



Available online at www.sciencedirect.com

SCIENCE @ DIRECT®

C. R. Palevol 4 (2005) 177–189



<http://france.elsevier.com/direct/PALEVO/>

Systematic Palaeontology (Invertebrate Palaeontology)

Nucellopsis (Gastropoda, Muricidae), a new genus from the paralic domain of the European Palaeogene

Didier Merle

Unité de paléontologie, UMR 5143 du CNRS, département « Histoire de la Terre », Muséum national d'histoire naturelle,
8, rue Buffon, 75005 Paris, France

Received 7 September 2004; accepted 9 November 2004

Available online 23 December 2004

Written on invitation of the Editorial Board

Abstract

A muricid fossil genus, *Nucellopsis* nov. gen. (Thanetian to Bartonian, France, England and Hungary) is described. It includes three species [*N. plicatilis* (Deshayes, 1835) nov. comb., *N. ponsi* nov. sp. (Thanetian, Paris basin) and *N. dudariensis* (Strausz, 1966) nov. comb.] found in association with molluscs of the paralic domain. The phylogenetic analysis indicates that *Nucellopsis* is a very primitive group and does not share close relationships with Recent genera living in shallow marine waters and in the paralic domain, as *Nucella* Röding, 1798 or *Trophon* Montfort, 1810. Thus, the muricids colonized the paralic domain very early in their evolutionary history and probably several times. **To cite this article:** D. Merle, C. R. Palevol 4 (2005).

© 2004 Académie des sciences. Published by Elsevier SAS. All rights reserved.

Résumé

***Nucellopsis* (Gastropodes, Muricidae), un genre nouveau du domaine paralique du Paléogène européen.** Un genre fossile de Muricidae, *Nucellopsis* nov. gen. (Thanétien à Bartonien, France, Angleterre et Hongrie), est décrit. Il comprend trois espèces [*N. plicatilis* (Deshayes, 1835), *N. ponsi* nov. sp. (Thanétien, Bassin de Paris) et *N. dudariensis* (Strausz, 1966) nov. comb.] associées à d'autres mollusques du domaine paralique. L'analyse phylogénétique montre que *Nucellopsis* correspond à un groupe de Muricidae primitif, n'ayant pas de parenté proche avec des genres plus récents, comme *Nucella* Röding, 1798 ou *Trophon* Montfort, 1810, vivant sur le littoral et dans le domaine paralique. La colonisation de ce domaine s'est donc effectuée très tôt et s'est répétée plusieurs fois dans l'histoire évolutive des Muricidae.

© 2004 Académie des sciences. Published by Elsevier SAS. All rights reserved.

Keywords: *Nucellopsis* nov. gen.; Muricidae; Paralic; Palaeoecology; Systematics; Phylogeny; Palaeogene

Mots clés : *Nucellopsis* nov. gen. ; Muricidae ; Paralique ; Paléoécologie ; Systématique ; Phylogénie ; Paléogène

E-mail address: dimerle@aol.com (D. Merle).

1631-0683/\$ - see front matter © 2004 Académie des sciences. Published by Elsevier SAS. All rights reserved.
doi:10.1016/j.crpv.2004.11.005

Version française abrégée

1. Introduction

Une des caractéristiques majeures de la radiation cénozoïque des Muricidae est la colonisation de milieux marins variés de l'étage bathyal à la zone intertidale, dont des environnements peu profonds du domaine paralytique. Pour ces carnivores vivant ordinairement en milieu marin franc, la forte productivité en bivalves observée dans ce domaine [7] représente un accès à un large stock de proies, mais sa colonisation implique l'acquisition d'une tolérance aux variations de salinité. La faune actuelle offre de bons exemples (par exemple : *Ocenebra erinaceus* et *Trunculariopsis trunculus* en Europe [7]) montrant que les Muricidae peuvent vivre dans de telles conditions, mais aucune recherche paléontologique n'a été faite pour reconstruire l'histoire évolutive des Muricidae colonisant le domaine paralytique.

Le nouveau genre *Nucellopsis* est décrit. Les espèces incluses dans ce genre sont connues du Paléocène supérieur à l'Éocène moyen en Europe occidentale. Les données paléocéologiques montrent qu'elles ont toutes vécu dans le domaine paralytique sensu Guelorget [7]. Bien qu'elles présentent des similitudes (par exemple : une coquille de forme buccinoïde) avec le genre *Nucella*, elles ont été attribuées par erreur à d'autres genres, comme *Trophon* [10], *Muricopsis* [2,17] et même à des Buccinidae [20,22]. La distinction taxonomique de *Nucellopsis* repose sur des homologues précises de la sculpture et sur une analyse cladistique pour la discussion de ses relations de parenté avec d'autres Muricidae.

2. Systématique

Family Muricidae Rafinesque, 1815

Genus *Nucellopsis* nov. gen.

Espèce type : *Murex plicatilis* Deshayes, 1835 [3], Yprésien, London Clay et bassin de Paris.

Étymologie : contraction de *Nucella* avec le suffixe *opsis*. Genre féminin.

Espèces incluses dans le genre : *N. plicatilis* (Deshayes) nov. comb., *N. ponsi* nov. sp. et *N. dudariensis* (Strausz, 1966) nov. comb.

Diagnose : protoconque multispirale. Téléconque buccinoïde à biconique, de 6 ou 7 tours et de 25 mm de hauteur. Cordons primaires peu marqués : P1 à P6 sur la partie convexe du tour, ADP et MP peu développés sur le canal siphonal. Cordons antérieurs P4 à P6 appa-

raissant vers le 3ème tour. Cordons secondaires et cordons primaires de la partie convexe du tour à relief égal chez l'adulte. Sculpture axiale peu développée, à varices légèrement lamelleuses du premier aux derniers tours. Epine de cordon absente. Dents internes du labre : D1 à D5 ou D1 à D6. ID absente. Canal siphonal ouvert. Microstructure à trois couches aragonitiques.

Comparaisons : *Nucellopsis* diffère de *Muricopsis* par l'apparition tardive (après le troisième tour) des cordons primaires P4, P5, P6, ADP et MP, par l'absence d'atrophie de P6 et de la dent interne du labre D2. *Nucellopsis* ressemble plus à *Nucella* ou *Trophon* par sa coquille à forme buccinoïde, ses tours arrondis, sa sculpture axiale peu développée et par ses cordons secondaires, au relief identique à celui des cordons primaires chez l'adulte. Tous les *Nucellopsis* diffèrent de ces genres par l'absence de calcite, l'apparition tardive des cordons primaires et par une protoconque multispirale. *N. plicatilis* et *N. ponsi* possèdent un sulcus anal analogue à celui du genre éocène *Jsowerbya* Merle [14], qui se distingue par une téléconque biconique, des cordons primaires plus précoces et des cordons secondaires plus nombreux et moins développés.

Nucellopsis plicatilis (Deshayes, 1835) nov. comb. (Figs. 1A–C, 2E–G)

Extension stratigraphique : Yprésien. *London clay* B (biozone NP11), sables de Cuise, sables de Pierrefonds et sables de Mons-en-Pévèle [18] (biozone NP12).

Remarques morphologiques : À Cuise, la population de *N. plicatilis* est polymorphe. Un morphe porte des cordons secondaires modérément fins et un autre morphe porte des cordons secondaires et tertiaires très fins, de même relief que les cordons primaires. La variété *chapuisi* décrite par Deshayes [4] correspond à ce second morphe. Des formes de transition entre ces deux morphes existent. Chez cette espèce, le sulcus anal est large, mais peu profond. Une rampe suturale délimite un espace entre la suture et IP. La columelle est invariablement lisse.

Paléoenvironnement : *N. plicatilis* est rare ou absent dans les sables marins des niveaux d'Aizy et de Pierrefonds. Elle n'abonde que dans la partie moyenne des Sables de Cuise où l'apport d'eaux douces est clairement attesté. L'environnement de dépôt correspond probablement à celui d'un estuaire [6], et Guelorget [7] place les sables cuisiens dans les zones III et IV du domaine paralytique.

Nucellopsis ponsi nov. sp. (Figs. 1D–F, 2A–D)

Muricopsis cf. plicatilis Deshayes, 1835 – Wyns et al., 1981: 52 [25].

Étymologie : dédié à Jacques Pons.

Localité type : Bachivillers (Oise).

Stratum typicum : sables de Bracheux, Thanétien supérieur (Biozone NP9).

Matériel : holotype, Bachivillers MNHN-ST R64953. Un paratype, Bachivillers MNHN-ST R64954 (coll. Pons), un paratype, Bachivillers MNHN-ST R64960 (coll. Pacaud) ; un paratype, Mortemer MNHN-ST R64958 (coll. Braillon) ; deux paratypes, Abbecourt MNHN-ST R64961 (coll. Pacaud) ; 1 paratype, Jonchery-sur-Vesle MNHN-R64962 (coll. Staadt), 1 paratype MNHN-ST A24205 (coll. Ledon). Autre matériel : Bachivillers, 8 spm.

Diagnose : téléoconque buccinoïde à tours convexes, de 15 mm de hauteur et de 9 mm de diamètre. Dernier tour occupant 81,4% de la hauteur totale de la coquille. Angle apical de 62,5°. Sculpture spirale à cordons primaires épais, absents sur les trois premiers tours. Dernier tour comportant les cordons P1 à P6 sur la partie convexe du tour et ADP sur le canal siphonal. Cordons secondaires s1, s2 et s3, plus étroits que les cordons primaires. Sculpture axiale : 10 à 11 côtes sur le troisième tour, 10 à 16 côtes sur le quatrième, 9 à 15 côtes sur le cinquième et 13 à 14 côtes sur le sixième. Labre épais. Denticules internes : D1 à D5, D1 plus saillant que les autres denticules et D6 absent. Sulcus anal profond. Occasionnellement un faible tubercule situé sur la partie centrale du bord columellaire.

Mesures de l'holotype : $H = 11$ mm, $D = 8$ mm.

Comparaisons : *N. ponsi* diffère de *N. plicatilis* et de *N. dudariensis* par l'absence des cordons MP, ABP, s4, s5, s6 et ads. La partie centrale du bord columellaire porte parfois un tubercule, alors qu'elle est lisse chez *N. plicatilis*. L'ouverture de *N. dudariensis* se distingue de celle de *N. ponsi* par un sulcus anal peu profond, tandis que celle de *N. plicatilis* se distingue par son sulcus à peine exprimé.

Paléoenvironnement : les spécimens de *N. ponsi* se rencontrent essentiellement à Bachivillers. Dans cette localité, l'assemblage faunique est dominé par *Haustrator bellovacinus*, *Cardium bazini*, *Tellina pseudorostalis* et *Callucina scalaris*, qui indiquent un environnement marin [25]. Cependant, il contient aussi des spécimens érodés de *Batillaria goniophora*, *Granulolabium consobrinum*, *G. tuba*, *Tympanotonos funatus* et *Melanopsis sodalis*, organismes normalement liés

aux environnements paraliques [25]. Les spécimens de *N. ponsi* sont érodés comme les espèces citées ci-dessus (observation personnelle), ce qui témoigne d'un transport post-mortem. Ces observations sur les *N. ponsi* de Bachivillers suggèrent qu'ils n'ont probablement pas vécu dans le domaine marin franc, mais qu'ils proviendraient plutôt du domaine paralique, comme c'est le cas pour *N. plicatilis*.

Nucellopsis dudariensis (Strausz, 1966) nov. comb. (Figs. 1G–I, 2H)

Extension stratigraphique : Lutétien supérieur de Hongrie [20] à Bartonien (Auversien) du bassin de Paris (biozone NP16).

Remarques : les spécimens de l'Auversien du bassin de Paris et l'holotype de *Cantharus (Pollia) dudariensis* du Lutétien hongrois partagent de nombreux caractères communs (angle apical de 64°, tours subanguleux, côtes épaisses, absence d'ABP, sulcus anal peu développé, 5 denticules internes (D1 à D5), tubercule columellaire et columelle anguleuse) ; ceci incite à les rapporter à la même espèce. *N. dudariensis* diffère de *N. plicatilis* par l'apparition très précoce des cordons primaires P1 et P2 (sur le deuxième tour), des tours plus anguleux et l'absence de D6. Les deux espèces ont une protoconque multispirale. *N. dudariensis* a été attribuée par erreur à *Jsowerbya depauperata* (Deshayes, 1865) [2], en dépit de nombreuses différences de la téléoconque [11].

Paléoenvironnement : dans le bassin de Paris, *N. dudariensis* a été essentiellement trouvé dans les sables du Guépelle. Comparé à celui des sables d'Auvers, sous-jacents, l'assemblage malacologique des sables du Guépelle se caractérise par une réduction importante de la diversité et par un accroissement du nombre de *Bayania lactea* ([19] et observation personnelle). Ces modifications de la structure du peuplement marquent l'apparition des conditions d'environnement du domaine paralique et correspondent au début de la régression bartonienne dans le bassin de Paris [19].

3. Analyse phylogénétique

La matrice (Annexe 1) contient 21 taxons et 36 caractères (Annexe 2). *Paziella cretacea* (Campanien–Maastrichtien, Texas), *P. dyscrita* (Éocène inférieur, France) et *Typhis tubifer* (Éocène inférieur et moyen, France) représentent des formes très primitives, utilisées comme extra-groupes. Le groupe interne com-

prend toutes les espèces de *Nucellopsis* et des taxons représentatifs d'Ocenebrinae, (*Jsowerbya*, *Nucella*, *Ocenebra*, *Ocinebrina* et *Urosalpinx*), de Trophoninae (*Trophon*), d'Ergalataxinae (*Ergalatax* et *Orania*), de Rapaninae (*Drupa*, *Drupina* et *Stramonita*), de Muricopsinae (*Muricopsis*) et de Muricinae (*Trunculariopsis*). Chaque genre est représenté par son espèce type à l'exception d'*Ergalatax* (voir matrice en Annexe 1). La matrice a été traitée par le programme Hennig86 [5] avec les options i.e., caractères non ordonnés. La liste des caractères est donnée dans l'Annexe 2.

Hennig86 a généré 12 arbres équi-parcimonieux (l. 98, ic 0,55, ir 0,77) et un arbre de consensus strict (l. 99, ic 0,54, ir 0,76), avec l'option nelsen (Fig. 3). La monophylie du groupe interne (clade A) repose sur trois apomorphies non ambiguës (7 (1), 20 (1), 21 (1)) (voir Annexe 3). Le clade le plus basal (clade B) est celui de *Nucellopsis* (Paléocène/Éocène moyen) et repose sur trois apomorphies homoplastiques (1(1), 2 (2), 32 (2)). En position plus apicale vient le clade E de *Jsowerbya* (Éocène moyen à supérieur). Ce dernier a comme groupe frère un clade (clade F) incluant les taxons actuels. Ainsi, l'ordre d'apparition des taxons du cladogramme est congruent avec celui du registre stratigraphique. Le clade contenant les taxons actuels est divisé en trois sous-clades principaux (G, K et L). La topologie obtenue est assez congruente avec des travaux d'anatomistes ou de molécularistes [8,9,15,16,21], à l'exception des Muricopsinae qui ont une position plus basale dans les résultats de Oliverio et al. [15]. Finalement, deux aspects de notre compréhension de la phylogénie des Muricidae peuvent être soulignés dans cette analyse. Premièrement, bien que plusieurs clades de taxons actuels soient assez bien identifiés par des données anatomiques, moléculaires ou de la coquille, leurs liens de parenté mutuels demeurent encore conflictuels, comme le montre le problème du branchement des Muricopsinae. Deuxièmement, l'individualisation d'un clade très basal, comme celui de *Nucellopsis*, souligne l'intérêt des fossiles pour tester la pertinence d'hypothèses phylogénétiques seulement fondées sur des taxons actuels. En effet, une relation de parenté proche avec des membres de clades dérivés (*Nucella* ou *Trophon*) n'a pas été mise en évidence et, de ce fait, on ne peut exclure l'existence d'autres clades basaux non encore identifiés dans la phylogénie des Muricidae. En conséquence, l'attribution de *Nucellopsis* à un des clades assimilés aux sous-familles connues reste difficile (Fig. 3).

4. Conclusion

Bien que les espèces actuelles de Muricidae soient nombreuses et réparties en environ 220 genres [23], le nombre de genres fossiles demeure curieusement limité, malgré une histoire évolutive longue d'environ 90 Ma [11]. La raison principale est une méthode descriptive trop superficielle, engendrant souvent des attributions taxonomiques abusives à des genres actuels [13,14]. Des homologues précises et une étude cladistique sont utilisées ici pour montrer que les espèces du nouveau genre *Nucellopsis*, qui ont vécu dans le domaine paralic du Paléocène supérieur à Éocène moyen, ont été confondues avec des genres plus récents (*Trophon* et *Muricopsis*). De plus, elles ne partagent pas de liens de parenté proches avec ceux-ci. Par conséquent, si l'invasion du domaine paralic par *Nucellopsis* au Paléocène peut être considérée comme une innovation écologique pour les Muricidae, les invasions observées chez des taxons plus récents, à forme superficiellement semblable (*Nucella*, *Trophon*...), résultent très probablement d'évolutions indépendantes ultérieures.

1. Introduction

One of the major features of the Cainozoic radiation of the Muricidae is the colonization of various marine environments from deep waters to the tidal zone. For these carnivorous, the colonization of very shallow waters implies opportunities to enter the paralic domain, in which a high productivity of bivalves [7] represents a large stock of preys, but in which the organisms must be tolerant for variations of salinity. The living fauna provides good examples showing that muricids (e.g., *Ocenebra erinaceus* and *Trunculariopsis trunculus* in Europa [7]) can live in such environments, but no palaeontological investigation has been done in order to document the evolutionary history of the colonization of the paralic domain by the Muricidae.

In this paper, a new extinct genus, *Nucellopsis*, is described. The species attributed to this genus occur from Late Palaeocene to Middle Eocene of western Europe. Palaeoecological data also indicate that they lived in the paralic domain (sensu Guelorget [7]). Although they bear superficial similarities (such as a buccinoid shape) with *Nucella* Röding, 1798, they have

been erroneously attributed to other genera as *Trophon* Montfort, 1810 [10], *Muricopsis* Bucquoy & Dautzenberg, 1882 [2,17] or even to the family Buccinidae [20,22]. The taxonomic distinction of *Nucellopsis* is based on precise homologies of the sculpture and on a cladistic analysis for the discussion on its probable phylogenetic relationships.

2. Abbreviations

1°) Text conventions - The text conventions used for the description of the spiral characters follow the terminology presented by Merle [11,12].

2°) Repository – BMNH: Department of Palaeontology, The Natural History Museum, London. MNHN: Muséum national d'histoire naturelle, Paris (ST = Domaine Sciences de la Terre); UCLB: université de Claude-Bernard–Lyon-1, France, PEPS, Paléoenvironnements et Paléobiosphère, Villeurbanne, France.

3. Systematic palaeontology

Family Muricidae Rafinesque, 1815

Genus *Nucellopsis* nov. gen.

Type species. *Murex plicatilis* Deshayes, 1835.

Etymology: contraction of *Nucella* with the suffix *opsis*. Gender feminine.

Species included in the genus: *N. plicatilis* (Deshayes) nov. comb., *N. ponsi* nov. sp. and *N. dudariensis* (Strausz, 1966) nov. comb.

Diagnosis: Multispiral protoconch. Biconic teleoconch reaching up to 25 mm in height with six or eight whorls. Primary cords moderately marked, P1 to P6 on the convex part of the whorl. ADP and MP poorly developed on the siphonal canal. Anterior primary cords P4 to P6 appearing on the third whorl. Primary and secondary cords on the convex part of the whorl of the same relief in their adult morphology. Poorly developed axial sculpture formed by weakly lamellose varices from the early to the last whorls. Cord spine missing. Internal denticles of the outer lip: D1 to D6 or D1 to D5. ID missing. Open siphonal canal. Microstructure with three aragonite layers.

Comparisons. *Nucellopsis* differs from *Muricopsis* by the late appearance of the anterior primary cords P4, P5, P6, ADP and MP. *Nucellopsis* does not bear an atrophied P6. The internal denticle ID is missing and

D1 and D2 have approximately the same size, while D1 is reduced in *Muricopsis*. *Nucellopsis* more likes *Nucella* and *Trophon* in having a buccinoid shell shape, rounded teleoconch whorls, a poorly developed axial sculpture and secondary cords of a similar relief as the primary cords. All *Nucellopsis* species differ from these genera in lacking a calcitic layer, in having a late appearance of the anterior primary cords and in having a planktotrophic protoconch. *N. plicatilis* and *N. ponsi* possess an anal sulcus as in the Eocene genus *Jsowerbya* Merle [14], which differs in having a biconic shell shape, early appearance of the anterior primary cords and more numerous and less developed secondary cords.

***Nucellopsis plicatilis* (Deshayes, 1835) nov. comb.** (Fig. 1A–C, Fig. 2E–G)

Murex plicatilis Deshayes, 1835: 588. [3]

Synonym

Murex plicatilis var. *chapuisi* Deshayes, 1865: 331, pl.88, figs. 1–3 [4].

Other references

Muricopsis plicatilis – Cossmann, 1903: p. 34 [1]; Cossmann and Pissarro, 1911: fig 169bis3 [2].

Murex plicatilis – Wrigley, 1930: pp. 105–106, pl. 10, fig. 18 [24].

Famille Buccinidae, espèce *plicatilis* – Vokes, 1971: 83 [22].

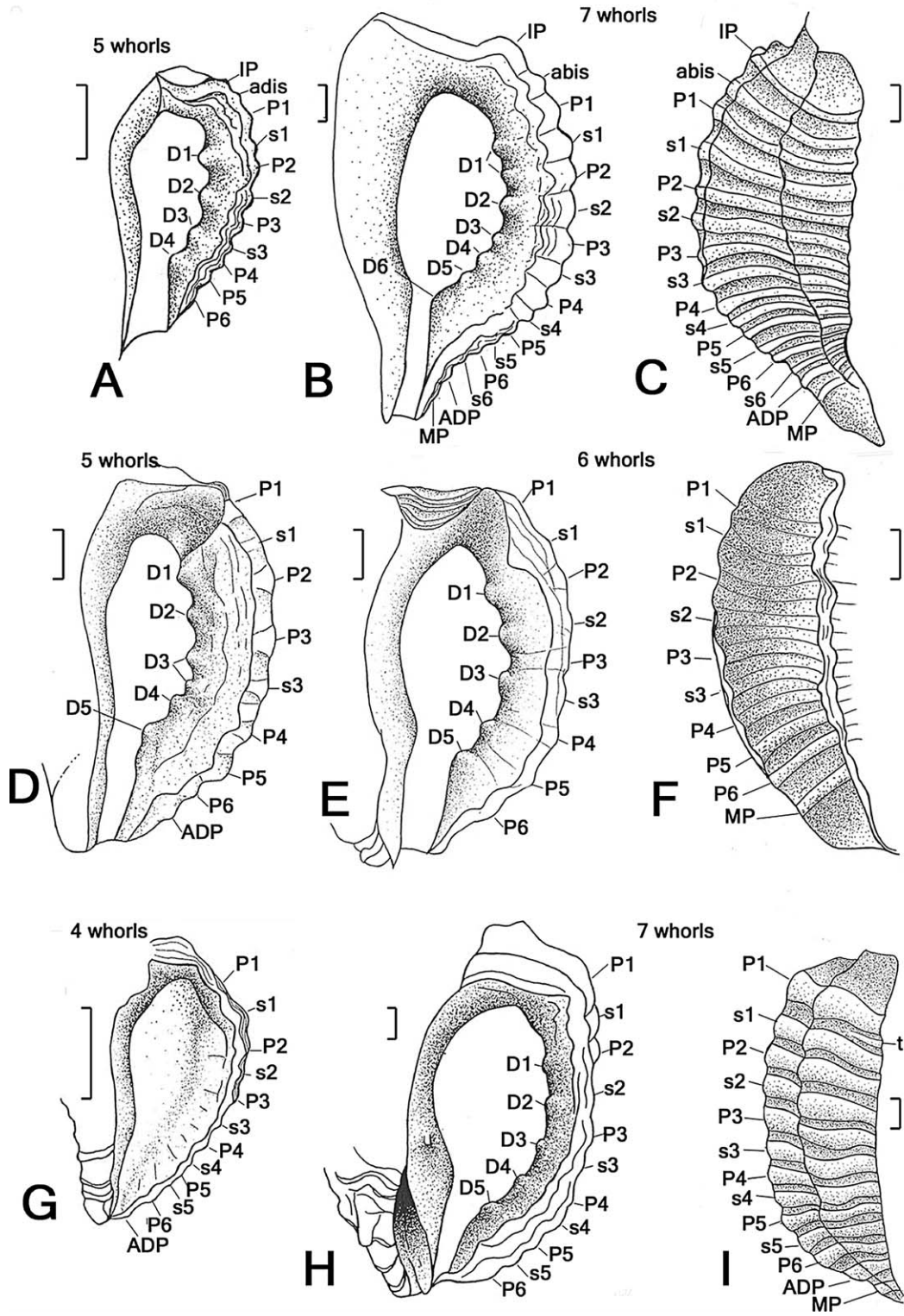
Trophon plicatilis – Merle, 1986: 138 [10].

?*Muricopsis plicatilis* – Pacaud & Le Renard, 1995: 114, ref. GA 169bis-3 [17].

Studied material: 23 syntypes UCLB (Deshayes coll.). Other material: Cuise (Oise), 126 spm MNHN-ST; 3 spm MNHN-ST R64956, MNHN-ST R64956, MNHN-R64959 (Merle coll.); Trosly-Breuil (Oise), 32 spm (MNHN-ST); Saint-Gobain (Aisne), 1 spm MNHN-ST; Clarendon (London clay B), figured spm BMNH G71402 of Wrigley (1930) [24].

Stratigraphic range: Ypresian, London clay B (biozone NP11); ‘Sables de Cuise’, ‘Sables de Pierrefonds’ and ‘Sables de Mons-en-Pévèle’ [18] (biozone NP12).

Morphological remarks: At Cuise, *N. plicatilis* bears two morphs, but forms of transition exist between these two morphs. One morph has moderately fine primary cords, while another one has secondary and tertiary cords having a similar relief than the very fine primary cords occurring in the adult shells. The second morph corresponds to variety *chapuisi* described by Deshayes (1865) [4]. The anal sulcus of *N. plicatilis* is



wide, but not deep. A small sutural ramp delineates a space between the suture and the cord IP. The columellar lip is smooth.

Palaeoenvironment: *N. plicatilis* is rare or absent in the marine Cuisian beds of the ‘Sables d’Aizy’ and the ‘Sables de Pierrefonds’. It mainly occurs and is abundant in the middle part of ‘Sables de Cuise’, for which influences of cool waters are clearly attested. The depositional environments of the ‘Sables de Cuise’ likely corresponds to an estuarine formation [6] and Guelorget [7] placed the Cuisian in the zones III and IV of the paralic domain.

***Nucellopsis ponsi* nov. sp.** (Fig. 1D–F, Fig. 2A–D)
Muricopsis cf. *plicatilis* Deshayes, 1835 – Wyns et al., 1981: 52 [25].

Etymology: to Jacques Pons who discovered the material.

Type locality: Bachivillers (Oise, France).

Stratum typicum: ‘Sables de Bracheux’; Upper Thanetian (Palaeocene), biozone NP9.

Type material: holotype from Bachivillers MNHN-ST R64953 (Pons coll.), one paratype from Bachivillers MNHN-ST R64954 (Pons coll.), one paratype from Bachivillers MNHN-ST R64960 (Pacaud coll.); one paratype from Mortemer MNHN-ST R64958 (Braillon coll.); two paratypes from Abbecourt MNHN-ST R64961 (Pacaud coll.); one paratype from Jonchery-sur-Vesle MNHN-R64962 (Stadt coll.) one paratype MNHN-ST A24205 (coll. Ledon). Other material: Bachivillers: 3 spm (Pons coll.), 5 spm (Ledon coll.).

Diagnosis: buccinoid teleoconch, up to 15 mm in height and 9 mm in width. Five to six convex whorls. Last whorl up to 81.4% of the total shell height. Apical angle up to 62.5°. Spiral sculpture with thick primary cords, the three first whorls lacking cords. Last whorl bearing P1 to P6 on the convex part of the whorl. Secondary cords s1, s2, s3 narrower than the primary cords.

Siphonal canal bearing only ADP. Axial sculpture with 10 to 11 varices on the third whorl, 10 to 16 on the fourth, 9 to 15 on the fifth and 13 to 14 on the sixth. Outer lip thick. Internal denticle: D1 to D5, D1 larger than the other denticles and D6 missing. Deep anal sulcus. Occasionally, middle part of columellar lip with a small tubercle.

Measurements of the holotype: *H*: 11 mm, *D*: 8 mm.

Comparisons: *N. ponsi* differs from *N. plicatilis* by its very deep anal sulcus and large spiral cords. Its columellar lip is occasionally ornamented by a weak tubercle on the centre of the columellar lip, whereas it is always smooth in *M. plicatilis* *N. dudariensis*, and *N. plicatilis* bears more siphonal canal cords (MP and ABP) and more secondary cords (s4, s5, s6 and ads). The aperture of *N. dudariensis* also differs in lacking a deep anal sulcus.

Palaeoenvironment: the specimens of *N. ponsi* are mainly found at Bachivillers and are often eroded. In this locality, the faunal assemblage is dominated by *Haustator bellovacinus* (Desh.), *Cardium (Bucardium) bazini* (Desh.), *Tellina (Tellinella) pseudorostalis* (D’Orb.) and *Callucina (s.s.) scalaris* (Desh.) indicating marine environmental conditions [25]. Nevertheless, this assemblage also contains eroded specimens of *Batillaria (Vicinocerithium) goniophora* (Desh.), *Granulolabium (Thiaracerithium) consobrinum* (Desh.), *G. (s. s.) tuba* (Desh.), *Tympanotonus (Eotympanotonus) funatus* (Sow.) and *Melanopsis sodalis* (Desh.) coming from paralic environments. Therefore, the preservation of *N. ponsi* is similar to the one of these species. As for *N. plicatilis*, this could be related to an allochthonous more proximal and paralic life environment.

***Nucellopsis dudariensis* (Strausz, 1966) nov. comb.** (Fig. 1G–I, Fig. 2H)

Cantharus (Polliia) dudariensis Strausz, 1966: 130, pl. 15, figs. 6–7 [20].

Fig. 1. Characters of the aperture and the spiral sculpture of *Nucellopsis* nov. gen. (A–C) *N. plicatilis* (Desh.), (A) ventral view, spm MNHN R64956 (Cuise, Ypresien); (B, C) ventral and dorsal views, spm MNHN R64957 (Cuise). (D–F) *N. ponsi* nov. sp., (D) ventral view of the holotype MNHN R64953 (Bachivillers, Thanetian); (E, F) ventral and dorsal views of two other specimens (E = paratype MNHN-ST A24205, Ledon coll., Bachivillers); (G–I): *N. dudariensis* (Strausz), (G) ventral view, spm Pons coll. (Le Guépelle, Bartonien); (H, I) ventral and dorsal views, spm Pons coll. (Le Guépelle). Scale bar = 1 mm.

Fig. 1. Caractères de l’ouverture et de la sculpture spirale de *Nucellopsis* nov. gen. (A–C) *N. plicatilis* (Desh.), (A) vue ventrale, spm MNHN R64956 (Cuise, Yprésien); (B, C) vues ventrale et dorsale, spm MNHN R64957 (Cuise). (D–F) *N. ponsi* nov. sp., (D) vue ventrale de l’holotype MNHN R64953 (Bachivillers, Thanétien); (E, F) vues ventrale et dorsale de deux autres spécimens (E = paratype MNHN-ST A24205 coll. Ledon, Bachivillers); (G–I) *N. dudariensis* (Strausz), (G) vue ventrale, spm coll. Pons (Le Guépelle, Bartonien); (H, I) vues ventrale et dorsale, spm coll. Pons (Le Guépelle). Échelle = 1 mm.

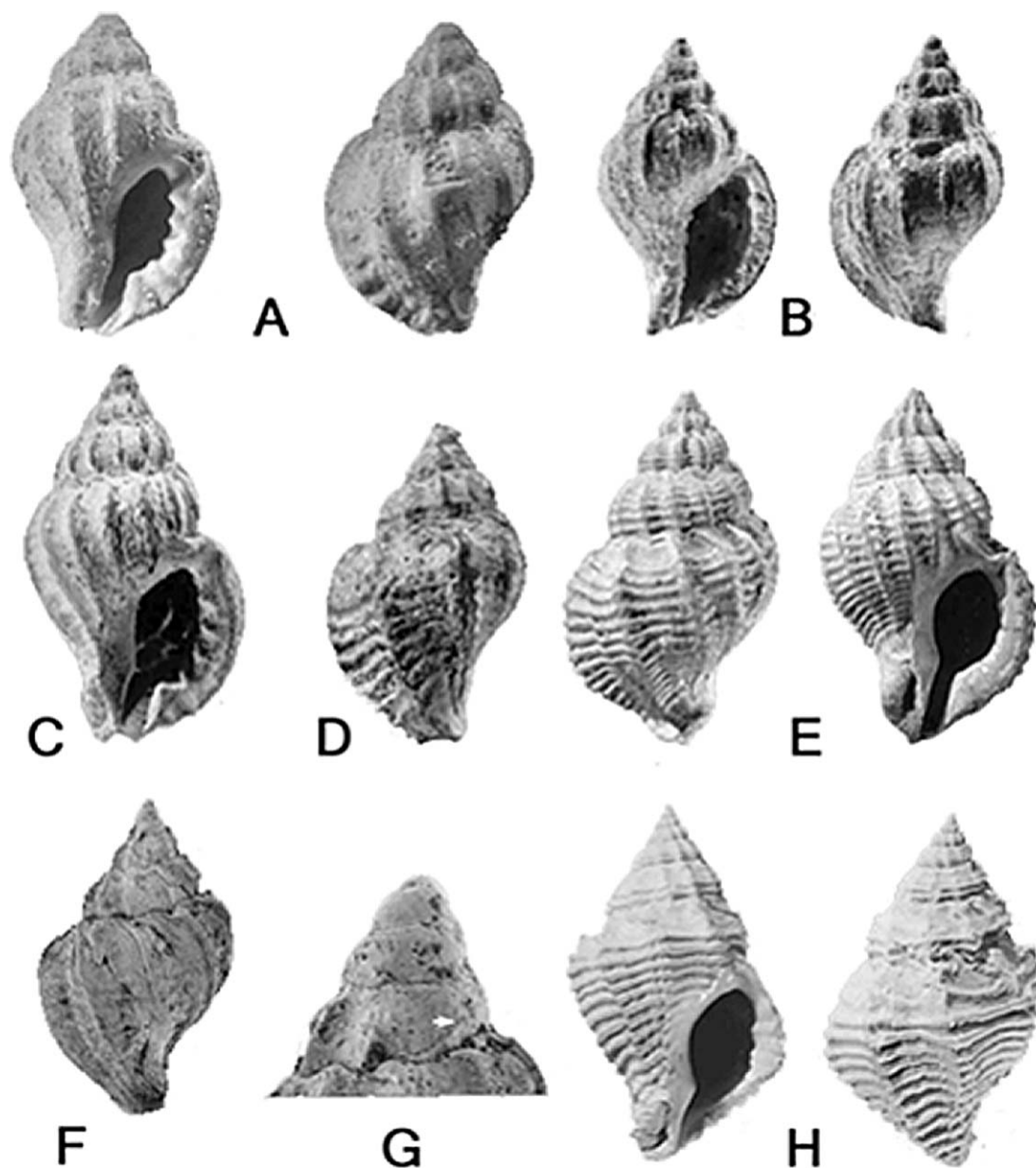


Fig. 2. Shells of *Nucellopsis* nov. gen. (A–C) *N. ponsi* nov. sp., (A) holotype (X3) MNHN R64953 (Bachivillers, Thanetian), (B) paratype (young spm, X5) MNHN-R64962 (Jonchery-sur-Vesle, Thanetian), (C) paratype MNHN-ST A24205 (X3) Ledon coll. (Bachivillers), (D) spm (X3) Ledon coll. (Bachivillers). (E–G) *M. plicatilis*: (E) spm (X3) MNHN R64957 (Cuise, Ypresian), (F, G) young spm (X20) and its protoconch (X70) MNHN R64959. (H) *N. dudariensis* (Strausz) spm (X2) MNHN R64955 (Le Guépelle, Bartonian).

Fig. 2. Coquilles de *Nucellopsis* nov. gen. (A–C) *N. ponsi* nov. sp., (A) holotype (X3) MNHN R64953 (Bachivillers, Thanétien), (B) paratype (jeune spm, X5) MNHN-R64962 (Jonchery-sur-Vesle, Thanétien), (C) paratype MNHN-ST A24205 (X3) coll. Ledon (Bachivillers), (D) spm (X3) coll. Ledon. (Bachivillers). (E–G) *M. plicatilis*: E spm (X3) MNHN R64957 (Cuise, Yprésien), (F, G) jeune spm (X20) et sa protoconque (X70) MNHN R64959. (H) *N. dudariensis* (Strausz) spm (X2) MNHN R64955 (Le Guépelle, Bartonien).

Other references

Muricopsis depauperatus Deshayes, 1865 – Cossmann & Pissarro, 1911: fig.169bis2 [2].

Muricopsis sp. non *depauperata* - Merle in Pacaud and Le Renard, 1995: 114, réf.: GA 169bis2 [17].

Studied material: Barisseuse (Oise), 1 spm MNHN-ST; Beauchamp (Oise), 1 spm (UCLB); Chery-Chartreuve (Aisne), 2 spm MNHN-ST; La-Chapellen-Serval (Oise), 4 spm MNHN-ST; Le Guépelle (Val-d'Oise), 1 spm (MNHN-ST R64955, Merle coll.), 5 spm (Pons coll.), 1 figured spm by Cossmann & Pissarro (1911) [2] MNHN J02585 (Cossmann coll.) ; Mont-Saint-Martin (Aisne), 2 spm MNHN-ST J07787 (coll. Sorbonne).

Stratigraphic range: Late Lutetian (Nummuliten-sandstein from the type locality of Dudar), 'Sables d'Auvers' and 'Sables de Beauchamp', Bartonian (biozone NP16).

Morphological remarks: these Bartonian specimens are here identified as *N. dudariensis* because of numerous similarities with the holotype of *Cantharus (Polia) dudariensis* from the Late Lutetian of Hungary (apical angle up to 64°, subangular whorls, thick varices, lack of ABP, poorly developed shoulder sinus, five internal denticles (D1 to D5, D6 being missing), angular columella with one tubercle). This species differs from *N. plicatilis* by the early appearance of cords P1 and P2 (on the first teleoconch whorls), by ADP and in lacking D6. Both species share a multispiral protoconch. *N. dudariensis* was erroneously identified as *Jsowerbya depauperata* (Deshayes, 1865) by Cossmann & Pissarro [2] in spite of numerous differences, as IP on the sutural ramp, ABP on the siphonal canal, D6 on the aperture and a deep anal sulcus [11].

Palaeoenvironment: in the Paris Basin, *N. dudariensis* mainly occurs in the 'Sables du Guépelle'. Compared to the 'Sables d'Auvers', deposited just below this bed, the molluscan assemblage is marked by a dramatic decrease of the number of species and by a high density of the gastropod *Bayania lactea* [19 and personal observation]. Such a decrease of the malacological diversity may be related to more proximal and paralic conditions of environments, controlled by the beginning of the Bartonian regression in the Paris Basin.

4. Phylogenetic analysis

The matrix (Appendix 1) includes 21 taxa and 36 characters (Appendix 2). Three outgroups, regarded

as very primitive muricids, have been selected: *Paziella cretacea* (Garvie, 1991) (Campanian–Maastrichtian, Texas), *P. dyscrita* (Cossmann, 1889) (Lower Eocene, France) and *Typhis tubifer* (Bruguière, 1792) (Lower–Middle Eocene, France). The ingroup contains all *Nucellopsis* species and representative members of the Ocenebrinae (*Jsowerbya*, *Nucella*, *Ocenebra*, *Ocenebrina* and *Urosalpinx*), the Trophoninae (*Trophon*), the Ergalataxinae (*Ergalatax* and *Orania*), the Rapaninae (*Drupa*, *Drupina* and *Stramonita*), the Muricopsinae (*Muricopsis*) and the Muricinae (*Trunculariopsis*). Each genus is represented by its type species (see the matrix, Appendix 1), except *Ergalatax* which is represented by *E. obscura* Houart, 1996. The matrix has been processed by the computer programme Hennig86 [5] with the option i.e. for unordered characters. The character list is given in Appendix 2.

Hennig86 generated 12 equally parsimonious trees (length 98, ci 0.55, ri 0.77) and a strict consensus tree (length 99, ci 0.54, ri 0.76) was computed using the option nelsen (Fig. 3). The monophyly of the ingroup (clade A) is supported by three unambiguous apomorphies (7 (1), 20 (1), 21 (1)) (see Appendix 3). The most basal clade (clade B) is that of *Nucellopsis* (Palaeocene/Middle Eocene) supported by three homoplastic apomorphies [1(1), 2 (2), 32 (2)]. In a more apical position comes the fossil clade E of *Jsowerbya* (Middle Eocene/Late Eocene). It has a clade F including living muricids as sister group. Thus, the order of appearance of the taxa given in the tree seems to be consistent with that of the geological record. The clade F including the living muricids is divided into three main subclades: (1) the ocenebrine/*Trophon* clade G, (2) the muricopsine/derived muricine clade K and the rapanine/ergalataxine clade L, which has the most apical place. According to anatomical studies [9,10,21], the ergalataxine/rapanine clade is distinguished from the ocenebrine/*Trophon* clade [8] and takes the most apical place. The branching of the muricopsines with the derived muricines is however conflictual. For Oliverio and Mariottini [16], who worked on molecular data, the derived muricines are closely related to the rapanines as in the present result, but for Oliverio et al. [15], the muricopsine clade takes a basal position and have not the derived muricines as sister group. Finally, two main aspects of our understanding of the muricid phylogeny may be highlighted by this analysis. First, although clades of living taxa are identified by together anatomi-

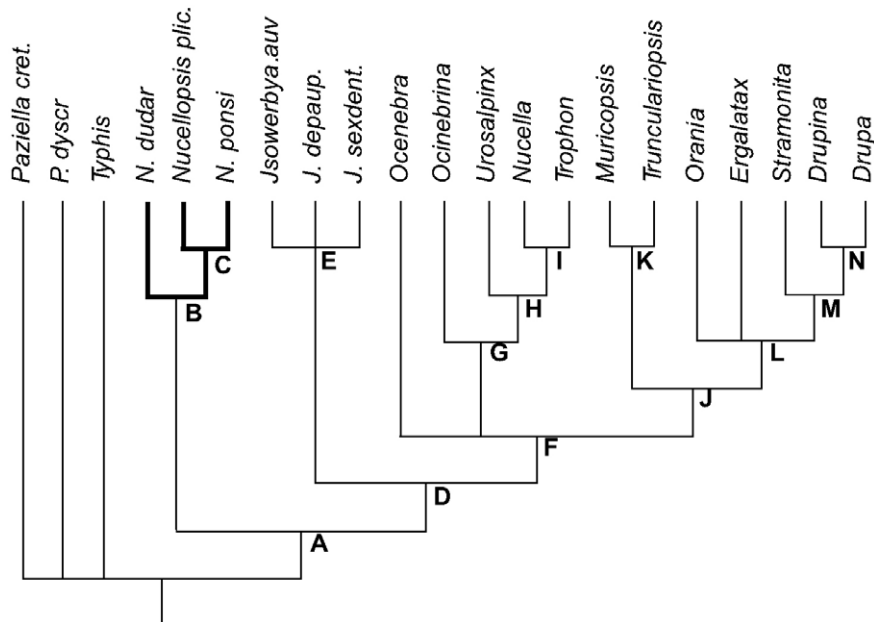


Fig. 3. Strict consensus tree (199, ci 0.54, ri 0.77) showing possible phylogenetic relationships of *Nucellopsis* with representative genera of the family (treatments: Hennig86, option i.e., non ordered; 12 equi-parsimonious trees: 198, ci 0.55, ri 0.76).

Fig. 3. Arbre de consensus strict (199, ic 0,54, ic 0,77) montrant les relations de parenté possibles de *Nucellopsis* avec des genres représentatifs de la famille des Muricidae. (traitements : Hennig86, option ie, non ordonné ; 12 arbres équi-parcimonieux : 198, ic 0,55, ir 0,76).

cal, molecular and shell data, conflictual topologies (e.g., the branching of the muricopsines) suggest that their deep relationships are not conclusively resolved. Second, the very basal place of *Nucellopsis* shows the interest of fossils in testing their impact on phylogenies using only zoological taxa. Particularly, close relationships with members of derived clades (e.g., *Nucella* or *Trophon*) are not found and one can possibly expect that other basal muricid are still not identified in the muricid phylogeny. As consequence, the taxonomic attribution of *Nucellopsis* in a subfamily corresponding to derived clades is still difficult (Fig. 3).

5. Conclusion

Although the classification of living muricids is finely divided into 220 genera [23], the fossil genera curiously remain few [11], despite a 90-Myr evolutionary history. The main reason of this situation comes from the traditional descriptive method, which was too superficial and caused abusive assignments of fossil taxa to Recent genera [13,14]. Precise homologies and a cladistic analysis show that the species of the new genus

Nucellopsis, which lived in the paralic domain, have been erroneously attributed to Recent genera (e.g., *Muricopsis* and *Trophon*) and, moreover, that they are not closely related to these taxa. Therefore, if the invasion of the paralic domain by *Nucellopsis* during the Late Palaeocene may be regarded as an ecological innovation for the family, further invasions likely result from repeated evolutions.

Acknowledgements

I would like to thank very much J. Pons, D. Ledon, J.-M. Pacaud, P. Jeffery (NHM), and A. Prieur (université Lyon-1, France), for allowing us to access to the studied material. I am also indebted to J.-M. Pacaud (MNHN) for his work on the drawings. The manuscript benefits of the careful reviews of R. Houart ('Institut royal des sciences naturelles de Belgique') and P. Courville (université Rennes-1). The photos and the SEM photos have been taken by D. Serrette, L. Merlette, and C. Changogne (MNHN). This paper is a contribution to the research program 'Structuration des cladogrammes et chronologies' of the UMR 5143 of the CNRS.

Appendix 1. Matrix of the characters

Annexe 1 : Matrice des caractères

<i>Paziella cretacea</i>	00000000010000000000000000000000
<i>Paziella dyscrita</i>	0001100000001000000000000100000000
<i>Typhis tubifer</i>	0021100000011100001000001-----000000
<i>Ocenebrina aciculata</i>	021110100010101101011111000000100300
<i>Ocenebra erinaceus</i>	001110100010101101011101000001001211
<i>Urosalpinx cinerea</i>	020110100110101101011111000000100311
<i>Nucella lapillus</i>	120110100110101101011111010000120311
<i>Trophon geversianus</i>	1201111001101011010111011-----020011
<i>Muricopsis cristata</i>	000220200121111101222101001101200100
<i>Trunculariopsis trunculus</i>	000000230121111101022101000000201100
<i>Orania fusulus</i>	01022011111111110100000000011200300
<i>Ergalatax obscura</i>	01022011111111110100000000011200300
<i>Drupina glossularia</i>	110101112111111010100000002011210300
<i>Drupa morum</i>	110101112111111010100000002011210300
<i>Stramonita haemastoma</i>	110101111110101010100000000011210312
<i>Jsowerbya sexdentata</i>	010220120010101100011101010000000000
<i>Jsowerbya depauperata</i>	010220120010101100011101010000000000
<i>Jsowerbya auversiensis</i>	010220120010101100011101010000000000
<i>Nucellopsis plicatilis</i>	120120120010000000011010010000020000
<i>Nucellopsis ponsi</i>	120120120000000000010000010000020000
<i>Nucellopsis dudariensis</i>	120120100000100000011010010000020000

Appendix 2. List of the 36 characters used in the cladistic analysis

Annexe 2. Liste des 36 caractères utilisés dans l'analyse cladistique

1. Shell shape: biconic (0), buccinoid (1). **2.** Shape of the spiral whorls: angular (0), subangular (1), rounded (2). **3.** Canal siphonal: open (0), close (type *Typhis*) (1), close (type *Ocenebra*) (2). **4.** Columellar ornamentation (angle): superficial fold (0), absent (1), tubercles (2). **5.** Columellar ornamentation (centre): superficial fold (0), absent (1), tubercle (2). **6.** Basal columellar fold, absent (0), present (1). **7.** Shoulder sinus: deep (0), rounded (1), close (2). **8.** Anal sulcus: absent (0), type *Orania* (1), type *Jsowerbya* (2), type *Hexaplex* (3). **9.** SP cord: absent (0), fine (1), strong (2). **10.** IP (on two first whorls): absent (0), present (1). **11.** IP cord (adult): absent (0), fine (0), strong (2). **12.**

P2 spine: absent (0), present (1). **13.** P3 (on two first whorls): absent (0), present (1). **14.** P3 spine: absent (0), present (1). **15.** Ontogeny of the cord P4 on the two early whorls: absent (0), present (1). **16.** Ontogeny of the cord P5 on the two early whorls: absent (0), present (1). **17.** Position of P5 cord: on convex part of the whorl (0), on the siphonal canal (1). **18.** P6 (two first whorls): absent (0), present (1). **19.** P6 cord (adult): present (0), absent (1), atrophied (2). **20.** ADP cord: absent (0), present, poorly developed (1), present, strongly developed (2). **21.** MP cord: absent (0), present, poorly developed (1), present, strongly developed (2). **22.** ABP cord: absent (0), present (1). **23.** Aspect of the secondary cords on convex part of the last whorl: distinct from primary cords in the adult (0), not distinct from primary cords in the adult (1). **24.** Secondary cords of the siphonal canal: absent (0), present (1). **25.** Internal denticles: present (0), absent (1). **26.** ID: present (0), absent

(1). **27.** D1: D1 & D2 of the same size (0), D1 reduced (1), D1 dominant (2). **28.** D2: no dominant (0), dominant (1). **29.** D5: present (0), absent (1). **30.** D6: present (0), absent (1). **31.** Type of axial sculpture (young): true varices (0), no varices (1), varical nodules (2). **32.** Type of axial sculpture (adult): true varices (0), varical nodules (1), short axial lamellae (2). **33.** Intervarices: absent

(0), present (1). **34.** Growth lamellae on the outer lip: simple accretion (type *Paziella*) (0), oriented in the growing direction (type *Muricopsis*) (1), imbricate (type *Favartia*) (2), no growth lamellae (3). **35.** Calcite layer: absent (0), present (1). **36.** Junction calcite/aragonite: no calcite layer (0), straight junction (1), very undulated junction (2).

Appendix 3. List of the character transformations obtained from the consensus tree generated by the computer programme Hennig86

Annexes 3. Liste des transformations de caractères obtenues à partir de l'arbre de consensus strict généré par le logiciel Hennig86.

Clades	Unambiguous apomorphies	Homoplastic apomorphies
A (ingroup)	7(1), 20(1), 21(1)	
B (<i>N. dudariensis</i> + clade C)		1(1), 2(2), 32(2)
C (<i>N. plicatilis</i> + <i>N. ponsi</i>)		8(2), 13(0)
D (clade E + F)	15(1), 16(1), 22(1), 24(1)	11(1)
E (<i>Jsowerbya</i> clade)		2(1), 4(2), 8(2)
F (<i>Ocenebra</i> + clades G and J)	18(1), 34(3)	26(0)
G (<i>Ocenebrina</i> + clade H)	31(1)	2(2), 23(1)
H (<i>Urosalpinx</i> + clade I)		10(1), 35(1), 36(1)
I (<i>Nucella</i> + <i>Trophon</i>)		1(1), 32(2)
J (clade K + L)	31(2)	4(2), 10(1), 12(1), 14(1)
K (<i>Muricopsis</i> + <i>Trunculariopsis</i>)	7(2), 11(2), 34(1)	
L (<i>Orania</i> + <i>Ergalatax</i> + clade M)	8(1), 9(1), 17(1), 29(1)	2(1), 18(0), 19(1), 22(0), 24(0)
M (<i>Stramonita</i> + clade N)	32(1)	1(1), 4(1), 5(0), 6(1), 16(0)
N (<i>Drupina</i> + <i>Drupa</i>)	9(2), 27(2)	

References

- [1] M. Cossmann, Essais de paléoconchologie comparée, Cossmann, Paris, 1903.
- [2] M. Cossmann, G. Pissarro, Iconographie complète des coquilles fossiles de l'Éocène du bassin de Paris, Hermann, Paris, 1911.
- [3] J.-P. Deshayes, Description des coquilles fossiles des environs de Paris, Deshayes, Paris, 1835.
- [4] J.-P. Deshayes, Description des animaux sans vertèbres découverts dans le bassin de Paris pour servir de supplément à la description des coquilles fossiles des environs de Paris, comprenant une révision générale de toutes les espèces connues, Baillière & Fils, Paris, 1865.
- [5] J.S. Farris, *Hennig86*, version 1.5, User's manual, Farris, Port Jefferson Station, New York, 1988.
- [6] L. Feugueur, L'Yprésien du bassin de Paris, Mém. Expl. Carte géol., Dét. Fr., 1963, pp. 1–568.
- [7] O. Guelorget, Entre mer et continent – Contribution à l'étude du domaine paraliq, thèse d'État, université des sciences et techniques du Languedoc, Montpellier, 1985.
- [8] S. Kool, The systematic position of the genus *Nucella* (Prosobranchia : Muricidae : Ocenebrinae), *Nautilus* 107 (2) (1993) 43–57.
- [9] S. Kool, Phylogenetic analysis of the Rapaninae (Neogastropoda : Muricidae), *Malacologia* 35 (2) (1993) 155–259.
- [10] D. Merle, Contribution à l'étude du gisement cuisien de Gan, diplôme École pratique des hautes études, Dijon, France, 1986.
- [11] D. Merle, La radiation des Muricidae (Gastropoda: Neogastropoda) au Paléogène : approche phylogénétique et évolutive, thèse, Muséum national d'histoire naturelle, Paris, 1999.
- [12] D. Merle, The spiral cords and the internal denticles of the outer lip of the Muricidae: terminology and methodological comments, *Novapex* 2 (3) (2001) 69–91.

- [13] D. Merle, 2002, *Eofavartia*, a new genus of Muricidae (Gastropoda : Neogastropoda) from the Lower Palaeogene of the Atlantic Ocean: implications for the radiation of the Muricopsinae Radwin & D'Attilio, 1971, C. R. Palevol 1 (2) (2002) 167–172.
- [14] D. Merle, *Jsowerbya*, new genus of Muricidae (Mollusca: Gastropoda) from the Eocene of the Paris (France) and Hampshire (England) basins with a phylogenetic assessment of its ocenebrine versus ergalataxine affinities, Geobios (2004) (in press).
- [15] M. Oliverio, M. Cervelli, P. Mariottini, ITS2 rRNA evolution and its congruence with the phylogeny of muricid neogastropods (Caenogastropoda, Muricoidea), Mol. Phylogenet. Evol. 25 (2002) 63–69.
- [16] M. Oliverio, P. Mariottini, A molecular framework for the phylogeny of *Coralliophila* and related muricoids, J. Molluscan Stud. 67 (2001) 215–224.
- [17] J.-M. Pacaud, J. Le Renard, Révision des Mollusques paléogènes du bassin de Paris (IV, Liste systématique réactualisée), Cossmanniana 3 (4) (1995) 151–187.
- [18] H. Parent, La faune des Sables de Mons-en-Pévèle, A. S. G. N. 22 (1894) 58.
- [19] M. Perreau, Malacofaune et paléoenvironnements dans les Sables du Guépelle, les Sables à *Batillaria bouei*, le Calcaire de Jaignes, la formation d'Ermenonville et les Sables de Beauchamp à Baron (Oise), Bull. Inf. Géol. Bass. Paris 17 (2) (1980) 53–56.
- [20] L. Strausz, Die Eozängastropoden von Dudar in Hungarn, Geol. Hung 33 (1966) 1–200.
- [21] G.J. Vermeij, S. Carlson, The muricid gastropod subfamily Rapaninae: phylogeny and ecological history, Paleobiology 26 (2000) 19–46.
- [22] E.H. Vokes, Catalogue of the genus *Murex* Linné (Mollusca : Gastropoda); Muricinae, Ocenebrinae, Bull. Am. Paleontol. 61 (268) (1971) 1–141.
- [23] E.H. Vokes, One last look at the Muricidae, Am. Conchol. 24 (1996) 4–6.
- [24] A. Wrigley, Notes on English Eocene and Oligocene Mollusca with descriptions of new species. IV – The Muricidae, Proc. Malacol. Soc. Lond. 19 (1930) 91–115.
- [25] R. Wyns, M. Perreau, Y. Le Calvez, R. Damotte, P. Génot, Le Thanétien supérieur de Bachivillers (Oise) : paléocologie et environnement paléogéographique, Bull. Inf. Géol. Bass. Paris 18 (4) (1981) 47–52.