmé à notre connaissance. Pour les dents quadricuspidées nous avons chez *Fissurella* les deux plus grandes cuspides situées centralement tandis que chez *Hemitoma* elles sont situées du côté intérieur. Remarquons à ce propos que Turner (*Johnsonia* 39, p.338) figure les radula de *Hemitoma emarginata* et *Hemitoma octoradiata*, et qu'il ne donne que deux cuspides pour cette dernière espèce. Pourtant pour cette même espèce Thiele 1931,

McLean 1966 et Righi 1968 trouvent 4 cuspidés, ce qui montre une fois de plus que les rares figures de radula publiées doivent être interprétées avec beaucoup de circonspection.

La pluricuspidée des FISSURELLIDAE est très massive et peut, dans la position normale, recouvrir les dents latérales et partiellement la dent médiane (voir p.ex. *Monodilepas monilifera*, fig.5). Dans le genre *Fissurella*, où la médiane est très étroite à la partie supérieure, les pointes extrêmes des pluricuspidées sont si rapprochées qu'elles peuvent, croyons nous, se toucher lors de la mastication de la nourriture. Ceci nous semble une des raisons pour laquelle la radula de *Fissurella* est devenue asymétrique et que les pluricuspidées se trouvent en quinconce. Le glissement obligatoire d'une rangée de pluricuspidées par rapport à l'autre a provoqué une distorsion dans la radula ce qui fait que les dents latérales unicuspidées ne sont plus alignées mais asymétriques et décalées par rapport à la médiane. Chez *Diodora*, où la dent médiane est très large et où les pluricuspidées ne peuvent se toucher, il n'y avait pas lieu d'avoir ce glissement : les dents latérales restent donc alignées.

Odhner (Morph. und Syst. Fissurelliden, Jen. Zeitschr. Naturw., 67, 1932, p.304) voit les causes de l'asymétrie de la radula dans les déplacements et la torsion qui se sont jadis produits à l'intérieur de la zone du pharynx (Schlundregion). Sans vouloir exclure cette possibilité nous nous demandons pourtant comment la torsion de la radula peut se manifester dans les deux sens quand la torsion du pharynx est seulement en sens unique. Nous constatons en effet que la médiane et la partie droite de la radula (radula observée couchée sur le dos, ou ce qui revient au même : animal vivant retourné) ne sont pas toujours décalées dans le même sens (c.à.d. vers l'arrière par rapport aux latérales gauches), puisque récemment on a trouvé des espèces (*Fissurella fischeri* Salvat 1967 et *F. exquisita* Rv. (Métivier 1970)) où la partie gauche est située en arrière des latérales droites ce qui impliquerait une torsion primaire opposée à celle constatée par Odhner. Odhner devait pourtant avoir connaissance de ce phénomène puisqu'il a déjà été cité par Thiele 1891, p.291, pour *Fissurella nigra*.

La phylogénie nous apprend ensuite que dans la série d'évolution le genre *Fissurella* est plus récent que *Diodora* (= *Fissuridea* sensu Ihering) et que *Fissurella* dérive de ce dernier genre (voir Ihering, Arch. f. Molluskenk., 59, 1927, p.108). Ihering ne donne malheureusement pas de références ni d'explications et se base seulement sur la paléontologie et la troncature du callus de *Diodora* qui, d'après lui, est un élément plus primitif.

Nous croyons cette thèse fondée et nous ajoutons comme élément positif que la dent médiane de *Fissurella* nous semble une dent de *Diodora* atrophiée, qui a gardé la base élargie de *Diodora* et qui, à sa partie supérieure, s'est fortement réduite. Parmi d'autres éléments anatomiques qui indiquent une simplification du genre *Fissurella*, nous mentionnons : les dents marginales qui chez *Fissurella* sont moins nombreuses que chez *Diodora*, la glande anale et souvent le rein gauche qui manquent chez *Fissurella*, la poche subradulaire qui est moins développée etc.

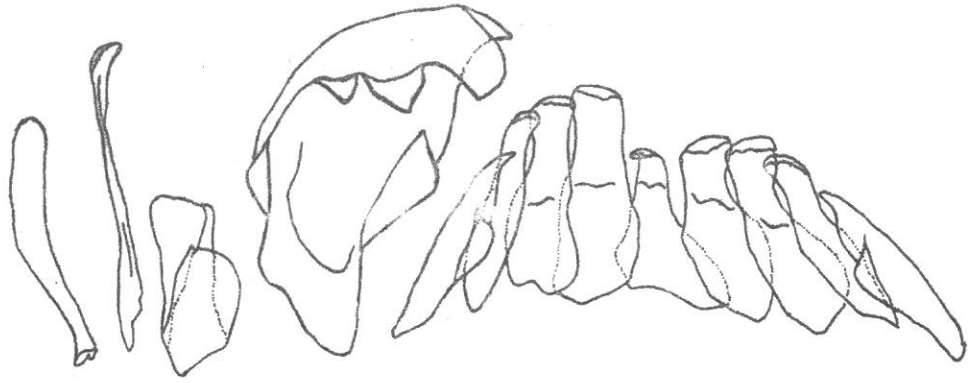
Par contre, comme *Fissurella* a une pluricuspidée à 4 cuspides, élément plus primitif que 2 cuspides, nous devons supposer que *Diodora* a perdu les deux petites cuspides extérieures moins fonctionnelles après différenciation du genre *Fissurella*.

Disons finalement que dans le genre *Fissurella* la pluricuspidée a du côté intérieur un élargissement, ou lamelle, en forme d'une 5ème cuspide. Cet élargissement se trouve à mi-hauteur de la dent pluricuspidée en face de la soi-disant poche ventrale de la latérale unicuspidée externe, ayant à peu près le même contour que cette dernière. Pour montrer clairement l'importance de cet élargissement et les formes des 4 cuspides nous avons figuré la pluricuspidée gauche de *Fissurella barbadensis* Gmel. dans plusieurs positions (fig. 2, c, d, e) et refigurons les figures données par Thiele et Righi pour la même espèce. Les cinq figures sont assez dissemblables ce qui montre que l'emploi de la pluricuspidée comme caractère spécifique n'est pas trop heureux tant que la présentation n'a pas été rendue uniforme

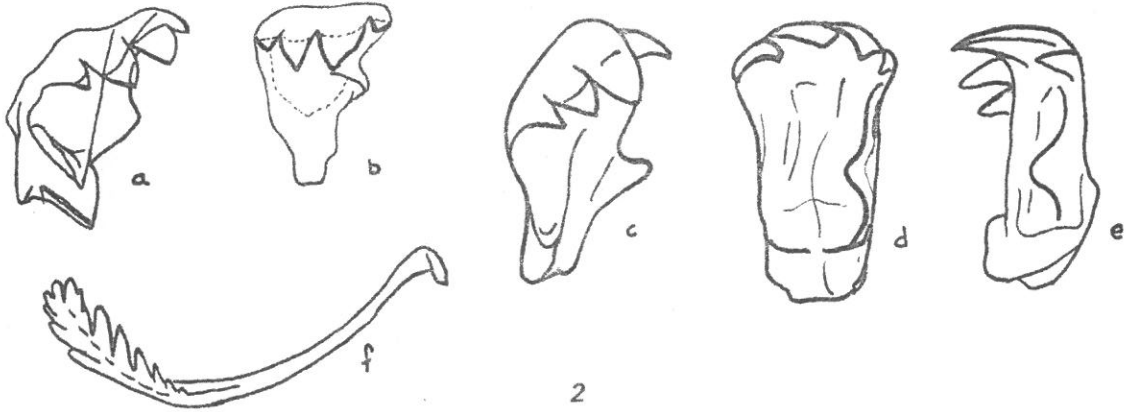
- m: dents marginales. Les dents marginales sont semblables entre elles. Elles sont très fines et serrées, possédant chacune de chaque côté de l'extrémité un certain nombre de denticules, ce qui les fait ressembler aux feuilles des grandes marguerites des prés (fig. 2, f). Le nombre de marginales va à notre connaissance de 11 (*Macroschisma lischkei*, teste Thiele 1931) à 90 (*Diodora graeca*, teste Ziegenhorn 1926). Plusieurs auteurs marquent le signe infini (∞) dès qu'on dépasse le nombre de 20. Le nombre de marginales est en règle générale plus grand dans le genre *Diodora* que dans *Fissurella*. Ziegenhorn prend 40 comme chiffre séparatif entre les deux genres mais ce chiffre a été infirmé par *Diodora variegata* Sow. où $m = 32$.

EXPLICATION DE LA PLANCHE : RADULA

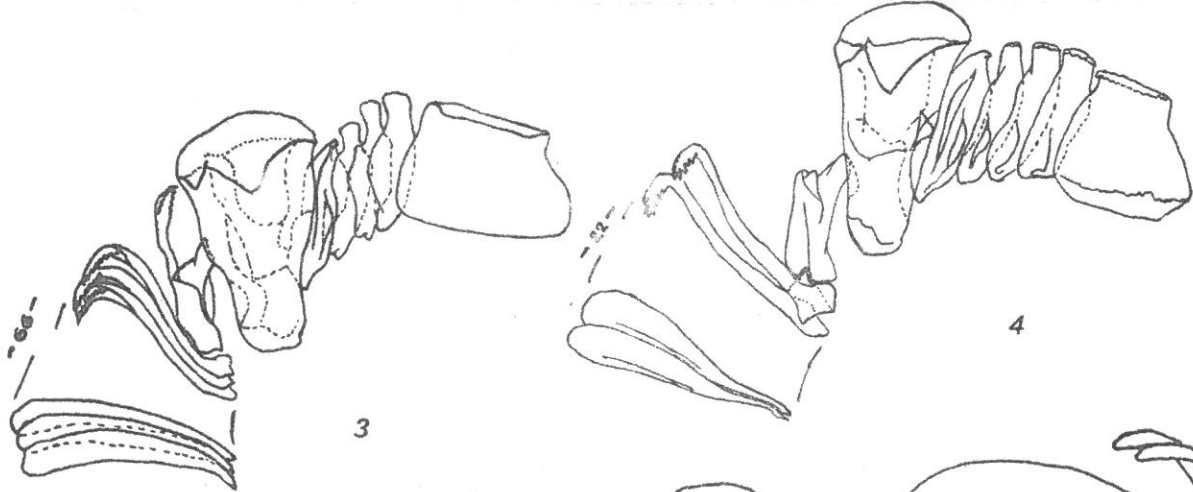
- fig. 1: *Fissurella tixieri* Métivier; d'après Métivier, 1969 (1970)
Campagne Calypso, fasc. IX, 20, fig. 1.A
- fig. 2: *Fissurella barbadensis* L.
2.a: dent pluricuspidée gauche d'après Thiele, 1891, pl. 27, fig. 22 partiellement
2.b: dent pluricuspidée gauche d'après Righi, 1968, fig. 100 partiellement
2.c: dent pluricuspidée gauche, vue de gauche
2.d: dent pluricuspidée gauche, vue de face
2.e: dent pluricuspidée gauche, vue de droite
2.f: dent marginale
- fig. 3: *Diodora listeri* (d'Orb.) 1835; d'après Righi, 1968, Studies Fauna Curaçao, XXV, fig. 95
- fig. 4: *Lucapina philippiana* (Finlay) 1930; d'après Righi, Studies Fauna Curaçao, XXV, fig. 98
- fig. 5: *Monodilepas monilifera* (Hutton) 1873; d'après Dell, 1914, Trans. Roy. Soc. S. Austr., 38, pl. 146, fig. 1
- fig. 6: *Leurolepas roseola* McLean; d'après McLean, 1969, Veliger 12(3), p. 367, fig. 1



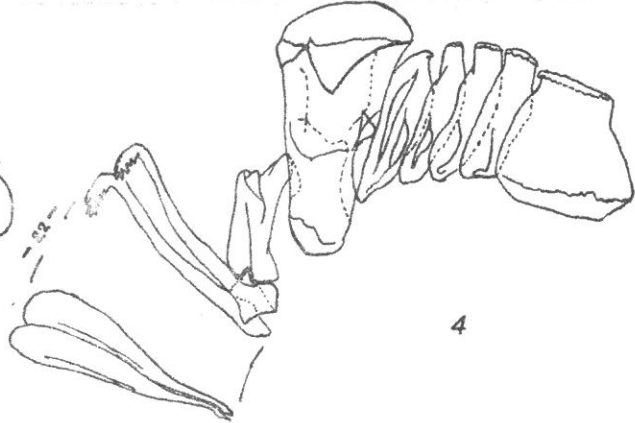
1



2



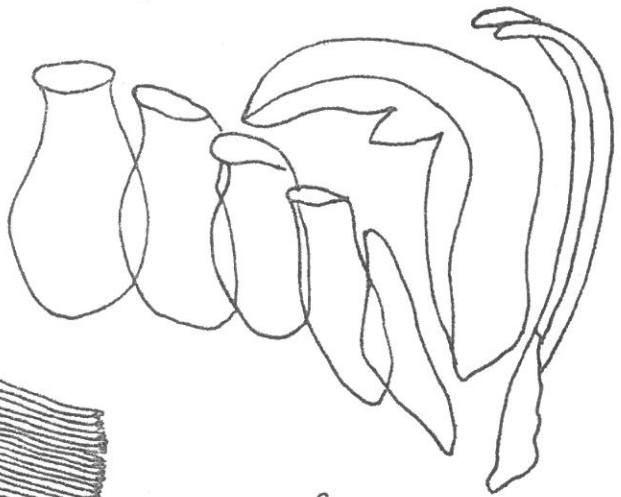
3



4



5



6

Le nombre des dents marginales n'est pas un élément constant dans une même espèce et varie probablement aussi individuellement avec l'âge de l'animal. Ce nombre n'est donc pas un critère spécifique. Nous en parlerons lors de l'analyse de *Fissurella nubecula* L.

Plusieurs figures de radula données par Torr (Trans. Roy. Soc. S. Aust. 38, 1914, pl. 19) et reprises par Cotton 1959 donnent deux rangées de marginales, parallèles à l'axe de la radula et fixées sur une même plaque rhomboïdale. Cette observation demande confirmation puisque Odhner 1932 refigure *Cosmetalepas concatenata* avec une rangée de marginales, que Barnard 1963 trouve les marginales chez *Amblychilepas scutella*, où elles sont peu nombreuses, sur une même ligne droite, et que nous trouvons chez *Fissurella*, comme tous les autres auteurs, une seule rangée de marginales dont les dernières dents cachent et recouvrent (overlappen) les premières dents de la rangée suivante. En examinant d'ailleurs la radula de dos, on voit plus clairement le recouvrement partiel des blocs de fixation.

En position normale les dents marginales se trouvent perpendiculaires au plan de la radula et couvrent partiellement la dent pluricuspidée. Les marginales ne sont pas immobiles comme chez les *Docoglossa* et ont probablement comme fonction de râper et d'amener la nourriture et de la retenir entre les dents pluricuspidées lors de la mastication.

Entre les dents marginales et latérales il se trouve une pièce cartilagineuse que Métivier 1970 nomme avec Robertson (Fam. Phasiannelidae in Western Atl., *Johnsonia* 37, 1958, p. 247) plaque latéro-marginale (plm.). Dans la formule radulaire il intercale "plm" entre m et P. Métivier dit que sa fonction n'est pas connue. Powell (Ann. S. Afr. Mus., 1951 p. 87) décrit et figure la radula de *Scutus (Parmaphorella) melvilli* avec un "incipient or obsolescent 6th lateral plate". Turner (*Johnsonia* 39, p. 335) dit à propos du genre *Hemitoma*: "at the base of the fourth lateral tooth (il s'agit de la pluricuspidée puisque Turner ne compte pas la 4ème latérale qui est ici acuspidée) and between it and the first marginal tooth there is a small squarish plate or tooth which is quite flat except for a central thickened ridge".

Salvat F. 1967 dit que les marginales des *Fissurella* sont fixées par leur base sur un petit bloc rhomboïdal creusé sur l'un de ses côtés.

Cette fameuse pièce cartilagineuse est à cause des marginales difficilement observable et nous nous demandons à quel degré elle se différencie, ou est associée, au bloc de fixation rhomboïdal puisque dans toutes nos observations nous trouvons les marginales attachées à une seule plaque, avec une insertion soit en ligne droite, soit en courbe. Peut-être que cette plaque latéro-marginale serait dans quelques genres la trace d'une ancienne 6ème dent latérale qui, comme nous avons vu plus haut, se rencontre peut-être chez certaines *Scutus* genre probablement le plus ancien des FISSURELLIDAE

Le Genre *Fissurella*

Nous constatons qu'il existe dans la littérature une certaine divergence concernant l'auteur du genre *Fissurella*. Parmi les principaux auteurs qui ont fait de la systématique ou qui ont publié sur le genre *Fissurella*, nous trouvons : Lamarck 1799 qui, page 66, cite

Bruguière ; Thiele 1931, Abott 1958, Cox 1960, Métivier 1970 et Keen 1971 qui citent Bruguière 1789 ; Philippi 1853, Pilsbry 1891, Ziegenhorn 1926, Coan (dans Veliger 9(1) p.132) prennent Bruguière 1791. Wenz 1938, Cotton 1959, Franc 1968 prennent Bruguière 1798. Iredale 1915, Farfante 1943 considèrent Lamarck 1799 comme auteur, tandis que Gray 1847 prend Lamarck 1801.

Dans la section III du tableau, coquilles univalves, sans spires régulières, Bruguière (Encyclopédie méthodique. Hist. Nat. des Vers I, p. XIV) place le genre *Fissurella* devant le genre *Patella* et donne comme diagnose: "*Fissurella* .Coquille ventrue, terminée à son extrémité supérieure par une fente ou un orifice rond". Iredale (Proc. Mal. Soc. XI, 1915, p. 331) trouve que le genre *Fissurella* Brug. est un nomen nudum, parce que "*Fissurella* was introduced with a vague diagnosis and no species cited". Farfante (Johnsonia, 10, 1943, p. 2) va plus loin et ajoute: "this diagnosis is not at all applicable to *Fissurella* alone but would characterize many of the several genera in the family. Later Lamarck characterised this genus by the selection of a single species *Fissurella nimbosa*. As a consequence the genus *Fissurella* will date from Lamarck and not from Bruguière."

EXPLICATION DE LA PLANCHE : RADULA

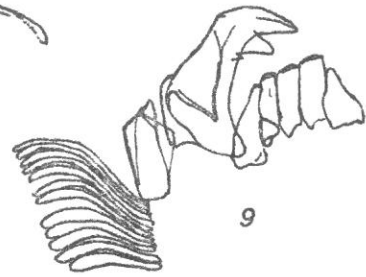
- fig. 7: *Amblychilepas (Sophismalepas) oblonga* (Menke) 1843; d'après Torr, 1914, Trans. Roy. Soc. S, Austr., 38, pl. 19, fig. 9
- fig. 8: *Amblychilepas scutellum* (Gmel.) 1790; d'après Barnard, 1963, Ann. S. Afr. Mus., 48, p. 285, fig. 21B
- fig. 9: *Macroschisma lischkei* Pilsbry; d'après Odhner, 1936, Morph. und Syst. Fiss., pl. 4, fig. 6
- fig. 10: *Fissurellidea hiantula* (Lam.) 1836; d'après Odhner, 1936, Morph. und Syst. Fiss., pl. 4, fig. 3
- fig. 11: *Emarginula elongata* Costa 1829; d'après Thiele, 1891, Gebiss Schnecken, II, pl. 26, fig. 20
- fig. 12: *Hemitoma emarginata* Blainv.; d'après Turner, 1959, Johnsonia 39, pl. 177, fig. 1
- fig. 13: *Clypidina notata* (L.); d'après Thiele, 1931, Handb. Syst. Weichtierk., I, fig. 19
- fig. 14: *Puncturella noachina* (L.); d'après Thiele, 1891, Gebiss der Schnecken, II, pl. 27, fig. 2
- fig. 15: *Tugali barnardi* (Tomlin); d'après Barnard, 1963, Ann. S. Afr. Mus., 48, p. 285, fig. 21.d
- fig. 16: *Scutus unguis* (L.); d'après Hutton, 1883, Trans. N. Z. Inst. (15) pl. XV, fig. I
- fig. 17: *Scutus unguis* (= *Parmophorus granulatus* Rv.); d'après Thiele, 1891, Gebiss Schnecken, II, pl. 26, fig. 23



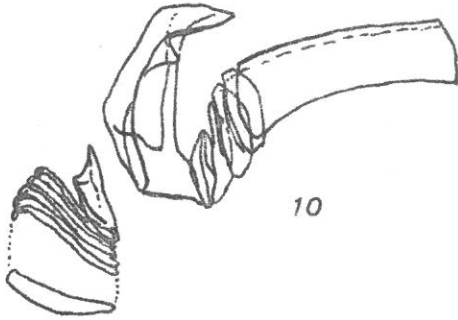
7



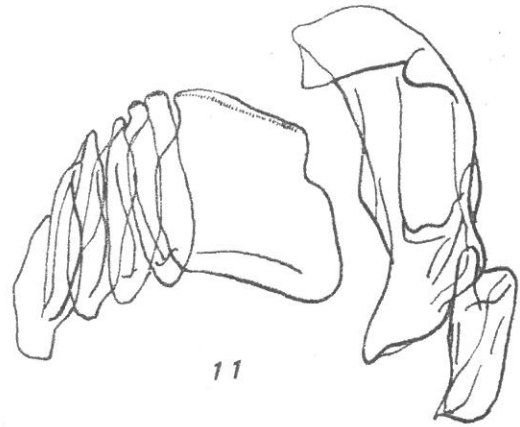
8



9



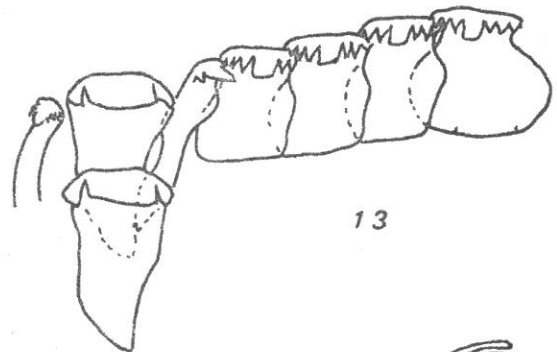
10



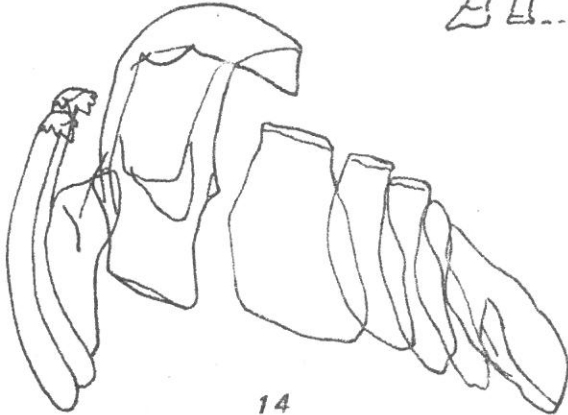
11



12



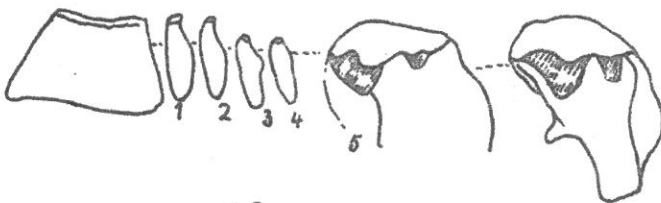
13



14



15



16



17

Les raisonnements tenus par Iredale et Farfante sont faux car la validité d'un genre n'est pas conditionnée par le choix d'un génotype ou par la création subséquente d'autres genres. N'oublions pas que *Fissurella* était chez Linnaeus le genre *Patella* et que la diagnose de Lamarck est aussi brève que celle de Bruguière: " *Fissurella* .Coquille en bouclier, sans spire quelconque, concave en dessous et percée au sommet d'un trou ovale ou oblong. *P. nimbosa* L." (Prodrome d'une nouvelle classification des coquilles. Soc. Hist. Nat. Paris, 1799, p. 78).

En ce qui concerne *F. nimbosa* L., génotype choisi par Lamarck suivant Iredale, Farfante et autres (Knight, Cox, Keen in Moore 1960 parlent d'une désignation subséquente du génotype par Lamarck), nous faisons remarquer que Lamarck n'a jamais désigné des génotypes. Comme tant d'autres auteurs (p.ex. Blainville 1825, A. et H. Adams 1854) il ne donnera dans ses ouvrages que des exemples. Dans le Syst. des An. sans Vert., 1801, p. 69 il donnera ainsi pour *Fissurella* un autre exemple, *F. radiata*, qu'en 1799. Montfort (Conchologie II, 1810, p. 103) est le premier auteur à notre connaissance qui a choisi un génotype pour *Fissurella*, à savoir: *F. radiata* Lam. (= ? *F. picta* Gmel.). Schumacher (Essai nouv. Syst. Vers test., 1817, p. 181) indiquera *F. barbadensis* Gmel.

Nous ne voulons pas continuer cette énumération, où nous constaterions peut-être une prédominance pour *F. nimbosa* L., ni engager une polémique sur la validité et le choix du nom prioritaire. Nous considérons simplement le choix de *F. nimbosa* L. comme définitif, étant donné que Farfante comme premier reviseur a gardé en 1943 *F. nimbosa* comme type du sous-genre *Fissurella* s.s. et a pris *F. picta* comme type de son nouveau sous-genre *Balboaina*.

Dans la littérature on peut trouver, comme nous avons déjà fait remarquer, plusieurs dates différentes pour la publication du tome I de l'Encyclopédie de Bruguière. Sherborn et Woodward (Proc. Zool. Soc. London, 1893, p. 582 et Ann. Mag. Nat. Hist. (7) 17, 1906, p. 579) disent que le tome I a été imprimé en deux fois: une première partie en 1789 (p. 1 à 348) et une seconde partie, pp. 345 à 758, en 1792. Ils ne parlent pas de l'introduction comprenant le tableau, numéroté de I à XVIII. En consultant les livres originaux nous avons constaté que le frontispice du livre au British Museum est différent de celui du Museum de Paris: le premier datant de 1789 a comme titre: "Encyclopédie méthodique. Histoire naturelle des Vers. Tome sixième", le second datant de 1792 a le même titre mais Tome sixième a été remplacé par Tome premier. En face de ce dernier frontispice il est marqué: "Avis important. La première partie de cette histoire naturelle des Vers est en vente et c'est par erreur qu'elle porte au frontispice Tome sixième au lieu de Tome premier. L'Histoire Naturelle des Insectes par M. Olivier forme réellement le tome sixième".

Dans les deux livres on trouve partout en note inframarginale, aussi bien avant qu'après page 345, "Histoire naturelle. Tome VI, Vers". Il nous semble donc peu probable qu'une partie de ce livre soit imprimée en 1792 et nous considérons l'année 1789, date du premier frontispice, comme date de publication du tableau. L'année 1798 (au lieu de 1789) est probablement une inversion typographique faite par Wenz et reprise par Cotton et Franc.

Conclusion: Nous gardons le genre *Fissurella* Bruguière 1789 avec comme génotype: *F. nimbosa* L.

Famille des Fissurellidæ

Ayant accepté *Fissurella* comme le premier nom publié, il est facile de voir la position de ce genre dans la systématique. Il suffit d'ajouter les suffixes *-inae*, *-idae* et *-acea* pour avoir créé une sous-famille, famille et superfamille.

Il est plus difficile de dire ce que cela représente ou quels autres genres appartiennent aux mêmes taxa, puisque la définition de sous-famille et l'établissement de ses caractères distinctifs et intrinsèques restent assez subjectifs et ne correspondent pas à des normes rigoureuses et bien établies.

Avant de discuter la valeur des caractères des sous-familles, nous voulons brièvement donner l'historique de la systématique de la famille (nous n'examinons pas la superfamille) et nous remontons jusque Philippi (Handbuch Conch. und Malacozologie, 1853, p.217) qui considère 4 genres (*Emarginula*, *Scutus*, *Rimula* et *Fissurella*) et qui sépare le genre *Fissurella* en deux sections: une première section où le manteau de l'animal couvre la grande partie de la coquille (*Macroschisma* Swainson 1840, *Pupillia* Gray 1840, *Fissurellidea* d'Orb. 1841) et une seconde section où le manteau n'est pas beaucoup plus grand que la coquille (*Fissurella* s.s.). Ces deux sections représentent nos sous-familles *Fissurellidinae* et *Fissurellinae* actuelles.

Pilsbry in Tryon (Manual of Conch., XII, 1890) suivra partiellement les traces de Philippi et distinguera 3 sous-familles:

- *Emarginulinae* Gray 1834 avec plusieurs genres dont entre autres *Glyphis* Carp. (= *Diodora* Gray),
- *Fissurellinae* Fleming 1822 avec le monogène *Fissurella*,
- *Fissurellidinae* avec les genres *Fissurellidea*, *Pupillaea*, *Lucapina*, *Megatebennus*, *Macroschisma* et *Lucapinella*.

Les caractères des *Fissurellidinae*, nouvelle sous-famille créée par Pilsbry (p.178) sont les suivants:

- 1) animal much too large to be included in the shell
- 2) rhachidian tooth far broader than the laterals, not arrowed above
- 3) shell with the apex removed by a large perforation, which is bounded inside by an entire, not truncated callus rim
- 4) mantle wholly or in part covering the shell and enveloping the foot; its border without papillae.

Le dernier caractère ne s'applique qu'aux 4 premiers genres et il est possible, toujours suivant Pilsbry, que les 2 derniers genres, *Macroschisma* et *Lucapinella*, doivent changer de sous-famille.

Notons que Ihering 1927 considère *Pupillaea* comme sous-genre de *Fissurellidea*, que *Lucapina* Sow. (non Gray) se rapporte ici à *Megathura* et que *Megatebennus* contient le sous-genre *Amblychilepas*, qui actuellement est considéré comme genre.

En 1931 Thiele (Handbuch Weichtierkunde, I, p.32) ne distingue que deux sous-familles, basées exclusivement sur la forme de la radula.

Il élimine la sous-famille *Fissurellidinae* parce que cette sous-famille contient des radula appartenant aux 2 groupes (nous pensons à *Megatebennus* qui a une dent médiane large comme *Emarginulinae* et une dent pluricuspidée à 4 cuspidés comme *Fissurellinae*).

Il inclut ensuite *Macroschisma* dans la sous-famille *Fissurellinae* à cause de la dent médiane qui est plus ou moins de même taille que les dents voisines, qui est plus étroite à l'avant qu'à la base, et à cause de la pluricuspidée qui a 4 cuspidés, caractères choisis par Thiele pour la sous-famille *Fissurellinae*. Dans la sous-famille *Emarginulinae*, Thiele laissera un mélange hétérogène, dont le seul caractère en commun sera la large dent médiane et, partiellement, la dent pluricuspidée bicuspidée qui chez les genres *Clypidina* et *Hemitoma* est tri- et quadricuspidée.

Odhner 1932 (Morphologie und Syst. Fissurelliden), sur base des caractères radulaires, position de l'arrivée de l'oesophage dans l'estomac, la configuration du manteau et la forme antérieure des attaches musculaires, ajoutera *Amblychilepas* à la sous-famille *Fissurellinae* ce qui porte le nombre de genres de *Fissurellinae* à trois:

Fissurella, *Macroschisma* et *Amblychilepas* (voir également Wenz 1938).

Odhner constate ensuite que la sous-famille *Emarginulinae* (sensu Thiele) peut être divisée en deux groupes, représentés par *Emarginula* (mit starkem gedrehtem und ausgezogenem, im Grossen glattwandigem Kropf) et *Diodora* (mit kurzem stark durchblätterttem Kropf) et crée sur cette base-là la nouvelle sous-famille *Diodorinae*. Le même auteur ajoute que les sous-familles *Emarginulinae* et *Diodorinae* ont l'extrémité antérieure de l'attache musculaire en forme de crochet (à l'exception de *Fissurellidea* et *Megatebennus*!), ne discute pas la position des genres restants de *Fissurellidinae* (*Lucapina* et *Lucapinella*) et constate que *Cosmetalepas* constitue une transition entre *Fissurellinae* (médiane étroite) et *Diodorinae* (attaches musculaires en crochet et pluricuspidées bicuspidées).

Nous constatons donc qu'il y a une grande divergence de vue entre les trois principaux auteurs en ce qui concerne le choix des sous-familles: Pilsbry met le poids sur la grandeur de l'animal, Thiele sur la radula et Odhner sur le pharynx, dent médiane et attaches musculaires.

Les définitions données plus tard pour la sous-famille *Fissurellinae* seront toutes plus lapidaires. Nous mentionnons les suivantes:

- Wenz in Schindewolf (Handb. Paläoz., 6, Gastropoda I, p.185 ; 1938): Schlitzloch hinten nicht abgestützt oder konkav. Haftmuschleindruck einfach hufeisenförmig.
- Keen M. (Tropical West America, 1958, p.240); annal perforation at the apex, the callus margin on the inside even in width, muscle scars rounded at ends
- Knight, Cox, Keen et Auct. in Moore (Treatise on Invert. Paleont., 1960, Moll. I, p.230): exhalant perforation at near apex, bordered within by a rounded callus.
- Barnard (Ann. S. Afr. Mus., 1963, p.285): central plate of radula narrow, 5th lateral plate with 4 cusps.
- Franc in Grassé (Traité de Zoologie V, fasc. III, p.238, 1968): dent médiane petite de dimensions comparables à celle des dents voisines.

- Keen et McLean (Seashells tropical West America, 1971, p.318): perforation at summit, apex absorbed in mature shells; color patterns variegated mostly of red or green rays. Rhachidian tooth narrow, similar in size and shape as adjacent laterals.

Keen et McLean, suite à l'étude sur les FISSURELLACEA faite par le dernier auteur en 1966 et années suivantes, rejettent la sous-famille *Diodorinae* et placent le genre *Diodora* dans la sous-famille *Fissurellidinae* Pils. sur base de caractères radulaires. Or nous avons vu que *Fissurellidinae* était fondée sur 4 caractères dont le caractère radulaire, qui nous semble ici le moins important, a été seulement retenu. C'est vraiment, comme Thiele, attacher une importance exagérée à la grandeur de la dent médiane.

Nous ne sommes donc pas pleinement satisfaits de la classification actuelle parce que la plupart des caractères distinctifs choisis pour déterminer les sous-familles sont à notre avis des caractères d'un ou deux rangs taxonomiques inférieurs, c'est-à-dire: des caractères génériques ou spécifiques, ce qui fait qu'un même caractère peut être rencontré dans plusieurs sous-familles.

Nous pouvons ainsi, au fur et à mesure qu'on étudie les radula des fissurelles, famille encore trop mal connue, venir dans une impasse comme celle créée par le genre *Leurolepas* qui par la dent médiane étroite appartient à la sous-famille *Fissurellinae*, où son auteur l'a placé, mais qui par la grandeur de l'animal dépassant la coquille et la forme du foramen devrait également appartenir à la sous-famille *Fissurellidinae* et par la pluricuspidée bicuspidee à la sous-famille *Diodorinae*.

Quels sont dès lors les caractères qui peuvent être considérés au niveau de la sous-famille ? Bien qu'il soit difficile d'être ferme à ce sujet, nous essaierons dans ce qui suit de formuler notre opinion.

Au point de vue caractères morphologiques nous retenons la présence d'un foramen, d'un septum, d'une entaille, rigole ou fissure dans la coquille. Pour les autres caractères morphologiques, nous sommes plus sceptiques, car nous croyons que plusieurs caractères énumérés ne sont que spécifiques ou individuels.

Nous pensons par exemple à l'article de Lucas (Ass. Belge Malac. Conch. Paleont. (2)2, 1969, p. 7-11) où notre ancien président arrive à la conclusion que la différence morphologique la moins aléatoire entre les genres *Fissurella* et *Diodora* est la forme de l'extrémité antérieure de l'attache musculaire, bien que chez *Diodora graeca* L. cette extrémité puisse encore être en forme de crochet ou être à base élargie et parallèle. Nous pensons en plus aux caractères suivants que nous considérons comme spécifiques, voire individuels: la forme de la troncature du foramen (nous avons p.e. vu à l'Université de Dakar des *Diodora menkeana* avec callus tronqué et avec callus oblong et arrondi), la forme de l'ouverture qui dans une même espèce peut varier, comme le fait déjà remarquer Ziegenhorn et Thiem (Syst. Morph. Fiss., Jen. Zeitschr. LXII, 1926, p.3), le bord crénelé de la coquille, sa sculpture, dimensions et couleur.

Le relèvement des bords du péristome n'est pas non plus un caractère générique. Lorsque l'animal est plus grand que la coquille il est naturel que le péristome ne se trouve pas dans un plan droit puisqu'un plan ou une ligne droit n'existent pas dans la nature. Dans ce cas

les bords antérieurs ou postérieurs peuvent très bien être relevés ou ondulés. Notons toutefois que chez *Clypidella*, sous-genre de *Fissurella*, le bord antérieur est également relevé malgré que l'animal soit contenu dans la coquille (la figure des frères Adams 1854, pl.53 fig.3, où l'animal est plus grand que la coquille, ne semble pas correcte teste Fischer 1857 et Pilsbry 1890).

La position du foramen par rapport à l'apex est un caractère générique important: elle indique le stade d'évolution du genre. On sait en effet que le stade d'*Emarginula* est plus primitif que le stade de *Rimula* qui, à son tour, est plus primitif que *Fissurella*. Par extrapolation on peut dire que le stade de *Macroschisma*, où la dent médiane est déjà réduite, est le plus évolué.

Pour les caractères radulaires il n'y a pas lieu d'attacher de l'importance à la formule radulaire puisque le nombre de dents latérales est constant pour toutes les sous-familles des FISSURELLIDAE (réserve faite pour *Scutus* comme il a été dit plus haut). Chez les PATELLIDAE, *Docoglossa*, la formule radulaire indique les sous-familles.

Le nombre de dents marginales est un élément spécifique et individuel.

Le nombre de cuspides de la pluricuspidée, - vu l'importance de la pluricuspidée - et la taille de la dent médiane, - vu la valeur historique au point de vue évolution de la médiane - seront traités au niveau générique, contrairement à la famille PATELLIDAE, où dans notre révision du genre *Patella* (révision déposée au Bull. du Mus. Nat. Hist. Nat., Paris) nous avons considéré le nombre de cuspides de la dent pluricuspidée au niveau sous-genre et la taille de la médiane au niveau section.

En ce qui concerne les caractères malacologiques, nous considérons tous les éléments actuellement connus au niveau générique ou spécifique, à l'exception du premier caractère "animal pas contenu dans la coquille" énoncé par Pilsbry pour sa sous-famille *Fissurellidinae*, que nous gardons au niveau sous-famille car la grandeur de l'animal par rapport à la grandeur de la coquille n'est pas seulement une question d'échelle; elle implique entre autres une toute autre structure du manteau et de la sole pédieuse (voir Odhner 1932).

Revenons maintenant aux genres européens *Fissurella* et *Diodora* qui, comme nous venons de voir, ont seulement des caractères distinctifs de l'ordre générique et qui, par conséquent, appartiennent à une seule sous-famille: les *Fissurellinae*.

Le genre *Diodora* a déjà appartenu à toutes les autres sous-familles puisque Odhner le sort en 1936, à juste titre, de la sous-famille des *Emarginulinae* - où Pilsbry l'a placé, en créant une nouvelle sous-famille: les *Diodorinae* (une des lacunes de ce travail remarquable est que Odhner n'a pas assez cherché les points communs entre *Fissurella* et *Diodora* !). Keen et McLean 1971 placent *Diodora* dans la troisième sous-famille, les *Fissurellidinae*, en déformant ainsi complètement le sens original de cette sous-famille

En ce qui concerne les autres genres, nous arrivons, en tenant compte de l'argumentation et raisonnement développés plus haut, à la classification provisoire suivante, qui est basée sur les figures de radula connues, parfois imprécises ou douteuses, et sur les données malacologiques actuelles, nécessairement très incomplètes ou parfois trop savantes pour nous, et qui à la lumière des travaux et recherches futurs ou inconnus, pourra toujours être complétée ou modifiée.

Trois remarques s'imposent au sujet du tableau synoptique:

1) les sous-genres de *Fissurella* et *Diodora* seront traités dans les prochains articles.

2) il est nécessaire de revoir plus en détail les *Lucapina* et *Lucapinella*. Trop souvent on s'est basé sur l'extrémité de l'attache musculaire pour décider si certaines espèces appartiennent à *Lucapina* ou *Diodora*. *Lucapina aegis* nous semble ainsi, par la forme de la coquille, une *Diodora*. De *Lucapinella*, nous ne connaissons pas d'espèces dont la radula a été figurée (*Lucapina oblonga* figuré par Torr est une *Amblychilepas*). Thiele 1891 dit que la radula est semblable à celle de *Lucapina*.

3) les genres et sous-genres de la sous-famille des *Emarginulinae* étant très hétérogènes et trop peu connus par nous, ils sont donnés à titre documentaire.

Systematique des Fissurellidæ récents

1) Sous-famille *Fissurellinae* Fleming 1822

Foramen coïncidant avec l'apex qui est généralement subcentral.
Animal contenu dans la coquille

1.1 *Fissurella* Bruguière 1789

Extrémité supérieure de la dent médiane ayant une largeur comparable à celle des premières dents latérales. Dent pluricuspidée à quatre cuspides. Callus intérieur du foramen généralement oblong, oval, non tronqué à l'arrière. Extrémité antérieure des attaches musculaires généralement arrondie et élargie.

1.2 *Diodora* Gray 1821

Dent médiane beaucoup plus large que les premières dents latérales. Dent pluricuspidée à deux cuspides. Callus intérieur du foramen généralement tronqué à angle droit, souvent accompagné d'une petite cavité. Extrémité antérieure des attaches musculaires généralement en forme de crochet.

2) Sous-famille *Fissurellidinae* Pilsbry 1890

Animal plus grand que la coquille. Coquille généralement de forme arrondie avec grand foramen. Péristome de la coquille pas nécessairement dans un plan.

- 2.1 Lucapina (Gray MS) Sowerby 1835
Dent médiane large. Dent pluricuspidée à deux cuspides. Manteau enveloppe partiellement la coquille.
Sous-genres: Lucapina s.s., Megatebennus Pilsbry 1890, Megathura Pilsbry 1890, Stromboli Berry 1954. Les deux premiers sous-genres ont les extrémités antérieures des attaches musculaires arrondies.
- 2.2 Monodilepas Finlay 1927
Dent médiane large. Dent pluricuspidée à trois cuspides.
Sous-genres: Monodilepas s.s., Cosmetalepas Iredale 1924
- 2.3 Lucapinella Pilsbry 1890
Dent médiane ayant une largeur égale à la hauteur. Dent pluricuspidée à deux cuspides. Manteau n'enveloppe pas l'animal ou la coquille.
- 2.4 Leurolepas McLean 1970
Dent médiane étroite. Dent pluricuspidée à deux cuspides.
- 2.5 Amblychilepas Pilsbry 1890
Dent médiane étroite. Dent pluricuspidée à quatre cuspides. Coquille en forme de selle, péristome relevé aux extrémités.
Sous-genres: Amblychilepas s.s., Sophismalepas Iredale 1924
- 2.6 Macroschisma (Gray MS) Sowerby 1839 (= Macrochisma Swainson 1840)
Dent médiane étroite. Dent pluricuspidée à deux cuspides. Coquille longue et étroite; foramen grand et long, situé près du bord postérieur.
Sous-genres: Macroschisma s.s., Foralepas Iredale 1940, Dolichochoisma Iredale 1940
- 2.7 Fissurellidea d'Orbigny 1841
Dent médiane très large. Dent pluricuspidée à deux cuspides. Animal très grand par rapport à la coquille.
Sous-genres: Fissurellidea s.s., Pupillaea Sowerby 1835
- 3) Sous-famille Emarginulinae Gray 1834
Coquille ayant une fissure, une entaille ou une rigole au bord antérieur du test. Animal contenu dans la coquille. Coquille pouvant avoir un foramen antérieur à l'apex ou un septum.
- 3.1 Emarginula Lamarck 1801
Fissure antérieure pouvant avoir plusieurs formes. Dent médiane moyennement à très large. Dent pluricuspidée à deux cuspides. Position de l'apex variable.
Sous-genres: Emarginula s.s., Semperia Crosse 1867, Subzeidora Iredale 1924, Notomella Cotton 1957
- 3.2 Hemitoma Swainson 1840
Dent médiane moyennement large. Dent pluricuspidée à quatre cuspides avec les deux plus petites cuspides du côté extérieur. Rigole antérieur.
Sous-genres: Hemitoma s.s., Montfortia Recluz 1843, Montfortista Iredale 1929

3.3 Clypidina Gray 1847

Dents médiane et latérales larges et denticulées. Extrémité antérieure des attaches musculaires en crochet bien indiqué. Fissure antérieure très courte.

Sous-genres: Clypidina s.s., Montfortula Iredale 1915

3.4 Puncturella Lowe 1827

Dent médiane moyennement large. Dent pluricuspidée à deux cuspidés. Petite ouverture située devant l'apex qui est recourbé. Coquille avec septum.

Sous-genres: Puncturella s.s., Cranopsis A.Adams 1860, Fissurisepta Seguenza 1863, Rixa Iredale 1924, Vacerra Iredale 1924

3.5 Rimula DeFrance 1827

Rigole allant de l'apex jusqu'au foramen oblong qui est situé antérieurement à l'apex.

3.6 Zeidora A.Adams 1860

Entaille antérieure. Rigole allant jusqu'à l'apex situé postérieurement. Large septum.

Sous-genres: Zeidora s.s., Nesta A.Adams 1870

3.7 Tugali Gray 1843

Coquille ovulaire; apex situé postérieurement, recourbé et entier. Rigole antérieure. Dent médiane assez large. Dent pluricuspidée à deux cuspidés.

Sous-genres: Tugali s.s., Tugalina Habe 1953, Parmophoridaea Wenz 1938, Scelidotoma McLean 1966

3.8 Emarginella Pilsbry 1891

Apex subcentral, fissure profonde. Ressemble à Puncturella. Pilsbry dit que le manteau enveloppe partiellement la coquille.

4) Sous-famille Scutinae n.subfam.

Animal plus grand que la coquille. Sans foramen.

4.1 Scutus Montfort 1810

Grande coquille sans sculpture radiale, scutiforme, sans entaille. Dent médiane large. Dent pluricuspidée à deux cuspidés.

Sous-genres: Scutus s.s., Nannoscutum Iredale 1937

N.B.: Proscutum Fischer 1885, fossile, appartient suivant Mc. Clintock 1963 aux Patellinae.