

CENTRE D'ETUDES ET DE RECHERCHES
DE
PALEONTOLOGIE BIOSTRATIGRAPHIQUE
(CERPAB)

NOTES ET CONTRIBUTIONS

Contribution n° 4

Monographie des Spondylidae
(*Lamellibranches*)
actuels et fossiles

Ahmad ZAVAREI

Orsay, 15 Juin 1973

REMERCIEMENTS

Au seuil de ce travail, il me tient à coeur d'exprimer mes sentiments de gratitude à ceux qui, de différentes façons ont contribué à sa réalisation.

Mon Maître, Monsieur Jean ROGER, Professeur à la Faculté des Sciences d'Orsay, a bien voulu m'accueillir dans son laboratoire et accepter la direction de cette étude. Qu'il me soit permis de lui présenter ma reconnaissance la plus profonde pour les encouragements qu'il m'a apporté, pour l'attention constante qu'il m'a témoignée avec tant de gentillesse tout au long de ce travail.

Son enseignement au cours des deux premières années de mon séjour m'a familiarisé avec de nombreuses idées qui étaient nouvelles pour moi. Je ne peux oublier de souligner ici les efforts qu'il n'a jamais ménagés pour résoudre les problèmes de tous ordres qu'a pu poser mon séjour en France.

Monsieur A.F. de LAPPARENT a dirigé avec compétence le deuxième sujet de cette thèse sur la géologie de l'Iran, et n'a pas hésité à me consacrer une grande partie de son temps. Sa présence en tant que membre du jury est un honneur auquel je suis particulièrement sensible.

Je remercie vivement Madame S. FRENEIX pour les nombreux conseils dont elle m'a fait bénéficier et l'aide matérielle qu'elle m'a apporté. Sa participation à mon jury de thèse m'est une marque de confiance à laquelle je suis très sensible.

Monsieur A. BEAUMONT, Professeur à la Faculté des Sciences d'Orsay, a bien voulu contribuer au rapprochement entre ces deux disciplines complémentaires que sont la zoologie et la paléontologie. Je lui exprime mes plus vifs remerciements pour avoir accepté de faire partie du jury.

Je dois faire une place à part à Monsieur J. SORNAY Professeur à titre personnel au Muséum national d'Histoire Naturelle de Paris, pour m'avoir permis

un libre accès aux collections de l'Institut de Paléontologie du M.H.N. de Paris.
Je le remercie sincèrement.

Je remercie à cette occasion le Laboratoire dont il fait partie.

Monsieur J.-C. PLAZIAT m'a communiqué une partie de sa collection personnelle et a aussi contribué à accroître le nombre de spécimens dont je disposais. C'est avec plaisir que je lui adresse ici tous mes remerciements.

Ce travail n'aurait pû être mené à bien sans l'aide patiente de Madame J. AUBIGNAT. Elle a assuré avec une maîtrise souriante et une grande patience la tâche ingrate qui consiste à dactylographier ce mémoire. Je la remercie avec gratitude pour sa contribution efficace.

Ma reconnaissance va aussi aux membres enseignants, aux chercheurs et aux collaborateurs techniques du Laboratoire de Paléontologie d'Orsay dont j'ai apprécié l'aide matérielle, le concours scientifique et l'accueil amical.

J'adresse également tous mes remerciements à Mademoiselle Y. DAUPHIN qui m'a apporté son aide dans diverses occasions difficiles qui se présentent dans un pays étranger.

Je n'aurai garde d'oublier le Laboratoire de Malacologie du Muséum National d'Histoire Naturelle et tout particulièrement MM. SALVAT et RICHARD, que j'ai souvent mis à contribution.

Ce séjour en France m'aura personnellement apporté un enrichissement à la fois scientifique et humain dont je garderai un souvenir impérissable.

A. ZAVAREI

SOMMAIRE

Introduction	
Première partie : généralités	p. 1
Deuxième partie : microstructure du test	21
Troisième partie : description des espèces	33
. Espèces actuelles du genre Spondylus	33
. Espèces de Spondylus du Néogène	84
. Espèces de Spondylus du Paléogène.....	100
. Espèces de Spondylus du Crétacé	124
Quatrième partie : biogéographie et paléobiogéographie	148
Cinquième partie : adaptation	170
Sixième partie : ontogénie	185
Septième partie : évolution et phylogénie	191
Conclusion générale	207
Bibliographie	211
Index alphabétique général	223
Liste des figures	231
Planches I à XVI (hors-texte).	

INTRODUCTION

Commencée déjà depuis assez longtemps, cette monographie essaie, suivant la définition du terme, de traiter tous les aspects concernant le genre *Spondylus*.

Les recherches bibliographiques entreprises ont révélé que si de nombreux travaux ont été effectués sur les Pectinidés en général, bien peu sont relatifs aux *Spondylus*.

Grâce à l'accueil, aux encouragements, et à l'aide que j'ai rencontrés dans tous les laboratoires et dans les bibliothèques il m'a été possible de voir de très nombreux matériaux, de provenances diverses et de prendre connaissance d'une littérature étendue.

Je me suis particulièrement attaché à quelques problèmes, dont certains étaient jusqu'ici relativement négligés. Ainsi l'étude de la microstructure du test et de l'ontogénie a pu être développée grâce notamment au microscope électronique à balayage de la Faculté des Sciences d'Orsay.

La description des espèces dont je disposais m'a conduit naturellement à étudier leur répartition géographique et leurs relations phylogénétiques. Les échantillonnages de *Spondylidés* ne sont jamais très abondants ce qui limite les possibilités d'étude de la variabilité. Par suite la reconstitution des lignées phylogénétiques correspond aux hypothèses les plus vraisemblables.

J'espère que ce travail, qui sera complété ultérieurement, attirera l'attention sur ce genre quelque peu oublié, mais particulièrement intéressant notamment par sa position systématique.

Première partie : GENERALITES

I : HISTORIQUE.

Le mot Spondylus a été employé par Pline dans divers sens et par Galien et Martial pour désigner un mollusque. On peut admettre que le sens de ce nom a été fixé par Rondelet lorsqu'il a figuré et décrit comme spondylus et gaederopus une grosse coquille, qui peut être considérée comme le Spondylus méditerranéen. Il a d'ailleurs indiqué d'autres Spondylus sous le nom de Concha corallina et Concha pictorum (BUCQUOY E., Ph. DAUTZENBERG et DOLLFUS G., 1898).

La famille des Spondylidae a été séparée de celle de Pectinidae de LAMARCK, en 1826 par GRAY, bien que DESHAYES ait persisté jusqu'en 1864 à n'y voir qu'une simple section, basée sur l'adhérence de la valve inférieure au substratum.

Dans un premier temps LAMARCK et d'autres auteurs en considérant les caractères externes qui peuvent être communs à divers genres, par exemple l'irrégularité et la fixation directe de la coquille au substrat chez les Chama et les Spondylus, les ont réunis dans un groupe indépendant.

Un peu plus tard LAMARCK ayant remarqué que chez les Chama il y a deux impressions musculaires, alors que chez Spondylus il n'y en a qu'une seule il estime qu'il convient de les placer dans des types différents d'organisation. Ainsi que beaucoup d'autres naturalistes (MENKE, ADAMS, FISCHER, AGASSIZ, ZITTEL, etc..) BUCQUOY, DAUTZENBERG & DOLLFUS (1898) confirment que les modifications profondes de la charnière qui est pourvue chez les Spondylidae de dents puissantes, suffisent à justifier l'admission de ce groupe au rang de famille particulière.

Connu donc depuis longtemps (RONDELET, 1555) et scientifiquement établi par LINNE et LAMARCK le genre Spondylus ne comprenait alors que 25 espèces, dont quatre fossiles. Par la suite, les importantes observations réalisées par d'ORBIGNY et par DESHAYES (qui y réunit les genres Podopsis, Pachytes et Dianchora, ainsi que quelques espèces appartenant au genre Plagiostoma) ont considérablement augmenté le nombre de ces espèces. Il en est de même des découvertes faites par NILSSON, MANTELL, GOLDFUSS, BRODERIP, etc..

En consultant les diverses références et en considérant les spécimens

des principales grandes collections : laboratoire de paléontologie d'Orsay (collection de l'Ecole des Mines - ENSM-Paris), de l'Institut de paléontologie du Muséum de Paris, du Laboratoire de Malacologie du Muséum de Paris, j'ai établi un catalogue comportant 190 espèces, dont 42 appartiennent au Crétacé supérieur, 83 au Tertiaire et Quaternaire et 65 sont actuelles. Dans la troisième partie de ce travail je donnerai, d'après des spécimens très nombreux examinés par moi, des descriptions de 36 espèces actuelles, de 21 espèces du Tertiaire (6 du Néogène et 15 du Paléogène) et de 18 espèces du Crétacé.

I. - PLACE DES SPONDYLIDAE DANS LA CLASSIFICATION DES BIVALVIA.

Ainsi que RIDEWOOD l'a remarqué en 1903, la classification des Bivalves est une opération difficile et la différence dans la forme des coquilles, la charnière, les dents, le ligament, le sinus palléal, le siphon et les muscles adducteurs sont des caractéristiques qui interviennent dans sa réalisation.

Pour la famille des Spondylidae, avant de commencer cette monographie et d'essayer de situer les espèces les unes par rapport aux autres, il me semble nécessaire de préciser sa position dans l'ensemble des Lamellibranches (Bivalvia), en considérant très rapidement les diverses classifications proposées par ces derniers. BRUGUIERE en 1792 sépare les bivalves irréguliers tels que Chama et Ostrea, des bivalves réguliers comme Venus ; donc Spondylus appartient à la première catégorie.

LAMARCK en 1816 définit deux ordres d'après les caractères des impressions musculaires : les dimyaires et les monomyaires (Spondylus appartient au deuxième).

FLEMING en 1828 classe les bivalves en Asiphonata qui sont dépourvus de siphon et Siphonata qui en ont un ou plusieurs (SPONDYLUS est dépourvu de siphon).

En 1883, NEUMAYR reconnaît cinq types de charnière qui définissent cinq ordres de Lamellibranches : Cryptodonta, Desmodonta, Taxodonta, Heterodonta, Dysodonta (dents nulles ou irrégulières, un adducteur ou deux inégaux, impression palléale entière). Dans cet arrangement SPONDYLUS est compris dans le cinquième ordre. SUESS en 1890 ajoute l'ordre des Schizodonta et FISCHER crée un septième ordre celui des Isodonta, pour les formes dont le ligament est situé dans une

fossette interne et dont les dents sont symétriques par rapport à lui, ce qui est le cas de Spondylus.

La classification de PELSENEER, publiée de 1889 à 1911 est basée sur la structure de détail des branchies. Il caractérise cinq ordres : Protobranches, Filibranches, Pseudolamellibranches, Eulamellibranches (Spondylus), Septibranches.

RIDEWOOD (1903) adopte, avec quelques retouches la classification de PELSENEER. Dans son arrangement il a un sous-ordre des Pectinacea, l'ordre des Eulamellibranches (Eleutherorhabda) auquel les Pectinacea appartiennent est caractérisé par les filaments des branchies, disposés des deux côtés de l'axe branchial, les filaments adjacents étant retenus en place par des cils rigides. Il comprend les familles suivantes : Spondylidae, Pectinidae et Aviculidae.

Henri DOUVILLE (1912) essaye de suivre l'évolution de la charnière depuis les premiers Lamellibranches connus : Taxodontes libres, Dysodontes fixés (Spondylus), Desmodontes cavicoles.

Certains auteurs font intervenir comme caractère majeur dans la classification des bivalves la structure du test. Ainsi BØGGILD (1930) reconnaît pour les deux grandes divisions : les Anisomyaria qui, à quelques exceptions près, ont une coquille formée totalement de calcite et les Homomyaria dont la structure consiste en aragonite (toujours avec quelques exceptions). Dans cette division Spondylus appartient au premier groupe. Et enfin d'après la classification de PURCHON (1958) basée sur le type d'estomac on distingue cinq grades dont la quatrième renferme : Pecten, Spondylus, Lima, etc...

En définitive j'adopterai le classement ci-dessous :

Classe : Bivalvia Linné, 1758 (Buonami, 1681)

Sous-classe : Pteriomorphia Beurlen, 1944

Ordre : Pterioda Newell, 1965

Super-famille : Pectinacea Rafinesque, 1815

Famille : Spondylidae Gray, 1826

qui correspond à celle retenue dans le "Treatise on Invertebrate paleontology" de MOORE R.C. (1969).

Dans ce traité le genre unique de la famille - Spondylus Linné, 1758

est subdivisé en trois sous-genres :

- Spondylus s.str.
- Corallopondylus Monterosato, 1917
- Eltopera Iredale, 1939.

III - ANATOMIE.

A part une monographie complète de DAKIN, déjà ancienne, on ne trouve que des études de certains organes dans la bibliographie plus récente.

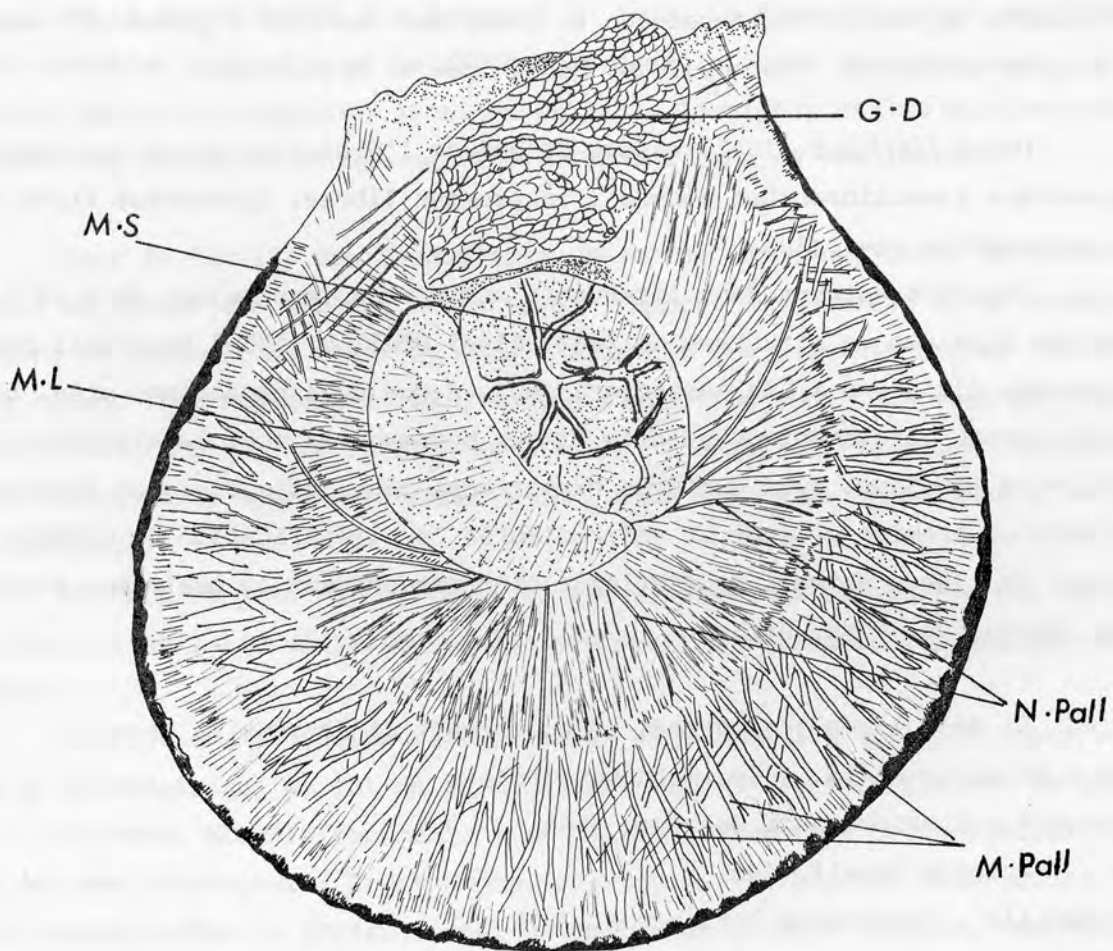


Fig. 1 - Sp. gaederopus. Vue du côté droit après avoir enlevé la valve droite.
G.D., - glande digestive. M.S., - partie striée du muscle adducteur.
M.L. - partie lisse du muscle adducteur. M. pall - muscle palléal.
N. pall. - nerf palléal [d'après DAKIN]

1 - Manteau et organisation générale.

En enlevant l'une des valves on peut voir facilement la ressemblance entre Pecten et Spondylus. Il y a le grand muscle adducteur unique (situé près du centre et plus proche au côté postérieur) qui est formé de deux parties (figure 1), et le même type de manteau, dont le bord est si caractéristique du genre Pecten et est en relation étroite avec la faculté de nager (DAKIN, 1928a).

La cavité palléale est complètement ouverte tout le long des marges antérieure, ventrale et postérieure, quoique les courants inhalants et exhalants soient localisés (in MOORE, 1969). Le manteau de Spondylus consiste en une paire de minces feuilles transparentes de tissus mais qui présentent une bordure musculaire très épaisse. Les deux lobes du manteau sont fixés seulement dans la région de la charnière et ils sont libres sur tous les autres côtés. Les couches internes du manteau confluent donc dans la région cardinale et sur une courte distance en avant et en arrière.

Il n'y a donc ni siphon, ni une quelconque fusion des bords du manteau pour former les orifices inhalant et exhalant, ni une autre caractéristique qui différencie la région antérieure de la postérieure. La bordure musculuse du manteau atteint sa plus grande épaisseur ventralement et à partir de là diminue graduellement en remontant vers la ligne cardinale.

Les bords libres du manteau présentent deux plis bien nets, ce qui donne une section transversale en forme de Y. Le pli extérieur est subdivisé dans la mesure où il produit des tentacules sur plusieurs rangs et il possède aussi une rainure où le périostracum est secrété. Les yeux se développent sur ce pli externe et sur son bord interne (figure 2) et comme chez Pecten ils sont ventralement plus grands et deviennent plus petits en approchant de la ligne cardinale. Le pli interne forme un rabat musculaire (velum), qui chez Spondylus est bien développé, tandis que le repli médian est très faible (YONGE, 1936). Chez Pecten le velum est utilisé pour nager en même temps que le muscle adducteur, mais il n'a pas cette fonction chez Spondylus bien qu'il y soit presque aussi développé que chez Pecten.

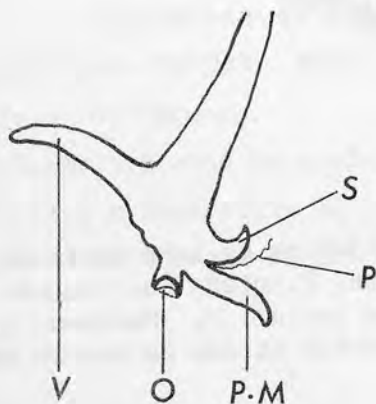


Figure 2 - Spondylus gaederopus, section transversale du bord du manteau. O.,-oeil. P.M.,- plissement médian du bord du manteau. V.,-velum. P.,- périostracum. S.,- secteur externe du bord de manteau (d'après Dakin dans Yonge 1936).

Il y a cependant une petite différence entre les deux : le bord du velum chez *Pecten* porte des petits tentacules, de telle sorte que quand la coquille est ouverte les deux velums se touchent à peine par leurs bords libres les tentacules sont en contact ou s'entrecroisent.

Chez *Spondylus* il n'y a pas de tentacules sur le bord libre du velum.

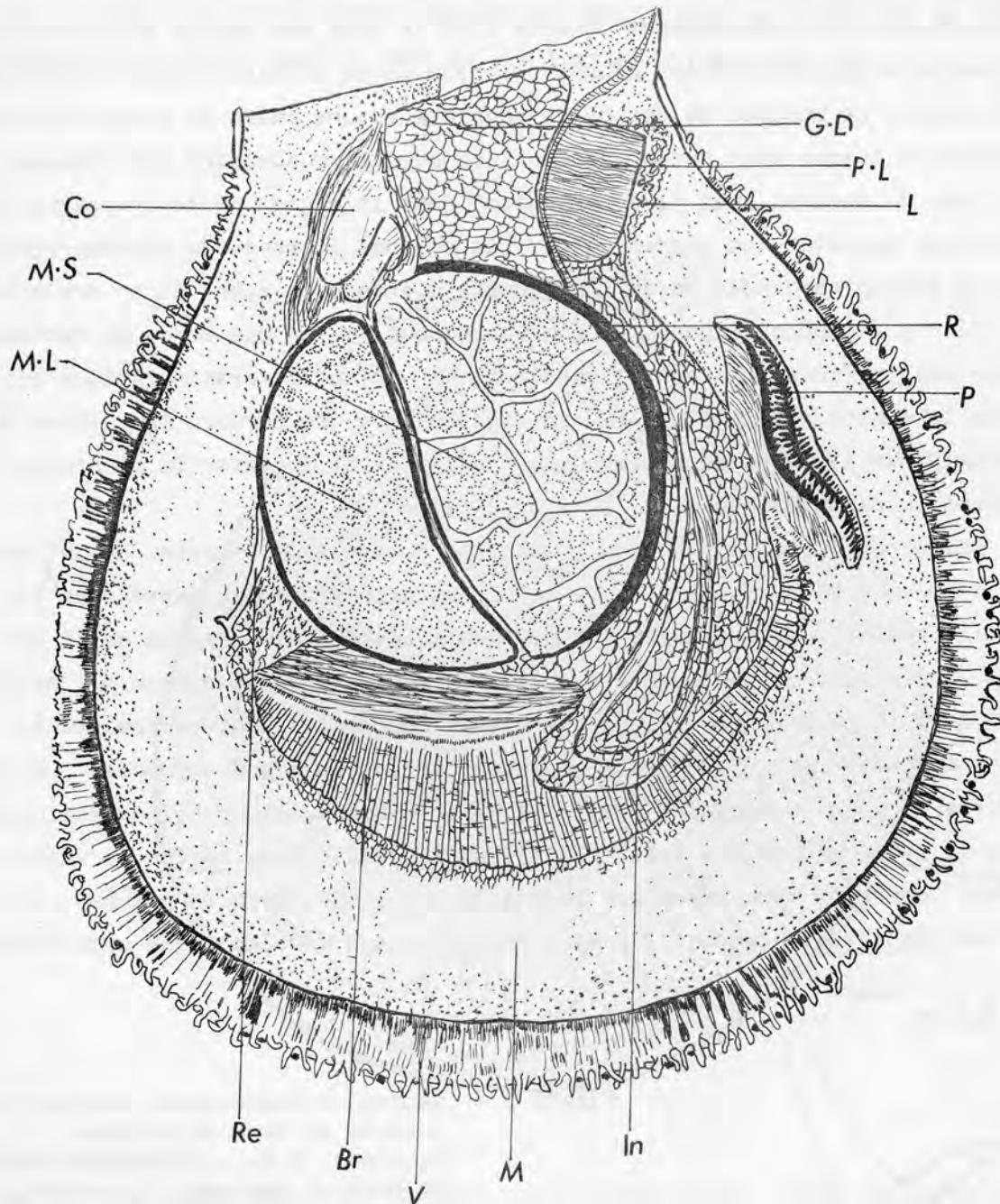


Figure 3 - *Sp. gaederopus*. Vue du côté droit après ablation du lobe droit du manteau. BR. - Branchie. G.D. - glande digestive. P. - pied. Co. - coeur. In - Intestin. R. - Rein. L. - Lèvre. P.L. - Palpe labial. M. - Manteau. M.L. - partie lisse du muscle adducteur. M.S. - partie striée du muscle adducteur. Re. - Rectum. V. - Velum.

2 - Branchies.

La structure des branchies a joué, on le sait, un rôle très important dans la classification des Lamellibranches. Chez Spondylus, comme chez Pecten, elles entourent le muscle adducteur (figure 3). Chaque cténidium est formé d'un axe branchial de soutien à partir duquel pendent deux lamelles de filaments. Exactement comme chez Pecten aussi le cténidium est plié et hétérorhabdatique. Tant du point de vue morphologique qu'histologique la ressemblance est très étroite entre ces deux genres. Ainsi, le curieux développement que montrent les filaments chez Pecten, dit "développement respiratoire", consistant en une feuille de tissu, avec un vaisseau sanguin qui suit son bord, se retrouve sur les filaments principaux de Spondylus (DAKIN). Pourtant on note de petites différences entre branchies de Spondylus et de Pecten, mais elles ne dépassent pas celles qui se présentent entre espèces différentes du genre Pecten.

3 - Tube et glandes digestifs.

Le tube digestif de Spondylus est relativement simple de forme et ressemble étroitement à celui de Pecten. L'orifice buccal est dissimulé à la manière caractéristique de Pecten, par les bords enroulés et compliqués des lèvres (figure 3) de telle sorte que par l'emboîtement de la lèvre supérieure et de la lèvre inférieure l'entrée de la bouche se réduit à de fines et nombreuses ouvertures. Les bords des lèvres ont la même pigmentation jaune-orange, qui est caractéristique de cette région chez Pecten. Les palpes labiaux, qui prolongent les lèvres sont de forme rectangulaire, le côté allongé formant un angle droit avec les nombreuses rainures typiques.

De la bouche un court œsophage part vers l'estomac qui est situé au milieu des glandes digestives. L'estomac et les glandes digestives se situent entre le muscle adducteur et la charnière et enfin la masse viscérale s'allonge vers le bas et vers le pied.

L'intérieur de l'estomac de Spondylus ressemble de très près à celui de Lima (d'après PURCHON, 1958) et nous nous contenterons de remarquer quelques points de différence.

Un processus élané se prolonge en arrière parallèlement au typhlosolis majeur. Ainsi il y a séparation de la surface de tri du coecum digestif et du sillon intestinal. La surface de tri est plus étendue en arrière sur la paroi droite de

l'estomac, formant une large poche aveugle en avant et sur le bout du typhlosolis mineur.

L'intestin traverse la glande digestive ventrale, puis la masse viscérale à son extrémité (comme chez Pecten maximus et à l'inverse de Pecten opercularis). Alors il se courbe brusquement et remonte parallèlement au contour du muscle adducteur, plonge à travers la glande digestive, et en quittant cette partie, passe par le péricarde et le coeur, à la manière caractéristique de la majorité des Bivalves. Il n'exista pas de complications d'un autre type du canal digestif, ainsi il n'y a pas de sac distinct pour le stylet cristallin.

4 - Musculature.

a. Musculature palléale.

Les plus importants muscles du manteau sont des muscles radiaires localisés au bord. Les muscles circulaires sont disposés surtout dans le velum. Les muscles radiaires (figure 1) attachent les marges du manteau aux valves et ils sont non seulement responsables de la rétraction générale du manteau quand les valves sont fermées, mais aussi de ses mouvements localisés.

L'arrangement des fibres radiaires est pratiquement le même que chez Pecten. Elles sont admirablement adaptées à leur fonction. Ainsi les fibres sont perpendiculaires par rapport au bord du manteau et d'autres fibres croisent en diagonale les premières.

L'angle des muscles diagonaux varie quelque peu en allant vers la ligne cardinale. Les organes reproducteurs ont tendance à s'introduire dans le manteau chez Spondylus. Ce cas a été remarqué chez des spécimens très âgés qui avaient été capturés quand l'animal était arrivé à un stade de maturité sexuelle.

b. Muscle adducteur.

Les organes de Spondylus sont suspendus autour d'un seul grand muscle adducteur qui va d'une valve à l'autre situé près du centre de la valve un peu excentré du côté postérieur. A cause de cette position il y a un large espace dans la région dorsale et antérieure et par rapport au muscle où les glandes digestives et la masse viscérale se situent (DAKIN, 1928a). La partie rouge de ce muscle occupe la région antérieure et la partie blanche la postérieure. Sur une section transversale, la première est presque elliptique et la seconde en forme de demi-cercle.

L'adducteur se présente en général comme une colonne ronde de 15 à 20mm de diamètre de base. La hauteur diminue vers le bout postérieur; ainsi on a mesuré 25mm à l'extrémité antérieure et 15mm à la postérieure ; en état d'hypercontraction ces mesures passent respectivement à 15mm et 6-8mm.

Le raccourcissement du muscle rouge est remarquable chez Spondylus.

Les fibres musculaires ont une structure striée entre-croisée. L'observation attentive montre que dans certaines parties de la fibre et surtout dans la portion centrale la striation tend à devenir quelque peu oblique ou irrégulière. Sous le microscope ordinaire ces fibres musculaires ressemblent entièrement à celles du Pecten. Les striations croisées des fibres sont bien marquées dans les deux cas ; elles sont régulières chez Pecten et quelques fois très peu irrégulières, mais plus prononcées chez Spondylus. En détail le microscope électronique révèle quelques différences remarquables (S. KAWAGUTI & N. IKEMOTO, 1959).

La fibre musculaire de Pecten est typique avec des bandes A et I, une zone H, une membrane Z et des arrangements parallèles de myofilaments, probablement de deux sortes, les uns épais et les autres minces. Chez Spondylus les membranes Z n'existent pas et la ligne de la série des granules est transverse ou quelque peu oblique à la fibre, réunissant les myofilaments bout à bout. Même dans une fibre relâchée il n'y a pas de zone H. Quand l'adducteur est détaché de l'une des valves la contraction de la portion rouge chez Pecten est égale seulement à quelques pour-cent de la longueur physiologiquement contractée, mais atteint presque 40% chez Spondylus. La contraction de la portion lisse est presque 50% pour les deux (Spondylus et Pecten). Une telle différence s'observe aussi dans les préparations histologiques habituelles. Le diamètre de la fibre musculaire chez le Pecten ne change pas du stade relâché au stade contracté. Chez Spondylus il diffère remarquablement. Cela s'observe plus clairement en micrographie électronique. Le premier ne présente aucun changement appréciable dans le diamètre de la fibre tandis que chez le second à l'état de relaxation il y a allongement en ligne droite suivant l'axe longitudinal de la fibre, mais en présentant un zig-zag à rangs serrés. Ces caractères chez Spondylus sont les mêmes que ceux du muscle lisse.

Pour conclure on peut dire que le muscle rouge de Spondylus quoique présentant une striation croisée ou oblique est d'un type intermédiaire entre le muscle strié-croisé et le muscle lisse ou oblique-croisé. Il est intéressant de comparer pour une série de genres une telle différence dans les caractères morphologiques en relation avec leur physiologie et leur morphologie. Le tableau suivant

résume une telle comparaison pour les principaux Monomyaires.

	Activités	fermeture prolongée	striation de la portion rouge	portion blanche
PECTEN	nage			
	contract. rapide	oui	croisée	lisse
	relaxation ra- pide			
LIMA	nage			
	contract. rapide	non	croisée	absente
	relaxation ra- pide			
SPONDYLUS	contract. fré- quemment rapide			
		oui	oblique croisée	lisse
	relaxation plu- tôt lente			
OSTREA	occasionnellement contract. rapide	oui	lisse	lisse
	relax. lente			

Dans la partie consacrée à l'évolution nous parlerons de l'importance de ce muscle dans la généalogie des Spondylus.

5 - Système nerveux.

Le système nerveux de *Spondylus* présente une véritable surprise car il se distingue complètement du type des autres Lamellibranches, mais il devient compréhensible si on le fait dériver de celui des Pecten.

Les trois paires de ganglions principaux des Lamellibranches (cérébro-pleuraux, pédieux et viscéraux) sont bien représentées chez *Spondylus*.

Les ganglions viscéraux fusionnent en un ganglion unique, ce qui est très proche de ce que l'on observe chez Pecten. Ils sont en relation avec le muscle adducteur jusqu'à l'extrême bout de la masse viscérale.

Les ganglions accolés à la base du pied d'après d'HARDIVILLIER A. (1893) s'observent facilement, enfoncés dans un tissu cellulaire (DAKIN, 1928).

Les ganglions cérébro-pleuraux sont difficilement observables. Ils se trouvent dans l'angle du palpe labial et des lèvres. En outre ils sont enfoncés dans un tissu cellulaire.

La disposition des connectifs de ces ganglions est tout à fait aberrante. En effet les connectifs cérébro-pédieux sont remplacés par des connectifs viscéro-pédieux. De plus les nerfs statocytiques, qui semblent partir du ganglion viscéral sont unis sur une partie de leur trajet au collier cérébro-viscéral. En se basant surtout sur l'origine des nerfs statocytiques WATSON (1930) estime que chez *Spondylus* il y a eu dédoublement de la masse cérébro-palléale, dont une grande partie a émigré jusqu'aux centres viscéraux auxquels elle s'est incorporée entraînant avec elle les nerfs statocytiques.

La figure 4 montre chez *Spondylus* deux ganglions cérébraux sur les côtés de la bouche, qui sont connectés par une commissure et par des connectifs avec les ganglions viscéraux. De petits nerfs émanant de ces ganglions cérébraux se rendent à la bouche, aux lèvres et aussi aux glandes digestives. Les ganglions pédieux innervent le pied grâce à de nombreux filets.

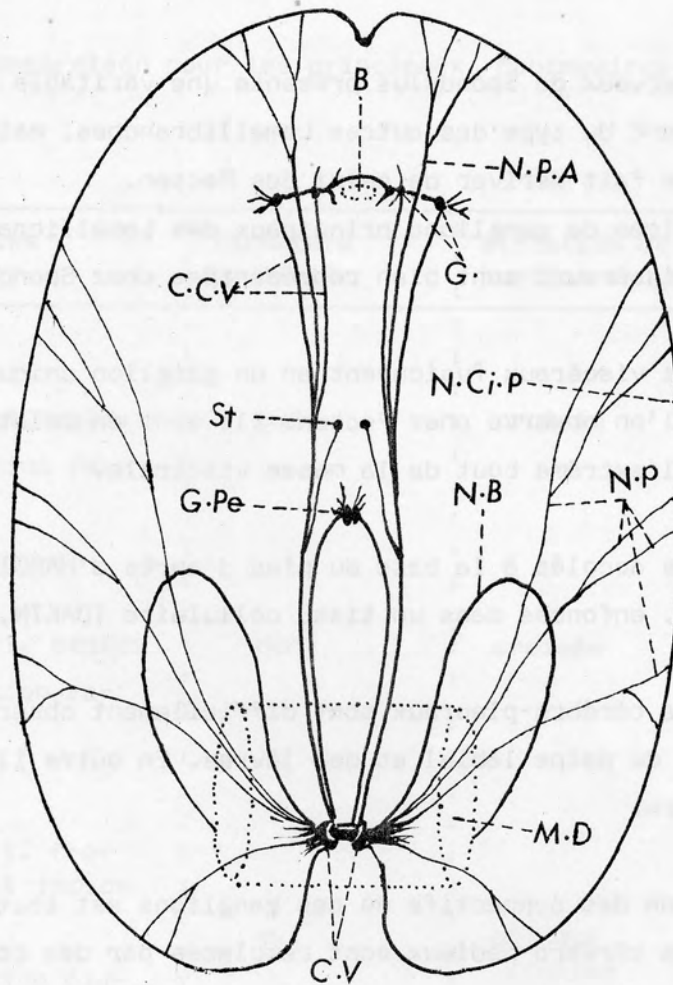


Figure 4 - diagram du système nerveux de Spondylus.
 N.P.A. - nerf palléal antérieur. M.D. - muscle adducteur.
 N.B. - nerf branchial. C.C.V. - connectif cérébro-viscéral.
 G.C. - ganglions cérébraux. N.Ci.P. - nerf circum palléal.
 B. - bouche. G.Pe. - ganglions pédieux. C.V.Pe. - connectif
 viscéro-pédieux. N.P. - nerf palléaux. St. - statocyst.
 G.V. - ganglions viscéraux. (d'après DAKIN, 1928).

Les ganglions viscéraux de *Spondylus* et de *Pecten* présentent les mêmes caractéristiques (figure 5).

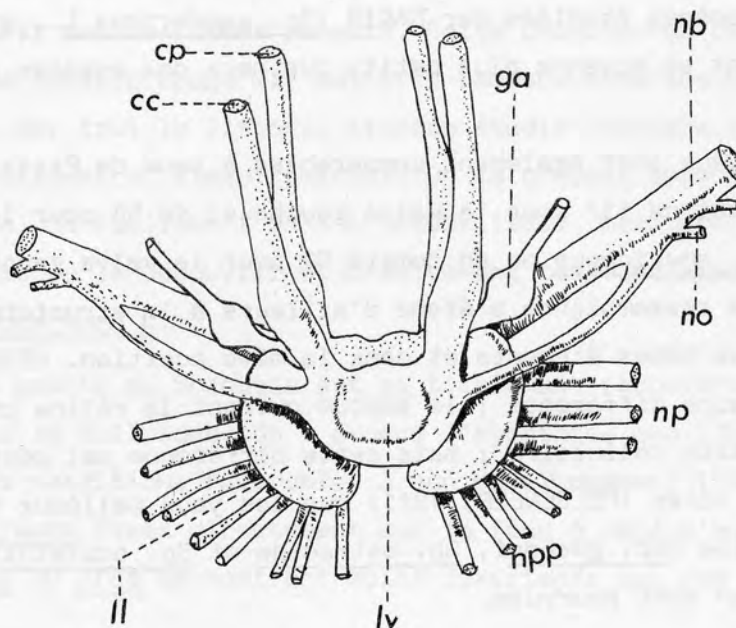


Figure 5 - Ganglion viscéral de *Spondylus* vu par la face ventrale:
 cc, cp - connectifs cérébro-viscéral et "viscéro-pédieux".
 ga. - ganglion accessoire. ll et lv - lobe latéral et lobe
 ventral central. nb. - nerf branchial. no - nerf osphradial.
 np - nerfs palléaux. npp. - nerf palléal postérieur (d'après
 DAKIN 1928, dans *Traité de Zoologie* de GRASSE 1960).

6 - Organes des sens.

En raison de leurs remarquables particularités les yeux seront étudiés à part. Les autres organes des sens consistent en osphradies, statocyte, organe des sens abdominal, cellules sensorielles et terminaisons nerveuses libres qui se trouvent dans les branchies, les palpes, le pied et probablement d'autres parties de la surface du corps.

Sont à retenir les statocytes car au nombre de deux, bien que très petits ils correspondent à ceux que l'on trouve chez un certain nombre d'autres Lamellibranches fixés. Malgré leur fréquente connexion avec le ganglion pédieux, ou avec les ganglions cérébro-pédieux, situés très près, on suppose que leurs nerfs proviennent en réalité des ganglions cérébroïdes.

7 - Les yeux.

La position des yeux de *Spondylus* sur le manteau est la même que chez *Pecten*. Chez les espèces étudiées par DAKIN (*Sp. gaederopus* L., et *Sp. americanus* Herm.) les yeux sont en moyenne plus petits que ceux des espèces de Pectinidés de même taille.

Par le nombre ces yeux sont également comparables à ceux de *Pecten*. Ainsi chez *Sp. gaederopus* il est de 117 pour la valve gauche et de 58 pour la valve droite, tandis que chez *Sp. americanus* on en compte 92 pour la valve gauche et 71 pour la valve droite. La ressemblance s'étend d'ailleurs à la structure histologique. La rétine montre les mêmes éléments et dans la même position. HESSE (1900) indique seulement une certaine différence : le septum ouvrant la rétine chez *Spondylus* serait de constitution cellulaire ; mais cette différence est contestée par DAKIN.

Il est à noter (PELSENEER, 1911) que les yeux palléaux manquent chez les espèces abyssales (*Sp. gussoni*, *Sp. ostreoide* et *Sp. oculatus*), alors que les formes littorales en sont pourvues.

IV - MODE DE VIE ET HABITAT.

Spondylus vit solitaire, fixé sur les fonds rocheux, par cémentation sur des Bryozoaires, par accrochage dans les récifs coralliens, grâce à des lamelles concentriques de la valve droite, et sur les fonds meubles par enfoncement d'épines. Nous étudierons très en détail cette fixation dans le chapitre consacré à l'adaptation.

En dehors de cette vie essentielle, il y a lieu de parler de l'association de *Spondylus* et d'autres organismes marins. On sait que les conditions nécessaires à la vie de certaines espèces ne se limitent pas aux facteurs inorganiques, mais qu'elles comprennent d'autres espèces d'êtres vivants auxquelles elles sont liées par des rapports éthologiques étroits. Telles sont les associations de *Spondylus* avec des Lamellibranches commensaux ou parasites, avec des Crustacés, des Spongiaires, etc..

Je citerai quelques exemples.

D'après des prospections sous-marines considérables effectuées pendant

trois ans (MELONE, 1969) le long des côtes de Pouilles, du promontoire de Gargano jusqu'à Tarente, on a pu constater qu'une association s'établissait entre une Desmosponge (Crambe crambe Thiele) et Sp. gaederopus L. Le Spondyle est constamment recouvert en presque totalité par l'Eponge, puisque sur 600 spécimens recueillis un seul ne présentait pas de Crambe associé. Cette Desmosponge de l'ordre des Poecilosclerina, de couleur rouge vif est très commune dans les milieux superficiels (SARA, 1964a) sur tout le littoral italien étudié (Riviera ligure, golfe de Naples, golfe de Policastro, îles Tremitie). On la croyait absente de quelques stations du littoral de Pouilles (SARA & MELONE, 1963), mais une recherche plus approfondie a permis de la découvrir et précisément toujours associée à Spondylus gaederopus L. et Arca noae L..

La valve gauche du Spondyle est si totalement recouverte qu'un oeil non averti ne voit plus le Mollusque. On a avancé l'hypothèse que l'Eponge trouve à cette situation des conditions favorables à son développement (SARA, 1967). D'ailleurs des Crambe crambe fixés directement sur le fond à côté d'autres qui sont fixés sur Spondylus ou Arca se montrent moins luxuriants que ces derniers.

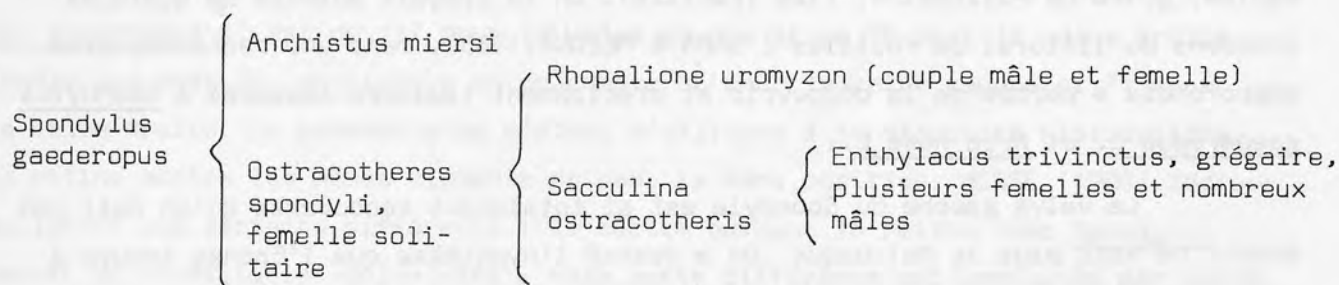
Ch. PEREZ (1920) a décrit un exemple fort curieux d'association de plusieurs organismes réunis par des liens éthologiques. Sur les bancs perliers du golfe Persique (Rak-es-Zakoum, île Arzana) on rencontre communément Spondylus gaederopus L. (spécimens recueillis et déterminés par Ph. DAUTZENBERG) qui héberge l'un ou l'autre des deux Crustacés commensaux suivants : une Crevette du groupe des Pontoniidés, Anchistus miersi (de Man) ; un crabe du groupe des Pinnothères (Ostracotheres spondyli Nobili). Pour Anchistus miersi le couple mâle et femelle se trouve toujours associé.

Ostracotheres spondyli par contre est solitaire et il s'agit presque toujours d'une femelle, plus de 140 individus observés appartiennent exclusivement à ce sexe.

Le Pinnothère à son tour héberge deux Crustacés parasites qui peuvent exceptionnellement se trouver réunis sur le même hôte, mais sont plus généralement solitaires : un Bopyrien décrit par Ch. PEREZ sous le nom de Rhopalione uromyzon et qui présente la particularité curieuse de se fixer non dans la cavité branchiale de son hôte, mais sous son abdomen ; une Sacculine nommée Sacculina ostracotheris par Ch. PEREZ. Cette Sacculine à son tour héberge un parasite à un troisième degré, un Cryptonicien Enthylacus trivinctus qui vit à l'état grégaire dans la cavité

palléale de son hôte, où on trouve quelques femelles adultes, de nombreux mâles et éventuellement quelques formes transitionnelles appartenant à la phase évolutive où le mâle se transforme en jeune femelle.

Le complexe écologique qui gravite autour de Spondylus dans le golfe Persique peut être résumé dans le tableau suivant :



Outre l'intérêt zoologique qui s'attache à ces types complexes de vie dépendante, cette association appelle une remarque au point de vue de la distribution géographique : Spondylus gaederopus est une espèce méditerranéenne, sa rencontre dans le golfe Persique laisse supposer qu'il est au nombre de ces espèces qui traversant le canal de Suez se sont acclimatées au domaine de l'Océan Indien . D'après Ch. PEREZ le cortège de ses commensaux et parasites n'est point constitué de formes qui lui appartiennent en propre et qui l'aient accompagné dans sa migration. Il s'agit au contraire de formes qui faisaient partie antérieurement de la faune autochtone.

Enfin, il sera peut-être utile de noter que certains Lamellibranches perforants, commensaux et parasites pénètrent dans le Spondylus. Tels sont : lithodomus aristatus dans Spondylus sp., Saxicava rugosa et Jouannetia dans Spondylus lamarcki, Lepton sp. sur Spondylus sp., etc. d'après la littérature et mes observations.

V - LA COQUILLE.

Bien que pectiniforme la coquille de Spondylus présente des différences par rapport à celle du genre Pecten.

Elle est en général massive, inéquilatérale et inéquivalve, la valve

droite (inférieure) fixée, plus bombée et projetant son sommet dorsalement sous forme de talon. Cependant chez l'espèce-type du genre (Sp. gaederopus) cette valve est malgré tout peu convexe. Le talon plus ou moins développé présente une aréa triangulaire externe, toujours blanche. La valve gauche est normalement dépourvue de talon, sauf quelques exceptions où il est très réduit (exemple : Sp. crassi - costa Lmk.). Les auricules sont sensiblement égales. Certaines espèces de Spondylus non cimentées au substratum possèdent une coquille parfaitement régulière, équivalve et équilatérale. Dans ce cas la disparition du talon fait que les crochets respectifs des deux valves viennent en contact, par exemple chez Sp. palensis du Paléogène et Sp. spinosus du Crétacé.

La taille des coquilles de Spondylus varie de un centimètre (par exemple Sp. gussonii Costa actuel) à 20cm (par exemple Sp. varius SOW. actuel).

Le ligament de Spondylus est interne, situé dans un chondrophore dont la trace au cours du développement laisse un sillon qui parcourt l'aire cardinale sur toute sa longueur. Tantôt ce sillon ou rainure est ouvert et donc visible de l'extérieur (Sp. ferreolensis par exemple) tantôt il est recouvert et se situe donc dans l'épaisseur du talon.

La charnière de Spondylus est isodonte, type proposé précisément par FISCHER pour la disposition réalisée chez Spondylus et Plicatula. Le plateau cardinal de chaque valve possède deux dents bien saillantes. Celles de la valve droite bordent le chondrophore et sont extérieurement flanquées de fossettes dentaires (figure 6b). A la valve gauche ce sont les fossettes dentaires qui bordent le chondrophore (figure 6a). STEINMANN a proposé la formule suivante pour la charnière de Spondylus

L 1001

R 0110

La valve gauche est désignée par L, la droite par R. 0 désigne une fossette et 1 une dent. D'après DALL cette formule s'écrit

L 1 0 c 0 1

R 0 1 c 1 0

où c désigne le chondrophore.

La ligne palléale est complète et continue. L'impression du muscle adducteur est située à l'intérieur de cette ligne. Elle est orbiculaire et excentrée postérieurement. On distingue les deux parties : la portion postérieure plus grande correspondant aux fibres opaques, la portion antérieure aux fibres translucides. Chez les fossiles, notamment Sp. crassicosta du Miocène ces deux portions s'observent parfaitement.

L'ornementation sculpturale et chromatique des deux valves diffère en général. La valve droite comporte le plus souvent des lamelles foliées concentriques par lesquelles se fait la fixation. Au contraire à la valve gauche on observe des côtes radiales de plusieurs ordres, les plus fortes étant épineuses. Chez les espèces qui ne sont pas pémentées l'ornementation est identique aux deux valves. Les colorations vives-rouge, orangé sont répandues chez les *Spondylus* ; celles de la valve droite sont généralement plus claires que celles de la valve gauche. Souvent la bande marginale palléale interne est colorée.

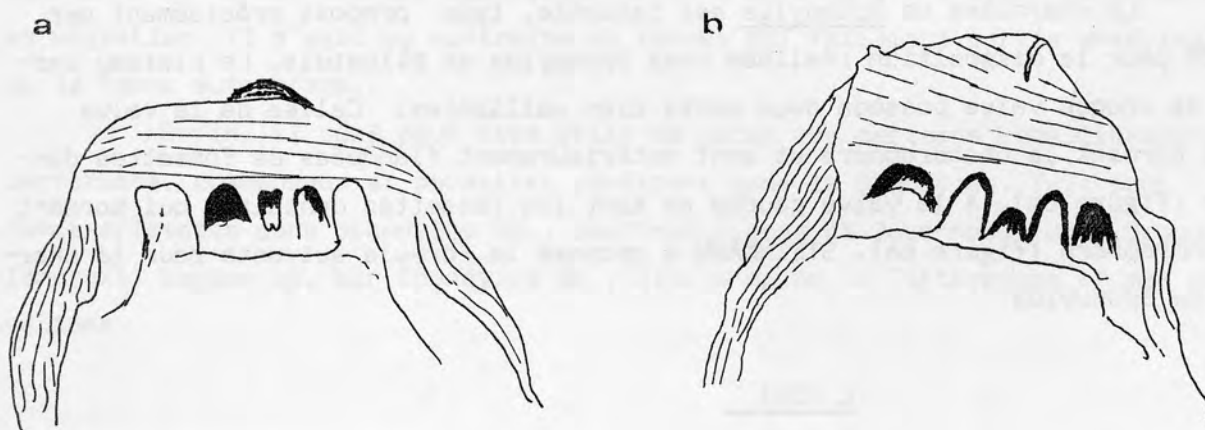


Figure 6 - La charnière isodonte de *Spondylus*.

a, valve gauche. b, valve droite.

RESUME DE LA PREMIERE PARTIE.

La famille des Spondylidae a été séparée de celle des Pectinidae de LAMARCK en 1826 par GRAY. Après avoir étudié les différentes classifications, nous avons adopté celle retenue dans le "Treatise on Invertebrate Paleontology" (MOORE, 1969).

A cause de leur importance évolutive et paléoécologique, les parties molles de Spondylus ont été étudiées d'après les travaux de quelques auteurs mais cette partie est principalement basée sur l'étude d'anatomie comparée de DAKIN. Les différents organes (muscles adducteur et rétracteurs, branchies, glandes et tube digestifs) montrent une ressemblance très étroite entre Spondylus et Pecten, en rapport avec l'évolution.

La comparaison des systèmes nerveux et des yeux des deux genres donne le même résultat.



Deuxième partie : MICROSTRUCTURE DU TEST.

Cette étude repose sur l'examen de spécimens passablement nombreux de plusieurs espèces différentes actuelles et fossiles : Spondylus aculeatus du Quaternaire de l'île Karak (Iran) ; Sp. gaederopus du Pliocène d'Asti, Sp. ferreolensis concentricus du Pliocène du Roussillon, Sp. truncatus du Crétacé supérieur de La Valette (Aude), Sp. ducalis actuel des Philippines, Sp. croceus actuel de l'Océan Indien, Sp. erinaceus actuel de l'Océan Indien, Sp. varius actuel de l'Australie, Sp. pictorum actuel de Californie.

Bien que classique il me semble utile de dire quelques mots de la technique utilisée. Les sections ont été effectuées suivant trois directions : transversale, tangentielle, radiale (figure 7A). J'ai préparé des lames minces pour l'examen au microscope optique. Des coupes semi-minces, non collées ont été préparées pour la microradiographie. Des fragments détachés suivant les différentes directions mais essentiellement dans le sens radial et transversal ont été utilisés pour l'examen au microscope électronique à balayage.

Des déterminations de composants minéralogiques ont été effectuées en diffractométrie aux rayons-X.

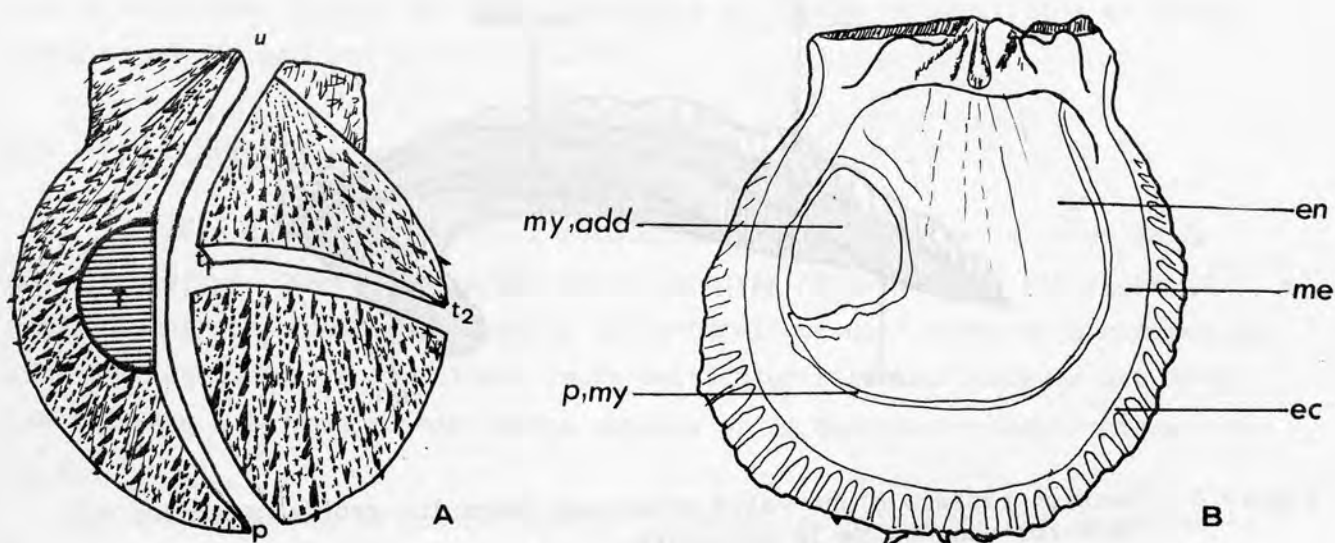


Figure 7. A - Les trois directions de section : t_1 - t_2 : transversale ; T : tangentielle ; u-p : radiale

B - Schéma de la face interne d'une valve gauche de *Spondylus*. my, add. - myostracum adducteur. p.my. - palliomyostracum. en. - endostracum. me. - mesostracum. ec. - ectostracum.

I - Définition des couches constituant la coquille.

En adoptant les définitions d'OBERLING (1964) au sujet des couches de la coquille des Lamellibranches on peut distinguer tout d'abord deux types de couches chez les Spondylidae (figure 7B).

L'une des couches secrétée par la surface du manteau est le palliostracum et l'autre secrétée par les zones d'insertion musculaire est la myostracum. Le palliostracum comprend trois couches :

a - l'ectostracum représente la couche externe qui recouvre entièrement la surface externe de la coquille. Elle est particulièrement développée chez les Spondylidae. Il peut s'agir d'une hypertrophie de l'ectostracum, mais on peut aussi penser que dans cette famille la partie externe du mésostracum ayant une structure parfaitement semblable à celle de l'ectostracum se confond avec lui, alors que la partie interne du mésostracum possède une structure totalement différente.

b - le mésostracum, partie moyenne entre ectostracum et endostracum apparait sur la face interne de la coquille entre le bord palléal et l'impression palléale. Elle s'étend en s'amincissant vers le sommet et se trouve à partir de la ligne palléale recouverte par l'endostracum (figure 8).

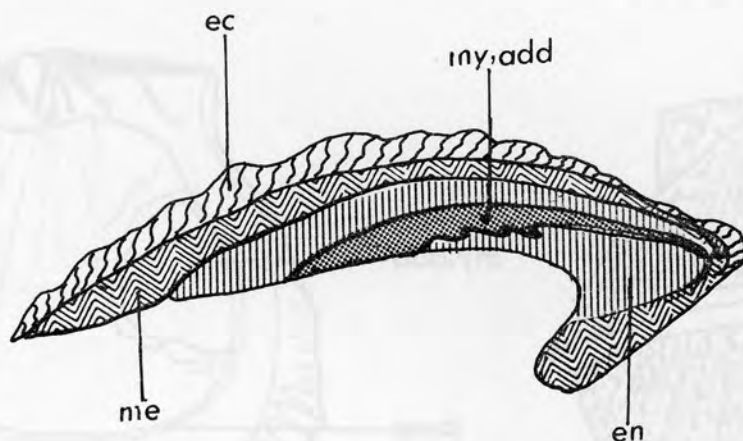


Figure 8 - Section radiale d'une valve droite de Spondylus représentant les différentes couches de la structure.
ec. - ectostracum. me.-mesostracum. en.- endostracum. my.add. -myostracum adducteur.

c - l'endostracum est la couche interne visible sur la face interne de la valve depuis l'impression palléale jusqu'au sommet.

Le myostracum chez les Spondylus peut se présenter sous deux formes :

a - le palliomyostracum qui borde l'endostracum correspondant à l'impression palléale qui est continue chez Spondylus et adjacente au muscle adducteur

b - le myostracum de l'adducteur secrété au niveau de l'insertion du gros et unique muscle adducteur.

II - Composition chimique et minéralogique du test.

Suivant la classification de ROSE (1858) qui divisait les Bivalves en trois groupes d'après la composition minéralogique les Spondylus se placeraient dans le groupe des tests entièrement **calcitiques**. D'après SCHMIDT (1924) les couches internes de la coquille des Spondylidés sont constituées de calcite. BØGGILD (1920) dans son étude détaillée de la microstructure des coquilles de Mollusques distingue chez les Spondylidés une couche externe en calcite et deux autres en aragonite.

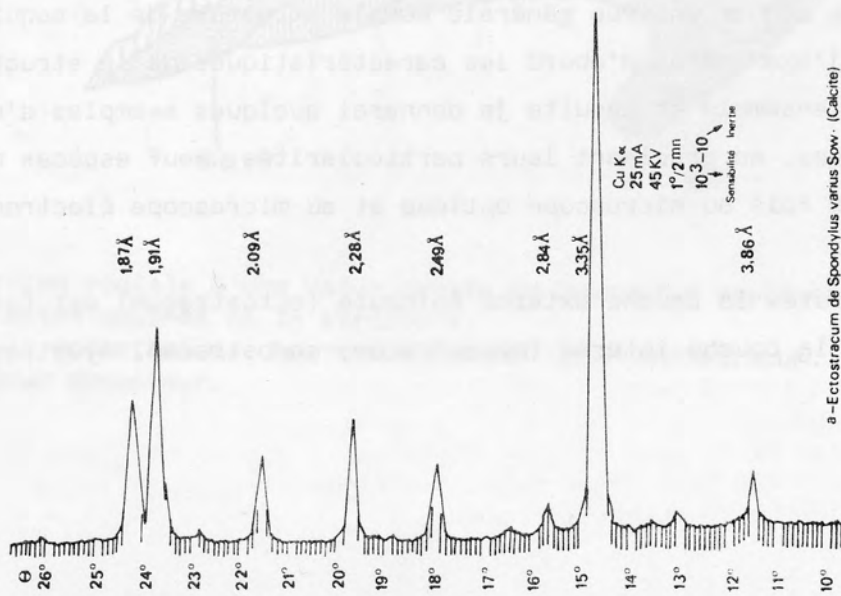
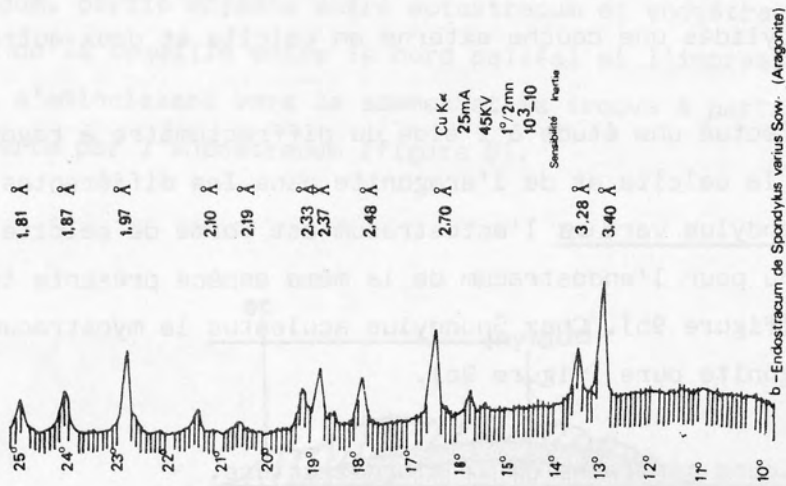
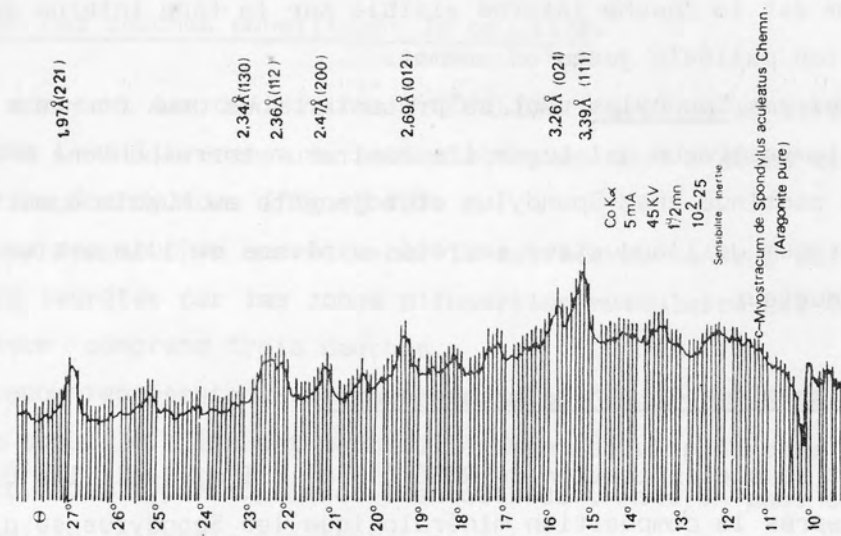
J'ai effectué une étude à l'aide du diffractomètre à rayons X pour fixer la répartition de la calcite et de l'aragonite dans les différentes couches de la coquille. Chez Spondylus varius l'ectostracum est formé de calcite (figure 9a). Le diagramme obtenu pour l'endostracum de la même espèce présente toujours des pics d'aragonite (figure 9b). Chez Spondylus aculeatus le myostracum se révèle comme formé d'aragonite pure (figure 9c).

III - Caractéristiques générales de la microstructure.

Afin de donner une vue générale sur la structure de la coquille du genre Spondylus j'examinerai d'abord les caractéristiques de la structure pour la famille dans son ensemble et ensuite je donnerai quelques exemples d'espèces spécialement examinées, en précisant leurs particularités. Neuf espèces ont ainsi été étudiées à la fois au microscope optique et au microscope électronique à balayage.

Chez toutes la couche externe épineuse (ectostracum) est formée de calcite, tandis que la couche interne (mesostracum, endostracum, myostracum) est en aragonite.

Figure 9 a,b,c.



La couche externe est foliée chez toutes les espèces examinées.

Comme je l'ai déjà dit, chez Spondylus cette couche est plus développée que l'ectostracum de beaucoup d'autres genres, mais cette épaisseur varie de façon remarquable chez les diverses espèces provenant de diverses régions. La morphologie de cette couche foliée a été décrite au niveau optique par plusieurs auteurs : KORRINGA (1951), plus particulièrement SCHMIDT (1924) et BØGGILD (1930, p. 249).

Cette structure consiste en feuillets de calcite disposés en général parallèlement à la surface de la coquille. Cependant ils peuvent se disposer obliquement et leur arrangement peut être très irrégulier et différer d'une espèce à l'autre.

Les sections radiales montrent des tubules, disposés verticalement dans les couches sous-jacentes, mais qui à la limite de l'ectostracum s'inclinent et prennent une direction oblique par rapport à la surface de la valve. Je décrirai ces tubules en détail plus bas, mais je noterai que dans l'ectostracum, à l'inverse des lignes d'accroissement qui s'inclinent obliquement vers le bord palléal, elles s'orientent vers le crochet (figure 10).

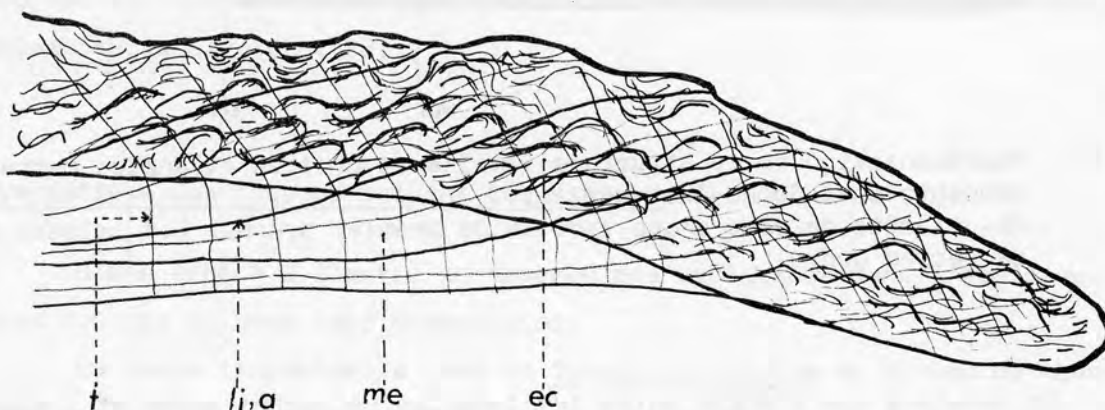


Figure 10 - Coupe radiale représentant la disposition des tubules et des lignes d'accroissement dans les couches interne et moyenne. t.- tubule. li.a. - ligne d'accroissement. me.-mesostracum. ec.- ectostracum.

En somme la direction des tubules est perpendiculaire à celle des stries d'accroissement.

Le mésostracum est formé d'une couche lamelleuse - croisée dont l'épais-

seur varie suivant les espèces. Divers auteurs ont décrit cette structure et notamment de façon très détaillée, BØGGILD. Elle est très généralement en aragonite et comprend de larges lamelles dites "lamelles de premier ordre" de forme rectangulaire. Elles mêmes sont constituées de nombreuses lamelles, plus petites (lamelles de deuxième ordre) qui ont la forme d'un parallélipipède à base rectangulaire. Les arêtes de base d'une lamelle de premier ordre forment un angle de 41° (en général) avec celles de second ordre. Dans deux lamelles contigues de premier ordre les lamelles de second ordre sont inclinées en sens opposé, d'où le croisement caractéristique suivant un angle de 98° . L'examen d'un spécimen de *Spondylus ducalis* au MEB a donné d'excellents résultats à ce sujet. J'ai pu chez cette espèce mesurer l'angle de croisement des lamelles de deuxième ordre dans deux lamelles contigues de premier ordre : il est constant de 115° (figure 11, pl. I, fig. 1,4,7).

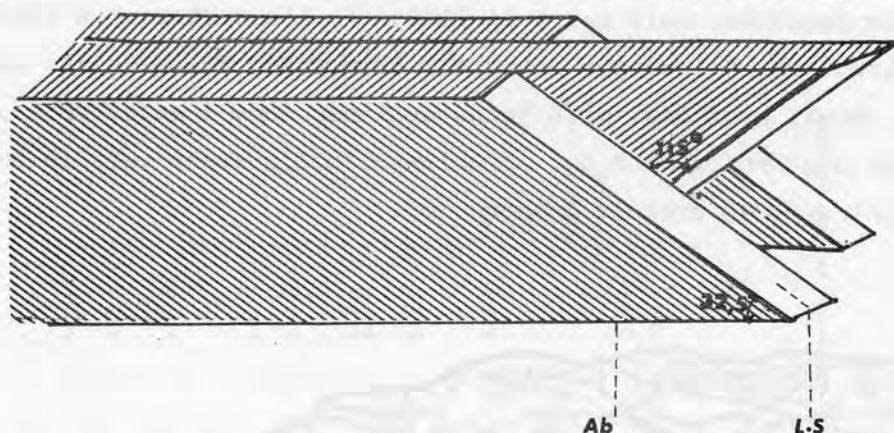


Figure 11 - Représentation de la structure lamelleuse croisée et angles correspondants chez *Spondylus ducalis*.

Ab. - arête de base d'une lamelle de premier ordre. L.S. - lamelle de second ordre.

On constate que l'angle entre les lamelles de second ordre et l'arête de la lamelle de premier ordre est de $32^\circ 5'$. Autrement dit l'inclinaison des lamelles de second ordre par rapport à la lamelle de premier ordre est de $32^\circ 5'$.

Le myostracum (palliomyostracum et myostracum adducteur) est aragonitique et de structure prismatique. Dans certaines espèces où l'endostracum présente une structure lamelleuse croisée dont je parlerai plus tard, on observe des lentilles ou des portions de myostracum prismatique noyées dans l'endostracum, matérialisant ainsi des emplacements des muscles au cours de la croissance. Dans ces

couches on voit assez régulièrement des réseaux ou des zones discontinues qui peuvent être interprétées comme des traces de matières organiques. Une microradiographie de Spondylus aculeatus montre une série de points noirs correspondant aux tubules et des zones noires indiquant des emplacements de matières organiques (pl. I, fig. 5).

C'est dans cette même couche que j'ai pu observer en deux endroits une structure de perle chez Spondylus aculeatus du golfe Persique (pl. II, fig. 4). A. FRANC (1960) a signalé une telle structure chez Spondylus.

L'endostracum, ainsi que le talon de la valve droite ont une structure prismatique ou lamelleuse croisée. La structure de cette couche varie donc d'une espèce à l'autre. Parmi les espèces étudiées Spondylus ducalis a un endostracum à structure lamelleuse croisée. Cependant le talon de la même espèce montre une disposition des couches tout à fait particulière, avec une couche externe foliée et très mince, une couche moyenne présentant une structure prismatique (au lieu de lamelleuse croisée) très distincte et ensuite on voit une structure lamelleuse-croisée disposée concentriquement jusqu'au centre du talon (pl. II, fig. 1).

La couche interne de Spondylus gaederopus, de même que le talon possède une structure prismatique très distincte. Les caractéristiques et la disposition des couches microstructurales des autres espèces examinées sont présentées dans le tableau suivant (voir p. 28).

IV - Variations des couches suivant les espèces.

D'une espèce à l'autre on observe des variations dans l'épaisseur relative des couches et dans leur disposition.

La coupe tangentielle chez un Spondylus ducalis au niveau du muscle adducteur montre une couche prismatique sous forme de plusieurs polygones irréguliers, avec des points noirs correspondant aux sections des tubules (pl. II, fig. 2).

Dans la même espèce une coupe transversale passant à 1,5cm du bord palléal, se situant donc entre la ligne palléale et l'impression du muscle adducteur, montre une couche supérieure foliée assez épaisse (le tiers de l'épaisseur totale de la coupe) et une seconde couche de même épaisseur à structure lamelleuse-croisée

Microstructures comparées de différentes espèces

Espèces	Age et localité	Ectostr.	mesostr.	myostr.	endostr.	observations
Spondylus ducalis Chmtz	Actuel Philippines	folié calcite	lamelleux-croisé aragonite	prismatique aragonite	lamelleux-croisé	le talon à mesostr. prismatique et non lamelleux-croisé
Sp. pictorum Chmtz	Actuel Californie	id.	id.	id.	prismatique aragonite	ectostr. et endostr. très épais; mesostr. assez mince
Sp. croceus Chmtz	Actuel Océan Indien	id.	id.	id.	id.	ectostr. très épais
Sp. erinaceus Reeve		id.	id.	id.	id.	endostr. très épais
Sp. varius Sow.	Actuel Australie	id.	id.	(non observable)	(absente)	ectostr. particul. épais; pas d'endostr.
Sp. aculeatus Chmtz	Quatern. Ile Karak	id.	id.	prismatique aragonite	prismatique aragonite	endostr. très mince; mesostr. très épais avec zones claires et sombres
Sp. gaederopus L.	Pliocène Asti	id.	id.	id.	id.	endostr. très épais; ectostr. et mesostr. assez minces
Sp. concentricus Brn	Pliocène Roussillon	id.	id.	id.		
Sp. truncatus Lmk	Crétacé sup. La Valette	id.	(absente)	(absente)	(absente)	absence des deux couches internes

et ensuite une troisième à structure prismatique, qui correspond à la ligne palléale, mais beaucoup moins épaisse. Dans cette partie on voit des zones très fines, noires et parallèles qu'on considère comme des trames de matières organiques, qui correspondent aux périodes d'accroissement de la coquille, et, par conséquent, au déplacement de l'insertion du muscle du manteau. On observe aussi dans cette couche des lentilles ou parcelles discontinues de structure lamelleuse-croisée, qui surmontent une zone prismatique assez épaisse correspondant à la dernière position de la ligne palléale.

Spondylus varius présente une microstructure très particulière. La coquille est, chez cette espèce, constituée uniquement de deux couches. La couche externe, foliée a une épaisseur particulièrement grande, les trois-quarts de l'épaisseur totale. Les feuilletts qui la constituent sont presque parallèles à la surface de la coquille. La deuxième couche, lamelleuse-croisée, est attachée latéralement à la couche supérieure par l'intermédiaire d'une zone sans structure, vraisemblablement composée de matière organique (pl. II, fig. 3). C'est la même zone qui sépare un peu plus tard les deux couches, externe calcitique, interne aragonitique, et qui donne les cavités inter-lamellaires dans cette espèce. Au contraire des autres espèces la sécrétion de carbonate de calcium sous forme de calcite (et non d'aragonite) est, chez elle, dominante.

Chez Spondylus truncatus il n'y a qu'une seule couche, l'externe foliée calcitique. La disparition de la couche interne chez les Spondylus du Crétacé ne serait, d'après d'ORBIGNY, qu'une exception locale. D'après CARTER (1972) de façon générale l'aragonite ne se conserve pas dans la craie et toutes les espèces des deux genres Spondylus et Inoceramus ont été conservées avec la seule couche externe de calcite.

V - Tubules

Les coquilles de certaines familles de Lamellibranches sont caractérisées par la présence de tubules. Ce sont des éléments très fins, dont le diamètre varie de deux microns (exemple : Septifer) à environ 20 microns (exemple : l'endostracum de Noetia ponderosa d'après OBERLING, 1964).

L'examen de cet aspect morphologique de la coquille est compliqué par la présence de perforations d'Algues, Champignons, Bryozoaires, Eponges et autres lithophages. Les perforations ont dans certains cas un diamètre du même ordre de grandeur que les tubules, mais les caractères suivants différencient ces dernières :

- 1 - les tubules sont relativement plus rectilignes et régulières, tandis que les perforations forment des réseaux plus ou moins complexes et irréguliers.
- 2 - les tubules sont systématiquement arrangés par rapport à la morphologie générale de la coquille.
- 3 - les tubules sont en général systématiquement présents ou absents dans un genre ou une espèce donnés.

Outre les perforations des fibrilles (ou petits prismes) peuvent être confondues avec les tubules.

La distribution des tubules dans les différentes couches de la coquille des Mollusques varie largement, mais elle est constante à l'intérieur des familles ou des super-familles.

Suivant les espèces leur diamètre va de 6 à 8 microns (pl. I, fig. 5,6,8). Des tubules se présentent apparemment dans toutes les couches de Spondylus.

Chez les espèces qui ont un endostracum prismatique les tubules passent entre les prismes et sont parallèles à eux. Dans ce cas les tubules peuvent être confondus avec les prismes, mais les tubules sont séparés les uns des autres tandis que les prismes sont accolés.

Les tubules remontent verticalement jusqu'à la limite mésostracum-ectostracum.

A partir de là, comme nous l'avons vu ils s'inclinent et prennent une direction oblique par rapport à la surface de la valve. Dans la couche externe foliée, en raison de l'irrégularité de structure et des feuillets la distinction des tubules est moins facile que dans les autres couches.

Les tubules de Spondylus se présentent sous différents aspects : vides, remplis, ou organique.

RESUME DE LA DEUXIEME PARTIE.

Pour l'étude microstructurale du test de Spondylus, les techniques suivantes ont été utilisées : lames minces pour l'examen au microscope optique ;

coupes semi-minces pour la microradiographie ; fragments détachés pour l'examen M.E.B.

Une étude a été effectuée à l'aide du diffractomètre à Rayons X, pour les déterminations des composants minéralogiques.

Au sens d'ÖBERLING, deux types de couches ont été reconnus chez les Spondylidae : le palliostracum et le myostracum. Le premier comprenant trois couches (l'ectostracum, le mesostracum et l'endostracum) et le deuxième se présentant sous deux formes : le palliomyostracum et le myostracum de l'adducteur.

L'ectostracum, formé de calcite est folié chez toutes les espèces examinées. Il constitue une couche généralement très épaisse.

Le mesostracum est formé d'une couche lamelleuse croisée dont l'épaisseur varie suivant les espèces. On a mesuré l'angle de croisement des lamelles de deuxième ordre notamment chez *Sp. ducalis* où il est constant (115°), soit donc un angle de $32,5^\circ$ entre les lamelles de second ordre et l'arête de la lamelle de premier ordre. L'endostracum ainsi que le talon de la valve droite ont une structure prismatique ou lamelleuse croisée (suivant l'espèce).

Le myostracum est aragonitique et de structure généralement prismatique. L'épaisseur de ces différentes couches varie d'une espèce à l'autre. Des tubules se présentant dans toutes les couches de *Spondylus*, leur diamètre varie de 6 à 8 microns, ils remontent verticalement jusqu'à la limite mesostracum-ectostracum. A partir de là ils prennent une direction oblique par rapport à la surface de la valve et s'orientent vers le crochet (perpendiculairement par rapport aux lignes d'accroissement).

Troisième partie : DESCRIPTION DES ESPECES

Correspondant à des changements majeurs dans la faune de Spondylidés, ou facilitant la revue des ensembles d'espèces passablement touffus, les grands regroupements suivants vont être adoptés :

- espèces actuelles
- espèces du Néogène
- espèces du Paléogène
- espèces du Crétacé.

Je ne prendrai pas en considération les formes du Jurassique, d'ailleurs fort peu nombreuses, sinon douteuses, et pour lesquelles je ne disposais pas de matériel suffisant.

Les descriptions qui vont suivre sont basées sur des spécimens se trouvant dans trois collections principales :

- collections de l'Ecole Nationale Supérieure des Mines de Paris qui se trouve pour une partie, dont les Lamellibranches, au Centre d'Etudes et de Recherches de Paléontologie biostratigraphique au Centre Scientifique de l'Université de Paris XI. Cette collection sera désignée sous le sigle " Coll. ENSM-Paris",
- collections de l'Institut de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris. La collection d'ORBIGNY qui se trouve dans cet Institut sera désignée comme "coll. d'Orb.". Les spécimens qui sont dans la collection générale de ce même Institut seront indiquées sous le sigle " Mus. Paris Pal.".
- collections du laboratoire de Malacologie du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, comprenant uniquement les espèces actuelles. Elles seront indiquées ci-dessous par le sigle "Mus. Paris Malacol.".

I - ESPECES ACTUELLES du genre SPONDYLUS. Il ne saurait être question d'établir une quelconque classification en sous-genres des nombreuses espèces actuelles, mais un "arrangement" en "groupes" facilitera largement la revue que je poursuis.

Je distinguerai donc un grand groupe ayant pour chef de file Spondylus gaederopus, le plus largement répandu, puis une série de six groupes plus restreints:

groupe de nicobaricus,

groupe de ducalis,

groupe de coccineus,

groupe de americanus,

groupe de pictorum,

groupe de varius,

et quelques espèces isolées : Sp. imperialis, Sp. gussoni, Sp. pacificus.

/ Groupe de Spondylus gaederopus L. /

Caractéristiques du groupe.

Les espèces constituant ce groupe se présentent sous différents aspects de forme et de l'ornementation. Pourtant les caractéristiques suivantes nous ont permis de les étudier dans un groupe unique :

1 - Chez toutes les espèces c'est la valve droite qui est la plus convexe (bien que parfois elle le soit très peu, à cause d'une fixation s'effectuant par toute la surface).

2 - La taille moyenne des divers membres de ce groupe est entre 60 et 70mm (sauf pour Sp. unicus et Sp. fragum où elle est inférieure à 50mm).

3 - Le nombre des côtes rayonnantes épineuses chez la plupart des espèces est de 10 à 15. Les épines sont longues et fortes.

4 - Dans l'intervalle de ces côtes majeures on observe en général de 1 à 4 filets d'épines très fines.

5 - L'extérieur de la valve droite est souvent lamelleux, parfois lisse sur une grande partie et très rarement épineux.

6 - Le talon triangulaire de la valve droite est très bien développé et fréquemment tordu ou recourbé en arrière.

Enfin par l'aspect général de la coquille presque toutes les espèces de ce groupe ressemblent beaucoup à *Sp. gaederopus*.

Outre l'espèce-type du genre, que j'étudierai en détail, ce groupe comprend : *Sp. camurus* Reeve, *Sp. aculeatus* Chmtz, *Sp. linguafelis* Sow., *Sp. plurispinosus* Reeve, *Sp. aurantius* Lmk, *Sp. multimuricatus* Reeve, *Sp. spectrum* Reeve, *Sp. fragum* Reeve, *Sp. asperrimus* Reeve, *Sp. unicus* Jousseau, *Sp. asiaticus* Chenu.

Spondylus gaederopus Linné 1758

(pl. III, fig. 1,2)

Une synonymie détaillée et complète de cette espèce se trouve dans DOLLFUS G.-F., DAUTZENBERG Ph., 1920. Conchyl. Mioc. Bass. Loire, p. 449.

Je la compléterai par les principales références ultérieures

1932 PRASHARD B., p. 107

1938 LAMY E., p. 183

1953 OLSSON A., HARBISON A., p. 57

1959 HENRIQUES DA SILVA G., p. 12, pl. VII, fig. 3

1961 OLSSON A., p. 150

1965 GLIBERT M., VAN DE POEL L., p. 42

1970 SPADA G. & al., p. 4, fig. 1, pl.

La description détaillée, qui en même temps précisera la signification des caractères utilisés dans l'ensemble des Spondylidés, sera donnée d'après trois individus bivalves dont les mensurations sont rapportées ci-dessous. Localité : Méditerranée. Coll. ENSM-Paris.

	d. u. p.		d.a.p.	ligne card.	talon	imp. pall.		imp. musc.		angle au sommet
	V.G.	V.D.				d.u.p.	d.a.p.	d.u.p.	d.a.p.	
1	89mm	95mm	78mm	41mm	25mm	58mm	50mm	30mm	28mm	81°
2	65	77	63	30,5	19	43	38	23	19	80°
3	74	85	64	36	26	45	37	21	21,5	80°

Valve gauche.

Face externe. Son contour est inéquilatéral et suborbiculaire, arrondi en avant et légèrement tronqué du côté supérieur, qui est donc moins développé. Le spécimen n° 3 a subi des traumatismes sur le bord postérieur et sur le bord palléal. Les auricules bien délimitées chez l'individu n° 1 le sont moins nettement chez les autres spécimens. Elles sont inégales, mais c'est tantôt l'antérieure, tantôt la postérieure qui domine.

La face externe vivement colorée en violacé-rougeâtre-pourpré dans son ensemble présente des couleurs particulièrement foncées sur les côtes rayonnantes et les épines surtout, dont la base est presque noire et la pointe plus claire. Les cannelures entre les côtes sont presque blanches. En allant vers le sommet la valve manifeste une tendance à la décoloration.

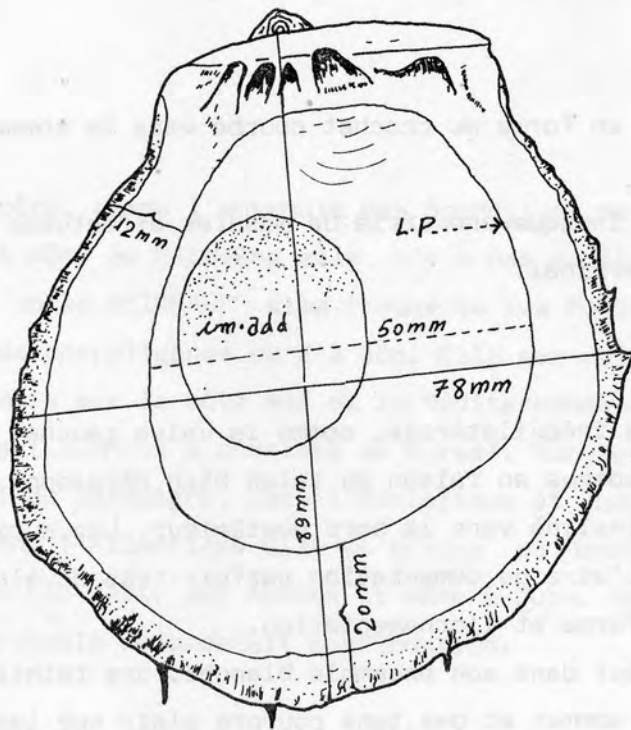
L'ornementation externe comporte 8 à 10 côtes radiaires qui portent des épines fortes, inclinées vers le bord palléal, plates, lancéolées, avec une indication d'un canal sur la face ventrale. Ces épines deviennent de plus en plus longues lorsqu'on va vers le bord palléal. Parfois ces côtes deviennent difficilement observables du fait des perforations opérées dans le test par des lithophages. A titre d'exemple sur le spécimen n° 1 je compte 5 épines sur la première côte (côté postérieur), 10 sur la seconde, 13 sur la 3°, 15 sur la 4°, 16 sur la 5° qui est située dans l'axe umbono-palléal, 14 sur la 6°, 11 sur la 7° et 6 sur la 8° au bord antérieur. Les intervalles entre les côtes sont larges et inégaux (14mm au bord palléal chez le spécimen n° 1).

Entre les côtes principales on observe des côtes beaucoup plus fines un peu sinu-euses, portant des épines très fines et très serrées. Ces fines côtes s'observent même quand la surface est déformée ou altérée par les perforants.

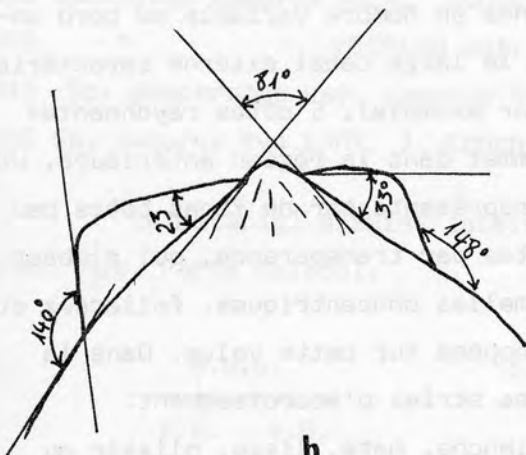
En outre on observe des anneaux concentriques d'accroissement (8 à 10) qui sur les auricules donnent des lamelles verticales.

La face interne est lisse, blanc mat dans son ensemble, le bord seul étant violacé clair. Elle montre des ondulations concentriques recoupées par des côtes radiaires.

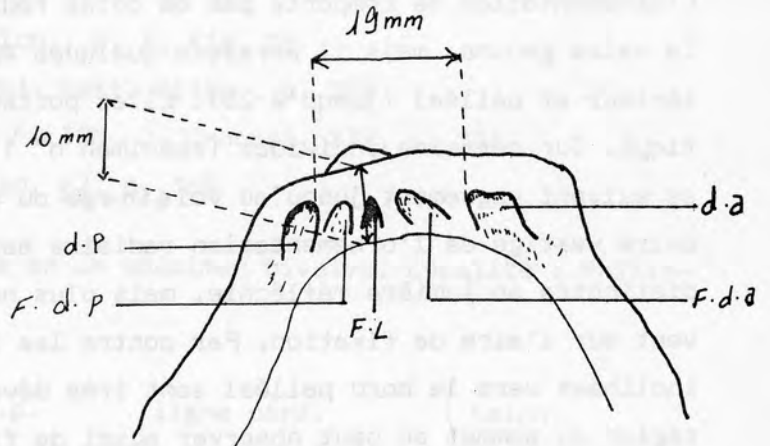
Le tracé de l'impression palléale dessine une ellipse irrégulière. Le muscle adducteur donne une empreinte de grande taille, légèrement en creux, tangente à l'impression palléale en arrière et décalée légèrement vers le bord ventral.



a



b



c

Figure 12a - Face interne de la valve gauche d'individu n° 1.

b. Partie supérieure de la face externe de la même valve représentant l'angle apical et ceux des auricules.

c. Charnière de la même valve.

im, add. - impression du muscle adducteur. l.p. - ligne palléale

d.a. - dent antérieure, d.p. - dent postérieure. f.d.a. - fossette dentaire antérieure. f.d.p. - fossette dentaire postérieure.

f.l. - fossette ligamentaire.

Le plateau cardinal saillant se raccorde à l'auricule antérieure et vers l'arrière se fond progressivement avec le bord au niveau du muscle. Les dents et fossettes montrent la disposition caractéristique des Spondyles, avec le ligament au milieu.

La dent antérieure est en forme de crochet courbé vers le sommet, la postérieure est plate.

La figure 12 indique une série de mesures effectuées dans la région du sommet et du plateau cardinal.

Valve droite.

Plus ou moins inéquilatérale, comme la valve gauche, la valve droite est sensiblement plus longue en raison du talon bien développé, plus ou moins fortement redressé et incliné vers le bord postérieur. Les auricules sont sail- lantes et anguleuses. L'aire de cémentation parfois très développée provoque des irrégularités dans la forme et l'ornementation.

Cette valve est dans son ensemble blanche, des teintes orangé se dévelop- pant seulement vers le sommet et des tons pourpre clair sur les auricules, par- fois sur des épines ou des lamelles.

L'ornementation ne comporte pas de côtes radiaires marquées, épineuses, comme à la valve gauche, mais il persiste quelques épines en nombre variable au bord an- térieur et palléal (jusqu'à 26). Elles portent le large canal externe caractéris- tique. Sur certains individus (spécimen n° 1 par exemple), 5 côtes rayonnantes se suivent vaguement jusqu'au voisinage du sommet dans la région antérieure. Un autre vestige de l'ornementation radiaire est représenté par de fines côtes peu distinctes en lumière réfléchie, mais plus nettes par transparence, qui s'obser- vent sur l'aire de fixation. Par contre les lamelles concentriques, foliacées et inclinées vers le bord palléal sont très développées sur cette valve. Dans la région du sommet on peut observer aussi de fines stries d'accroissement.

La face interne de cette valve est blanche, mate, lisse, plissée au bord palléal sur une distance de l'ordre de 1cm. Le talon seul présente quelques teintes orangé. L'impression palléale suit un tracé ovalaire, légèrement saillant sur les bords.

Le talon triangulaire très allongé est pourvu d'une incision rectiligne qui part du sommet et s'observe sur 3mm de longueur, ensuite elle est recouverte. La surface de l'aire cardinale est presque orthogonale par rapport à celle du talon (figure 13). La dent antérieure est oblique par rapport au bord cardinal, tandis que la postérieure lui est perpendiculaire. Ces deux dents présentent un large canal semi-cylindrique.

Distribution.

Cette espèce, comme l'ensemble des Spondylus, ne vit pas dans les mers d'Europe du Nord et même au Pliocène elle n'y a pas pénétré. Son domaine est la Méditerranée, où d'après WEINKAUFF elle fréquente les fonds rocheux ou les vases calcaires, les fonds corraligènes de 2 à 30m. Elle est relativement rare sur les côtes françaises, mais sur la côte sud de la Méditerranée elle constitue parfois de véritables bancs (LOCARD l'a constaté en Corse). Sur les côtes d'Espagne, des Baléares, d'Italie, de Sardaigne, dans l'Adriatique et jusqu'en mer Egée cette espèce est connue. Dans l'Atlantique elle se trouve du Maroc au Sénégal, des îles Madère à celles du Cap Vert, aux Açores et même à Cuba. Sa présence dans le golfe Persique quoique probable demanderait confirmation.

Spondylus gaederopus var. camurus Reeve, 1856

(pl. III, fig. 5)

1856 Spondylus camurus REEVE Conch. Ich., p. X, fig. 36

1905 " " HIDALGO cat. Mol. test. Filip., p. 383

1915 Sp. gaederopus var. camurus Rve FULTON J. Conchol. XIV, p. 331

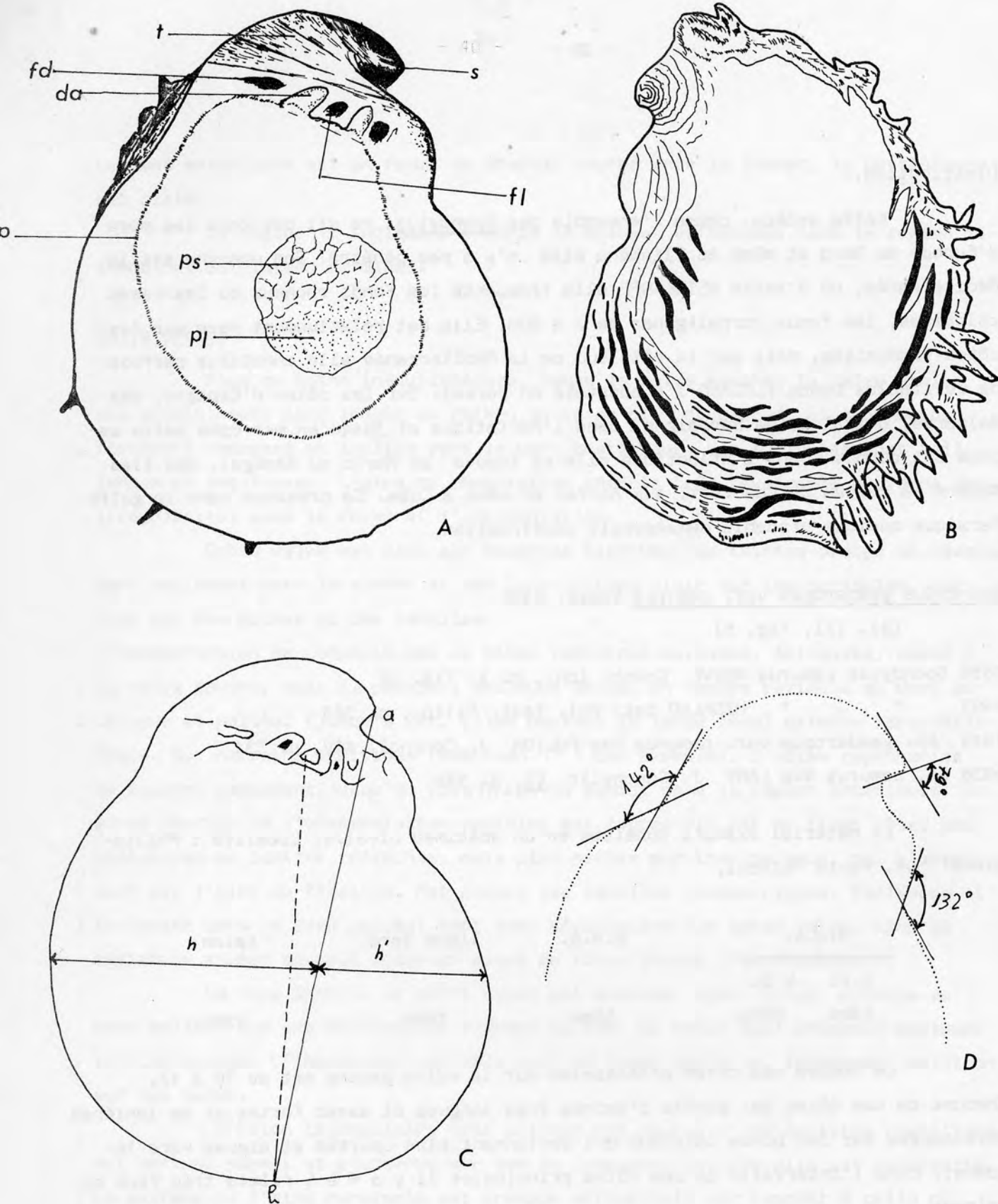
1938 Sp. camurus Rve LAMY J. Conchylio. 82, p. 188

Le matériel examiné consiste en un spécimen bivalve. Localité : Philippines. Mus. Paris Malacol.

d.u.p.		d.a.p.	ligne card.	talon
V.G.	V.D.			
53mm	60mm	50mm	19mm	13mm

Le nombre des côtes principales sur la valve gauche est de 10 à 12. Chacune de ces côtes est garnie d'épines très longues et assez fortes et de lanières développées sur les bords latéraux qui deviennent plus courtes et aigues vers le sommet. Dans l'intervalle de ces côtes principales il y a 4 à 5 filets très fins et épineux.

L'extérieur de la valve droite est garni de longues épines très denses couvrant toute la surface. La face externe de la valve droite est moins lamelleuse que celle du gaederopus, mais pourtant la similitude étroite des coquilles nous permet de l'admettre comme variété ce qui est également l'avis de FULTON.



$$\frac{ah}{h} = \frac{90}{51} \quad \frac{ah}{h'} = \frac{90}{32}$$

Figure 13. Valve droite. A - face interne. B - face externe. C - Mesures linéaires. D - Mesures d'angles. ip. - impression palléale. pl. - partie lisse du muscle adducteur. ps. - partie striée du muscle adducteur. fl.- fossette ligamentaire. da.- dent antérieure. fd.- fossette dentaire. t.- talon. S.- sommet.



Figure 14 - Extérieur de la valve droite.

Spondylus gaederopus
var. *camurus*.
Philippines X 1.

La valve gauche est teintée de pourpre violacé (mais les épines sont beaucoup plus foncées) ; la valve droite blanche est très légèrement teintée de pourpre.

Distribution géographique.

Philippines, Nouvelle-Calédonie (Dr. JOUSSEAUME, 1971).

Spondylus aculeatus Chemnitz 1784

1784 *Spondylus aculeatus* CHEMNITZ Conch. Cab. VII, p. 74, pl. 44

1929 " " Chmtz DAUTZENBERG Ph. Moll. testacés mar. Madagascar,
p. 353

1938 Sp. *aculeatus* Chmtz LAMY J. Conchylol. 82 p. 189

1970 " " SPADA G. & al., Famigl. Spondylidae p. 8.

Le matériel étudié comprend 9 spécimens bivalves, 6 du laboratoire de malacologie du Muséum de Paris et 2 de la coll. de l'Ecole des Mines (laboratoire de paléontologie d'Orsay).

	d. u. p.		d.a. p.	ligne card.	talon	impression musculaire.	
	V.G.	V.D.				d.u.p.	d.a.p.
er Rouge	:77mm	: 100mm	: 68mm	: 35mm	: 24mm	: 26mm	: 24mm
uez	:80	: 95	: 70	: 35	: 25	: 25	: 25
uez	:51	: 58	: 52	: 30	: 14	: ?	: ?
er Rouge	:85	: 97	: 68	: 39	: 25	: 30	: 28
jibouti	:68	: 82	: 58	: 39	: 20	: ?	: ?
uez	:101	: 97	: 71	: 40	: 23	: 25	: 25
er Rouge	:78	: 95	: 66	: 40	: 22	: ?	: ?
er Rouge	:100	: 120	: 88	: 45	: 25	: 40	: 39
uez	:50	: 60	: 48	: 29	: 10	: ?	: ?
	:	:	:	:	:	:	:

La coquille est allongée, inéquivalve, inéquilatérale, avec une convexité assez forte et un test très solide (fig. 15). Elle est recourbée sur le côté postérieur qui par suite est moins développé que l'antérieur. Les auricules sont très peu développées et elles sont presque égales. La valve gauche porte de 15 à 17 côtes radiaires, constituées par une série continue de longues épines blanches et squamiformes. Dans l'intervalle de ces côtes se trouve une rangée d'épines très fines. La valve droite est plus convexe que la gauche. Sur son bord palléal on observe une série de nombreuses côtes épineuses qui deviennent lamelleuses vers le milieu de la valve.

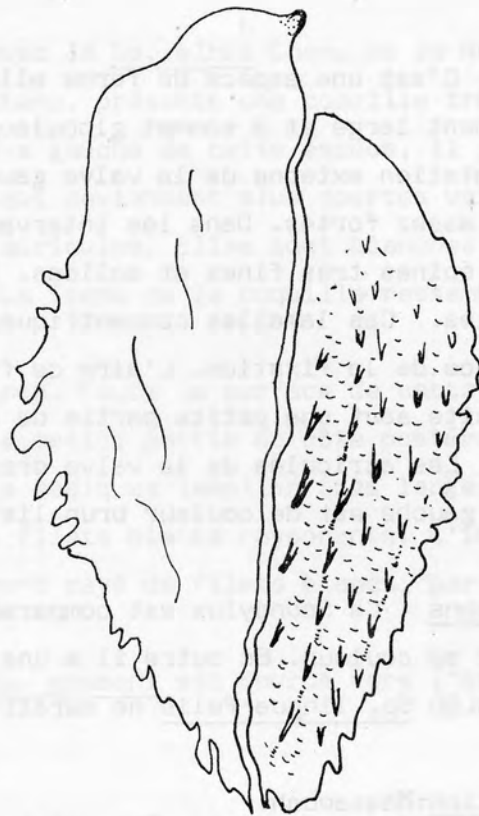
La coquille présente des tons henné vers le bord palléal tandis que vers le sommet elle est rougeâtre ou rosâtre.

Un caractère très remarquable de cette espèce est l'extension de l'impression palléale qui arrive jusqu'à 5mm du bord de la coquille.

Remarque. Il ne faut pas confondre cette espèce avec Sp. aculeatus Broderip (= nicobaricus Chmtz) qui diffère beaucoup par l'ornementation, la coloration et la taille, ni avec Sp. aculeatus Philippi qui n'est qu'une variété de gaederopus L. dont elle suit la répartition [voir BUCQUOY, DOLLFUS & DAUTZENBERG, 1887-98, p.48]

Figure 15 - *Spondylus aculeatus*

XI Mer Rouge
vue de profil.



Distribution. *Sp. aculeatus* Chmtz est une espèce de la Mer Rouge : Suez, Aqaba, Djeddah et se trouve à son débouché sur l'Océan Indien : Tadjourah, Aden, Djibouti.

Spondylus linguafelis Sowerby 1847

1847	<i>Spondylus lingua-felis</i>	SOWERBY	Proc. zool. Soc. London, p. 87
1847	"	"	Thes. Conch. I, p. 420
1856	"	"	Sow. HANLEY, Cat. Rec. bIV. sh., p. 295
1856	"	"	REEVE. Conch. Icon, pl. VII, fig. 27
1915	"	"	FULTON. J. Conchol. XIV, p. 232
1927	"	"	LAMY. Bull. Mus. Hist. nat., XXXIII, p. 262
1938	"	"	LAMY, J. Conchyliol., 82, p. 196.

d. u.p.	d.a.p.	ligne	long. du
V.G.	V.D.	card.	talon
47mm	55mm	43mm	26mm
80	92	70	35

Matériel : Deux spécimens bivalves
de la collection du Muséum de Paris,
laboratoire de Malacologie.

Localité : Massaouah (Mer Rouge)

C'est une espèce de forme allongée, subéquilatérale, à ligne cardinale relativement large et à sommet globuleux. Le test des valves est très solide. L'ornementation externe de la valve gauche comprend 20 côtes rayonnantes garnies d'épines assez fortes. Dans les intervalles de ces côtes il y a trois filets portant des épines très fines et solides. L'extérieur de la valve droite est pourvu de lamelles. Ces lamelles concentriques se sont soudées les unes aux autres sous l'influence de la fixation. L'aire de fixation comprend toute la surface de la valve droite sauf une petite partie de chaque côté.

Les auricules de la valve droite sont très élevées et presque verticales. La valve gauche est de couleur brun-lie-de-vin.

Comparaisons : Ce *Spondylus* est comparable à *Sp. asperrimus* par la solidité des valves et sa couleur. En outre il a une forme allongée comme *Sp. aculeatus* Chmtz. Pour HIDALGO *Sp. lingua-felis* ne serait qu'une variété de *Sp. aurantius* Lmk.

Distribution: Massaouah.

Spondylus plurispinosus Reeve

(pl. IV, fig. 1)

- 1865 *Spondylus plurispinosus* REEVE. Conch. Icon., pl. V
 1905 " " Rve HIDALGO. Cat. Mol. test. filipinas, p. 384
 1915 " " " FULTON. J. Conchol., XIV, p. 333
 1938 " " " LAMY. Jour. Conchyol. vol. LXXXII, p. 195

Matériel : trois spécimens du Laboratoire Malacologie du Muséum de Paris.
 Localité : Nouvelle-Calédonie.

d. u.	p.	d.a.p.	ligne card.	long. du talon
V.G.	V.D.			
60mm	63mm	55mm	32mm	18mm
60	65	58	30	7
85	98	74	40	27
:	:	:	:	:

Cette espèce avait été confondue avec le Sp. albus Chenu de la Nouvelle Calédonie par FULTON (tandis que Sp. albus Chenu, présente une coquille très ressemblante au Sp. varius Sowerby). Sur la valve gauche de cette espèce, il y a une accumulation d'épines longues et lancéolées qui deviennent plus courtes vers le sommet. Ces épines s'observent même sur les auricules. Elles sont blanches au bord de la valve et rouge-orangé vers le sommet. La forme de la coquille ressemble beaucoup à celle de gaederopus.

La valve droite est extrêmement mince. Toute la surface de cette valve est couverte par l'aire de fixation, sauf une petite partie du côté postérieur qui est couverte d'épines entre lesquelles il y a quelques lamelles très larges. Cette valve est de teinte orangé uniforme avec des filets blancs rayonnants. L'intérieur de la valve paraît aussi orangé alternativement rayé de filets blancs, par reflet de l'ornementation chromatique extérieure.

Le talon de la valve droite comme celui de Sp. gussoni est courbé vers l'arrière à angle droit.

Comparaisons : Spondylus plurispinosus est voisin de Sp. aurantius Lmk par la forme de ses épines. La forme de la coquille le rapproche de Sp. gaederopus.

Distribution : Nouvelle-Calédonie, Philippines.

Spondylus aurantius Lamarck (1)

- | | | | | |
|------|-----------|------------|-------------|---|
| 1797 | Spondylus | versicolor | SCHREIBERS. | Versuch: Conch., p. 153 ⁽¹⁾ |
| 1819 | " | aurantius | LAMARCK, | Anim. ss. Vert. VI, 1ère partie, p. 192 |
| 1845 | " | " | Lmk CHENU. | Illustr. Conch. p. 5, pl. 23, fig. 2-4 |
| 1863 | " | " | " DESHAYES | Cat. Moll. Réunion, p. 34 |
| 1915 | " | " | " FULTON | J. Conchol. XIV, p. 332 |
| 1938 | " | " | " LAMY | J. Conchylio. 82, p. 192 |

Matériel : Trois spécimens bivalves du Laboratoire de Malacologie du Muséum de Paris et deux des coll. ENSM-Paris.

(1) Il ne faut pas confondre avec Sp. aurantiacus Bolten=croceus Chemnitz. D'après COX L.R. (1929. Proc. malac. Soc. London, XVIII, p. 259) le nom Sp. versicolor SCHREIBERS devrait être retenu

	d. u. p.		d.a.p.	ligne	talon
	V.G.	V.D.		card.	
Inde	83mm	81mm	75mm	50mm	35mm
Inde	87	87	38	53	30
Philippines	68	82	58	35	23
Sans localité	85	83	75	45	36
Sans localité	93	120	80	45	37

Cette espèce très distincte se reconnaît facilement. Inéquivalve et inéquilatérale elle a une valve droite plus convexe que la gauche. La surface externe de la valve gauche porte de 18 à 20 côtes épineuses, régulières, allant jusqu'au sommet. Les épines sont assez longues, solides, coniques, corniculées, écartées. Ces côtes sont séparées par des intervalles égaux, lisses, sans côtes secondaires, et de largeur égale à celle des côtes. La valve droite est souvent déformée. Elle est pourvue de quelques épines sur le bord palléal et le reste de la valve est en général lamelleux ou lisse. La fixation s'effectue par la région du sommet et une partie du côté postérieur, la valve droite étant convexe et la gauche devenant plate. Un de nos spécimens montre au contraire une valve droite déprimée de l'extérieur alors que la valve gauche est très convexe.

La valve gauche est teintée de rouge-violacé, mais la région umbonale est blanche, avec des taches brun-foncé. Les épines sont souvent orangé-foncé et parfois elles sont blanches. La valve droite est orangé-clair.

A part une ressemblance des épines avec celles de Sp. plurispinosus cette espèce ne ressemble à aucune autre.

Distribution. Cette espèce de l'Océan Indien : Seychelles, Ile Maurice, Inde, se trouve aussi en Chine et aux Philippines.

Spondylus multimuricatus Reeve 1856

(Pl. III, fig. 4)

1856 Spondylus multimuricatus REEVE. Conch. Icon., pl. IV, fig. 15

1905 " " Rve HIDALGO. Cat. Moll. test. Filipinas, p. 383

1915 " " " FULTON. J. Conchol., XIV, p. 353

1938 " " " LAMY. J. Conchylio., p. 200

Matériel : Un seul exemplaire de la collection du Muséum de Paris (Laboratoire de Malacologie).

Localité : Philippines.

:	d.u.p.	:	d.a.p.	:	ligne	:	talon	:
:	:	:	:	:	card.	:	:	:
:	V.G.	:	V.D.	:	:	:	:	:
:	:	:	:	:	:	:	:	:
:	56mm	:	64mm	:	58mm	:	29mm	:
:	:	:	:	:	:	:	15mm	:

Le Sp. multimuricatus Ree des Philippines est une coquille dont la forme rappelle Sp. gaederopus Linné de la Méditerranée. Les valves sont subéquilatérales, le côté postérieur est légèrement plus développé que l'antérieur. Les auricules sont inégales (la postérieure plus petite).

Sur la valve gauche il y a 13 côtes avec des épines très longues, écartées et relevées. Dans les intervalles des côtes principales il y a une côte secondaire. Entre ces dernières côtes et les côtes principales il y a 2 à 3 filets rayonnants et épineux très fins pourvus d'épines très courtes. La coloration de cette valve est brun-henné très foncé et les épines sont beaucoup plus claires.

La valve droite est ornée d'épines alternativement très longues et très courtes irrégulièrement distribuées et entre lesquelles il y a des lamelles concentriques très larges et relevées. Cette valve est d'une couleur henné très claire.

Par rapport à Sp. gaederopus le Spondylus multimuricatus a plus de côtes à la valve gauche (10-13 au lieu de 8-10), mais surtout sa valve droite est totalement différente.

Distribution : Sp. multimuricatus se trouve dans le Pacifique aux Philippines et en Nouvelle-Calédonie.

Spondylus spectrum Reeve

{pl. IV, fig. 2}

1856 Spondylus spectrum REEVE. Conch. Icon., pl. 14, fig. 49

1856 *Sp. nicobaricus* REEVE (non Chemnitz) *ibid.*, pl. 14, fig. 50

1915 *Sp. spectrum* Rve FULTON. J. Conchol., XIV, p. 335

1938 " " LAMY. J. Conchylio. 82, p. 272

Matériel : 5 exemplaires bivalves du Laboratoire de Malacologie du Muséum de Paris.

Localités	d.u.p.		d.a.p.	ligne card.	long. du talon
	V.G.	V.D.			
Philippines	70mm	80mm	65mm	34mm	18mm
"	64	71	57	30	18
Djibouti	23	23	23	14	5
"	17	18	16	9	6
"	15	15	14	7	5

La coquille de cette espèce est blanche, maculée de noir dans la région umbonale et teintée de brun vers le bord palléal, entre les côtes. La valve gauche possède 10 côtes rayonnantes pourvues d'épines creuses et demi-cylindriques, qui sont longues sur la moitié inférieure et plus courtes vers le sommet. Dans chaque intervalle il y a une côte secondaire avec des épines moins fortes. L'auricule antérieure est garnie d'épines et elle est plus développée que la postérieure. Le talon de la valve droite est long et large. Les épines de la valve droite sont très fortes, triangulaires et irrégulièrement réparties. Les auricules de la valve droite sont très élevées. La surface de fixation englobe une grande partie de la région centrale de la valve.

Parmi les spécimens observés ceux de la Mer Rouge sont d'une taille beaucoup plus faible que ceux des Philippines.

Observation. Bien qu'ayant par sa forme l'aspect de *Sp. gaederopus* L. cette espèce se distingue par sa coloration et par son ornementation.

Distribution. Mer Rouge et Philippines.

Spondylus fragum Reeve 1856

(Pl. III, fig.6,7)

- 1856 Spondylus fragum REEVE. Conch. Icon., pl. 17, fig. 61
 1915 " " Rve FULTON. J. Conchol., XIV, p. 353
 1938 " " " LAMY. J. Conchylio., 82, p. 274

Matériel. 6 exemplaires de la Mer Rouge et un des Philippines conservés dans les collections du Laboratoire de Malacologie du Muséum de Paris.

Localité	d. u p.		d.a.p.	ligne card.	long. du talon
	V.G.	V.D.			
Djibouti	30mm	34mm	27mm	18mm	7mm
Perim(Mer Rouge)	24	29	18	10	10
"	18	18	19	8	5
"	16	17	16	8	5
Aden	30	35	26	14	7
Mer Rouge	27	32	27	20	10
Philippines	33	38	33	21	9

Il s'agit donc d'une forme de petite taille, dont la valve gauche est régulière, pectiniforme, plus large que haute, très peu convexe, avec des auricules égales. Le nombre des côtes rayonnantes est de 8 à 10 qui se prolongent régulièrement jusqu'au sommet et sont pourvues de très fortes et assez longues épines sur le bord et vers la région ventrale. Il existe 2 à 3 rangs d'épines moins fortes sur chaque intervalle. Dans l'intervalle de ces derniers il y a 3 à 4 filets épineux très fins. Chez les spécimens des Philippines les épines sont très fortes et le test plus épais que pour ceux de la Mer Rouge. Tous les spécimens de la Mer Rouge sont d'une teinte rose plus claire sur la valve droite. Les individus des Philippines ont des côtes blanches et des intervalles teintés de brun.

Observations. Il paraît fortement probable que Sp. fragum est une variété de Sp. spectrum Reeve, dont il possède l'ornementation et la forme, mais sa taille

est plus faible.

Distribution. Mer Rouge (Perim, Djibouti, Aden) ; Philippines.

Spondylus asperrimus Sowerby 1847

1847	Spondylus asperrimus	SOWERBY. Proc. Zool. SO. London, p. 87
1847	" "	SOWERBY. Thes. Conch., I, p. 421, pl. LXXXVII, fig. 38
1856	" "	Sow. HANLEY. Cat. rec. Biv. Sh., p. 295
1856	" "	REEVE. Conch. Icon., pl. XII, fig. 45
1905	" "	HIDALGO. Cat. Mol. test. Filipinas. p. 382
1915	" "	FULTON. J. Conchol., XIV, p. 332
1933	" "	DAUTZENBERG & BOUGE. Moll. test. mar, Océanie. J. Conchylio., LXXXVII, p. 422

Matériel. Un seul exemplaire bivalve du Laboratoire de Malacologie du Muséum de Paris.

Localité: Philippines.

:	d. u. p.	:	d. a. p.	:	ligne card.	:	talon	:
:	V.G. : V.D.	:	:	:	:	:	:	:
:	:	:	:	:	:	:	:	:
:	75mm : 82mm	:	72mm	:	38mm	:	25mm	:

C'est une coquille de forme très irrégulière ; le contour est sinueux et asymétrique. La valve gauche est ornée de 30 à 35 côtes rayonnantes et très densément épineuses. Les épines sont assez longues et très pointues. On peut voir ces épines sur les deux auricules. La couleur du fond de la valve gauche est pourpré-brun, avec une région umbonale maculée de rouge. Les épines sont d'un ton orangé-foncé.

La valve droite possède un talon obliquement courbé vers le côté antérieur. L'extérieur de cette valve comprend une surface lisse et plate (sauf une petite partie du côté postérieur) résultant de l'écrasement des lamelles par la fixation.

Rapports. Il est voisin de Sp. linguafelis par l'ornementation de la valve gauche, mais les épines sont beaucoup plus nombreuses chez Sp. asperrimus. D'autre part il ressemble à Sp. unicus par les auricules épineuses et par la forme de la valve gauche.

Distribution : Philippines.

Spondylus unicus Jousseaume 1927 In Lamy.

Pl. IV, fig. 4-5.

1927 Spondylus unicus Jous. LAMY. Bull. mus. Hist. nat., XXXIII, p. 307

1938 Sp. unicus Jous. LAMY. J. Conchylio. Vol. LXXXII, p. 189

Matériel : un seul exemplaire de la collection du Muséum de Paris (Laboratoire de Malacologie).

Mesures :

:	d. u. p.	:	d.a.p.	:	ligne cardinale	:
:		:		:		:
:	V.G.: V.D.	:		:		:
:	27mm:	:	27mm	:	26mm	:
:		:		:	22mm	:

Ce Spondylus d'une petite taille a une charnière assez large avec une ligne cardinale relativement très longue par rapport au d.a.p. de la valve (22mm). L'épaisseur de la coquille est très faible. Extérieur de la valve gauche est garni de 30 à 35 côtes égales et rayonnantes, pourvues d'épines très minces et pointues. La coloration est blanche, mais les épines sont légèrement teintées de pourpre. Le talon de la valve droite en faisant un angle droit avec le plateau cardinal est courbé vers l'arrière.

Comparaisons. Ce Spondylus rappelle beaucoup certains exemplaires peu colorés de Sp. gaederopus de la Méditerranée. D'après LAMY (1938) il pourrait être identique à Sp. camurus Reeve.

Distribution : Djibouti.

Spondylus asiaticus Chenu 1845

Pl. III, fig. 6.

1845 Spondylus asiaticus CHENU Illustr. Conch. p. 5, pl. 24, fig. 1-2

1915 " " " FULTON J. Conchol. XIV, p. 335

1938 " " " LAMY J. Conchyol., 82, p. 277

Matériel : Deux exemplaires bivalves du Laboratoire de Malacologie du Muséum de Paris.

Localité : mer de l'Inde.

:	d. u.p.	:	d.a.p.	:	ligne cardinale	:	talon	:
:		:		:		:		:
:	V.G. : V.D.	:		:		:		:
:	47mm : 52mm	:	42mm	:	20mm	:	16mm	:
:	30 : 35	:	28	:	13	:	12	:

Coquille irrégulière, de petite taille, à test très mince. La valve gauche est pourvue de 7-8 rangées d'épines irrégulièrement réparties. Elles sont squamiformes et plus larges vers le bord. Dans l'intervalle des côtes principales on trouve une côte secondaire plus faible.

La face externe des spécimens observés est totalement dépourvue d'ornementation, toute sa surface recouverte par l'aire de fixation est lisse. Le talon est bien développé.

Comparaisons. Par les caractéristiques de sa valve droite cette espèce se rapproche de Sp. pacificus, mais ce dernier est beaucoup plus régulier. D'autre part par la forme et l'ornementation la valve gauche de Sp. asiaticus est totalement différente et se rapprocherait plutôt de Sp. gaederopus.

Groupe de Spondylus nicobaricus Chmtz

Dans ce groupe, outre Sp. nicobaricus Chmtz je comprendrai :

Sp. violacescens, Sp. darwini, Sp. castus, Sp. layardi.

CARACTERISTIQUES DU GROUPE.

Bien qu'elles soient très variables dans la forme et l'ornementation, et surtout dans le nombre des côtes épineuses par rapport aux autres espèces actuelles du genre ce sont ces quatre espèces qui montrent le plus de ressemblance d'après les caractères suivants :

- 1 - La taille moyenne est de 50 à 60mm.
- 2 - La valve droite est en général beaucoup plus convexe que celle du groupe précédent et au contraire la valve gauche beaucoup plus plate.
- 3 - Le nombre des côtes épineuses principales varie de 10 à 20, on trouve de 1 à 5 côtes moins fortes dans leurs intervalles.
- 4 - Le test de la coquille est beaucoup plus mince et l'ornementation moins grossière que chez le groupe gaederopus.
- 5 - L'extérieur de la valve droite est plutôt épineux que lamelleux (par rapport au groupe précédent).

Spondylus nicobaricus Chemnitz 1784

Pl. IV, fig. 8 ; Pl. VIII, fig. 1.

1784 Spondyli nicobarici CHEMNITZ. Conch. Cab., VII, p. 82, pl. 45; fig. 469-470

1798 Spondylus hystrix Bolten (non Gold.) RÖding. Mus. Bolten., p. 195

1819 Sp. radians Lamarck. Anim. sans vert., VI, 1ère p., p. 192

1836 Sp. " Lmk. DESHAYES in LAMARCK, 2ème édit., VII, p. 191

1932 Sp. hystrix Röd. PRASHAD. Pelecyp. "Siboga" Exp., p. 110

1938 Sp. nicobaricus Chmtz. LAMY. J. Conchylio., 82, p. 265

Matériel : 11 spécimens bivalves et 3 valves gauches du laboratoire de Malacologie du Muséum de Paris.

Localités	d. u. p.		d.a.p.	ligne cardinale	longueur du talon
	V.G.	V.D.			
Nelle Calédo-					
nie	45mm	50mm	40mm	24mm	11mm
"	26	28	24	13	5
"	52	44	44	27	18
Japon	42	49	42	21	11
Bengale	12	-	11	5,5	-
"	15	-	12	7	-
"	7	-	7	4	-

localités	d. u. d.		d.a.p.	ligne cardinale	longueur du talon
	V.G.	V.D.			
Maychelles	37mm	37mm	37mm	19mm	10mm
Ile Maurice	52	57	47	30	10
"	55	65	48	24	8
"	58	64	58	30	13
Madagascar	41	47	38	22	15
localité inconnue	18	25	15	12	11
"	37	38	40	22	7

Coquille inéquivalve, équilatérale, orbiculaire, de petite taille (fig.16 a,b). 20 à 25 côtes épineuses sur la valve gauche. Ces épines sont très courtes, solides et pointues. Les intervalles sont munis de 4 à 5 rangées d'épines très fines. La région umbonale de la valve gauche offre des taches rouges sur un fond blanc ; le reste de la valve est rose, tantôt blanc avec zones radiales rougeâtres plus foncées, ou parfois avec des anneaux concentriques rougeâtres. La valve droite est irrégulière à test très mince. La fixation s'effectue par une très grande partie de cette valve, parfois même toute sa surface. Lorsque la coquille est fixée par une partie de la région centrale il existe sur les bords de la valve de longues épines.

a



b

Figure 16 -

Spondylus nicobaricus.

a- vue par la valve
gauche

b- vue de profil

Ile Maurice.

Observations. Ce *Spondylus* ressemble beaucoup à *Sp. radula* Lmk par sa forme et son ornementation. D'autre part la ressemblance avec *Sp. hystrix* Goldf. du Crétacé supérieur est aussi considérable, mais ce dernier est de taille plus petite, les côtes sont beaucoup plus élevées et les épines plus longues.

Distribution. Aux localités ci-dessus il convient d'ajouter les Philippines, et l'Australie, ainsi que le golfe Persique. Cette espèce possède donc une large répartition indo-ouest-pacifique.

Spondylus violacescens Lamarck 1819

1819 *Spondylus violacescens* Lamarck. Anim. ss. vert, 1ère édit., VI, p. 195

1836 " " Lmk. DESHAYES, in Lamarck, Anim. s. vert. 2ème édit.
VII, p. 191

1856 *Sp. tenebrosus* REEVE. Conch. Icon., pl. IX, fig. 33

1915 " Rve. HEDLEY, Mar. Fauna. Queensland. Australas. Assoc. Adv.
Sci., p. 353

1917 *Sp. violacescens* Lmk. LAMY. Bull. Mus. Hist. nat., XXIII, p. 409

1938 *Sp.* " Lmk. LAMY. J. Conchylio. 82, p. 201

Matériel. Un exemplaire bivalve du laboratoire de Malacologie du Muséum de Paris.

: d. u. p. :	d.a.p. :	ligne card.:	long. du talon:
: V.G. V.D. :	:	:	:
60mm : 64mm :	60mm :	29mm :	11mm :

C'est un Spondyle pectiniforme, à contour arrondi, très symétrique et équilatéral.

Les auricules sont inégales, l'antérieure est plus développée que la postérieure. La surface de la valve gauche est garnie de 8 à 10 côtes rayonnantes, ayant des épines écailleuses qui sont beaucoup moins nombreuses que chez des espèces précédentes. Dans les intervalles des côtes il y a 2 à 3 filets épineux très fins. Du bord palléal jusqu'à une distance d'un centimètre le test est blanc, marqué de rayons brun-noirâtre et de là jusqu'à proximité du sommet il est d'un rouge très foncé. Le sommet est blanc et maculé de brun-noirâtre. La valve droite au contraire de la gauche est très convexe ; ses côtes au nombre de 13 sont pourvues de fortes épines.

La surface de fixation, peu étendue, se situe sur le côté antérieur.

Comparaisons. FULTON (1915) voyait à tort des ressemblances avec Sp. gaederopus. Par contre les ressemblances avec Sp. nicobaricus Chmtz (=radians Lmk) sont grandes : coloration blanche à taches brunes, forme régulière, pectiniforme. Parmi les espèces australiennes Spondylus tenebrosus se rapproche par la couleur.

Distribution. Port du Roi Georges (Australie).

Spondylus darwini Jousseaume 1882

Pl. IV, fig. 7,9.

1882 Spondylus darwini JOUSSEAUME. Bull. Soc. zool. Fr., 8, p. 331

1938 " " Jouss. LAMY. J. Conchylio., 82, p. 274

Matériel. Un spécimen bivalve du Laboratoire de Malacologie du Muséum de Paris.

Localité inconnue.

:	d. u. p.	:	d.a.p.	:	ligne cardinale	:	longueur du talon	:
:	V.G.	:	V.D.	:		:		:
:	50mm	:	60mm	:	51mm	:	32mm	:
:		:		:		:	12mm	:

Cet unique spécimen possède une coquille d'une forme très irrégulière et tourmentée. La valve gauche est bombée vers le sommet et enfoncée dans la région ventrale. Elle est équilatérale, arrondie, plus large que haute, avec des auricules égales. Elle porte quelques longues épines, espacées et irrégulièrement dispersées. Dans l'intervalle de ces épines elle est couverte d'une grande quantité de petites épines fines. Sur un fond blanc on observe des zones très étroites, de couleur orange.

La valve droite est très convexe, pourvue à l'extérieur de lamelles très larges qui sont très rapprochées et ondulées.

L'impression musculaire chez cette espèce est très large.

Bien que d'habitat inconnu cette espèce, qui appartient par son aspect au milieu récifal, ne ressemble à aucune des autres formes vivantes. Elle est figurée ici pour la première fois me semble-t-il.

Spondylus castus Reeve 1856

Pl. IV, fig. 3,6.

1856 *Spondylus castus* REEVE. Conch. Icon., pl. 13, fig. 47

1915 " " Rve. FULTON. J. Conchol. XIV, p. 334

1938 " " Rve LAMY, Miss. R.-Ph. Dollfus Egypte. Moll. Mém. Inst. Egypte, 37, p. 4.

1938 " " " " J. Conchylio., 82, p. 273

Matériel. 5 exemplaires bivalves et une valve gauche de la Mer Rouge et une seule coquille de Nouvelle-Calédonie, dans les collections du Laboratoire de Malacologie du Muséum de Paris.

Localités	d. u. p.		d.a.p.	ligne cardinale	long. du talon
	V.G.	V.D.			
Djibouti	19mm	23mm	17mm	11mm	10mm
"	20	22	17	13	7
"	20	26	20	16	8
"	45	56	30	23	20
"	37	43	30	23	19
Suez	20	-	18	12	-
Nelle Calé- donie	63	67	62	30	13

Tous les spécimens de la Mer Rouge sont de petite taille, par contre l'individu unique de Nouvelle-Calédonie est de taille moyenne. La valve gauche est garnie de 15 à 20 côtes épineuses, entre lesquelles l'on trouve au moins une côte intercalaire moins forte. Cette valve est très convexe alors que la valve droite est plate. La surface de fixation chez les spécimens de la Mer Rouge est beaucoup moins développée que chez celui de Nouvelle-Calédonie. Le talon de la valve droite chez les premiers est recourbé vers l'arrière, à angle droit et il est muni d'une rainure ligamentaire qui se continue jusqu'au sommet ; par contre chez le spécimen de Nouvelle-Calédonie elle est recouverte.

Tous les individus sont blancs maculés de brun ferrugineux.

Observation. LYNGE (1909. Mém. Acad. r. Sci. Lett. Danemark, (7), 5 p. 151) considère

que Sp. castus Reeve est synonyme de Sp. spectrum Rve, qui pourrait n'être lui-même qu'une variété de Sp. radians Lmk (= nicobaricus Chmtz). Cependant il diffère de ce Spondyle par le nombre des côtes et par le nombre des filets dans l'intervalle et par la coloration.

Distribution. Mer Rouge (Suez, Djibouti), Jubal (Golfe Persique), Nouvelle-Calédonie.

Spondylus layardi Reeve 1856

1856 Spondylus layardi REEVE. Conch. Icon. pl. XVIII, fig. 66

1915 " " Rve FULTON J. Conchol. XIV, p. 354

1938 " " " LAMY J. Conchylio. 82, p. 205

Matériel. Quatre spécimens bivalves du laboratoire de Malacologie du Muséum de Paris.

Localités	d. u. p.		d.a.p.	Ligne cardinale	talon
	V.G.	V.D.			
Cameroun	72mm	92mm	60mm	37mm	29mm
Ceylan	67	75	60	30	15
"	52	56	44	24	13
Aden	57	60	53	24	15

Coquille irrégulière, inéquivalve, inéquilatérale, allongée. La valve gauche est presque plate et possède 8 à 10 rangées d'épines squamiformes et fortes. L'intervalle séparant ces côtes est garni d'une rangée d'épines semblables mais moins fortes. Entre ces dernières on observe trois à quatre filets granuleux. La valve droite est très convexe, pourvue d'épines et de lamelles irrégulièrement espacées. La surface de fixation occupe une grande partie de la région umbonale. La coquille d'une teinte pourpre très foncé devient blanchâtre vers le sommet et plus claire sur les épines.

Remarque. Le Spondylus lemayi Jousseaume (LAMY. 1927. Bull. Mus. hist. nat. XXXIII, p. 103) d'après Lamy (ibid.) constitue tout au plus une variété de Sp. layardi.

Distribution. Iles Kamaran en Mer Rouge. Djibouti et Aden. Ceylan.

Groupe de Spondylus ducalis Chmtz

Les trois espèces suivantes seront rassemblées dans ce groupe : Sp. ducalis Chmtz, Sp. variegatus Chmtz, Sp. sinensis Sow.

Caractéristiques du groupe.

Les caractères qui nous ont permis de les réunir dans ce groupe sont les suivantes :

1 - Une grande ressemblance dans l'aspect général de la coquille et surtout dans la forme des auricules, basses et bien développées.

2 - Le nombre des côtes principales est inférieur à celui des espèces des deux groupes précédents. Il varie entre 4 et 8.

Ces côtes portent des épines squamiformes ou demi-cylindriques creuses, peu nombreuses, larges et longues surtout sur les bords.

3 - L'ornementation de la valve droite est plus régulière que celle de deux groupes précédents.

Spondylus ducalis Chemnitz 1784

Pl. V, fig. 8,10 ; Pl. VIII, fig. 4

1784 Spondylus spatagus CHEMNITZ. Conch. Cab., VII, p. 87, pl. 47; fig. 474-475

1784 Sp. ducalis CHEMNITZ ibid., p. 89, pl. 47, fig. 477-478

1910 " " Chmtz DAUTZENBERG. Coq. Rua-Sura. J. Conchylio., 57, p. 30

1915 " " Bolt. FULTON. J. Conchol., 14, p. 337

1932 " " Röding. PRASHAD. Pelecyp. "Siboga" Exp., p. 111

1938 " " Chemnitz. LAMY. J. Conchylio., 82, p. 208

Matériel. 5 exemplaires bivalves du laboratoire de paléontologie d'Orsay (coll. ENSM-Paris) et 5 du laboratoire de Malacologie du Muséum de Paris.

Localités	d.u.p.	d.a.p.	ligne cardinale	talon
	V.G. : V.D.			
Chine				
Lab. Orsay	65mm : 76mm	58mm	30mm	13mm
"	79 : 100	70	38	29
"	75 : 84	67	33	17
"	66 : 90	60	35	40
"	53 : 56	50	25	15
Muséum:				
Nelle-Ze-				
lande	88 : 97	75	42	22
"	79 : 91	69	35	21
Nelle Calé-				
donie	69 : 76	59	34	15
Moluques	60 : 62	54	32	20
"	46 : 50	43	21	10

Les individus de l'Océan Indien sont donc sensiblement plus petits que ceux de Chine.

La coquille régulière, subéquilatérale est très massive. La convexité est très forte aux deux valves ce qui donne à la coquille un aspect très bombé. La solidité du test est caractéristique. On compte de 6 à 8 côtes rayonnantes, portant des squames blanches, assez larges et relevées sur les bords. L'intervalle de ces côtes est brun-violacé rayé de lignes blanches. Le sommet chez tous les individus observés est blanc, maculé de brun. La valve droite présente la même ornementation que la gauche. La fixation chez cette espèce s'effectue toujours par la face inférieure du talon, qui est bien développé et recourbé vers le haut (vers la ligne cardinale).

Comparaisons.

Cette espèce ressemble très étroitement au Sp. lamarcki Chemtz, par sa forme et surtout son ornementation. Ce Sp. lamarcki est d'ailleurs considéré comme une variété de Sp. ducalis par FULTON (1915).

Distribution. Océan Indien. Ile Bangka (Indonésie). Côte du Vietnam (Crosse). Chine. Philippines (Hidalgo, Jousseume), détroit de Torrès (Hombron et Jacquinot), Nouvelle-Guinée (baie du Triton), Nouvelle-Calédonie (coll. Cailliot).

Spondylus variegatus Chemnitz 1784

Pl; VII, fig. 6.

1784 Spondylus variegatus CHEMNITZ Conch. Cab. VII, p. 78, pl. 45

1819 " " Chmtz LAMARCK Anim. ss vert. VI, 1ère partie, p. 189

1915 " " Bolt. FULTON J. Conchyol. XIV, p. 338

1938 " " Chmtz LAMY J. Conchylio. 82, p. 206

Matériel. Six spécimens bivalves dont un du laboratoire de paléontologie d'Orsay (coll. ENSM-Paris) et 5 du laboratoire de Malacologie du Muséum de Paris.

Localités	d. u. p.		d.a.p.	Ligne cardinale	talon
	V.G.	V.D.			
Amboine	50mm	49mm	48mm	28mm	9mm
"	44	50	44	30	6
Océan Indien	50	58	48	22	11
"	51	50	48	25	8
Philippines	47	55	45	24	10
sans localité	52	58	52	37	20

Coquille régulière, pectiniforme, équilatérale et inéquivalve. La valve gauche porte de 7 à 8 rangs d'épines peu nombreuses, assez longues, creuses et demi-cylindriques. Elles sont dressées perpendiculairement à la valve. les auricules sont égales et bien développées. La valve droite porte régulièrement 12 côtes rayonnantes, très larges, et saillantes jusqu'au milieu de la valve. Elles sont séparées par des intervalles très profonds et lisses. La cémentation a fait disparaître l'ornementation du milieu de la valve jusqu'au sommet. Sur la valve gauche la région umbonale est uniformément pourprée et du milieu jusqu'au bord elle est ornée de lignes brunes en zig-zag. La valve droite a la même coloration que la gauche.

Remarque. FULTON a décrit comme voisin de Sp. variegatus, Spondylus lamyi (1915 J. Conchol. XIV, p. 338) qui se distingue par sa coloration. Par la forme de la coquille Sp. variegatus ressemble à Sp. americanus Herm, mais l'ornementation des valves est différente.

Distribution. Océan Indien (Dr. Jousseume 1917). Philippines (coll, Lavezzari 1929). Ile d'Amboine (Indonésie) (Dr. Jousseume 1917).

Spondylus sinensis Sowerby 1847

Pl. V, fig. 7 ; Pl. VIII, fig. 4,

1847 Spondylus sinensis SOWERBY Proc. zool. Soc. London, p. 87

1847 " " SOWERBY Thes. Conch. I, p. 427, pl. LXXXVII, fig. 32-33 (non 34)

1856 " " Sow. REEVE Conch. Icon., pl. II, fig. 7

1889 *Spondylus sinensis* Sow. CROSSE & FISCHER Faune conch. Annam. J. Conchyl. 37,
p. 291

1915 " " " FULTON J. Conchol. XIV, p. 338

1938 " " " LAMY J. Conchylio. 82, p. 211

Matériel. Cinq exemplaires bivalves de la collection ENSM-Paris (laboratoire de paléontologie d'Orsay).

Localité : Chine.

d. u. p.		d.a.p.	ligne cardinale	talon
V.G.	V.D.			
45mm	55mm	42mm	24mm	10mm
50	58	47	20	10
65	68	55	25	13
51	59	48	21	11
47	55	40	17	10

Cette espèce de la mer de Chine est assez irrégulière, allongée, inéquivalve, de taille moyenne. La valve gauche est plate, subéquilatérale, beaucoup plus régulière que la valve droite. L'ornementation externe de cette valve est tout à fait différente de celle de la valve droite. Elle porte de 4 à 5 rangs d'épines squamiformes, qui sont très larges, longues et peu nombreuses vers le bord palléal et très faibles vers le crochet. Dans l'intervalle de ces côtes on observe trois côtes secondaires plus faibles, dont une est plus saillante que les deux autres et dont les épines sont plus pointues et plus faibles. Les intervalles entre ces côtes sont granuleux.

La valve droite est plus allongée que la gauche. Elle est très bombée surtout dans la région umbonale. Le talon est très fort, parfois recourbé en arrière à angle droit, parfois tordu et recourbé vers la ligne cardinale et le côté antérieur. Ce talon étant creux une cavité profonde va jusqu'au sommet. La fixation s'effectue par une petite partie de la région umbonale, laissant une cicatrice tout à fait lisse ce qui suggère une fixation très solide. Cependant certains exemplaires portent des lamelles concentriques servant à la fixation et dans ce cas la cicatrice umbonale est de plus en plus réduite.

Localités	d. u. p.		d.a.p.	Ligne cardinale	talon
	V.G.	V.D.			
Amboine	50mm	49mm	48mm	28mm	9mm
"	44	50	44	30	6
Océan Indien	50	58	48	22	11
"	51	50	48	25	8
Philippines	47	55	45	24	10
sans localité	52	58	52	37	20

Coquille régulière, pectiniforme, équilatérale et inéquivalve. La valve gauche porte de 7 à 8 rangs d'épines peu nombreuses, assez longues, creuses et demi-cylindriques. Elles sont dressées perpendiculairement à la valve. les auricules sont égales et bien développées. La valve droite porte régulièrement 12 côtes rayonnantes, très larges, et saillantes jusqu'au milieu de la valve. Elles sont séparées par des intervalles très profonds et lisses. La cémentation a fait disparaître l'ornementation du milieu de la valve jusqu'au sommet. Sur la valve gauche la région umbonale est uniformément pourprée et du milieu jusqu'au bord elle est ornée de lignes brunes en zig-zag. La valve droite a la même coloration que la gauche.

Remarque. FULTON a décrit comme voisin de Sp. variegatus, Spondylus lamyi (1915 J. Conchol. XIV, p. 338) qui se distingue par sa coloration. Par la forme de la coquille Sp. variegatus ressemble à Sp. americanus Herm, mais l'ornementation des valves est différente.

Distribution. Océan Indien (Dr. Jousseume 1917). Philippines (coll. Lavezzari 1929). Ile d'Amboine (Indonésie) (Dr. Jousseume 1917).

Spondylus sinensis Sowerby 1847

Pl. V, fig. 7 ; Pl. VIII, fig. 4.

1847 Spondylus sinensis SOWERBY Proc. zool. Soc. London, p. 87

1847 " " SOWERBY Thes. Conch. I, p. 427, pl. LXXXVII, fig. 32-33 (non 34)

1856 " " Sow. REEVE Conch. Icon., pl. II, fig. 7

1889 *Spondylus sinensis* Sow. CROSSE & FISCHER Faune conch. Annam. J. Conchyl. 37,
p. 291

1915 " " " FULTON J. Conchol. XIV, p. 338

1938 " " " LAMY J. Conchylio. 82, p. 211

Matériel. Cinq exemplaires bivalves de la collection ENSM-Paris (laboratoire de paléontologie d'Orsay).

Localité : Chine.

d. u. p.		d.a.p.	ligne cardinale	talon
V.G.	V.D.			
45mm	55mm	42mm	24mm	10mm
50	58	47	20	10
65	68	55	25	13
51	59	48	21	11
47	55	40	17	10

Cette espèce de la mer de Chine est assez irrégulière, allongée, inéquivalve, de taille moyenne. La valve gauche est plate, subéquilatérale, beaucoup plus régulière que la valve droite. L'ornementation externe de cette valve est tout à fait différente de celle de la valve droite. Elle porte de 4 à 5 rangs d'épines squamiformes, qui sont très larges, longues et peu nombreuses vers le bord palléal et très faibles vers le crochet. Dans l'intervalle de ces côtes on observe trois côtes secondaires plus faibles, dont une est plus saillante que les deux autres et dont les épines sont plus pointues et plus faibles. Les intervalles entre ces côtes sont granuleux.

La valve droite est plus allongée que la gauche. Elle est très bombée surtout dans la région umbonale. Le talon est très fort, parfois recourbé en arrière à angle droit, parfois tordu et recourbé vers la ligne cardinale et le côté antérieur. Ce talon étant creux une cavité profonde va jusqu'au sommet. La fixation s'effectue par une petite partie de la région umbonale, laissant une cicatrice tout à fait lisse ce qui suggère une fixation très solide. Cependant certains exemplaires portent des lamelles concentriques servant à la fixation et dans ce cas la cicatrice umbonale est de plus en plus réduite.

Localités	d. u. p.		d.a.p.	Ligne cardinale	talon
	V.G.	V.D.			
Amboine	50mm	49mm	48mm	28mm	9mm
"	44	50	44	30	6
Océan Indien	50	58	48	22	11
"	51	50	48	25	8
Philippines	47	55	45	24	10
sans localité	52	58	52	37	20

Coquille régulière, pectiniforme, équilatérale et inéquivalve. La valve gauche porte de 7 à 8 rangs d'épines peu nombreuses, assez longues, creuses et demi-cylindriques. Elles sont dressées perpendiculairement à la valve. les auricules sont égales et bien développées. La valve droite porte régulièrement 12 côtes rayonnantes, très larges, et saillantes jusqu'au milieu de la valve. Elles sont séparées par des intervalles très profonds et lisses. La cémentation a fait disparaître l'ornementation du milieu de la valve jusqu'au sommet. Sur la valve gauche la région umbonale est uniformément pourprée et du milieu jusqu'au bord elle est ornée de lignes brunes en zig-zag. La valve droite a la même coloration que la gauche.

Remarque. FULTON a décrit comme voisin de Sp. variegatus, Spondylus lamyi (1915 J. Conchol. XIV, p. 338) qui se distingue par sa coloration. Par la forme de la coquille Sp. variegatus ressemble à Sp. americanus Herm, mais l'ornementation des valves est différente.

Distribution. Océan Indien (Dr. Jousseume 1917). Philippines (coll. Lavezzari 1929). Ile d'Amboine (Indonésie) (Dr. Jousseume 1917).

Spondylus sinensis Sowerby 1847

Pl. V, fig. 7 ; Pl. VIII, fig. 4.

1847 Spondylus sinensis SOWERBY Proc. zool. Soc. London, p. 87

1847 " " SOWERBY Thes. Conch. I, p. 427, pl. LXXXVII, fig. 32-33 (non 34)

1856 " " Sow. REEVE Conch. Icon., pl. II, fig. 7

1889 *Spondylus sinensis* Sow. CROSSE & FISCHER Faune conch. Annam. J. Conchyl. 37,
p. 291

1915 " " " FULTON J. Conchol. XIV, p. 338

1938 " " " LAMY J. Conchylio. 82, p. 211

Matériel. Cinq exemplaires bivalves de la collection ENSM-Paris (laboratoire de paléontologie d'Orsay).

Localité : Chine.

d. u. p.		d.a.p.	ligne cardinale	talon
V.G.	V.D.			
45mm	55mm	42mm	24mm	10mm
50	58	47	20	10
65	68	55	25	13
51	59	48	21	11
47	55	40	17	10

Cette espèce de la mer de Chine est assez irrégulière, allongée, inéquivalve, de taille moyenne. La valve gauche est plate, subéquilatérale, beaucoup plus régulière que la valve droite. L'ornementation externe de cette valve est tout à fait différente de celle de la valve droite. Elle porte de 4 à 5 rangs d'épines squamiformes, qui sont très larges, longues et peu nombreuses vers le bord palléal et très faibles vers le crochet. Dans l'intervalle de ces côtes on observe trois côtes secondaires plus faibles, dont une est plus saillante que les deux autres et dont les épines sont plus pointues et plus faibles. Les intervalles entre ces côtes sont granuleux.

La valve droite est plus allongée que la gauche. Elle est très bombée surtout dans la région umbonale. Le talon est très fort, parfois recourbé en arrière à angle droit, parfois tordu et recourbé vers la ligne cardinale et le côté antérieur. Ce talon étant creux une cavité profonde va jusqu'au sommet. La fixation s'effectue par une petite partie de la région umbonale, laissant une cicatrice tout à fait lisse ce qui suggère une fixation très solide. Cependant certains exemplaires portent des lamelles concentriques servant à la fixation et dans ce cas la cicatrice umbonale est de plus en plus réduite.

L'ornementation de la valve droite consiste en 8 rangs d'épines squamiformes, assez larges et longues, écartées et plus nombreuses que celles de la valve gauche. L'intervalle entre ces côtes est granuleux et revêt la même allure qu'à la valve gauche.

La valve gauche est de couleur fauve, tandis que la valve droite est de teinte beaucoup plus claire (rosé-blanc).

Remarque. La forme figurée par Sowerby à la figure 34 de la planche LXXXVII présente des taches foncées dans la région umbonale et serait d'après FULTON une variété de Sp. ducalis Chmtz. D'après le même auteur Spondylus barbatus Reeve (1886 Conch. Icon., pl. IV, fig. 16) serait une simple variété de Sp. sinensis. Au contraire KURODA T. (1932. Illust. Catal. Japan Shells Venus III, p. 110) avait proposé le nom de Spondylus japonicus pour les figures 32 et 33 de Sowerby et pour la figure 7 de Reeve.

Le Spondylus barbatus Reeve des Philippines se distingue du Sp. sinensis par ses côtes garnies d'épines les unes étroites, les autres élargies en écailles spatuliformes.

Distribution. Chine (Jousseume, 1917).

Groupe de Spondylus coccineus Lamarck

Je réunis dans ce groupe : Sp. coccineus Lamarck, Sp. tenuispinosus Sow. Sp. ictericus Reeve, Sp. microlepos Lamarck.

Caractéristiques du groupe.

Ces espèces sont très variables dans la forme et l'ornementation même entre les individus de chaque espèce.

La plus grande ressemblance entre les quatre est dans la forme des épines très fines à sections arrondies et peu nombreuses sur les côtes principales. Le nombre de ces côtes est de 4 à 8 (sauf pour Sp. tenuispinosus qui porte 25 côtes sur la valve droite). L'intervalle des côtes est garni de 2 à 5 côtes secondaires, lisses, granuleuses ou pourvues d'épines très fines.

Spondylus coccineus Lamarck 1819

Pl. V, fig. 3,4.

1819 *Spondylus coccineus* LAMARCK. Hist. Anim. ss. vert., pt 1, p. 190

1829 " " Lmk DESHAYES. Enc. Méth., III, p. 979

1845 " " " CHENU Ill. Conch. p 4, pl. 14,15

1909 " " " LAMY. Coq. mar. Madagascar. Mém. Soc. Zool. Fr., 22,
p. 364

1915 " " " FULTON. J. Conchol., XIV, p. 336

1929 " " " DAUTZENBERG. Moll. Test. Mar. Madagascar, p. 365

1938 " " " LAMY. J. Conchylio., 82, p. 203

Matériel. 7 exemplaires bivalves du laboratoire de Malacologie du Muséum de Paris
et 2 du laboratoire de paléontologie d'Orsay (coll. ENSM-Paris).

Localité : Aden.

d. u. p.		d. a. p.	ligne cardinale	talon
V.G.	V.D.			
67mm	74mm	60mm	30mm	20mm
34	42	32	15	11
50	56	48	23	14
24	26	24	14	6
40	47	33	18	12
30	36	30	21	5
29	33	29	13	4
53	55	40	25	15
38	41	35	18	10

Il s'agit d'une espèce de petite taille, que LYNGE (1909, Mém. Acad.
R. Sc. Lettr. Danemark, V, p. 150, 7° s.), met en synonymie avec *Sp. ocellatus* Reeve

Parmi les deux exemplaires de la collection du laboratoire d'Orsay le
plus grand correspond à une coquille tout à fait irrégulière. La valve gauche est
plate, tronquée sur ses deux côtés latéraux, ce qui lui donne une forme quasi-rec-
tangulaire. Elle est courbée sur son axe antéro-postérieur vers le milieu. Exté-
rieurement elle est ornée de 4 côtes épineuses, avec dans leurs intervalles 4 côtes

lisses, moins fortes. La valve droite est plus convexe, irrégulière, déprimée et comprimée latéralement à cause de la fixation. Le sommet est très saillant et les auricules sont très élevées, l'antérieure étant beaucoup plus développée que la postérieure.

Le talon est recourbé vers l'arrière à angle droit et il est pourvu d'une rainure ligamentaire assez étroite.

L'autre exemplaire correspond à une petite coquille plus régulière que la première. Sa valve gauche ayant 4 côtes principales non épineuses et 4 à 5 côtes moins fortes dans les intervalles. La surface de fixation comprend une partie très large et creuse située sur le côté postérieur de la valve droite.

Observation. Cette forme typique est caractérisée par la rareté des épines, très courtes et par la coloration blanche des côtes principales et secondaires alors que le reste de la valve est rouge-vermillon.

Distribution. Océan Indien (Jousseume, 1917) ; Djibouti, Aden (id.), Madagascar (coll. Cloué, 1850, Dautzenberg 1929) ; Philippines (Cuming).

Spondylus tenuispinosus Sowerby 1847

Pl. V, fig. 5,9.

1847	Spondylus tenuispinosus	SOWERBY. Proc. zool. Soc. London, p.87
1847	"	" SOWERBY. Thes. conch. I, p. 421, pl. 87, fig. 37
1856	"	" Sow. HANLEY. Cat. Rec. Biv. Sh., p. 294
1856	"	" REEVE. Conch. Icon. pl. VI, fig. 23
1877	"	" Lk (sic) LIENARD. Cat. faune malac. Maurice, p. 70
1905	"	" Sow. HIDALGO. Cat. Mol. test. Filipinas, p. 384
1909	"	" HEDLEY. Mar. fauna. Queensland. Aust. Assoc. Ad. Sc., p. 345
1915	"	" FULTON. J. Conchol. XIV, p. 337
1938	"	" LAMY. J. Conchylio. V, 82, p. 198

Matériel. Un seul exemplaire de la collection du Muséum de Paris (Laboratoire de Malacologie).

Localité ; Japon.

d.	u.	p.	d. a. p.	ligne cardinale	talon
V.G.	V.D.				
56mm	69mm		55mm	29mm	17mm

Forme irrégulière, inéquilatérale, le côté postérieur étant plus développé. Les auricules de la valve droite sont inégales, la postérieure est plus large que l'antérieure. La valve gauche est plate et la valve droite très convexe. L'ornementation des deux valves est tout à fait différente. La valve gauche est ornée de 25 côtes rayonnantes, très régulièrement prolongées jusqu'au sommet. Dans les intervalles de ces côtes il y en a 2-3 beaucoup moins fortes et granuleuses. La valve droite est très allongée et sa surface est garnie de 12-14 rangs rayonnants et épineux, dont les épines sont écartées, assez longues, squamiformes et coudées horizontalement sur la valve. Dans les intervalles de ces rangs, il y a des filets rayonnants très fins et sans épines qui sont croisés par des anneaux concentriques d'accroissement très fins. Extérieurement la valve gauche porte 5 rayons assez larges d'une couleur orangé foncé, tandis que les intervalles sont blancs. La valve droite est teintée d'un rose uniforme très clair.

Comparaisons.

Il existe une très grande analogie entre cette espèce et Sp. ferreolensis du Miocène de St. Restitut dans la forme de la coquille et dans l'ornementation. Chez ces deux espèces l'ornementation des deux valves, gauche et droite, est différente, mais les valves gauches des deux espèces se ressemblent beaucoup, surtout dans l'aspect général et dans la forme des épines. La seule différence est dans le nombre des côtes principales qui est plus grand chez tenuispinosus. D'autre part, la forme de la valve droite de ce dernier est tout-à-fait semblable à celle de ferreolensis mais les épines de cette valve, bien qu'elles soient de même forme, sont un peu plus fortes et élevées (au lieu d'être couchée horizontalement) chez Sp. ferreolensis.

Distribution : Australie, Philippines, Japon.

Spondylus ictericus Reeve 1856

- 1856 Spondylus ictericus REEVE. Conch. Icon., pl. XI, fig. 40
 1915 " " Rve FULTON. J. Conchol. XIV, p. 336
 1938 " " " LAMY. J. Conchylio. 82, p. 336

Matériel. Deux spécimens bivalves et une valve droite du laboratoire de Malacologie du Muséum de Paris.

Localités	d. u. p.		d.a.p.	ligne cardinale	talon
	V.G.	V.D.			
Bermudes	65mm	73mm	62mm	31mm	13mm
Martinique	77	83	55	34	22
Antilles		120	95	55	31

La valve droite est très convexe et hémisphérique. La valve gauche est plate. Le nombre des côtes épineuses sur la valve gauche varie de 4 à 8. Ces épines sont tantôt pointues, tantôt squamiformes. En général chez cette espèce les côtes et les épines sont très irrégulièrement dispersées. L'intervalle entre les côtes forme une cannelure profonde. L'ornementation de la valve droite diffère de celle de la valve gauche par un nombre plus grand de côtes (15 à 18). Leurs intervalles forment des cannelures granuleuses. Cette irrégularité de l'ornementation continue jusqu'au milieu de la valve, et de là jusqu'au sommet on observe des lamelles de fixation soudées les unes aux autres.

La coloration générale est rouge-jaunâtre, blanche vers le sommet et sur les lamelles de la valve droite.

Rapports. Il y a une affinité étroite entre cette espèce et Sp. microlepos Lmk dans la forme et dans l'ornementation des deux valves. Sp. ictericus se distingue par sa taille plus grande et par sa valve gauche moins symétrique.

Distribution. Région caraïbe : Bermudes, Martinique, Antilles.

Spondylus microlepos Lamarck 1819

Pl. V, fig. 6.

1819 Spondylus microlepos LAMARCK. Anim. ss. Vert. VI, 1ère partie, p. 192

1838 " " Lmk DESHAYES in LAMARCK Anim. ss Vert. 2ème Edit. VII, p. 190

1847 " " Lmk SOWERBY Thes. Conch. I, p. 422, pl. 88, fig. 46

1915 " " " FULTON J. Conchol. XIV, p. 336

- 1917 *Spondylus microlepos* Lmk LAMY Bull. Mus. hist. nat. XXIII, p. 406
 1932 " " " PRASHAD Siboga Exp., p. 113
 1938 " " " LAMY J. Conchylio. 82, p. 206

Matériel. Un seul exemplaire bivalve du laboratoire de Paléontologie d'Orsay (coll. ENSM-Paris). Localité inconnue.

:	d.	u.	p.	:	d.a.p.	:	ligne cardinale	:	talon	:
:	V.G.	:	V.D.	:	:	:	:	:	:	:
:	47mm	:	52mm	:	47mm	:	24mm	:	10mm	:

Ce Spondylus de petite taille possède une coquille régulière, inéquivalve et sub-équilatérale.

La valve gauche est plate, pectiniforme et munie de 4 à 5 côtes très peu élevées, portant de très fines épines, peu nombreuses et écartées. Les auricules sont assez développées et égales.

La valve droite est très convexe (presque hémisphérique). Sa surface est pourvue de lamelles concentriques bien développées, qui se sont soudées les unes aux autres au cours de la fixation. Le talon est courbé vers l'arrière à angle droit et il porte une rainure ligamentaire.

Les deux valves sont de couleur orangé, la valve gauche est de teinte plus foncée, surtout sur le bord palléal où elle devient orangé-rouge.

Rapports. L'ornementation des deux valves ressemble à celle de Sp. coccineus, mais la forme de la coquille est différente. Cependant CHENU en fait une variété de Sp. coccineus.

Distribution. Chine et Madagascar.

Groupe de Spondylus americanus Hermann

Outre Sp. americanus Herm. dans ce petit groupe je comprendrai Spondylus victoriae Sowerby et Sp. victoriae var. wrightianus Crosse.

Caractéristiques du groupe.

Les trois espèces réunies dans ce groupe présentent une grande affinité les unes par rapport aux autres, soit dans l'aspect général de la coquille soit dans la forme de l'ornementation et dans le mode de fixation. Elles ont en commun les caractéristiques suivantes :

- 1 - Coquille très régulière symétrique et équilatérale et souvent biconvexe.
- 2 - Les deux valves ont même forme et même ornementation.
- 3 - L'existence de 4 à 6 rangées d'épines très longues (surtout sur les bords) et fortes coniques ou foliacées et peu nombreuses.
- 4 - L'existence de 1 à 3 côtes secondaires pourvues de fines épines pointues.
- 5 - La surface de fixation consiste en une petite partie du sommet et la coquille se fixe plutôt par l'enfoncement de ses longues épines.

Spondylus americanus Hermann 1781

Pl. VI, fig. 4,6 ; Pl. VII, fig. 3

- 1781 *Spondylus americanus* HERMANN Naturforscher. XIV, p. 51
- 1819 " " LAMARCK Anim. ss Vert. VI, 1ère p., p. 188
- 1847 *Spondylus spathuliferus* Lmk SOWERBY Miner. Conch. p. 421, pl. LXXXVI, fig. 24,
26; pl. LXXXIX, fig. 61
- 1853 *Spondylus echinatus* Mart. d'ORBIGNY in Sagra Hist. Cuba Moll. II, p. 359
- 1900 *Spondylus americanus* Lmk DAUTZENBERG Crois. "Chazalie". Moll. Mém. Soc. zool.
Fr., XIII, p. 223
- 1909 " " " LAMY Pélécypodes Calif. J. Conchyl. 57, p. 314
- 1915 " " Herm. FULTON J. Conchol. XIV, p. 356
- 1938 " " " LAMY J. Conchylio 82, p. 277
- 1954 " " " ABBOTT R.T. Amer. Sea Shells, p. 369

Matériel. 12 spécimens bivalves dont 8 du laboratoire de Malacologie du Muséum de Paris et 4 du laboratoire de paléontologie d'Orsay (coll. ENSM-Paris).

localités	d. u. p.		d.a.p.	ligne cardinale	talon
	V.G.	V.D.			
Brésil	43mm	59mm	40mm	19mm	13mm
Cuba	110	125	103	65	20
"	68	80	64	41	20
"	68	80	57	33	20
sans localité	60	70	55	31	14
"	43	58	46	23	12
"	95	110	87	57	20
"	96	115	80	45	18
Antilles	53	64	52	22	13
sans localité	77	88	64	33	16
"	85	90	80	43	22
Antilles	46	76	63	32	22

Cette espèce présente une forte variabilité dans la forme, la coloration, l'ornementation et la disposition des épines. Beaucoup d'autres noms lui ont donc été rattachés comme synonymes ou comme variétés, par exemple "folia brassicae" de Chemnitz qui présente des lamelles très larges et très nombreuses à la valve droite au point de pouvoir être confondue avec Chama.

La forme typique est représentée par une coquille inéquivalve, équilatérale, à test assez mince. Le nombre des côtes radiaires de la valve gauche est de 4 à 6. Les épines de ces côtes sont très longues et foliacées sur les bords, plus courtes et pointues sur le reste de la valve. Dans l'intervalle des côtes principales il y a trois rangées d'épines peu nombreuses, lancéolées, pointues et courbées en arc. Les auricules sont égales et passablement développées.

La valve droite est souvent déformée par la fixation. Elle possède des épines très longues (jusqu'à 4cm) uniquement sur les bords, où elles servaient probablement à l'ancrage ; le reste de la valve est recouvert par des lamelles concentriques très larges. Le talon est en général recourbé vers l'arrière à angle droit et il est muni d'une rainure ligamentaire externe continue jusqu'au sommet. Il est coloré en blanc teinté de rose jaunâtre. L'un des spécimens présente une couleur orange très foncée uniforme.

Rapports. Cette espèce ressemble beaucoup à Sp. variegatus Chmtz par la forme de

la coquille, mais l'ornementation des deux espèces est différente.

Distribution. Martinique, Saint-Domingue, Cuba, Côte atlantique de l'Amérique du Nord. Brésil.

Spondylus victoriae Sowerby 1859

Pl. VI, fig;1,3.

1859 *Spondylus victoriae* SOWERBY . Proc. zool. Soc. London, p. 428, pl. 49, fig. 8

1884 " " Sow. SMITH A. Rep. Zool. Coll. Indo-Pacifique "Alert" Moll
p. 114

1909 " " " FULTON. J. Conchol., 14, p. 335

1938 " " " LAMY J. Conchylio., 82, p. 298

Matériel. Deux exemplaires du laboratoire de Malacologie du Muséum de Paris.

Localité : Australie.

d. u. p.	d.a.p.	ligne cardinale	long. du talon	nombre de côtes principales
V.G. : V.D.				
50mm : 52mm	46mm	23mm	3mm	6
52 : 54	46	23	3	6

Ce Spondyle a une coquille très régulière, symétrique, équivalve et équilatérale. Les valves gauche et droite présentent la même ornementation et chacune porte 6 côtes munies de très fortes épines longues, lancéolées et divergentes. Les épines de cette espèce atteignent une longueur maximale parmi toutes les espèces (jusqu'à 55mm) et dans un chapitre suivant je parlerai de leur rôle dans la fixation sur des fonds vaseux. Dans les intervalles séparant les côtes principales il y a une ou deux rangées d'épines beaucoup moins fortes, avec entre-elles encore une ou deux rangées de très fines épines.

Le talon de la valve droite est réduit et très court de telle sorte que les sommets des deux valves sont rapprochés.

Sp. wrightianus, espèce proche de Sp. victoriae, le talon bien développé, ce caractère indiquant à mon sens, un degré d'évolution plus avancé, sera considéré ci-dessous comme variété.

Rapports. Spondylus americanus Herm. est proche, mais Sp. victoriae se distingue facilement par la longueur de ses épines dont la section est circulaire alors que chez americanus elles sont ondulées, mais à sections rectangulaires.

Distribution. Indo-pacifique d'après Smith ; plus spécialement Australie (Hedley, coll. Jousseume) et Queensland.

Spondylus victoriae var. wrightianus Crosse 1872

Pl. VI, fig. 2, 5

- 1848 Spondylus armatus SOWERBY. Thes. Conch. I, p. 424, pl. 89, fig. 53
 1872 Sp. wrightianus CROSSE. J. Conchylio., 20, p. 360
 1884 " victoriae var. wrightianus Crosse. SMITH. Rep. voyage "Alert", p. 114
 1890 Sp. wrightianus Crosse PAETEL. Cat. Conch. Samm. III, p. 240
 1915 " " " FULTON. J. Conchol., 14, p. 336
 1917 " victoriae var. wrightianus Crosse. ODHNER. K. Sv. Akad. Hdl., 52, ,0 16, p. 8
 1932 " wrightianus Crosse PRASHAD. Lamell. Siboga Exp. Syst., p. 114
 1938 " " " LAMY. J. Conchylio., 82, p. 299

Matériel. 5 exemplaires bivalves : un du laboratoire de paléontologie d'Orsay et 4 du laboratoire de Malacologie du Muséum de Paris, tous d'Australie.

d. u. p.		d.a;p.	ligne cardinale	talon	côtes principales
V.G.	V.D.				
81mm	90mm	70mm	35mm	10mm	6
70	75	60	33	9	6
71	80	65	36	10	5
73	80	60	30	20	6
75	80	65	30	14	6

Malgré l'avis de quelques auteurs comme HEDLEY, FULTON, PAETEL et PRASHAD qui considèrent cette forme comme distincte de Sp. victoriae, je la maintiendrai, suivant en cela SMITH et ODHNER, comme simple variété de cette espèce, mais pour mieux souligner les différences je la décris séparément.

Chez Sp. wrightianus la coquille est parfaitement régulière, symétrique et

subéquilatérale, le côté antérieur est légèrement plus développé que le postérieur. Aussi bien sur la valve gauche que sur la droite on observe 6 côtes pourvues d'épines très fortes et longues (jusqu'à 40mm). Dans chaque intervalle il y a une côte secondaire moins forte que les précédentes et encore des côtes de troisième ordre pourvues d'épines très fines et pointues. Le talon de la valve droite est petit et court. A l'extérieur la valve est entièrement blanche sauf les épines qui présentent une teinte jaune. L'intérieur est blanc mat, avec une impression musculaire assez large.

Distribution. Cette variété est commune sur les côtes d'Australie (PRASHAD, 1932). IREDALE (1939) la signale entre 18 et 24m aux caps Sidmouth et Mapoom, à Loru Isles, North-West Island, Capricorne, dans le Queensland.

Groupe de Spondylus pictorum Chmtz

Trois espèces seulement font partie de ce groupe : Spondylus pictorum Chmtz, Sp. calcifer Carp., Sp. herinaceus Chenu.

Caractéristiques du groupe.

Elles présentent des caractéristiques très variables même chez les individus d'une espèce. Pourtant ce sont ces trois espèces parmi les actuelles qui sont les plus proches les unes des autres et quelques caractères communs entre elles nous ont persuadé de les réunir dans ce groupe :

- 1 - L'aspect général de la coquille (pectiniforme), qui est souvent déformé par la fixation et les auricules bien développées.
- 2 - Le test est généralement très épais et la coquille lourde.
- 3 - L'ornementation très grossière, écailleuse et imbriquée.

Spondylus pictorum Chemnitz 1784

Pl. VII, fig. 9

1784 Spondylus pictorum CHEMNITZ. Conch. Cab., VII

1858 Sp. " Chmtz KUSTER. Conch. Cab., 2ème ed., p. 17, pl. 6, fig. 1-2

1915 Sp. crassisquama Lmk. FULTON. J. Conchol., 57, p. 214

1938 " pictorum Chmtz LAMY. J. Conchylio., 82, p. 289

1961 " " Sow. OLSSON A., Moll. trop. East pacific panamic, p. 152

Matériel. Deux exemplaires bivalves du laboratoire de paléontologie d'Orsay (coll. ENSM-Paris) et un du laboratoire de Malacologie du Muséum de Paris.

d. u. p.		d.a.p.	ligne cardinale	talon
V.G.	V.D.			
78mm	80mm	72mm	40mm	16mm
105	112	110	50	12
120	135	110	50	25

Cette espèce de taille supérieure à la moyenne appartient à la baie de Californie. La coquille est très régulière, subéquilatérale, équilatérale, symétrique et pectiniforme. Le test est très épais et massif. De même la charnière et les dents sont très fortes. Les auricules égales et bien développées. La valve gauche est pourvue de 5 à 6 côtes, portant de très fortes épines, assez longues et squamiformes. Dans chaque intervalle il y a 3 à 5 rangées de ces mêmes épines, mais moins fortes que les premières, avec dans leurs intervalles encore quelques filets à épines très fines qui donnent un aspect granuleux.

La valve droite présente la même ornementation. La fixation se fait par une petite portion du sommet. Le talon est très peu développé.

Observation. Sp. princeps Broderip (1833. Proc. zool. Soc. London, p. 4) ressemble beaucoup à Sp. pictorum par sa forme et son ornementation : je considère qu'il s'agit simplement d'une variété.

LAMARCK signale comme fossile à Carthagène (Colombie) Sp. crassisquama. J. FAVRE (1916, Catal. ill. Coll. Lamarck Mus. Genève) propose de restreindre le nom de Lamarck à ce type éteint, dont pictorum serait une mutation actuelle plus ornementée.

Distribution. Baie de Californie, Basse Californie, Acapulco, Colombie occidentale.

Spondylus calcifer Carpenter 1855

1855 Spondylus calcifer CARPENTER. Cat. Reigen Coll. Mazatlan Moll., p. 152

1856 Sp. limbatus REEVE (non Sowerby). Conch. Icon., 6, pl. 9, fig. 34

1915 Sp. calcifer Carp. FULTON. J. Conchyl., 14, p. 357

1938 Sp. " " LAMY. J. Conchylio., 82, p. 291

1961 " " " OLSSON. Moll. trop. East Pacifique, p. 153, pl. 22, fig. 2-2a

Un spécimen du laboratoire de paléontologie d'Orsay (Coll. ENSM-Paris) correspond à un individu de taille moyenne.

d. u. p.	d.a.p.	ligne cardinale	talon
V.G. : V.D.			
105mm	115mm	85mm	49mm
			20mm

Il est très irrégulier quant à la forme et à l'ornementation. La valve gauche est très lourde et épaisse, ornée à l'extérieur de rangées d'écailles irrégulièrement réparties. C'est-à-dire que l'ornementation sur le côté antérieur de cette valve consiste en quelques rangs de très fines écailles, alors que sur le côté postérieur on a des rangées d'écailles très bien développées. D'après cet individu et ceux du laboratoire de Malacologie du Muséum de Paris la fixation chez tous s'effectuait par la partie postérieure de la valve droite et sur une grande surface (environ les 2/3 de la valve), le reste étant souvent couvert de lamelles très larges et très développées qui aident à la fixation et qui sont aussi parfois garnies de côtes épineuses.

La coloration est d'un pourpre foncé et uniforme sur la valve gauche et plus claire sur la valve droite.

Remarque. SOWERBY (1847) a donné le nom de Sp. limbatus à une forme du golfe Persique qui est d'un pourpre foncé, avec des écailles de couleur jaune. Sous ce même nom REEVE a figuré une espèce très différente à la fois par son habitat (Panama et Mazatlan) et par sa coloration (uniformément rouge-orangé, même sur les écailles).

Bien qu'il existe une ressemblance très étroite entre Sp. calcifer et Sp. princeps Brod. si on considère la valve gauche, par contre par la valve droite à charnière très solide et développée Sp. calcifer est une espèce bien distincte.

Distribution.

Côte Ouest de l'Amérique : Pérou, Panama, Mexique (Mazatlan), Californie, Golfe de Californie, Panama (côte de Venado, île de Pearl) (Olsson, 1961).

Spondylus herinaceus Chenu 1845

1845 Spondylus herinaceus CHENU Illust. Conchy., p. 6, pl. 25, fig. 3,4

1938 " " Chenu LAMY J. Conchyl. 82, p. 275

Matériel. Quatre exemplaires bivalves du laboratoire de Malacologie du Muséum de Paris.

localités	d. u. p.		d.a.p.	ligne cardinale	talon
	V.G.	V.D.			
Gjibouti	17mm	20mm	14mm	11mm	5mm
Mer Rouge	32	37	27	18	11
"	37	43	28	14	19
Ile Maurice	58	68	48	32	14

Coquille irrégulière, inéquivalve et inéquilatérale. La valve droite est beaucoup plus convexe que la gauche. Sur la valve gauche on observe une multitude compacte d'épines squamiformes imbriquées qui sont plus fortes vers le sommet (ce qui est un cas anormal pour les Spondylus). Sur la valve droite on compte 20-21 rangs de ces épines. Les auricules sont bien développées et inégales. La surface de la valve droite chez les exemplaires de la mer Rouge est recouverte de lamelles concentriques. L'ornementation de la valve droite de l'exemplaire de l'île Maurice est disparue en raison de la cémentation et la surface de la valve est plate sauf sur les côtés. La coloration est d'un blanc taché de rouge chez les trois exemplaires de la Mer Rouge et de rouge-brun chez l'exemplaire de l'île Maurice.

Observations. Selon la suggestion de FULTON Spondylus herinaceus est probablement une variété de Sp. reevei Fulton (=hystix Reeve, non Bolten).

Distribution. Mer Rouge (Djibouti, Aden). Ile Maurice.

Groupe de Spondylus varius Sowerby

Trois espèces font partie de ce groupe : Spondylus varius Sow., Sp. albus Chmtz, Sp. rubicundus Rve.

Caractéristiques du groupe.

Elles sont caractérisées par une coquille de très grande taille avec les valves très épaisses mais généralement légères. La valve gauche chez ces trois espèces

est régulière, pectiniforme et presque plate. Elle porte de 15 à 30 côtes ayant des épines assez longues, coniques à section arrondie.

Parmi ces trois espèces, deux (*Sp. varius* et *Sp. albus*) montrent une très grande affinité. La valve droite de ces dernières a une ornementation épineuse comme celle de la valve gauche. Mais chez *Sp. rubicundus* cette même valve est couverte entièrement par des lamelles très larges soudées les unes aux autres.

La valve gauche pectiniforme et presque plate, pourvue de plusieurs côtes rayonnantes (jamais moins de 30), granuleuses ou finement épineuses. Une valve droite beaucoup plus convexe que la gauche, munie de lamelles concentriques ou parfois de côtes épineuses sont des caractères communs des espèces de ce groupe.

Spondylus varius Sowerby 1838

Pl. V, fig. 1.

1838 *Spondylus varius* SOWERBY. Append. catal. polynes. shells. coll. Stutchbury, p. 1.

1845 *Sp. delesserti* Chenu. Illustr. Conch., p. 5, pl. 12

1847 *Sp. varians* (sic!) SOWERBY. Thes. Conch. I, p. 426, pl. LXXXVI, fig. 21-22

1933 *Sp. varius* Sow. DAUTZENBERG & BOUGE. J. Conchylio., LXXXVII, p. 424

1938 *Sp. varius* Sow. LAMY, J. Conchylio., 82, p. 299

Matériel. 2 spécimens bivalves et 2 valves droites. (coll. du laboratoire de Malacologie du Muséum de Paris).

Localité : Madagascar.

d. u. p.	d.a.p.	ligne card.	long. du talon	impression musculaire	impression palléale
V.G. : V.D.				d.u.p. : d.a.p.	d.u.p. : d.a.p.
200mm : 225mm	183mm	91mm	38mm	50mm : 50mm	123mm : 117mm
117 : 132	110	60	22	33 : 35	76 : 65
			VG 8		
	130	120	65	32 : 29	88 : 86
	109	97	58	25	

C'est une espèce de grande taille, on peut même l'admettre comme la plus grande des espèces parmi les *Spondylus* actuels et fossiles. Les valves de cette

espèce sont très épaisses, mais malgré cette épaisseur elles sont relativement très légères, car entre les couches interne et externe du test il y a de grandes cavités. Les cavités interlamellaires de cette couche interne renferment souvent de l'eau, ce qui a fait donner à ce *Spondylus* le nom de water-clam (1838. OWEN. Mag. nat. hist. II, p. 409).

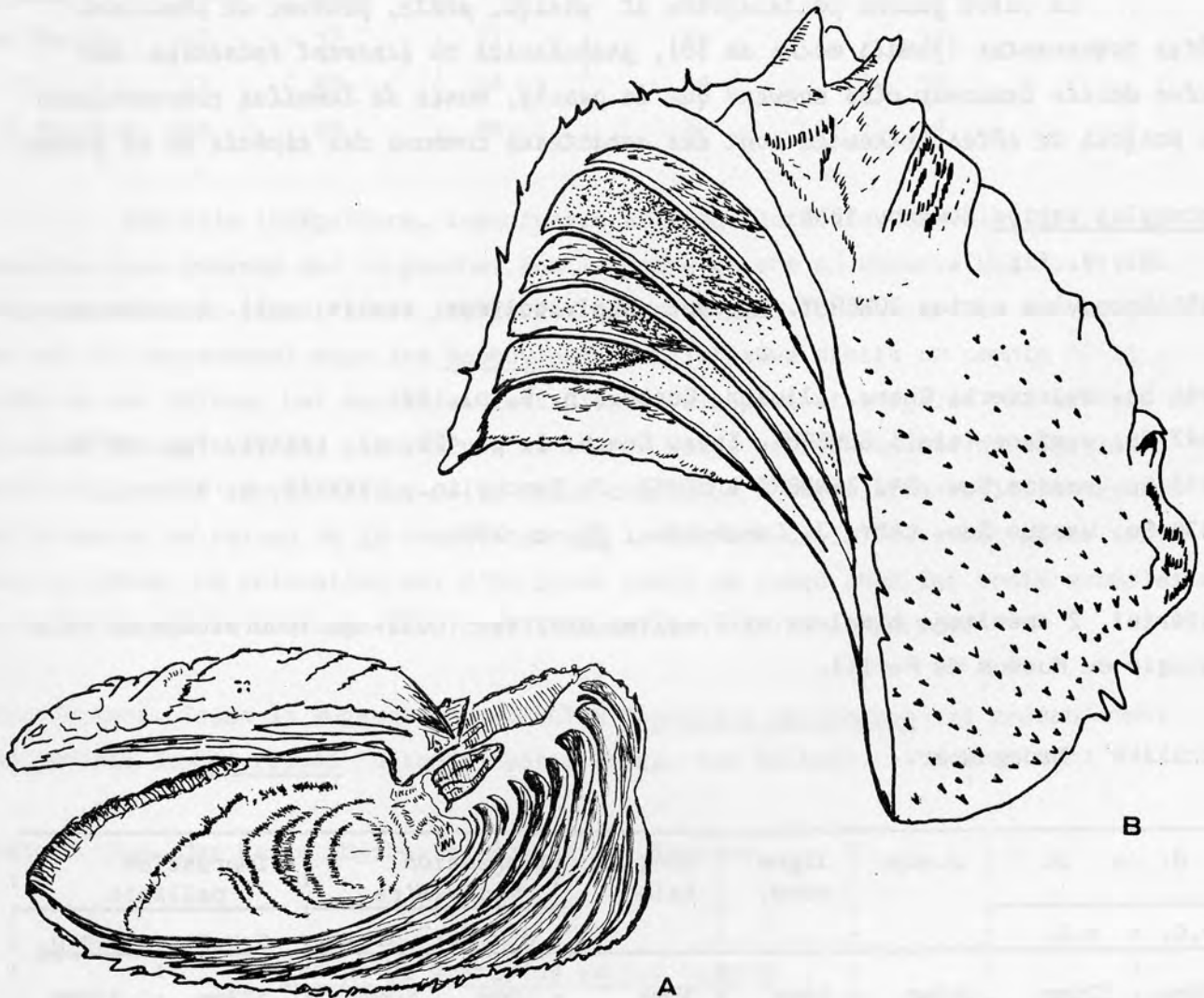


Figure 17 - *Spondylus varius*, présentant les cavités interlamellaires de la couche interne. A, section radiale d'une coquille bivalve. B, section transversale de la valve droite.

Ces cavités indiquent des irrégularités dans l'accroissement de la coquille.

Sur la valve gauche de cette espèce les côtes rayonnantes sont au nombre de 15-20 pourvues d'épines dressées. Dans les intervalles on observe quatre filets pourvus d'épines très faibles.

La valve droite est très convexe alors que la valve gauche est plate (figure 17).

Tantôt cette valve droite porte des épines nombreuses irrégulièrement distribuées, tantôt elle est pourvue de la même ornementation que la valve gauche. La surface de fixation occupe une grande partie de la région umbonale. Sur le talon de la valve droite on observe une large rainure ligamentaire.

Les deux valves sont blanches, avec des teintes rougeâtres sur le sommet.

Rapports. Cette espèce se distingue facilement de toutes les actuelles par sa grande taille, par son test très épais et présentant des cavités dans son épaisseur. Par l'ornementation et la couleur blanche Sp. varius rappelle Spondylus albus Chmtz. L'ornementation de la valve gauche correspond exactement à celle de Spondylus rubicundus, mais ce dernier se distingue facilement par son contour plus régulier et symétrique.

Distribution. Espèce de l'Océan Indien : Madagascar (coll. Coulé 1850), île Maurice (Dr Jousseume 1917), mer de l'Inde (Eydoux et Souleyet 1839).

Spondylus albus Chemnitz 1786

Pl. V, fig. 2.

1786 Spondylus albus aculeato CHEMNITZ. Conch. Cab. IX, p. 143, pl. 115

1793 Sp. echinatus SCHREIBERS. Versuch. Conch., p. 153

1845 Sp. albus Chmtz CHENU. Illustr. Conch., p. 5, pl. 28, fig. 5

1858 Sp. spinulosus KUSTER. Ibid, p. 12, pl. 2, fig. 5-7

1905 Sp. albus Chmtz HIDALGO. Cat. Mol. test. Filipinas, p. 383

1915 Sp. albus Chmtz FULTON, J. of Conchol., vol. XIV, p. 333

1938 Sp. albus Chmtz LAMY. J. Conchylio., 82, p. 194

Matériel. Deux spécimens bivalves de la collection du Muséum de Paris (Laboratoire de Malacologie).

Localité. Nouvelle-Calédonie.

d.	U.	p.	d.a.p.	ligne card.	long. du talon
V.G.	V.D.				
72mm	82mm		67mm	39mm	21mm
124	145		115	63	33

Le Sp. albus Chemnitz est considéré par HIDALGO comme une variété du Sn. nicharicus Chemnitz tandis que pour Fulton ce pourrait être la même espèce que Sp. plurispinosus Reeve (1938. Lamy. Jour. de Conchylio. vol. LXXXVI).

Les deux valves, gauche et droite présentent chez cette espèce sensiblement la même ornementation. Sur la valve gauche les épines sont irrégulièrement distribuées même sur les auricules. Elles sont assez longues, nombreuses et couchées les unes sur les autres inclinées vers les bords et plus courtes vers le sommet. Contrairement aux autres espèces les épines de celles-ci sont des tubes creux.

Sauf sur l'aire de fixation qui comprend une partie assez large, toute la surface de la valve droite est garnie d'épines très fortes et touffues.

Les deux valves sont entièrement blanches.

La bordure des deux valves, jusqu'à une distance de 7mm est crénelée et d'une teinte brun-pourpre.

Rapports. Cette espèce est très proche de Sp. varius ainsi que je l'ai indiqué ci-dessus.

Distribution. Signalée dans l'Océan Indien : Ile Mayotte (coll. Charret 1874), mer de l'Inde (Chenu) cette espèce se trouve aussi en Nouvelle-Calédonie.

Spondylus rubicundus Reeve 1856

1856 Spondylus rubicundus REEVE. Conch. Icon., pl. XVII, fig. 50

1905 " " Rve. HIDALGO. Cat. Mol. test Filipinas, p. 384

1906 " " " LAMY. Lamell. Tuamotu, Bull. Mus. Hist. nat., XII, p. 309

1915 " " " FULTON. J. Conchol., XIV, p. 358

1933 " " " DAUTZENBERG & BOUGE, Moll. test. mar. Océanie. Journ. de Conchyl., LXXXVII, p. 424

Matériel. Un seul exemplaire de la collection du Muséum de Paris (laboratoire de Malacologie).

Localité. Marutea du Sud (Philippines).

:	d. u. p. :	d.a.p. :	ligne card. :	talon :	angle au :
:	V.G. :	V.D. :	:	:	sommet :
:	:	:	:	:	:
:	91mm :	101mm :	84mm :	40mm :	22mm :
:	:	:	:	:	95° :

Le Sp. rubicundus Reeve, a une valve gauche très régulière, équilatérale et arrondie. Les auricules sont bien développées et égales. Elle est relativement convexe. Cette valve est ornée de 25 à 30 côtes rayonnantes, pourvues d'épines courtes et très solides. Dans les intervalles de ces côtes il y a une côte secondaire beaucoup moins forte, ayant des petites épines écartées. Les côtes principales et secondaires se prolongent jusqu'au sommet. La valve est teintée d'un rouge cramoisi uniforme.

La valve droite est très allongée et irrégulière. Le côté antérieur est plus développé que le postérieur et la valve est couchée sur le côté postérieur. La surface externe de cette valve est garnie de lamelles concentriques très densément serrées et très développées. La hauteur maximale des lamelles est de 20mm, mais une partie très large du côté postérieur de la valve, qui comprend la surface de fixation, est lisse.

Rapports. J'ai comparé p. 79 cette espèce à *Spondylus varians*.

Distribution. Elle semble localisée aux Philippines : Mangarema, Marutea.

Les espèces suivantes occupent une place totalement à part :

Spondylus imperialis Chenu 1844

Pl. VII, fig. 1, 2, 7, 8.

1844 *Spondylus imperialis* CHENU. Illustr. Conchylio., p. 6, pl. 26, fig.2-3

1860 " " Chenu REEVE. Elem. Conch., p. 54

1904 " " " SMITH. Ann. Mag. nat. Hist. (7), 14, p. 13

1915 " " " FULTON. J. Conchol., 14, p. 335

1932 " " " PRASHAD. Pelecypoda " Sihoga" Exp., p. 113

1938 " " " LAMY. J. Conchylio., 82, p. 297

Matériel. 6 exemplaires : un du laboratoire de paléontologie d'Orsay (coll. ENSM-Paris) et 5 du laboratoire de Malacologie du Muséum de Paris.

Localité. Chine.

d.	u.	p.	d.a.p.	ligne card.	long. du talon	nombre côtes principales
V.G.	V.D.					
68mm	70mm		62mm	30mm	3mm	6
60	63		52	28	2	6
66	68		56	27	2	6
60	63		55	32	3	6
48	49		45	28	0	6
46	46		45	26	0	6

Sp. imperialis Chenu des mers de Chine est une espèce bien distincte des autres *Spondylus* actuels.

La coquille est parfaitement régulière et équivalve : les deux valves ont la même ornementation, la même coloration et la même convexité. Elles sont également symétriques et équilatérales. Les côtes principales au nombre de six sur chaque valve sont pourvues d'épines solides, assez longues. Dans les intervalles il y a trois côtes très élevées, saillantes, portant des épines fortes, mais beaucoup plus longues que les premières et disposées sur trois rangées. Les auricules sont égales, assez développées et munies de très fines épines.

La surface de la valve droite ne montre aucune trace de fixation. On peut donc être certain que cette espèce n'était pas fixée par cémentation calcaire, mais par des épines sur un fond vaseux.

Distribution. Mer de l'Inde (Chenu), mer de Chine (coll. Jousseume et Lavezzari).

Spondylus pacificus Reeve

Pl. VII, fig. 5,10 ; pl. VIII, fig. 5.

1856 *Spondylus pacificus* REEVE Conch. Icon. Pl. I, fig. 1

1858 " " Rve KUSTER, Conch. Cah. 2^e édition, p. 27, pl. 10, fig. 5

1905 " " " HIDALGO, Cat. Mol. test Filipinas, p. 384

1909 " " " HEDLEY, Mar. Fauna Queensland, Austral. Assoc. Adv.

- 1933 *Spondylus pacificus* Rve DAUTZENBERG & BOUGE. Moll. test mar. Océanie Journ.
de Conchyl. LXXXVII, p. 423
- 1938 " " " LAMY. Jour. Conchylio. 82; p. 303
- 1939 (Eltopera) *Spondylus pacificus* fortior Suhsp. nov. IREDALE. Mollusca,
Part. I, Great Barrier Reef. Exped. Sci. Rept.,
V. Pt 6, p. 377
- 1969 Eltopera Iredale Moore Part N 6. p. 380

Matériel : 3 spécimens bivalves et une valve gauche de la collection du laboratoire de Malacologie du Muséum de Paris.

Localité : Marutea du Sud.

d.	u.	p.	d.a.p.	ligne card.	talon
V.G.	V.D.				
40mm	70mm	48mm	25mm	30mm	
28	42	39	16	15	
29	41	35	13	17	
40	-	45	14	-	

Cette espèce est particulièrement caractérisée par une forme triangulaire, toujours plus large que haute (le d.a.p. étant supérieur au d.u.p.). Le bord palléal est très étendu et il est un peu plus allongé du côté postérieur. Les deux côtés latéraux sont souvent très courts et tronqués (fig. 18).

Cette forme est toujours très finement sculptée. Sur sa valve gauche on voit de 8 à 10 côtes très peu saillantes, souvent lisses, et quand elles sont épineuses, les épines sont faibles et peu nombreuses. L'intervalle de ces côtes est orné de plusieurs filets rayonnants non épineux.

La charnière est très étroite et, en formant un talon bien développé, elle est très étendue dans la valve gauche.

La valve est extrêmement mince et fixée par toute sa surface. Le talon de cette valve est très bien développé. Le dessous de ce talon est creux jusqu'au sommet, ce qui forme une cavité conique très profonde.

Sur la face interne de cette valve on voit des stries rayonnantes assez

finies, ce sont les reflets des côtes externes.

Il n'y a aucune ressemblance entre cette espèce et les autres espèces actuelles, sauf que pour la forme de la valve droite, elle se rapproche de Sp. asiaticus. Malgré tout il n'y a pas justification à création d'un sous-genre Elopera comme l'a proposé IREDALE.

Distribution. Marutea du Sud (Ile de Lord Hood, Océan Pacifique)

Low Isles (Pacifique) (IREDALE 1939)

Philippines (HIDALGO 1905)

Océanie (DAUTZENBERG & BOUGE 1933)

Spondylus gussonii Costa 1829

Bien que cette espèce soit actuelle, de la Méditerranée notamment, nous l'avons décrite essentiellement à partir de matériel provenant du Néogène de la vallée du Rhône. Elle sera donc traitée avec les fossiles (voir p. 85).

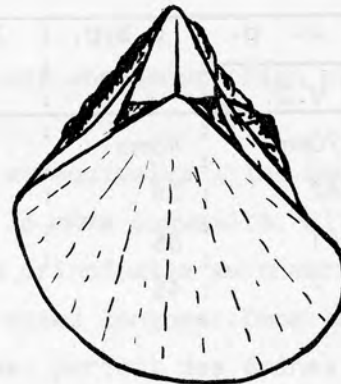


Figure 18.

En raison de son aspect étrange, Sp. gussonii avait donné lieu à création également d'un sous-genre Corallo-
spondylus Monterosato. Cela ne nous

paraît pas justifié et cette question sera discutée ultérieurement (voir p.).

II - ESPECES DE SPONDYLUS DU NEOGENE

Les espèces suivantes ont été retenues:

- Spondylus gussonii Costa
- Spondylus ferreolensis Fontannes
- Spondylus crassicosta Lmk
- Spondylus decussatus Fuchs
- Spondylus cruentus Lischke
- Spondylus chiriquiensis Olsson

Spondylus Gussonii Costa 1829

Pl. IX, fig. 7a,b, c, d ; fig. 8a, b ; fig. 9 a,b.

1829 *Spondylus gussonii* D.G. COSTA, Cat. Syst. Siciliae, p. 42

1867 " " Costa WEINKAUFF, Mittelmeeres I, p. 271

1882 " " " FONTANNES, Mollusques pliocènes de la vallée du Rhône et du Roussillon, p. 213, pl. XIV, fig. 8-9

1898 " " " LOCARD, Expédition scientifique Travailleur et du Talisman pendant les années 1880,81, 82,83, p. 420, pl. 18, fig. 1-8

1913 " " " GIGNOUX, Form. Mar. pliocènes et quaternaires de l'Italie du Sud et de la Sicile, p. 354-355

Bien que cette espèce existe encore en Méditerranée, je donnerai la description d'après 12 exemplaires du Pliocène de St. Restitut dont 7 valves gauches, 4 spécimens bivalves et une valve droite isolée (Laboratoire de paléontologie d'Orsay : coll. ENSM-Paris).

Mesures :

	Valves droites					Valves gauches										
	I	II	III	IV	V	I	II									
d.u.p.	16	11	10	12	13	14	14	13	12	12	12	11,5	11	10,5	9,5	9
d.a.p.	14	11	10	11	12	12,5	11	11,5	11	10,5	10	11,5	9,5	8,5	8	7,5
ligne card.						5,5	6	5	6	5,5	4	6	3,5	5,5	3	5
angle apic.						81°	92°	83°	68°	75°	75°	93°	77°	72°	65°	95°

Il s'agit donc d'une espèce de petite taille. Le plus grand exemplaire de notre collection est une valve droite ne dépassant pas 16mm de d.u.p. et 14 de d.a.p.. Le test est très mince ; la valve gauche en général est plus convexe au sommet. La surface externe des valves gauches est couverte par plusieurs filets rayonnants ayant des épines très fines.

Sous la loupe j'ai pu compter sur une valve gauche de cette espèce 35 filets rayonnants et épineux.

L'intérieur de la valve est lisse, brillant et nacré. Le bord palléal est crénelé. A la valve gauche, tantôt le plateau cardinal est très large et développé, ressemblant à un talon triangulaire, et tantôt il est plus réduit et la ligne cardinale très courte. Les auricules sont peu développées, quoique chez certains individus elles soient très larges. La caractéristique de la valve droite de cette espèce est son talon triangulaire bien développé, qui est toujours recourbé vers l'arrière en faisant un angle presque droit (90°) avec le plateau cardinal (fig. 19a).

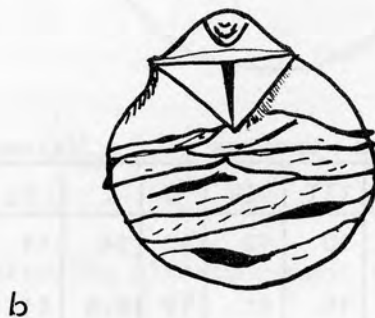
L'aire de fixation en général est très étendue de telle sorte qu'elle constitue la partie principale de l'extérieur de la valve droite (fig. 19b).

Figure 19 -

a - charnière de la valve droite
X 6



b - face externe de la valve droite montrant la surface de fixation et le talon avec la rainure ligamentaire X 4.



Extension géographique et bathymétrique.

Spondylus gussonii Costa est une petite espèce actuellement très rare qui vit sur les fonds coralligènes à 200m de profondeur. C'est là une forme résiduelle, car aux époques antérieures cette espèce était représentée avec plus d'abondance et de variété.

Dans l'Atlantique, l'extension géographique de cette coquille ne paraît

pas dépasser le Nord du Golfe de Gascogne mais on l'a signalée plus au Sud, aux Açores ; elle a été draguée : au Sud du cap Mondego sur les côtes de la péninsule Ibérique, entre 534 et 1819m ; par le "Caudan" dans le golfe de Gascogne, à 656m ; par "l'Hirondelle" et la "Princesse Alice" aux Açores, entre 345 et 1557m ; le "Blake" l'a rencontrée de l'autre côté de l'Atlantique au Yucatan, à la Grenade, aux Barbades, à l'île Nevis entre 168 et 1117m de profondeur ; M. DALL l'indique sur les côtes du Texas. En Méditerranée nous la connaissons sur les côtes d'Espagne, de Provence, d'Italie, de Sicile et dans la mer Egée. Malgré l'assertion de JEFFREYS elle ne paraît pas remonter dans l'Adriatique ; le "Porcupine" l'a draguée au cap de Gata, entre 73 et 126m et sur les côtes d'Afrique par 487m. MARION l'a retrouvée au large de Marseille, entre 300 et 450m ; enfin le "Pola" l'a relevée dans les régions orientales de la Méditerranée entre 381 et 880m de profondeur.

A titre d'exemple de la variabilité de la bathymétrie de cette espèce je donnerai ci-dessous les résultats de quelques dragages.

1. Travailleur	1880	dragage 7	profondeur 1,107m	au N. de l'Espagne
2. "	1880	6	317	"
3. "	1881	2	1068	O. du Portugal
4. "	1881	42	896	N. de l'Espagne
5. "	1882	8	411	N. de l'Espagne
6. "	1882	17	870	O. du Portugal
7. "	1882	88	681	N. de l'Espagne
8. Talisman	1883	10	717	O. du Maroc
9. "	1883	70	688	O. du Soudan

Extension géologique.

Spondylus gussonii appartient à un groupe déjà individualisé dès le Miocène.

SEGUENZA le signale dans le Pliocène ancien de Gallina (Ouest). M. GIGNOUX l'a rencontré dans les marnes à Coraux du Brucoli, il indique donc pour ce dernier gisement en particulier une profondeur de 150-200m au moins, et lui donne un caractère très différent de celui des "panchine" quaternaires toujours beaucoup plus littorales. M. LOCARD l'a rencontré dans le Pliocène de Biot près d'Antibes et dans le Quaternaire de la Calabre et de la Sicile.

Spondylus ferreolensis Fontannes 1882

(= Sp. concentricus Bronn, 1831)

Pl. IX, fig. 3,4,5,6.

1882 Spondylus ferreolensis FONTANNES . Mollusques Pliocènes vallée du Rhône, Roussillon, p. 210, pl. XIV, fig. 3-7

1898 Sp. concentricus Bronn SACCO. Foss. piémont, p. 6, pl. 3

1913 Sp. ferreolensis = Sp. concentricus GIGNOUX. Form. mar. Pliocène et Quaternaire Italie du Sud et Sicile p. 354

1914 Sp. concentricus Bronn. COSSMAN & PERROT. Conchologie Néogénique d'Aquitaine T.II, livre 2, p. 365, pl. XVIII, fig. 2-6

1959 Sp. concentricus Bronn. G. HENRIQUES DA SILVA. Fosseis do Mioceno marin. da Ilha de Porto-Santo, p. 13, pl. VIII, fig.2

1965 Sp. concentricus Bronn, GLIBERT M., VAN DE POEL L., Bivalvia fossiles Cénozoïque Etranger, II, p. 41

N.B. Je prendrai le nom de Sp. ferreolensis en application des règles de nomenclature. Certains auteurs persistent cependant à utiliser celui de Sp. concentricus

Matériel : de cette espèce je possède 9 valves gauches et 7 valves droites, et aussi la série-type de Fontannes comprenant 3 V.D. et 2 V.G.

Cependant aucun spécimen comporte les deux valves.

Pliocène de St Restitut (Drôme)

d. u. p.		d.a.p.	ligne card.	h. talon
V.G.	V.D.			
66mm		50mm	29mm	14mm
55		47	23	9
60		50	29	11
52		43	24	10
58		48	22	1
51		47	23	7
48		42	21	6
55		46	23	10
	80	63	34	31
	80	52	31	35
	78	58	35	17
	64	45	23	20
	55	43	20	11
	55	42	24	16
	65	45	25	15
	68	47	24	18

Série-type de Fontannes

N°	d.	U.	p.	d.a.p.	ligne card.	h. talon
	V.G.	V.D.				
3		67mm		49mm	24mm	17mm
4		62		47	25	15
5	57			47	21	5
6	65			52	29	11
7		78		54	31	24

Description : La forme très allongée de la valve droite et également la forme de la valve gauche du premier coup d'oeil nous rappellent le Sp. gaederopus. Pourtant la charnière et l'ornementation particulières distinguent parfaitement notre espèce de Sp. gaederopus.

Valve gauche. Généralement de forme allongée, elle se courbe sur le côté postérieur par développement du côté antérieur. Le nombre de côtes épineuses est de 9 à 10. Elles sont pourvues d'épines assez longues et de section circulaire. Elles s'allongent très régulièrement jusqu'au sommet mais en allant dans cette direction les épines s'éloignent les unes des autres et deviennent très fines et de plus en plus écourtées. Les filets rayonnants (côtes secondaires) sont sur cette valve innombrables, ils accompagnent les côtes épineuses très régulièrement jusqu'au sommet. Toutes les côtes principales et secondaires sont croisées par des anneaux d'accroissement très fins et nombreux, régulièrement parallèles. Les auricules sont subégales, la postérieure étant légèrement plus développée. Au contraire du Sp. gaederopus, la charnière de la valve gauche du Sp. ferreolensis est très bien développée et elle est pourvue d'une aire cardinale triangulaire, avec un sillon ligamentaire qui s'allonge jusqu'au sommet et qui ressemble au talon de la valve droite. L'intérieur de la valve est lisse sauf le bord interne qui est crénelé. L'impression musculaire est assez loin du centre plus proche du côté postérieur et elle est tangente à l'impression palléale. Le bord palléal est bien développé.

Valve droite. Cette valve présente une forme beaucoup plus bombée à l'extérieur et concave à l'intérieur. Le test de la valve est épais et à l'extérieur montre

plusieurs couches superposées, assez minces, successivement parallèles jusqu'au sommet qui donnent dans l'ensemble un aspect feuilleté à la valve. On ne peut pas décrire une forme unique et bien précise pour le talon de la valve droite de cette espèce car il diffère d'un individu à l'autre selon que la surface de fixation étant située exactement sur le sommet le talon est peu développé et courbé vers l'arrière, ou que la fixation s'effectue par une petite portion assez loin du sommet, auquel cas le talon est beaucoup plus développé, et dans le prolongement du bord palléal. En tout cas il est pourvu d'un profond sillon ligamentaire, qui se prolonge jusqu'au sommet.

Répartition géologique : C'est une forme relativement abondante au Pliocène ancien dans le bassin du Rhône où Fontannes l'a désignée sous le nom de Sp. ferreolensis. SACCO avait conservé le terme plus anciennement créé de Sp. concentricus Bronn, mais celui-ci n'étant plus figuré le nom de Fontannes conserve sa priorité. Cette espèce parfois sous le nom de Sp. concentricus se trouve aussi dans le Pliocène inférieur d'Italie (Larinano par exemple). Ce sont des formes de faciès vaseux, à ornementation plus délicate et à costulation relativement régulière, par comparaison avec des formes cémentées à un substrat dur. On rencontre aussi cette espèce dans le Miocène de Porto-Santo (Canaries).

Remarques au sujet de Spondylus gaederopus fossile (voir p.35)

Pl. IX, fig. 1,2,10.

Le Spondylus gaederopus débute dans le Miocène inférieur (Aquitainien du Bordelais), il passe dans le Miocène moyen où son extension géographique est médiocre puisqu'il n'a pas été cité du grand bassin austro-hongrois de l'Europe Centrale.

Il est connu du Miocène du Bassin de la Loire, de la Gironde, des Bouches-du-Rhône, du Piémont, de l'Egypte et de Madère.

Cette espèce, toujours à l'état fossile, apparait dans le Miocène moyen de la Touraine, de la Toscane et de la Calabre.

On le rencontre ensuite dans le Pliocène et tout le pourtour de la Méditerranée : Espagne, Italie du Nord et du Midi, Grèce, Algérie.

Les citations du Pléistocène sont nombreuses et aussi circum méditerranéennes.

On trouve cette même espèce dans le Pliocène de Plaisance et Castelarquato en Italie, dans les environs de Nice, et dans le Quaternaire de la Calabre, de la Sicile, et de l'île de Madère. On la rencontre également dans le Pliocène italien et dans le Miocène de l'Iran.

Le Spondylus gaederopus du Miocène présente quelques petites différences par rapport à celui vivant actuellement en Méditerranée, différences parmi lesquelles on peut citer : le test plus épais, les épines des côtes majeures plus fortes à section arrondie (au lieu d'être creuses), l'existence d'une ou deux côtes secondaires assez fortes dans l'intervalle des premières et l'existence de quelques filets épineux bien marqués dans l'intervalle des côtes secondaires.

Spondylus crassicosta Lamarck, 1819

Pl. X, fig. 1,2,3,4.

1819 Spondylus crassicosta LAMARCK. Anim. ss Vert. VI, p. 93

1920 Sp. crassicosta Lmk., DOLLFUS & DAUTZENBERG, Loire p. 452, pl. 46, fig. 1-4
(avec la synonymie jusqu'en 1914)

1936 Sp. crassicostata Lmk., FRIEDBERG (13), 2, p. 206, t. 43, f. 2-3, t. 44, f. 1.

Description : D'après 17 exemplaires du Pliocène d'Asti (bassin du PO, Nord de l'Italie). Collection : Laboratoire de Paléontologie d'Orsay (coll. ENSM-Paris)

		d.u.p.	d.a.p.	convex.	l. card.	angle	aur.	aur.	h. talon	n° côte
		:	:	:	:	: api.	: ant.	: post.	:	: princ.
Astesan	V.G. n° 4	: 150	: 137	: 45	: 83	: 85°	: 43	: 40	-	: 5
?	V.G. 21	: 112	: 103	: 30	: 62	: 80°	: 27	: 35	-	: 6
Asti	V.D. 13	: 124	: 90	: 45	: 57,5	: 80°	: -	: -	: 29	: 5
Asti	V.D. 10	: 114	: 93	: 50	: 56	: 90°	: -	: -	: 20	: 17
Asti	" 15	: 120	: 91	: 48	: 63	: 90°	: -	: -	: 26,5	: 5
Astesan	" 16	: 96,5	: 75	: 34	: 51,5	: 80°	: -	: -	: 25	: 5
Steinabrunn	V.G. 12	: 107	: 91	: 35	: 60	: 100°	: 24	: 22	-	: 5
Morée	V.D. 20	: 102	: 95	: 37	: 59	: ?	: 24	: 21	: 15	: 5
Morée	V.G. 14	: 88	: 90	: 31	: 51	: ?	: -	: -	-	: 6
Steinabrunn	V.D. 95	: 84	: 71	: 38	: 40	: ?	: -	: -	: 14	: 6
?	V.G. 22	: 86	: 80	: 30	: 50	: 100°	: 25	: 25	-	: 5
Morée	V.D. 17	: 70	: 62	: 28	: 48	: ?	: -	: -	: 10	: 7
Steinabrunn	V.D. 9	: 57	: 50	: 24	: 36	: ?	: -	: -	: 9	: 7
Castel Arquato	V.D. 39	: 70	: 60	: 26	: 37	: ?	: -	: -	: 11	: 5
?	V.G. 90	: 54	: 56	: 17	: 26	: ?	: -	: -	-	: 5

Afin de donner une idée des caractéristiques de cette espèce je décrirai successivement une valve gauche (n° 4) et une valve droite (n° 10), puis j'indiquerai quelques variations observées parmi le matériel examiné.

Valve gauche. Pour la description je prendrai le spécimen n° 4 le plus grand exemplaire de notre collection d.u.p. = 15mm.

Le test de cette valve est très épais puisqu'il atteint 42mm au niveau de la ligne cardinale. Cette épaisseur diminue quelque peu en direction du bord palléal.

La valve est équilatérale, très régulière de contour.

Les auricules sont subégales; la postérieure est légèrement plus large que l'antérieure.

On trouve sur cette valve 5 côtes principales assez saillantes et élevées, sur lesquelles il y a des épines écailleuses et très serrées. Sur la partie située en avant (du milieu de la valve jusqu'au bord palléal) les intervalles sont lamelleux, imbriqués et très serrés, par contre sur la dernière partie (du milieu jusqu'au sommet) on voit trois côtes intermédiaires munies de fines épines. Entre ces dernières côtes il y en a encore 4 très fines ayant des épines très courtes.

La surface des auricules est couverte de lamelles verticales et parallèles. Elles sont la continuation des lamelles concentriques situées sur la valve. L'impression palléale est bien marquée, d'une d.u.p. 89mm et d.a.p. de 91mm.

L'impression musculaire est assez large (d.u.p. 38mm ; d.a.p. 42,5mm). Le bord postérieur de l'impression musculaire est plus saillant que l'antérieur. Le plateau cardinal est relativement large et porte les deux dents entre les quelles il y a une excavation assez large et peu profonde qui est pourvue de deux fossettes dentaires séparées par la fossette ligamentaire située au milieu. Les bords de la fossette ligamentaire sont très saillants des deux côtés et sa moitié supérieure est recouverte. Les dents sont assez grandes et puissantes, et surtout l'antérieure est plus grande que la postérieure.

Valve droite. Pour la description je choisis le spécimen n° 10.

La valve est plus allongée et recourbée sur le côté postérieur, qui s'étend plus largement. Le test par rapport aux autres échantillons de crassicosta est relativement mince et d'une épaisseur égale sur toute son étendue. Sur la surface externe de cette valve on compte 17 côtes principales, dont les épines sont squamiformes

et irrégulièrement distribuées. Dans les intervalles de ces côtes il y a cinq ou six filets rayonnants et épineux plus fins (figure 20)

Figure 20 -

Ornementation de l'intervalle
des côtes primaires de la valve
droite X 1.



La surface de fixation représente une partie umbonale développée perpendiculairement à la surface de la valve; elle constituait donc toute la région du sommet. Cette aire de fixation est très bombée et verticalement coupée en se recourbant légèrement vers la ligne cardinale et vers le côté antérieur.

Le talon de cette valve forme à l'intérieur un creux profond, ressemblant à une cloche.

La fossette ligamentaire est profonde. La fossette dentaire antérieure est plus large et moins profonde que la postérieure.

Variations.

La valve gauche n° 21 est remarquable par sa grande taille, son bord palléal arrondi, la régularité de son ornementation et la symétrie de son galbe. Le nombre de côtes principales est de cinq ; toutes portent des épines demi-cylindriques et creuses. Le creux des épines est tourné vers le bord palléal. Entre deux côtes principales successives on en observe trois moins fortes et épineuses. Dans les intervalles de ces dernières, il y a quatre ou cinq filets rayonnants pourvus d'épines très fines et relevées. Les auricules sont inégales, elles sont ornées d'épines et de lamelles très fortes et serrées. L'auricule postérieure est plus large et plus développée que l'antérieure.

Le sommet est bombé et se recourbe à 90° sur le plateau cardinal.

Spondylus crassicosta Lamarck

var. quinquecostatus Desh.

1832 Spondylus quinquecostatus DESHAYES Exp. Sci. Morée III, p. 121, pl. XIII,
fig. 1-2

La valve droite n° 15 correspondrait à la variété quinquecostatus Desh. Elle est caractérisée, comme le type, par cinq côtes principales dont trois d'entre elles, situées au milieu de la valve sont dominantes et tubulées. Mais les deux dernières côtes l'une située sur le côté antérieur et l'autre sur le côté postérieur sont moins fortes et pourvues d'épines courtes et squamiformes. Dans les intervalles des côtes principales il y a deux ou trois costules moins élevées et moins larges que les côtes principales et garnies de très fines épines. Dans les sillons de ces dernières côtes il y a deux ou trois filets rayonnants très fins et épineux. Le test de la valve est très épais. Le contour de la valve est arrondi et symétrique. Le talon est oblique, et se recourbe vers l'arrière en faisant un angle obtus. Le bord palléal de l'impression musculaire est très saillant et anguleux, par contre le bord supérieur est plus enfoncé.

La valve droite n° 13 est caractérisée par le sommet pointu et le contour plus allongé. Il y a toujours cinq côtes principales. Dans les intervalles des côtes principales une côte secondaire forte ne s'observe que vers le sommet, et disparaît totalement vers le milieu de la valve. Ensuite, jusqu'au bord palléal dans les intervalles des côtes principales il y a 14 ou 15 filets épineux très serrés garnis d'épines fortes et moins fortes en alternance irrégulière. Cette ornementation est anormale et ne s'observe pas sur d'autres individus. Afin de compléter la connaissance de cette importante espèce je décrirai des spécimens provenant du Miocène (Vindobonien) de Steinabrunn (Autriche). Collection ENSM-Paris

	V.G. n° 12	V.D. n° 95	V.D. n° 9
: d.u.p.	: 108mm	: 83 mm	: 56mm
: d.a.p.	: 91 mm	: 74mm	: 51mm
: nombre de côtes	: 5	: 6	:
: ligne cardinale	:	: 43mm	: 37mm

La valve gauche n° 12 de grande taille a un galbe symétrique, le bord

palléal est arrondi et le test très épais. Les auricules sont égales et basses. A l'intérieur de la valve le plateau cardinal est plus large et plus développé. Le bord inférieur de l'impression musculaire plus élevé et anguleux, par contre le bord supérieur est plus enfoncé.

La surface externe est ornée de 5 côtes rayonnantes très fortes et tubulées pourvues d'écailles en forme de fourreau. Entre deux côtes principales contigues il y en a trois moins fortes et épineuses et dans les intervalles de ces dernières on observe six ou sept filets rayonnants épineux et très serrés. Sur le bord palléal les stries d'accroissement concentriques sont foliacées et imbriquées ; elles disparaissent brusquement vers le milieu au centre mais continuent sur les deux côtés, antérieur et postérieur et finalement elles s'élargissent sur les auricules.

La valve droite n° 95 de taille moyenne est fortement bombée au sommet. L'intérieur de la valve est blanc et luisant. Le bord palléal montre des plis irréguliers, tantôt plus larges et moins profonds, tantôt plus étroits et profonds. Cet exemplaire est caractérisé par le dépérissement du talon. Les auricules sont parfaitement précises. Le contour de la valve est plus arrondi surtout du côté antérieur, de sorte que le bord de l'auricule antérieure fait un angle aigu avec le côté antérieur de la valve.

L'extérieur de la valve est garni de 6 côtes principales, assez proéminentes pourvues d'épines élevées. Entre ces côtes il y en a encore deux ou trois moins fortes et épineuses. Dans les intervalles de ces dernières côtes il y a six ou sept filets rayonnants, très fins et épineux. La fixation s'effectuait par une petite surface au sommet, et entourée de lamelles concentriques très fines. Les fossettes dentaires sont peu profondes de telle sorte qu'elles se sont transformées en une cavité très faible.

La valve droite n° 9 de taille petite, de forme très convexe est presque symétrique les bords latéraux ayant sensiblement la même longueur et la même inclinaison. La valve est ornée de cinq ou six côtes principales, sur lesquelles il y a des fortes épines élevées et creuses vers le bord palléal. Dans les intervalles de ces côtes il y en a deux ou trois ayant des épines moins fortes. Dans l'intervalle de ces dernières côtes il y a deux ou trois filets rayonnants pourvus de fines épines. Le bord palléal ondulé comprend des plis plus larges vers le milieu et des

petits et étroits latéralement. Les auricules sont bien développées et font des angles aigus avec les bords latéraux. Le talon s'est réduit de telle sorte que les bords supérieurs des auricules viennent s'y raccorder suivant une large courbe. Les fossettes dentaires sont visiblement atrophiées.

Enfin je décrirai deux spécimens du Néogène de Morée (Péloponnèse) de la collection ENSM-Paris.

	V.D. n° 17	V.G. n° 14
d. u. p.	69mm	88mm
d. a. p.	70mm	95mm
ligne cardinale	49mm	55mm

De taille relativement faible la valve droite n° 17 est de forme arrondie et symétrique ; le côté postérieur étant légèrement plus allongé.

Il y a cinq côtes principales portant des épines écartées, tubulées et pour certaines tordues vers le bord palléal. Dans les intervalles de ces côtes il y en a deux moins fortes, qui comme les filets rayonnants situés dans leurs intervalles sont pourvues d'épines fines lancéolées.

Le talon est fortement réduit. Les plis du bord palléal sont larges et lui donnent un aspect de Pecten. L'impression palléale est relativement petite. La surface de fixation est restreinte à une partie très petite située au sommet.

La valve gauche n° 14 est caractérisée par son ornementation et sa charnière particulière. La surface externe est pourvue de six côtes, très saillantes, garnies d'épines squamiformes tubulées et imbriquées en direction du bord palléal. Entre deux côtes principales il y a cinq ou six côtes moins fortes. L'intervalle de ces côtes secondaires est divisé par des côtes encore moins fortes. Dans les intervalles de ces dernières côtes il y a deux ou trois filets rayonnants et régulièrement garnis de fines épines assez longues.

La charnière porte des dents et des fossettes dentaires convergeant vers le sommet.

Le bord palléal montre de larges plis.

Répartition stratigraphique

Spondylus crassica débute dans le Miocène inférieur (Aquitainien) du Bordelais. Il se développe et s'étend beaucoup dans l'Helvétien de Bretagne et de

la Loire, du bassin de la Gironde et de l'Adour, du Portugal, d'Andalousie, d'Algérie, de la vallée du Rhône, du bassin de Vienne, de Moravie, de Silésie, de Styrie, de Hongrie, de Transylvanie, ainsi que dans le Miocène du Piémont, de Corse, de Sardaigne, d'Egypte et de Syrie.

Son extension au Pliocène fut également considérable et comprend tout le bassin méditerranéen : Roussillon, Vallée du Rhône, Alpes Maritimes, Italie du Nord et du Sud, Algérie, Grèce, Sicile, Asie mineure. On le connaît aussi aux Açores.

Le Spondylus crassicosta disparaît avec le Pliocène et M. GIGNOUX estime qu'il est surtout caractéristique du Pliocène inférieur. Effectivement je ne connais pas de citations certaines du Pléistocène.

Spondylus decussatus Fuchs 1879

Pl. X, fig. 5,6,7.

1879 Spondylus decussatus FUCHS Th. Ueber Tietze persien mitgebracht. Tertiär., p. 10, pl. 6, fig. 1-4.

Matériel. Un spécimen bivalve (coll. Muséum Hist. nat. Paris), Institut de Paléontologie).

d.u.p.		d.a.p.	convexité
V.G.	V.D.		
48mm	54mm	55mm	29mm

De ce Spondylus du Néogène de la Perse on possède un seul exemplaire venant de l'Aquitainien des Bouches du Rhône qui présente une forme un peu plus large que haute. L'ornementation particulière des deux valves chez cette espèce ne présente aucune ressemblance avec les autres espèces. La valve gauche est pectiniforme, plate et très régulière, équilatérale, ayant les auricules assez développées et le bord palléal très étalé.

Sur cette valve le nombre des côtes radiales est de 4 à 5, qui sont peu élevées, sur les quelles on ne voit aucune épine, ni même leurs traces (figure 21A). Dans chaque intervalle de ces côtes principales il y en a de 5 à 7 moins fortes. Toutes les côtes, primaires et secondaires, sont croisées par des nombreuses stries d'accroissement très fines qui donnent à la valve un aspect granuleux. La valve droite est très convexe surtout aux environs du sommet. Son ornementation est tout à fait différente de celle de la valve gauche : elle comporte 5 à 6 côtes radiales

bien élevées qui sont pourvues d'épines assez longues, tubulées et couchées horizontalement sur les côtes (figure 21B).

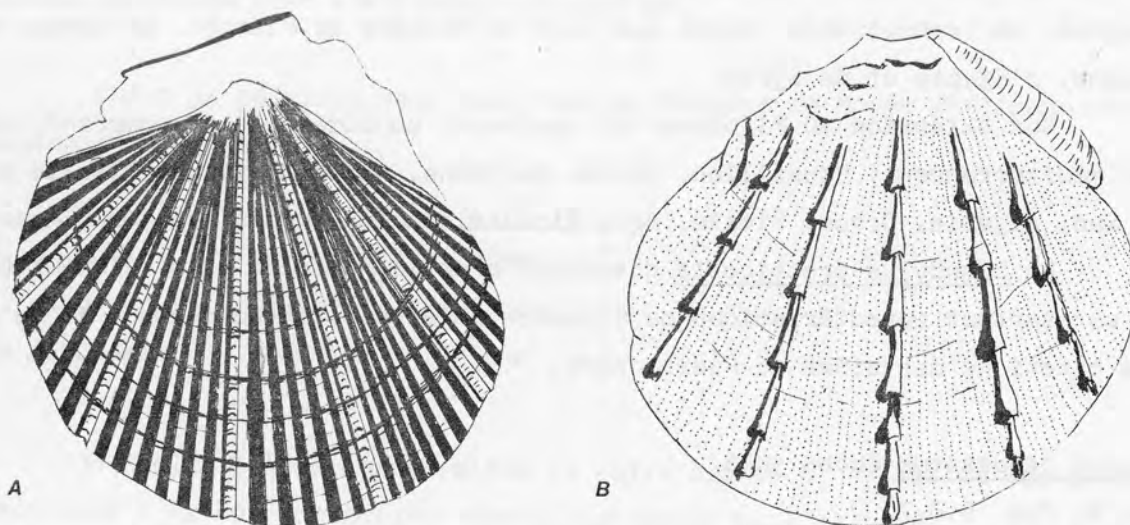
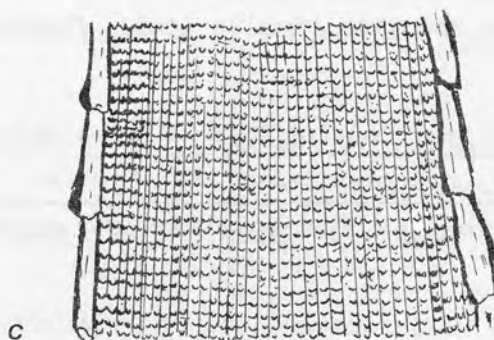


Figure 21 - A- Face externe de la valve gauche. X 1.
B-Face externe de la valve droite. X 1.
C- Ornementation de l'intervalle des côtes primaires de la valve droite.
X 3.



Dans les intervalles de ces côtes on ne voit pas de côtes secondaires, mais il y a un grand nombre de filets rayonnants très fins qui sont croisés par des stries d'accroissement extra-fines qui produisent un fond granuleux (figure 21C).

La fixation devait s'effectuer par une petite portion située sur le sommet.

Etage : Aquitanien - Néogène.

L'exemplaire du Muséum d'Histoire naturelle de Paris provient de la pointe occidentale du Petit Nid (Bouches du Rhône) (cat. B. 30351, coll. 1964-66 - récolte M. Chevalier).

Spondylus cruentus Lischke 1868

1868 *Spondylus cruentus* LISCKKE, Jap. Meeres conch., p. 172, pl. 12, fig. 1-5

1958 " " " OZAKI, Stratigraphical studies on the Neogene formation
of the Tyosi District. Bull. Nat. Sci. Mus.
Tokyo. Vol. 4, n° 1, p. 117, pl. 12, fig. 3-4

Le Spondylus signalé par OZAKI dans la formation du Néogène de Tyosi (Japon) est représenté par une seule valve droite dont la surface est ornée de faibles côtes rayonnantes pourvues d'épines ou lamelles. Des côtes sont croisées par plusieurs stries d'accroissement. Le sommet est très pointu et les auricules très peu développées. L'aire triangulaire du talon est très petite, avec les deux côtés arqués. La charnière est pourvue de courtes dents, avec une profonde fossette ligamentaire s'allongeant jusqu'au sommet.

Le bord interne est crénelé.

Il ne me semble pas y avoir de ressemblance entre cette espèce et celles du Néogène d'Europe. Ses dimensions sont :

d.u.p. : 64mm ; d.a.p. : 56mm.

Localité : Cap Imumaka, Tyôsi City , formation Na-arai située sous le niveau de la marée et attribuée au Pliocène-Pléistocène.

Spondylus chiriquiensis Olsson 1922

1922 *Spondylus chiriquiensis* OLSSON Mioc. N. Costa-Rica, p. 378, pl. 20, fig. 1,2,5,6.

d.u.p. : 151 ; d.a.p. : 120 ; convexité : 115mm

La coquille large, massive, est équivalve et fortement convexe.

Les deux valves ont la même convexité. Le sommet de la valve droite est haut , et forme saillie au dessus du sommet de la valve gauche qui est vigoureusement recourbé sur la ligne cardinale (de l'ordre de 90°). Les deux larges valves sont pourvues d'une aire cardinale plus haute et large à la valve droite qu'à la valve gauche. Mais la courbe du sommet de la valve gauche est plus forte que celui de la valve droite. L'ornementation consiste de 3 sortes de côtes rayonnantes. Les côtes primaires, au nombre de 7, sont assez fortes et bien relevées avec de grosses épines. Les côtes secondaires se présentent de la même manière que les premières, mais sont moins fortes qu'elles. Dans leurs intervalles il y a des filets sans épines. Sur le

sommet de la coquille jeune de cette espèce on voit une surface de fixation foliacée. D'après les descriptions et les figures, le Sp. chiriquiensis semble surtout proche du Sp. bostrychites Guppy 1867 (Proc. Sci. Assoc. Trinidad, Pt 3, p. 176) du Miocène de Saint-Domingue et de la Jamaïque mais il diffère par sa largeur et sa convexité qui sont supérieures et aussi par l'aire cardinale plus développée et les sommets des deux valves fortement recourbés chez Sp. chiriquensis, ainsi que l'abondance des épines (chez Sp. bostrychites les côtes secondaires sont dépourvues d'épines).

Age et localité : Miocène de Costa-Rica.

III - ESPECES DE SPONDYLUS DU PALEOGENE

Les espèces passablement nombreuses du Paléogène peuvent être réunies dans trois groupes :

- groupe de *Spondylus cisalpinus*
- groupe de *Spondylus radula*
- groupe de *Spondylus buchi*.

une espèce, *Spondylus boriesi*, demeurant à part et isolée.

Groupe de *Spondylus cisalpinus* Brnt

Trois espèces principales sont à retenir :

- Spondylus cisalpinus* Brnt
- Spondylus nysti* d'Arch.
- Spondylus bifrons* Münt.

Caractéristiques du groupe.

Valve gauche assez régulière, pectiniforme et presque plate, pourvue de plusieurs côtes rayonnantes (généralement plus de 30), granuleuses ou finement épineuses.

Valve droite beaucoup plus convexe que la gauche, munie de lamelles concentriques ou parfois de côtes épineuses.

Spondylus cisalpinus Brongniart

Pl. XI, fig. 1,2,3.

1823 *Spondylus cisalpinus* BRONGNIART Terr. sédim. calc. trappéen Vicentin p. 76,
pl. V, fig. 1 a-c.

1863 *Spondylus tenuispina* SANDBERGER Die Conch. Mainz. Tertiärb. p. 374-5, pl.
XXXII, fig. 1, 1a, 1b ; pl. XXXV, fig. A

1891 *Spondylus tenuispina* Sdbg. COSSMANN Rév. faune oligoc. Etampes, p. 296

1900 *Spondylus cisalpinus* Brngt OPPENHEIM Paläont. Misc., p. 261

1911 *Spondylus cisalpinus* Brngt BOUSSAC Nummul. alpin, p. 170, pl. VIII, fig. 5,6,
7,8, 13a.

1967 *Spondylus cisalpinus* Brngt CORNELLA A.G. *Spondylus Paleogene Veneto*, p. 103-109.

Matériel : 7 spécimens bivalves des collections du laboratoire de Paléontologie
d'Orsay (coll. ENSM-Paris)

Localité :

	Monti Gruni	Castel Gomberto	Castel Gomberto	Valdi Lonté	Castel Gomberto	Castel Gomberto	Castel Gomberto	
d.u.p.	70mm	70mm	57mm	63mm	67mm	62mm	40mm	(les deux
d.a.p.	55mm	56mm	48mm	53mm	50mm	50mm	35mm	valves réunies)
N.B. La mesure du d.u.p. a été effectuée sur la valve droite.								

La variabilité de forme qu'indiquent les mesures ci-dessus se retrouve en ce qui concerne l'ornementation. Sur l'un des spécimens la valve droite, bien convexe, porte 18 côtes radiaires régulières, continues jusqu'au sommet et pourvues d'épines assez fortes. L'intervalle entre des côtes est granuleux. Un autre spécimen montre au contraire à la valve droite des lamelles concentriques. Sur une autre valve droite on compte 9 côtes seulement avec des épines beaucoup moins nombreuses et beaucoup plus fortes. Les valves gauches de ces trois spécimens sont plates, avec une ornementation comparable, mais plus fine et moins épineuse : plus de 35 filets rayonnants fins et épineux par places.

Rapports. Cette espèce ressemble beaucoup à Sp. bifrons avec lequel elle se confond souvent. Pourtant Sp. cisalpinus se distingue par une valve gauche moins convexe avec des épines beaucoup plus fines et une valve droite moins régulière qui est plutôt lamelleuse au lieu d'être épineuse.

Distribution.

Lutétien Slapac et Cotle près de Rozzo en Istrie, Eocène supérieur (Priabonien) : Priabona, Brendola, Bocca d'Ansiera, Transylvanie, Ukraine.

Oligocène : Castel Gomberto, Mte Grumi de Castel Gomberto, Tartonne, Etampes, Lattorf.

Cette espèce est même signalée dans le Miocène des environs de Bassano (dans CORNELLA, 1967, p. 103).

Spondylus nysti d'Archiac 1864

Pl. XI, fig. 9, 10, 11.

1846 Spondylus nysti d'ARCHIAC Couches à Numm. envir. Bayonne, p. 212, pl. IX, fig. 3a

1852 Spondylus horridus BELLARDI Catal. raison. fossiles nummul. Nice, p. 260-1, Pl. XX, fig. 8-9

1911 Spondylus nysti d'Arch. BOUSSAC J. Nummil. Biarritz, p. 21

1911 " " " " Nummul. alpin, p. 170

Matériel. Un spécimen bivalve et 6 valves droites cassées et en fâcheux état de conservation se trouvent dans les collections du laboratoire de paléontologie d'Orsay (coll. ENSM-Paris). Une autre valve droite de la même collection me semble sensiblement différente.

Localité : Biarritz.

Le spécimen bivalve donne les mesures suivantes :

d. u. p.		d.a.p.
V.G.	V.D.	
31mm	36mm	33mm

La valve gauche du spécimen bivalve est de contour régulier, pectiniforme et beaucoup moins convexe que la valve droite. Elle possède des auricules bien développées et porte plusieurs stries rayonnantes garnies d'épines peu nombreuses. Par son ornementation cette valve rappelle Spondylus cisalpinus Brnt. La valve droite est déformée par la fixation. Son ornementation consiste en lamelles concentriques, serrées et très régulièrement continues jusqu'au sommet. La fixation de cette espèce se serait effectuée par une très grande surface et des

épines ne s'observent que sur les bords de la valve.

Remarques. Outre ses ressemblances avec Sp. cisalpinus cette espèce ressemble aussi à Spondylus bifrons Münst. mais elle se distingue de ces deux espèces par la grande surface de fixation et les lamelles concentriques de la valve droite.

Il ne fait pas de doute que Sp. horridus de Bellardi corresponde à Sp. nysti de d'Archiac qui a la priorité.

Distribution . Lutétien : La Gourèpe (Biarritz)

Auversien : La Palarea (région de Nice).

Spondylus bifrons Münster in Goldfuss 1840

Pl. XI, fig. 7,8

1840 Spondylus bifrons MUNSTER in GOLDFUSS. Petref. Germ. II, p. 99-100, pl. CVI,
fig. 10

1911 Spondylus bifrons Münst. BOUSSAC J. , p. 167-68, pl. VIII, fig. 1-3a, 5a, 14 ;
Pl. IX, fig. 4a.

1962 Spondylus podopsideus Lmk PICCOLI & MOCELIN. Macrofauna Priabona, p. 52, pl. 5,
fig. 1

1967 Spondylus podopsideus Lmk CORNELLA A.G., Spondylus, p. 104.

Matériel. Un spécimen bivalve du Laboratoire de Paléontologie d'Orsay (coll. ENSM-Paris). Localité : Corbières.

d.u.p. (VD)

83mm

d.a.p.

69mm

convexité (les deux valves réunies)

47mm

Coquille ovulaire, subéquilatérale, inéquivalve. Le côté antérieur est plus développé et régulièrement arrondi ; le côté postérieur est légèrement tronqué. Sur la valve gauche on compte plus de 50 côtes radiales arrondies, qui ondulent vers le milieu de la valve. Parmi ces côtes 6 ou 7 sont plus fortes, garnies d'épines peu nombreuses, assez longues et couchées sur la valve. La valve droite est plus convexe que la gauche surtout dans la partie umbonale. Elle porte 10 à 11 côtes ayant des épines très fortes et longues. Les côtes secondaires ne sont pas bien

évidentes, mais comme on peut en distinguer dans le milieu de la valve, il est bien probable qu'ailleurs elles sont usées. La surface de fixation consiste en une série de lamelles concentriques situées sur la partie umbonale.

Rapports. J'ai indiqué ses affinités avec Sp. cisalpinus (p.101) et d'autre part l'ornementation de la valve gauche présente des affinités avec Sp. nysti. Ces rapports justifient la réunion de ces trois espèces dans un même groupe.

Distribution. Eocène moyen Italie (Rosazzo, Noax, Rozzo) ; région de Nice (La Palarea) ; probablement aussi Kressenberg en Allemagne et Einsiedeln en Suisse. Très répandue dans l'Eocène supérieur (Priabonien) : Italie (marnes à Bryozoaires de Brendola, Priabona, etc..) ; Biarritz ; Sud de l'URSS.

Oligocène : Castel Gomberto et diverses localités du Piémont et de Ligurie, dans les Alpes (Le Vit de Castellane) et même en Allemagne (Osnabruck). La citation de cette espèce dans le Miocène inférieur d'Italie n'est pas sûre.

N.B. LAMARCK a proposé Spondylus podopsideus en 1819 (Ann. ss Vert. VII, p. 195), mais aucune figuration n'est venue valider ce terme. J'ai donc adopté le nom Spondylus bifrons Münster in Goldfuss qui d'ailleurs a l'avantage d'être beaucoup plus répandu dans la littérature.

Groupe de Spondylus radula Lmk

Il comprend :

- Spondylus radula Lmk
- Spondylus demissus Deshayes
- Spondylus vaudini Deshayes
- Spondylus rarispinus Deshayes
- Spondylus multistriatus Deshayes
- Spondylus granulosus Deshayes

Caractéristiques du groupe.

Les caractères suivants sont communs aux 6 espèces ci-dessus :

- 1 - La taille moyenne est inférieure à 50mm,
- 2 - La valve gauche pectiniforme, équilatérale ou subéquilatérale, est

très mince, plate ou peu convexe,

3 - Cette même valve porte de nombreuses côtes rayonnantes, (plus de 50) de trois types :

§ - fortes et pourvues d'épines assez longues, pointues, section triangulaire, au nombre de 8 à 10 en moyenne.

§ - Les côtes moyennes au nombre de 3 à 6, sont finement épineuses ou granuleuses.

§ - Les côtes faibles sont absentes chez certaines espèces et granuleuses ou lisses chez les autres.

4 - La valve droite est plus convexe que la gauche. Elle est aussi mince et souvent garnie de lamelles concentriques bien développées sur une grande partie de la surface le reste portant une ornementation écailleuse. Chez certaines espèces, cette valve est lisse sur la presque totalité de la surface externe.

5 - Le talon de cette valve est fréquemment recourbé en arrière (à angle droit) et présente une fossette triangulaire incisée dans sa partie médiane.

Spondylus radula Lamarck 1806

Pl. XII, fig. 5,6,7,8,11,12

- 1806 *Spondylus radula* Lamarck Mém. foss. env. Paris, Ann. mus. VIII, p. 351, n° 35, fig. 1
- 1824 " " Lmk BRONN System urweltlichen Conchylien, p. 52, pl. VI, fig. 9
- 1830 " " " DESHAYES Descr. coq. foss. env. Paris I, p. 320, pl. 46 fig. 1-5
- 1843 " " " " NYST Descr. coq. et Polypiers foss. terr. tert. Belgique, p. 307-308, pl. XXV, fig. 3a,d
- 1864 " " " DESHAYES Moll. Acéphales Monomyaires et Brach. 2° T., p. 90
- 1903 " " " OPPENHEIM Zur Kenntniss Altert. Fauna Aegypt. Paleontographica, 30, n° 3, p. 62-63
- 1903 " " " COSSMAN & PISSARO Faune éocénique du Cotentin, II, p. 6, pl. I, fig. 11-12
- 1911 " " " BOUSSAC J., Etudes paléont. Nummulitique Alpin, p. 172-173, pl. VIII, fig. 18
- 1950-51 " " " EAMES F.E. Pakistan Eocene mollusca. Philosophical Trans. R. Soc. London, Série B, vol. 235, p. 351

1962	"	"	" PICCOLI L., MOCELLIN G., Studi. macrofaun. priabona p; 40, pl. III, fig. 2
1964	"	"	KARAGJULEVA Fossiles Bulgarie, Acad. Sci Bulgarie T. 6a, p. 47, pl. VII, fig. 5-7
1967	"	"	CORNELLA A. Atti. Acad. patavina Sci, lettr., Arti vol. LXXX parte 2, p. 104

De cette espèce je possède 13 valves gauches et 5 valves droites (coll. ENSM-Paris au laboratoire de paléontologie d'Orsay). Elle est bien distinguable des autres par son ornementation particulière et bien marquée. Les localités et les mesures de ces spécimens sont données dans le tableau ci-joint (p. 108)

Parmi ces spécimens le plus grand est une valve droite d'un d.u.p. de 44 mm provenant de Grignon. Le test de la valve est très mince et sa surface est garnie de 14-22 côtes rayonnantes chargées d'épines très fines (tantôt squamiformes et tantôt trigones et pointues) sur toute leur longueur. Dans les intervalles il y a des filets rayonnants très fins, assez saillants et granuleux. Les côtes principales continuent jusqu'au sommet.

L'ornementation de la valve droite est irrégulière (lamelleuse) épineuse et parfois écailleuse.

Les auricules sont subégales et peu développées ; elles ne possèdent ni côtes, ni épines mais elles sont légèrement ondulées. Le côté antérieur de la valve est plus développé et étendu que le postérieur et la valve est toujours légèrement recourbée vers le bord postérieur.

Cette valve droite a une charnière particulière (fig. 22) avec les dents convergentes et un talon triangulaire et vertical (pourvu d'une fossette ligamentaire profonde et étroite qui le divise en deux parties égales.

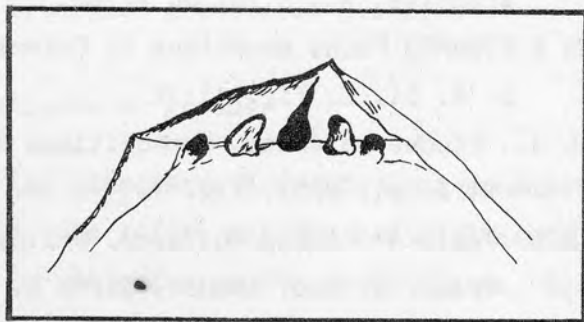


Figure 22 - Charnière de la
V.D. de *Sp. radula*.

Pour la description de la valve gauche le N° 57 me servira d'exemple.

Cette valve est arrondie mais inéquilatérale car la partie postérieure du bord palléal est légèrement saillante. Le test est d'une épaisseur assez faible et surtout la partie moyenne de la valve (du milieu jusqu'au voisinage du sommet) est plus mince que les bords. Les auricules sont inégales et peu développées. L'auricule postérieure est plus large que l'antérieure.

La charnière a des dents assez fortes et peu élevées. Les fossettes dentaires sont peu profondes et convergentes vers le sommet. La fossette ligamentaire est triangulaire et se continue jusqu'au sommet. L'impression musculaire est très large, plus proche du sommet que du bord palléal et décalée du côté postérieur.

Ornementation et sculpture. L'extérieur de cette valve comporte 20 côtes rayonnantes chargées d'épines presque triangulaires (pointues en tête et larges à la base quand on les voit de profil). Ces côtes se continuent jusqu'au sommet, avec des épines sur toute leur longueur mais qui deviennent très courtes en s'approchant de l'apex. La distance entre les deux côtes principales tantôt est plus large tantôt plus étroite. Dans les intervalles des côtes principales il y a 4 à 6 côtes secondaires moins fortes et moins épineuses. Pour cette valve les côtes secondaires sont plus épineuses sur le côté postérieur, dont les épines présentent une grande densité. Entre les côtes secondaires il y a plusieurs filets rayonnants tubulés et granuleux ou épineux. Les anneaux d'accroissement sont au nombre de trois, le premier au voisinage du sommet est très fin et les deux autres qui se trouvent vers l'impression palléale sont plus forts.

A l'intérieur le bord de la valve est régulièrement crénelé.



Figure 23 - Charnière de la V.D. de *Sp. radula*

Localité	N°	d.u.p.		d.a.p.	ligne card.	long. talon	imp. palléale		imp. musc.	
							d.u.p.	d.a.p.	d.u.p.	d.a.p.
		V.G.	V.D.							
Grignon	64a	40mm	-	36mm	20mm	-	-	-	-	-
"	64b	-	33mm	30mm	12mm	5mm	-	-	-	-
Damery	70	42mm	-	38mm	16mm	-	30mm	26mm	11mm	11mm
Grignon	57a	39mm	-	38,5	16mm	-	27mm	25mm	11mm	11mm
"	57b	38	-	36	16	-	27	25	13	13
"	57c	21	-	23	12	-	-	-	-	-
"	57d	-	30mm	28	13	7mm	-	-	-	-
Grignon	61a	21	19	10	-	-	-	-	-	-
"	61b	13	11	7	-	-	-	-	-	-
Chaussy	75a	32	-	31	13	-	23	21	10	10
"	75b	21	-	22	10	-	-	-	-	-
"	75c	-	25	25	12	4,5	-	-	-	-
"	60a	19	-	17	9	-	-	-	-	-
"	60b	17	-	15	7	-	-	-	-	-
"	60c	12	-	13	7	-	-	-	-	-
Mouchy	67	19	-	21	9	-	-	-	-	-
Grignon	69a	-	44	40	16	6	-	-	-	-
"	69b	-	42	38	16	7	-	-	-	-

La valve droite n° 57d va nous montrer des caractéristiques tout à fait différentes. Le test est très mince, d'une épaisseur uniforme. Le talon triangulaire de cette valve est large, pourvu d'un sillon ligamentaire très profond et étroit. Ce talon s'est recourbé de plus en plus vers l'arrière (figure 23). Sur l'extérieur de cette valve on compte 16 côtes garnies d'épines très fortes. Dans leurs intervalles il n'y a pas de côtes secondaires épineuses, mais plusieurs filets granuleux très fins. Au voisinage du sommet la valve est accidentée et comporte quelques lamelles irrégulières. Sur le sommet on voit des anneaux d'accroissement concentriques très fins. A l'intérieur on voit des rayons convergents bien marqués qui sont les traces des côtes principales.

Le bord palléal est crénelé et l'impression musculaire rapprochée de la charnière est situé presque directement contre le bord postérieur de la valve.

La V.D. n° 69a comme le type est inéquilatéral et légèrement courbée vers le côté postérieur (le côté antérieur plus développé que le postérieur) mais le talon et le sommet de cet exemplaire au contraire du type se trouvent dans le

prolongement du bord palléal il n'y a pas incurvation vers l'arrière).

Cette valve est très irrégulière et déformée accidentellement. La disposition des côtes rayonnantes n'est pas régulière: à l'extérieur de cette valve (sur sa moitié inférieure) on trouve 4 anneaux d'accroissement concentriques très forts, et quelques uns très fins aux environ du sommet. Ces anneaux sont lamelleux et épineux. Au milieu de la valve il y a des épines irrégulièrement dispersées. Le sommet est très pointu et se recourbe vers la ligne cardinale (figurant comme un bec).

La valve droite n° 64a va nous montrer des caractères plus ou moins différents de ceux de la précédente. On compte sur cette valve 13 côtes principales et épineuses qui sont situées sur le côté antérieur du bord palléal ;elles portent des épines peu nombreuses, très fortes et écartées. Du milieu de la valve jusqu'au sommet on trouvera 7 à 8 anneaux lamelleux et redressés. La charnière comprend deux dents très puissantes et recourbées vers l'arrière et sur la ligne cardinale. La fossette ligamentaire est très large à la base et ensuite se transforme en un sillon moins large et oblique allant jusqu'au sommet.

Distribution.

Lutétien : Grignon calcaire grossier (localité du type)

Autres localités dans l'Eocène moyen :

- le Bassin de Paris avec de nombreuses localités : Courtagnon, Parnes, Chaumont, Mouchy, Damery, Chamery, Fontenay, St Père
- Normandie (Fresville, Valognes), Bretagne (Bois Gouët)
- Belgique (sables d'Assche)
- région de Nice (La Palarea) ; Biarritz
- toutes les localités classiques d'Italie.

A l'Eocène supérieur on la trouve dans les Alpes françaises, avec aux Combes près de St Bonnet une forme présentant une différence plus grande entre les côtes principales épineuses et les côtes secondaires fines granuleuses. Elle est signalée également dans les localités priaboniennes d'Italie.

Vers l'Est on l'indique en Transylvanie, en Hongrie, dans les Blakans en Bulgarie, en Transcaucasie, dans le Sud de l'URSS, en Iran (île de Bahrein). Elle se trouve aussi en Egypte (Mokattam) et en Somalie.

Spondylus demissus Deshayes 1864

Pl. XII, fig. 10

1864 Spondylus demissus DESHAYES Descript. anim. ss Vert. T. 2, p. 91, pl. 80;
fig. 24-27

1887 " " Desh. COSSMAN Cat. ill. coq. foss. Eocène Paris, p. 193

Matériel. Une valve droite, laboratoire de paléontologie d'Orsay (coll. ENSM-Paris)

d.u.p. : 15mm ; d.a.p. : 14mm.

On pourrait la considérer comme une forme de petite taille, ou une variété de Sp. radula Lmk auquel elle ressemble par la forme de la coquille, l'ornementation, les lamelles concentriques et le talon recourbé vers l'arrière à angle droit. Cependant la différence de taille est réellement trop importante.

Distribution. Eocène inférieur du Bassin de Paris (Cuise-Lamotte).

Spondylus vaudini Deshayes 1864

1864 Spondylus vaudini DESHAYES Descript. anim. ss Vert. t. 2, p. 92, pl. 80, fig.
14-20

1887 " " Desh. COSSMAN Cat. ill. coq. foss. Paris, p. 193

Matériel : 1 valve droite, laboratoire de paléontologie d'Orsay (coll. ENSM-Paris)

Localité : Laon

Gisement : Sable inférieur

:	d.u.p.	:	d.a.p.	:	ligne Cardinale	:
:	V G.	:	V.D.	:		:
:	10mm	:	10mm	:	5mm	:
:	7	:	6	:	4	:

Il s'agit sans doute de la plus petite des espèces du genre Spondylus. Son contour est suborbiculaire, parfois un peu oblong. La valve gauche est régulièrement pourvue de 40 à 45 filets très fins, avec des épines très faibles, mais parmi eux 5 ou 6 sont plus saillants. La valve droite est déformée par la fixation.

Comparaisons. Par la forme et l'ornementation cette espèce est encore proche de Sp. radula, notamment par le talon de la valve droite. Cependant outre la petite taille le nombre des côtes est réduit chez Sp. vaudini.

Distribution. Joulzy (Oise).

Spondylus rarispinus Deshayes 1824

Pl. XII, fig. 1,2,3.

1824 Spondylus rarispina DESHAYES. Coq. foss. env. Paris, T. I, p. 321, n° 2, pl. 46
fig. 6-10

1832 Spondylus rarispina Desh. NYST Desc. coq., polypiers foss. terr. Tert. Bel-
gique, p. 308, n° 256

1850 Sp. rarispina Desh. WOOD, p. 51, pl. 8, fig. Ia, b

1886 Sp. rarispina Desh. COSSMAN Coq. foss. env. Paris 2° fasc., p. 192

1933 Sp. rarispina Desh. GLIBERT Faune Malacol. env. Bruxelles, p. 125, pl. 8, fig.3

1962 Sp. rarispina Desh. PICCOLI G., MOCELLIN L.G. Studi Macrofauna Priabona di
Priabona, p. 45, pl. II, fig. 7

1964 Sp. rarispina Desh. KARAGJULEVA Foss. bulgarie, T. 6a, p. 46, pl. VII, fig. 2-6

1967 Sp. rarispina Desh. CORNELLA A. Atti. mem. Patavina Sci. Lettere, Arti, vol. LXXX
parte II, p. 105

Matériel : 6 valves gauches et 2 valves droites de la collection du laboratoire de
paléontologie d'Orsay (coll. ENSM-Paris).

Localité : Chaumont.

N°	: d. u. p. :			:	:	: imp. pall. :		: imp. musc. :		:
	V.G.	V.D.	d.a.p.			d.u.p.	d.a.p.	d.u.p.	d.a.p.	
92a	48mm	-	43mm	15mm	-	39mm	30mm	14mm	14mm	:
126	59	-	55	18	-	41	37	20	21	:
102a	45	-	40	-	-	-	-	-	-	:
102b	29	-	26	-	-	-	-	-	-	:
92b	45	-	39	15	-	-	-	-	-	:
200		45	39	18	11	-	-	-	-	:
102c		38	41	13	7	-	-	-	-	:
100	37		33	14	-	-	-	-	-	:

Valve gauche. Je baserai ma description essentiellement sur les spécimens n° 92a, 92b, 126.

La valve n° 126 est la plus grande de nos spécimens. Sa forme est suborbiculaire, à bord palléal et à bord antérieur arrondis et bien étendus, à côté postérieur tronqué. La valve a son maximum de convexité au milieu. Le sommet est plus pointu. Sur cette valve il n'y a pas de côtes épineuses, mais il y a plusieurs filets rayonnants très fins et à section arrondie. Sur le côté antérieur du bord palléal quelques uns de ces filets sont devenus forts et garnis de petites écailles. Les auricules sont égales et très peu développées. Sur le plateau cardinal, qui est assez large, on voit des fossettes dentaires très larges et presque arrondies ; entre elles il y a une fossette ligamentaire très longue. L'impression musculaire est plus large et plus loin du sommet que chez Spondylus radula. Bord de la valve régulièrement crénelé.

La description de la valve 92a va donner une idée de la variabilité.

A l'extérieur de cette valve on distingue de nombreuses côtes rayonnantes (80-100), dont quelques unes d'entre elles sont légèrement plus fortes ayant des épines squamiformes et moins nombreuses. Les côtes intercalaires sont lisses sans aucune épine. Le bord postérieur de cette valve est légèrement tronqué et l'antérieur est plus arrondi et bien développé. Les auricules sont peu développées et égales. Aux environs du sommet les côtes principales sont garnies d'épines fines et plus nombreuses que la partie inférieure de la valve. A l'intérieur le bord de la valve est légèrement crénelé. L'impression palléale est très large. L'impression musculaire régulièrement arrondie. La fossette ligamentaire est large et assez profonde.

Avec la valve gauche n° 92 nous aurons une forme plus allongée, subéquilatérale (presque symétrique), à côté postérieur élevé et anguleux. Sur cette valve il n'y a pas de côtes squamiformes, l'ornementation externe comporte plutôt des filets rayonnants très faibles et assez larges, sans aucune épine. La valve est plus bombée et accidentée aux environs du sommet. Les auricules sont plus petites que chez l'exemplaire précédent. Elles sont plus basses. La postérieure est plus allongée que l'antérieure.

L'intérieur de la valve est très lisse et nacré. Le bord palléal de la valve est régulièrement crénelé et légèrement élevé.

Valve droite.

Je baserai ma description sur les spécimens n° 102c et 200.

Chez la valve n° 102c l'aire de fixation couvre toute la surface externe sauf une petite partie située sur le côté postérieur du bord palléal, où on distingue 4 côtes principales ayant des petites écailles écartées. Cette valve au contraire du type est plus large que longue, irrégulière et accidentée à l'intérieur. Le talon triangulaire qui se courbe vers l'arrière, en faisant un angle droit avec le plateau cardinal, est divisé en deux parties par un sillon ligamentaire.

La valve n° 200 au contraire du type est équilatérale et symétrique. Le bord palléal est arrondi et ondulé. Le côté postérieur du bord palléal jusqu'au milieu de la valve est irrégulièrement pourvu de côtes rayonnantes ayant des fortes épines. Du milieu de la valve jusqu'au sommet la surface est garnie des lamelles concentriques. Le sommet est étroit, cylindrique et élevé à cause du talon vertical. Le test de la valve est mince.

Comparaison.

Cette espèce ressemble beaucoup à Sp. radula et n'en est peut-être comme le dit DESHAYES qu'une variété.

Sp. rarispina se distingue cependant de radula par la convexité plus forte de la valve gauche et beaucoup moins forte de la valve droite et aussi par son ornementation externe. Les côtes rayonnantes chez rarispina sont beaucoup plus nombreuses et les côtes principales ne se distinguent pas précisément des secondaires.

Distribution.

Outre la localité type dans le Lutétien du bassin de Paris : Chaumont, cette espèce est connue dans l'Eocène moyen de nombreux autres gisements de France, d'Italie, d'Angleterre. Son maximum d'extension correspond à l'Eocène moyen mais elle parvient probablement dans l'Oligocène. On signale Sp. rarispinus dans le domaine nordique en Angleterre (par exemple dans les Lower Bracklesham beds), en Belgique (Nil-Saint-Vincent, Uccle, etc..), aussi en Bretagne Montmirail-Arton près de Nantes. Elle existe à Biarritz, dans les Corbières, à la Palarea, dans toutes les localités classiques d'Italie. Vers l'Est elle parvient en Egypte, en Transylvanie et même en Ukraine.

Spondylus multistriatus Deshayes

Pl. XI, fig. 4,5,6.

1824	Spondylus multistriatus	DESHAYES	G. Coq. foss. env. Paris, p. 322, pl. 45
1832	"	"	Desh. DESHAYES Encycl. méthod. vers. t. 3, p. 981, n° 10
1836	"	"	" in LAMARCK Anim. sans vert. 2° édit. T. 7, p. 193, n° 7
1844	"	"	" POTIEZ, MICHAUD Galeire de Douai, t. 2, p. 65
1848	"	"	" BRONN Index paleonto. T. 2, p. 1189
1850	"	"	" d'ARCHIAC Hist. prog. de la géol. t. 3, p. 272
"	"	"	" d'ORBIGNY. Prod. paléontol. t. 2, p. 425, N°1642
1852	"	"	" BELLARDI. Mém. Soc. Géol. 2° sér., t. 3, p. 260
1886	"	"	" FRAUSCHER Untereoc. Nord-Alp., p. 45
1887	"	"	" COSSMANN Coq. foss. Eocene env. Paris, p. 192
1947	"	"	" FURON, SOYER, p. 101-150
1954	"	"	" KARAGJULEVA Foss. Bulgarie, Acad. Sci. Bulgarie t. 6a, p. 47, pl. VI, fig. 6.

Matériel. 25 spécimens du laboratoire de paléontologie d'Orsay (coll. ENSM-Paris)

Localité : Grignon et Mary (Bassin de Paris)

Age : Bartonien

Les mesures sont données p.115.

Description générale.

Bien que beaucoup de spécimens soient usés en surface, on peut prouver que l'extérieur de cette espèce était garni d'épines assez minces et larges et horizontalement couchées sur les côtes (d'après quelques exemplaires moins usés). Cette espèce que DESHAYES indique dans les sables moyens et dans le calcaire grossier du Bassin de Paris est très voisine des espèces radula et rarispinus du calcaire grossier et de Sp. granulosus de Chaumont.

La ressemblance la plus forte est avec Sp. rarispinus, surtout pour l'ornementation et pour la forme de la valve gauche. Elle est légèrement différente pour les deux autres. Par conséquent, on peut considérer que ces quatre espèces entrent dans un groupe unique appartenant au Bassin de Paris.

n°	d. u. p.		d.a.p.	ligne card.	long. talon	imp. pall.		imp. musc.:				
	V.G.	V.D.				d.u.p.	d.a.p.	d.u.p.	d.a.p.			
209	56mm	-	59mm	22mm		-	-	19mm	21mm			
214a	47	-	48			30mm	33mm	-				
214b	-	45mm	45	-	-	-	-	-	-			
803	46	-	42	20	-	-	-	-	-			
212a	52	-	46	-	-	36	32	-	-			
212b	52	-	42	-	-	37	31	12	20			
208a	32	-	34	12	-	22	24	14	12			
208b	31	-	25	-	-	20	16	-	-			
207a	42	-	37-	-	-	-	-	-	-			
207b	37	-	34	-	-	-	-	-	-			
207c	37	-	-	-	-	-	-	-	-			
204a	62	-	52	-	-	42	35	15	18			
204b	-	55	45	-	-	35	29	17	18			
206a	45	-	42	16	-	30	27	17	17			
206b	39	-	26	-	-	27	20	-	-			
200	33	-	35	-	-	-	-	-	-			
400	48	-	42	-	-	-	-	-	-			
218a	60	-	50	-	-	-	-	-	-			
218b	48	-	41	-	-	-	-	-	-			
218c	40	-	37	-	-	-	-	-	-			
218d	28	-	25	-	-	-	-	-	-			
206c	-	45	35	-	11	27	24	15	11			
206d	37	-	30	-	-	23	20	7	10			
215a	49	-	45	-	-	-	-	-	-			
215b	56	49	-	-	-	-	-	-	-			

Caractéristiques : Coquille généralement arrondie (tantôt plus allongée), légèrement oblique. Valve gauche assez convexe et déformée, ornée de 40 à 50 côtes rayonnantes assez élevées et saillantes. Les côtes sont égales, à section arrondie et et croisées par les stries concentriques très fines. Les intervalles sont canaliculés et aussi larges que les côtes (fig. 24). L'aire de fixation chez certains spécimens couvre presque toute la surface externe de la valve droite, alors que chez d'autres elle est très réduite. La valve droite est très bombée au sommet et sur cette partie on voit des anneaux d'accroissement assez élevés.

A l'intérieur la valve est bordée d'une bande noire et crénelée d'une largeur de 5mm.

Distribution. Eocène moyen du Bassin de Paris (Grignon, Mary) ; Bartonien du Bassin de Paris (Acy-en Multien, le Ruel). Cette espèce hors de France est bien répandue dans l'Eocène moyen et supérieur : en Suisse, dans les Alpes bavaroises. En Bulgarie elle parviendrait dans l'Oligocène.

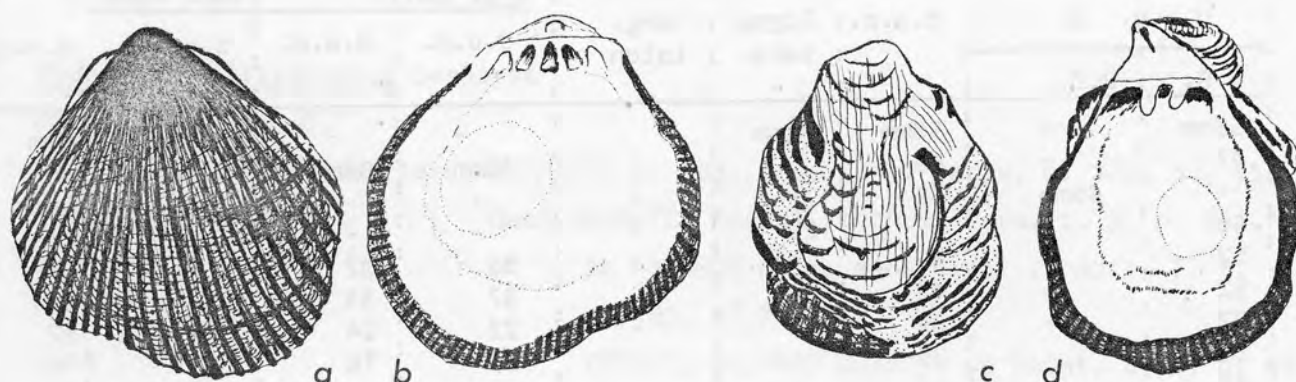


Figure 24 - a - face externe de la valve gauche ; b - face interne de la même ;
c - face externe de la valve droite ; d - face interne de la même.

Spondylus granulosus Deshayes 1824 (Pl. XII, fig. 4)

- 1824 *Spondylus granulosus* DESHAYES G.P., Coq. foss. env. Paris, p. 322, pl. 46,
fig; 11-12
- 1832 " " DESHAYES, Encyclop. méth. Vers. T. 3, p. 982, n° 11
- 1836 " " Desh. in LAMARCK Anim. sans vert. 2° édit., t. 7, p. 193,
n° 6
- 1848 " " Desh. BRONN, Index paleont. T. 2, p. 1118
- 1850 " " d'ORBIGNY, Prodr. de paléont. T. 2, p. 393, n° 1117
- 1886 " " " COSSMANN, Catalogue illust. coq. foss. Eocène
env. Paris, fasc. 2, p. 193, pl. 8,
fig. 38
- 1967 " " CORNELLA A., Atti Mem. Acad. patavina Sci. lettere Arti
Vol. LXXX parte 2, p. 104-105

Matériel : De cette espèce nous ne possédons que 4 valves gauches du Lutétien
de Chaumont, dont 1'une est incomplète.

Collection : Laboratoire de Paléontologie d'Orsay (ENSM-Paris)

n°	d.u.p.	d.a.p.	ligne card.	imp. musc.
				d.u.p. d.a.p.
79	51mm	54mm	19mm	- -
143	45	39	10	14 12
134	31	27	10	- -
68	21	20	7	- -

C'est une espèce qui ressemble beaucoup au Sp. radula surtout par son contour, qui cependant est légèrement plus allongé.

Le côté intérieur de la valve est plus court que le postérieur, d'où l'allongement observé dans cette direction. Le sommet est pointu et peu convexe. Le profil de la valve présente deux convexités l'une dans la partie supérieure et l'autre aux environs du bord palléal. La charnière est plus étroite et cintrée. L'impression musculaire est proche du centre et rapprochée du bord palléal. Sur la face interne les bords de la valve sont régulièrement crénelés. L'ornementation externe diffère de S. radula. L'extérieur de cette valve comporte plusieurs filets rayonnants et assez saillants dont quelques uns d'entre eux sont plus forts de sorte qu'on peut les considérer comme des côtes principales épineuses. Toutes les côtes principales et secondaires et leurs intervalles sont pourvus d'écailles très fines, régulières, imbriquées et granuleuses, qu'on ne peut distinguer qu'avec une loupe.

Distribution : Eocène moyen, Chaumont dans le bassin de Paris et Cimone (en Italie).

Groupe de Spondylus buchi Philippi

Il comprend outre l'espèce de Philippi :

- Spondylus palensis Rouault
- Spondylus aegyptiacus Newton
- Spondylus eocenus Leymerie
- Spondylus planicostatus d'Arch.

Caractéristiques.

Les espèces de ce groupe sont très bien distinctes de celles des deux groupes précédents par une coquille très régulière, équivalve ou parfois subéquivalve, équilatérale ou subéquilatérale, souvent biconvexe (la convexité étant relativement très forte). Les crochets des deux valves sont généralement en contact, le talon de la valve droite est très court. Les deux valves ont fréquemment la même ornementation, il s'agit de plusieurs côtes rayonnantes qui s'allongent régulièrement jusqu'au sommet.

Enfin les espèces de ce groupe montrent une très grande affinité avec celles du groupe spinosus du Crétacé.

Spondylus buchi Philippi 1846

Pl. XII, fig. 17,18

- 1846 Spondylus buchi PHILIPPI Verz. gegend Magdeburg. Tert.-steiner., p. 55, pl. VII
fig. 9a,b
- 1850 " subspinosus d'ARCHIAC Descr. foss. Numm., p. 437-8, pl. XIII,
fig. 1a-c
- 1852 " limoides BELLARDI Catal. rais. foss. Numm. Nice, p. 258-9, pl. XX,
fig. 7
- 1852 " paucispinatus BELLARDI , ibid, p. 259-60, pl. XX, fig. 4
- 1863 " teysenbergensis SCHAFHAULT Sud-Bayer. Leht. geogn., p. 137-9, pl. V,
fig. 6a
- 1908 " buchi Phil. FABIANI Paleont. Colli Berici, p. 143, pl. IV, fig. 17
- 1911 " buchi Phil. BOUSSAC Nomm. Alpes, p. 168
- 1962 " buchi Phil. PICCOLI G., MOCELLIN L.G., Macrof. Priabona, p. 49-50,
Pl. III, fig. 3
- 1967 " buchi Phil. CORNELLA A., Studio g. Spondylus, p. 102

Matériel : Deux spécimens bivalves du laboratoire de paléontologie d'Orsay (coll. ENSM-Paris) dont l'une est le type de l'espèce Sp. subspinosus d'Arch.

:	:	d.u.p.	:	d.a.p.	:	convexité	:
:	:	:	:	:	:	:	:
:	type	:	122mm	:	115mm	:	73mm
:	:	:	:	:	:	:	:
:	:	:	99	:	88	:	48
:	:	:	:	:	:	:	:

Coquille ovale très régulière, subéquilatérale et presque équivalve, cependant dans la région cardinale la valve droite se prolonge par un talon très court. Le côté postérieur est légèrement plus développé que l'antérieur. Les auricules sont petites et inégales, la postérieure étant la plus grande. A la valve gauche le nombre des côtes est constant et égal à 22. Ces côtes sont simples et s'étendent régulièrement jusqu'au sommet ; elles sont dépourvues d'aspérités et d'épines. Les intervalles sont légèrement plus étroits qu'elles. Elles ondulent le bord des deux valves de telle sorte que les sillons de l'une s'emboîtent dans les plis de l'autre.

Il y a donc à la valve droite le même nombre de côtes qu'à la valve gauche. Cependant sur les bords latéraux de la valve droite il peut y avoir quelques côtes supplémentaires. En outre sur cette valve droite on observe quelques épines, mais elles sont peu nombreuses et limitées à quelques côtes. Leur mode d'insertion sur les côtes est également particulier. Le plus souvent elles sont cassées et seule leur base persiste. On note aussi une multitude de fines stries concentriques d'accroissement, finement dentelées, plus nettement visibles sur les sillons que sur les côtes. L'aire de fixation consiste en une petite surface de quelques mm située tout à fait au sommet.

Les corchets des deux valves s'affrontent.

Rapports. Cette espèce ressemble beaucoup à Spondylus spinosus (Sow.) avec laquelle elle était confondue notamment par DESHAYES (1844 Bull. Soc. géol. Fr., I, p. 577). Elle s'en distingue cependant facilement par sa taille plus grande, ses épines plus fortes et surtout le système de très fines stries concentriques ; enfin le nombre des côtes n'est que de 22 à 23.

Distribution. Cette espèce est signalée dans l'Eocène moyen et jusque dans l'Oligocène de tout le domaine méditerranéen depuis les côtes françaises, jusqu'en Ukraine et Crimée. Elle se trouve aussi à Biarritz.

Spondylus palensis Rouault 1849

Pl. XII, fig. 14

- 1849 *Spondylus palensis* ROUAULT A., Descript. foss. Eocène Pau, p. 16, pl. 15, fig. 2
 1922 " " Rouault COSSMAN Synopsis p. 85, pl. XI, fig. 15-16
 1923 " " " COSSMAN M., O'GORMAN Cuisien de Gan,
 1965 " " " GLIBERT, VAN DE POEL Bivalves cénozoïques, p. 42

Matériel : Deux valves gauches et deux valves droites, Pau.

Laboratoire de Paléontologie Orsay (coll. ENSM-Paris).

d. u. p.		d.a.p.	ligne card.	talon	
V.G.	V.D.				
	23mm	20mm	7mm	2mm	
	11	10	4	2	
15mm		15	5		
11		?	.		

Cette espèce de petite taille est très régulière de contour, subéquivalve équilatérale, prenant l'allure d'un *Aequipecten*. Les quatre valves étudiées présentent la même convexité et la même ornementation. On compte 25 côtes égales et très régulièrement continues jusqu'au sommet, qui sont parfois pourvues d'épines courtes et peu nombreuses (plus fortes sur les valves droites). Sur la valve droite on ne remarque aucune trace de fixation.

Les formes du gisement de Gan décrites et figurées par COSSMAN sont plus grandes que nos exemplaires, mais elles offrent exactement la même forme et la même ornementation.

Remarque. Par sa forme régulière et par l'ornementation cette espèce pourrait être comparée à Sp. spinosus dont elle diffère notamment par sa petite taille.

Distribution. Cette espèce paraît limitée à l'Eocène inférieur du Béarn.

Spondylus aegyptiacus Newton 1898

Pl. XII, fig. 13

1898 *Spondylus aegyptiacus* NEWTON B. Lower Tert. shells Egypt p. 536, pl. 20, fig. 4-6

1901 " " Newt. COSSMAN M., Faune numm. Egypte, p. 20, p. 322, Pl. XX, fig. 5

Matériel. Deux spécimens bivalves d'Iran central (région de Soh). Eocène moyen.

d.u.p.	d.a.p.
40mm	36mm
44	40

Coquille régulière, très peu inéquilatérale, presque équivalve (valve droite légèrement plus bombée). Le bord palléal est peu développé et presque rectiligne. Les bords latéraux sont longs et tout à fait droits. Les crochets des deux valves sont gonflés, presque égaux et très proches l'un de l'autre. La valve droite et la valve gauche portent la même ornementation, constituée par 7 à 8 côtes très élevées, pourvues de fortes épines à pointe tuberculeuse. Entre ces côtes on en

observe 5 à 6 moins fortes, ornées de très petites écailles épineuses, imbriquées, très régulières, d'où un aspect granuleux. Les sillons qui les séparent sont plus faibles qu'elles.

Bien que les deux valves présentent le même arrangement de côtes et épines l'ornementation de la valve droite est plus grossière que celle de la valve gauche.

Chez les deux spécimens d'Iran la coloration originelle, rouge assez clair, est exceptionnellement bien conservée.

Remarque. Newton indique dans sa description que les côtes de cette espèce ne sont pas épineuses, mais cela tient sans doute à l'état d'usure des spécimens qu'il a étudiés, car toutes les autres descriptions de cette espèce indiquent des côtes épineuses, qui se voient fort bien sur les figurations.

Rapports. Cette espèce montre une grande analogie avec les petites formes de Sp. spinosus du Crétacé. D'autre part sa ressemblance avec Sp. hispanicus Doncieux (Lutétien inférieur de la Pohla de Roda, Espagne) est grande. Elle se distingue par ses deux valves épineuses et le nombre plus grand de côtes principales.

Distribution. Le type est de l'Eocène inférieur d'Assiout (Egypte). Dans l'Eocène moyen on la connaît dans le Mokattam, en Lybie, en Iran et au Sénégal.

Spondylus eocenus Leymerie 1881

Pl. XII, fig. 16

1881 Spondylus eocenus LEYMERIE Descript. Pyrénées Hte Garonne, p. 815, pl. Z³, fig. 7

1905 " " Leym. DONCIEUX Catal. descript. foss. nummul. Aude-Hérault I,
p. 79, pl. III, fig. 6

1911 " " Leym. DONCIEUX id II, p. 36, pl. XI, fig. 5

Matériel. Un seul spécimen bivalve collection Plaziat (Orsay). Lutétien inférieur
col de Prats (Aude)

d.u.p.	d.a.p.	convexité
80mm	67mm	43mm

Coquille très régulière, allongée, de forme subtriangulaire, subéquilatérale et presque équivalve.

Le nombre des côtes majeures de la valve gauche est de 12-13. Elles sont

très élevées, ornées de fortes épines peu nombreuses et espacées. Les côtes secondaires au nombre de 3 à 6 dans chaque intervalle sont assez fines, très saillantes, granuleuses. Ces dernières sont séparées par des sillons plus larges qu'elles.

La valve droite présente la même ornementation, mais les épines des côtes majeures y sont bien plus fortes et plus longues. En outre on voit sur la partie inférieure de cette valve une multitude de stries d'accroissement très fines. Le talon de la valve droite est très court et les deux sommets viennent presque en contact. On ne voit aucune trace de fixation sur la valve droite.

Rapports. Il y a de très grandes affinités entre cette espèce et Spondylus spinosus du Crétacé dans l'aspect général de la coquille et surtout dans la forme des épines de la valve droite, mais Sp. eocenus est nettement plus convexe.

Distribution. Lutétien inférieur et moyen des Corbières : Pradelles-en-Val (la Bourdasse), col de Prats au S.W. de Tournissan, Fabrezan (le Grangeot), Coustouge.

Spondylus planicostatus d'Archiac 1847

Pl. XII, fig. 15

1847 Spondylus planicostatus d'ARCHIAC Descript. foss. nummul. Biarritz, p. 437,

Pl. 13, fig. 2-9

1898 " " d'Arch. COSSMAN Est. alg. molusc. eoc. Pireneo, p. 7,

Pl. VIII, fig. 3-5

1911 " " " BOUSSAC J. Nummul. Biarritz, p. 20, 25, 32

Matériel. Une seule valve gauche (type de d'Archiac) Coll. ENSM-Paris au laboratoire de paléontologie d'Orsay

d.u.p. : 40mm ; d.a.p. : 36mm.

A tort d'ARCHIAC avait considéré cette valve comme droite.

La coquille est ovale, assez bombée, régulière, inéquilatérale. Elle porte 25 à 30 côtes rayonnantes très larges et égales, séparées par des sillons beaucoup plus étroits. Ces côtes s'étendent régulièrement jusqu'aux sommets sans variations dans leur nombre. Parmi elles 8 à 10 portent des épines courtes, larges, squamiformes,

imbriquées. Les côtes intermédiaires sont ornées d'écailles extrêmement fines, régulières qui donnent un aspect granuleux.

D'après COSSMAN la valve droite porte 16 côtes anguleuses pourvues d'épines peu nombreuses. La fixation s'effectuait par la moitié supérieure de la valve.

Rapports. Cette espèce ressemble à Sp. caldesensis (1881 Sp. caldesensis CAREZ L. Etude Terr. Crétacés et Tertiaires Nord Espagne, p. 311, Pl. IV, fig. 22) par la forme et par ses sillons très fins. Par l'ornementation de la valve gauche elle se rapproche de Sp. buchi Philippe (= subspinosus d'Arch.)

Distribution. En dehors du Lutétien de Biarritz et de l'Eocène de Catalogne espagnole cette espèce existerait dans des couches de même âge du Kressenberg (Frauscher 1886 . Unter-Eoc. N. Alpen, p. 103, pl. V, fig. 10).

Dans le Paléogène nous trouvons encore une espèce qui occupe une position tout à fait à part : Spondylus boriesi Doncieux.

Spondylus boriesi Doncieux

Pl. XIII, fig. 9

1911 Spondylus boriesi DONCIEUX Catal. descript. foss. nummulitiques Corbières, p. 41, pl. VI, fig. 16a, 16b, 17

Matériel. Deux spécimens bivalves de la collection Plaziat (Orsay) de Fontcouverte (Aude) (localité du type).

d.u.p.

d.a.p.

16mm

15mm

11

11

Cette coquille de très petite taille, de contour ovalaire-arrondi, peu inéquilatérale, est globuleuse, la valve inférieure étant plus renflée que la supérieure. Les crochets sont très petits, peu recourbés et très largement séparés l'un de l'autre.

La valve gauche porte de 45 à 50 côtes radiales, arrondies, régulières, séparées par des intervalles aussi larges qu'elles, pourvus au moins dans la partie antérieure et parfois sur toute la surface d'une costule intercalaire très fine. Parmi les côtes rayonnantes on en distingue de 5 à 8 qui sont légèrement plus fortes et qui portent des épines courtes et pointues. Des stries d'accroissement concentriques bien marquées déterminent sur les côtes et les costules des écailles plus ou moins nettes.

Sur la valve droite la surface de fixation est égale à environ la moitié de la valve, ou parfois bien plus, avec des lamelles concentriques minces et redressées, munies de côtes rayonnantes larges, aplaties, peu séparées, irrégulières, surtout en avant où elles s'élargissent et se divisent en deux ou trois en s'atténuant. Elles sont croisées par des stries d'accroissement serrées, un peu plus saillantes et épaisses sporadiquement.

Observations. A part une convexité moins forte nos exemplaires concordent parfaitement avec ceux de DONCIEUX. Cette espèce se rapproche beaucoup de Spondylus gussoni Costa par la forme et l'ornementation. Elle se distingue cependant par la convexité de la valve droite qui est plus faible chez Sp. gussoni. On peut aussi voir des relations entre Sp. borjesi et les Spondylus du groupe hystrix du Crétacé.

Distribution. Cette espèce n'est connue que des Corbières et du Lutétien inférieur : Fontcouverte (au SW. du village), Montlaur (Réquy ; entre Donneuve et Villefrancou).

IV - ESPECES DE SPONDYLUS DU CRETACE

Les espèces passablement nombreuses du Crétacé peuvent se rassembler en quatre groupes :

- groupe de Spondylus hystrix
- groupe de Spondylus spinosus
- groupe de Spondylus santonensis
- groupe de Spondylus truncatus.

Groupe de Spondylus hystrix Goldfuss

Sp. hystrix sera pris comme chef de file d'un groupe qui se trouve dans tous les étages du Crétacé supérieur représenté par des espèces parfois bien difficiles à distinguer les unes des autres, surtout quand les spécimens sont mal conservés, ou que seule la valve gauche existe.

Les caractères généraux de ce groupe sont :

- d.a.p. compris entre 30 et 60mm, en moyenne 40mm
- la valve gauche est plus plate que la droite
- la coquille est faiblement inéquilatérale, le bord postérieur étant plus développé que l'antérieur
- la valve gauche est ornée de côtes radiaires nombreuses (de 40 à 60)
- on compte 5 à 6 côtes plus élevées, plus larges portant de fortes épines sur la valve gauche
- sur la valve droite ces 5 ou 6 côtes sont très fortes et sont pourvues d'épines squamiformes fortes
- les côtes secondaires sont plus faibles sur la valve droite que sur la gauche.

C'est le groupe le plus abondant du Crétacé avec :

Spondylus hystrix Goldf.

Sp. roemeri Desh.

Sp. gibbosus d'Orb.

Sp. striatus Sow.

Sp. latus Sow.

Sp. latus Sow.

Sp. subserratus Douv.

Sp. baylei Coq.

Sp. dutempleanus d'Orb.

Sp. alternatus d'Orb.

Sp. hippuritarum d'Orb.

Sp. royanus d'Orb.

Spondylus hystrix Goldfuss 1834

Pl. XIII, fig. 7,8

1834 *Spondylus hystrix* GOLDFUSS Petref. Germ. II, p. 69, pl. 55, fig. 8

1843-7	Spondylus hystrix Gold.	d'ORBIGNY A.	Paléont. fr. Crét. III, p. 661, pl. 454, fig. 6
1872	"	"	GEINITZ Elbthalgeb. I, p. 189, pl. 42, fig. 7-8, 10bis, 11
1909	"	"	WANDERER Tierverst. Kreide Sachsens. 34, pl. 5, fig. 19
1928	"	"	HANTZSCHEL Aufschl. Lausitzer Ueberschieb. p. 106
1960	"	"	DIETZE Klippenfaz. Oberau u. Meissen, 27 (D. 410, 410a non D 411 : fig. 2 de la pl. 11 non D 412)
1970	"	"	GRUNDEL V.J., Gattung Spondylus, p. 75, pl. I, fig. 6-7

Matériel. 5 valves gauches se trouvent au laboratoire de paléontologie d'Orsay (coll. ENSM-Paris). Cénomaniens de Ste-Croix (Sarthe)

d.u.p.	d.a.p.
35mm	29mm
34	29
32	30

La valve gauche de Sp. hystrix est de contour subéquilateral, le bord postérieur étant plus long que l'antérieur. Le sommet dépasse la ligne cardinale. L'angle au sommet est de 80°. Les auricules sont marquées des deux côtés. On compte environ 50 à 60 côtes rayonnantes assez saillantes et aigues, qui sont séparées par des sillons profonds égaux. Ces côtes sont pourvues de longues épines, dirigées en arrière et pourvues d'un sillon. Le nombre des côtes principales est de 5-6 ; elles sont légèrement plus élevées et pourvues de longues épines.

La valve droite d'après d'ORBIGNY et divers auteurs est très bombée ; elle est pourvue d'un long talon et porte à son voisinage des lamelles concentriques.

Rapports. Cette espèce est très proche de Sp. baylei Coq. par les caractères de sa valve gauche (voir p. 132)

Distribution. Le type de cette espèce est du Cénomaniens d'Essen. On la trouve dans la Craie chloritée, ainsi que dans le Turonien : grès rouges de Sommelongue, et à Uchaux (Vaucluse). On la trouve aussi bien dans le bassin de Paris qu'en

Aquitaine que dans le domaine sous-pyrénéen et en Saxe.

Spondylus roemeri Deshayes 1842

Pl. XIV, fig. 9

- 1842 *Spondylus roemeri* DESHAYES in LEYMERIE Terr. Crét. Aude, p. 10, pl. 6, fig. 7
1842 " *latus* Desh. (non Sow.) in LEYMERIE, id., p. 10, pl. 6, fig. 7
1846 " *roemeri* Desh. d'ORBIGNY A., Pal. fr. Crét. t. III, p. 655, pl. 451,
fig. 1-6
1861 " " " de LORIOU Mont Salève, p. 107, pl. 14, fig. 4-5
1870 " " " PICTET & CAMPICHE Terr. Crét. Ste-Croix, 4 partie,
p. 256
1900 " " " WOLLEMAN Bival. Gastr. dtsh. u. Holl. Neocom., p. 20
1899-1903 " " " WOODS Manogr. Crét. Lamellibr. England, p. 116, pl. XX,
fig. 4a-d

Matériel. Trois valves gauches du laboratoire de paléontologie d'Orsay (coll. ENSM-Paris).

Localité. St Sauveur.

d.u.p.	d.a.p.
39mm	32mm
38	36

Coquille assez régulière, ovale, un peu oblique et légèrement recourbée sur le côté postérieur. On compte de 65 à 75 côtes radiales assez saillantes, à section arrondie, dépourvues d'épines, parmi lesquelles 30 à 40 se suivent jusqu'au sommet. Les intervalles sont peu profonds et aussi larges que les côtes elles-mêmes. Etant donné le mauvais état de notre matériel il n'a pas été possible de distinguer des côtes principales et des épines. Cependant d'après les figurations de d'ORBIGNY ou de WOODS certaines des côtes portent de grosses épines dirigées vers l'arrière. La valve droite d'après les mêmes auteurs est plate et pourvue, surtout au voisinage du crochet de lamelles concentriques.

Rapports. Cette espèce se compare à Spondylus latus par la forme et l'ornementation de la valve droite; par celle de la valve gauche elle ressemble à Sp. gibbosus.

Distribution. *Spondylus roemeri* est propre au Néocomien : l'Est du bassin de Paris, Savoie, Aude; on le trouve aussi en Angleterre et en Allemagne. Karabkasch le signale en Crimée (1907, p. 183)

Spondylus gibbosus d'Orbigny 1846

pl. XIII, fig. 9,10,11

1846 *Spondylus gibbosus* d'ORBIGNY A. Paléont. fr. Crét. III, p. 658, pl. 452, fig. 1-6

Matériel. Ma description sera basée sur deux exemplaires de l'Albien de Novion (Ardennes), dont l'un est le type de l'espèce (coll. Inst. paléont. Muséum Paris, coll. d'Orb. n° 6005)

	d.u.p.	d.a.p.
type	30mm	27mm
syntype	35	31

La coquille est de contour assez régulier, arrondie, globuleuse. Les auricules aux deux valves sont très saillantes et élevées, ce qui donne à la coquille un profil en triangle. Les deux valves sont convexes mais la gauche l'est plus fortement. La conservation des deux spécimens n'est pas suffisante pour permettre une description détaillée de l'ornementation. Cependant on peut compter sur la valve gauche 50 à 60 côtes rayonnantes se suivant très régulièrement depuis le bord palléal jusqu'au crochet. Les intervalles sont légèrement plus larges que les côtes.

La valve droite présente la même ornementation, mais les côtes sont moins nombreuses. Cette valve sur une petite partie du sommet est accidentée et possédait probablement des lamelles concentriques.

Comparaisons. Par sa forme bombée et l'ornementation de la valve gauche cette espèce rappelle *Spondylus roemeri*, mais la valve gauche est encore plus convexe que chez *Sp. gibbosus*.

Distribution. Outre l'Albien de l'Est du bassin de Paris (Novion, Machéroménil, Grand-Près) cette espèce se trouve aussi à Cluse (Savoie).

Spondylus striatus Sowerby 1815

Pl. XIII, fig. 1, 12, 13

1815 Dianchora striata SOWERBY Min. Conch. I, p. 183, pl. 80, fig. 1

1832 Spondylus striatus GOLDFUSS Petref. Germ., p. 98, n° 14, pl. 106, fig. 5

1847 " " Gold. d'ORBIGNY A., Paléont. fr. Crétacé III, p. 660,
Pl. 453

1901 " " Sow. WOODS H., Monogr. Cret. Lamell. England I, p. 119,
Pl. XXI, fig. 1-5

1949 " aff. striatus Sow. COLLIGNON A. Ann. géol. Serv. Mines Madagascar,
p. 50

Matériel. 6 exemplaires du laboratoire de paléontologie d'Orsay (coll. ENSM-Paris)
et trois spécimens des collections du Muséum de Paris.

Localité : cap de la Hève. Etage : Cénomanién.

d. u.p.		d.a.p.	convexité
V.G.	V.D.		
78mm	?	70mm	37mm
80	?	70	39
74	82	74	36
55	60	49	30
50	56	43	27
33	37	37	23
55	?	40	30
50	?	42	28
39	54	40	30

Coquille irrégulière et de contour assez variable, tantôt ovale, très allongée,
tantôt arrondi avec un bord palléal très étendu. Cependant tous les spécimens ont
un côté antérieur plus développé que le postérieur.

La valve gauche est ornée de 60 à 65 côtes radiales également espacées
qui d'abord très régulières vers le sommet sont par places interrompues par des
stries concentriques d'accroissement. Ces côtes sont dépourvues d'épines, sauf
quelques unes éparses vers le sommet. A la valve droite on observe une série de
lamelles d'accroissement très régulièrement concentriques, qui ne donnent nulle

naissance à des épines, à l'inverse de ce que l'on remarque chez Sp. hystrix.

Rapports. Spondylus hystrix se distingue de cette espèce par sa valve gauche moins convexe, les côtes étroites, plus largement séparées et la présence d'épines assez fortes dans la région umbonale.

Pour la comparaison avec Spondylus latus voir p. 131.

Distribution. Spondylus striatus se trouve dans l'Aptien au sommet du Cénomanién et même au Turonien tout à fait inférieur. Cette espèce existe dans le bassin de Paris (cap de la Hève, Villiers), en Angleterre, en Westphalie et dans la Ruhr. D'après la citation de Collignon cette espèce pourrait se trouver aussi à Madagascar.

Spondylus latus (Sowerby) 1815

Pl. XV, fig. 10, 11, 12

1815 Dianchora lata SOWERBY J., Min. Conchyl. I, p. 184, pl. LXXX, fig. 2

1836 Spondylus lineatus GOLDFUSS A., Petref. Germ. II, p. 97, pl. CVI, fig. 3

1842 Spondylus latus Sow. GEINITZ H.B., Petref. sach. Kreideg., pt 3, p. 82

1850 " " " DIXON F., Geol. Sussex, p. 356 (p. 386 2e edit.)

Pl. XXVII, fig. 30-31

1870 " striatus Goldf. ROEMER, Geol. Oberschlesien., p. 315, pl. 37, fig. 3-4

1901 " latus Sow. WOODS Mon. cret. lamell. England, p. 121-4, pl. 22, fig. 1-5, 7, 10, 6?, 8-9?

1909 " striatus Sow. WANDERER Tierverst. Kreide Sachsens, p. 34, pl. 5, fig. 18

1933 " " " HANTZSCHEL Cenom. u. planus-Zone sudet Kreine, p. 133

1934 " latus Sow. ANDERT Kreide u. Sachsens III, p. 174, pl. 9, fig. 17

1960 " hystrix Goldf. DIETZE Klippen-fazie oberau u. Meissen, p. 27, pl. 11, fig. 2(= D 411)

1970 " latus Sow. GRUNDEL J., Gattung Spondylus, p. 76, pl. 1, fig. 1 ; pl. III, fig. 3

1972 " " " CARTER R.M., Adapt. british Chalk Bivalvia, p. 332, 335, pl. 1, fig. 5 ; pl. 2, fig. 5

Matériel. Deux valves droites et deux valves gauches de la Craie de Meudon se trouvent dans les collections de l'ENSM-Paris (laboratoire de paléontologie d'Orsay

	d. u. p.	d. a. p.
V.D.	24mm	22mm
V.D.	22mm	20mm
V.G.	30mm	33mm
V.G.	31mm	29mm

Le contour de la valve gauche est variable, parfois équilatéral, parfois oblique. Le crochet est pointu et les auricules sont presque égales, la postérieure étant légèrement plus large. L'angle apical d'après les mesures de GRÜNDEL varie de 75° à 85° et l'angle des auricules de 115° à 120°. La ligne cardinale atteint 40 à 50% du d.u.p. de la coquille. La valve gauche est en général fortement convexe. J'ai compté plus de 60 côtes radiaires s'étendant régulièrement jusqu'au sommet. Ces côtes sont fines, de section arrondie, égales entre-elles et séparées par des intervalles de même largeur. Le nombre des côtes augmente avec l'âge et d'après GRÜNDEL il peut atteindre 80.

La valve droite est généralement fixée par toute sa surface avec des lamelles concentriques très bien développées, surtout vers le bord palléal, finement ondulées ou bien radialement striées. Cependant sur la face interne de cette valve on observe un grand nombre de stries radiaires (50 à 80) rappelant celles de la valve gauche.

Rapports. Spondylus latus est donc une petite espèce très solidement fixée sur des tests d'Echinides morts ou des substrats solides. CARTER (1967) lui trouve de grandes ressemblances avec Spondylus gussoni par son habitat.

D'autre part Spondylus latus se distingue de Sp. striatus par sa faible taille et par son contour plus régulier. Sp. roemeri est aussi bien proche par sa forme et son ornementation de la valve gauche.

Distribution. En Angleterre cette espèce se trouverait dans la "Craie" du Crétacé supérieur dans de très nombreuses localités jusqu'à la zone à *Belemnitella mucronata*. En Saxe elle existe dans le Cénomanien et le Turonien, parfois en abondance. D'après les collections elle se trouve aussi dans la Craie campanienne de Meudon.

Spondylus subserratus Douvillé 1904

Pl. XIII, fig. 5-6

1904 *Spondylus subserratus* DOUVILLE H., Mission Morgan en Perse, p. 268, pl. XXXV, fig. 8a-8b, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15

Matériel. Neuf spécimens constituant la série type.

	fig. 8a	fig. 9	fig. 10	fig. 11	fig. 12	fig. 13	fig. 14	fig. 15	
d.u.p.	49mm	49mm	47mm	53mm	40mm	34mm	48mm	37mm	26mm
	51mm	47mm	43mm	47mm	38mm	29mm	44mm	36mm	26mm

Cette espèce du groupe de Spondylus hystrix se distingue facilement par sa valve gauche plate, un peu allongée obliquement du côté postérieur. Elle est couverte d'une soixantaine de côtes rayonnantes saillantes, d'une largeur d'environ 1,2mm. Elles sont ornées sur toute leur longueur d'épines très fines et très régulières. Les intervalles un peu plus larges que les côtes elles-mêmes montrent une costule finement denticulée. De distance en distance on distingue une côte un peu plus forte, parfois très peu marquée. Ces côtes dominantes sont au nombre de 6 à 8. Elles peuvent porter quelques grosses épines.

La valve droite est beaucoup plus bombée. Dans sa partie apicale on observe des lamelles concentriques qui peuvent chez certains spécimens arriver jusqu'au milieu de la valve. Les grosses côtes au nombre de 8 à 11 ne correspondent pas à celles de la valve gauche. Elles portent des épines larges et arrondies. Dans les intervalles des côtes moins saillantes, au nombre de 9 environ sont ornées d'épines écailleuses bien développées et très régulières.

Rapports. Spondylus baylei est l'espèce la plus proche par son contour, mais Spondylus subseratus se distingue par les côtes fines épineuses et très régulièrement disposées.

Distribution. Connue seulement des marnes à Echinides de Lorestan (Loristan), principalement dans la région d'Ahvaz (Iran). Crétacé supérieur (Sénonien).

Spondylus baylei Coquand 1826

1826 Spondylus baylei COQUAND H., Mém. Soc. Emul. Prov. II, p. 220, pl. 6, fig. 23-24

Matériel. Six exemplaires du Campanien d'El Outaia (Algérie) : laboratoire de paléontologie d'Orsay (coll. ENSM-Paris).

d.u.p.	45mm	44mm	39mm-37mm	33mm	35mm
d.a.p.	35mm	34mm	34mm-29mm	30mm	29mm

Coquille allongée, oblique du côté postérieur qui est plus développé. Les deux valves sont presque également convexes. Par sa valve gauche cette espèce ressemble à Spondylus hystrix. Cependant les côtes principales au nombre de 5 à 6 sont

plus saillantes, pourvues d'épines très fortes et inclinées. Entre ces côtes dominantes on observe 5 ou 6 côtes plus faibles, arrondies, et sans épines, qui se continuent jusqu'au sommet.

La valve droite est caractérisée par 5 ou 6 côtes considérablement plus saillantes pourvues d'épines peu nombreuses mais fortes et squamiformes. Entre ces côtes principales on a des côtes secondaires sans épines et très faibles, en nombre variable. La région apicale de la valve droite est toujours disparue, en raison sans doute d'une cémentation très solide.

Rapports. La ressemblance avec Spondylus hystrix est suffisante pour supposer que Sp. baylei pourrait n'être qu'une variété.

Distribution. Signalée seulement dans le Crétacé supérieur (Sénonien) d'Algérie.

Spondylus dutempleanus d'Orbigny 1846

Pl. XIV, fig. 10

1846 Spondylus dutempleanus d'ORBIGNY A., Paléont. Fr. Crétacé III, p. 672, pl. 460
fig. 6-11

1869 " " d'Orb. FAVRE E., Craie de Lemberg, p. 159, pl. XIII,
fig. 4, 15

1870 " " " PICTET F.J., CAMPICHE G., Crétacé Ste Croix,
p. 262

1891 " " " BOHM J., Kreideb. Fürbergs, p. 88

1892 " " " STOLLEY E. Kreid. Schleswig-Holst. p. 236

1901 " " " WOODS H. Cret. Lamell. Engl., p. 125, pl. XXII,
fig. 11a-b, 12a,b, 13, 14 ; pl. XXIII,
fig. 1-5

1972 " " " CARTER R.M., Brit. Chalk Bivalvia, p. 335

Matériel. Cinq valves gauches et 2 valves droites de la collection d'Orbigny (Muséum de Paris) (Institut de Paléontologie).

	V.G.	V.G.	V.G.	V.G.	V.G.	V.D.	V.D.
d.u.p.	29mm	27mm	34mm	22mm	29mm	43mm	32mm
d.a.p.	26mm	26mm	31mm	20mm	28mm	33mm	32mm

Coquille ovale ou arrondie, presque symétrique et inéquivalve.

Chez certains spécimens le côté postérieur est tronqué. La valve gauche est plus plate que la droite. Elle porte 60 à 70 côtes rayonnantes très fines, séparées par des intervalles de même largeur. Parmi ces côtes 5 ou 6 sont très légèrement plus élevées que les autres et portent de fortes épines espacées. Toutes ces côtes atteignent le sommet.

La valve droite est pourvue d'un talon bien développé. L'aire de fixation correspond à une partie de la moitié supérieure qui est lisse ou pourvue de lamelles concentriques. L'ornementation du reste de la valve consiste en plusieurs côtes rayonnantes très rarement épineuses.

Rapports. Sp. dutempleanus ressemble d'une part par le contour et la forme de la valve droite et ses côtes à Spondylus latus. D'autre part elle est proche de Spondylus obesus par la forme et l'ornementation.

Distribution. En Angleterre elle existe depuis le Cénomaniens jusqu'au Campanien dans de nombreux niveaux et nombreuses localités.

En France on la trouve dans le Sénonien de l'Est du bassin de Paris (Epernay).

Spondylus alternatus d'Orbigny 1846

pl. XIII, fig. 14

1846 Spondylus alternatus d'ORBIGNY A., Paléont. Fr. Crétacé III, p. 665, pl. 456, fig. 1-5

Matériel. Deux spécimens de la collection d'Orbigny, n° 6905 (Muséum de Paris) dont l'une correspond à la localité-type qui est la Cadière près de Toulon, mais ce n'est pas le spécimen figuré.

	d.u.p.	d.a.p.
Angoulême	37mm	32mm
Cadière	50mm	47mm

Ces spécimens correspondent bien cependant aux détails de la description et des figurations. Il s'agit d'une coquille assez régulière, symétrique, équilibrée et inéquivalve. La valve droite est plus convexe que la gauche.

Sur cette dernière on compte 30 à 35 côtes rayonnantes parmi lesquelles 5 ou 6 plus fortes portent des épines espacées.

L'aire de fixation occupe une grande partie de la région umbonale.

Rapports. Cette espèce est très proche de Spondylus hystrix par son ornementation externe.

Distribution. Semble accompagner les Rudistes aussi bien dans la région d'Angoulême que dans celle de Toulon. Turonien.

Spondylus hippuritarum d'Orbigny 1846

Pl. XIV, fig. 11

1846 Spondylus hippuritarum d'ORBIGNY A. Paléont. Fr. Crétacé III, p. 664, pl. 455

Matériel. Quatre exemplaires bivalves se trouvent dans la collection du Muséum de Paris et deux autres dans celle de l'ENSM-Paris (laboratoire de paléontologie d'Orsay)

		Bassin de Rennes		Aude		Uchaux (Turonien)	Le Bausset (Turonien)
d.u.p.	{ V.G.	46mm	50mm	32mm	40mm	60mm	53mm
	{ V.D.	55	57	58	47	?	53
d.a.p.		46	50	32	44	55	55

Remarque. Il n'est pas possible de reconnaître avec certitude les spécimens figurés car les illustrations sont par trop imaginées.

Coquille ovulaire, la valve droite étant allongée et la valve gauche arrondie, équilatérale de contour très régulier. Les auricules sont bien développées. L'ornementation consiste en 35 à 45 côtes rayonnantes, peu élevées, qui sont pourvues d'épines très fines et pointues. Les intervalles entre ces côtes sont plus larges qu'elles.

La valve droite plus allongée et plus convexe que la gauche est pourvue de lamelles concentriques bien développées qui donnent parfois naissance à des épines squamiformes. La trace de fixation s'observe toujours dans la région du sommet (fig. 25).



Figure 25 - Profil d'une coquille bivalve de *Sp. hippuritarum*.

Rapports: Voisine par ses côtes et par ses épines du *Sp. hystrix*, cette espèce s'en distingue par ses côtes plus rares, plus larges.

Distribution. Cette forme de la "Craie chloritée" accompagne également les Rudistes dans le Var (Cadière), en Charente (Aiguillon) et dans les Corbières (Montagne des Cornes et Carcassonne).

Spondylus royanus d'Orbigny 1846

Pl; XIV, fig. 11

1846 *Spondylus royanus* d'ORBIGNY A., Paléont. Fr. Crétacé III, p. 671, pl. 460;
fig. 1-5

Matériel. Un moule interne complet de la collection d'Orbigny (Muséum de Paris) correspond à la planche 460 fig. 1

Localité : Sénonien de Royan (Charente Maritime)

d.u.p. 80mm

d.a.p. 71mm

La valve gauche est plate, sauf un léger bombement de la région umbonale. Elle est presque symétrique, pectiniforme. D'après le texte de d'ORBIGNY elle serait ornée d'un grand nombre de côtes rayonnantes inégales, alternativement fortes et faibles, mais parmi les premières il y a encore des différences de relief, les unes portant de longues pointes mucronées et les autres étant lisses. Les auricules sont grandes, inégales et pourvues de côtes rayonnantes inégales.

La valve droite beaucoup plus bombée est aussi plus irrégulière. Sur le moule interne j'observe seulement des stries d'accroissement très fines recoupées

par des côtes rayonnantes.

Rapports. Spondylus royanus est voisin à la fois de Sp. hippuritarum et de Sp. dutem-pleanus par ses côtes épineuses, mais il se distingue du premier par ses côtes inégales et du second par ses auricules costulées au lieu d'être lisses.

Distribution : Cette espèce semble localisée dans le Sénonien supérieur de Royan (Charente Maritime).

Groupe de Spondylus spinosus Sowerby

Il comprend les deux espèces :

Spondylus spinosus Sowerby 1814

Spondylus obesus d'Orbigny 1846

Caractéristiques du groupe.

Les caractéristiques de ces deux espèces sont les suivantes :

Coquille très régulière, symétrique, équilatérale, équivalve ou subéquivalve et bi-convexe. L'ornementation des deux valves est semblable, il s'agit de 25 à 30 côtes rayonnantes à section arrondie, et très régulièrement continue jusqu'au sommet. Elles sont séparées par des costules intercalées aussi larges que les côtes, sans qu'il y ait de côtes secondaires. Parmi les côtes de la valve droite 6 à 8 portent de très longues épines.

Spondylus spinosus (Sowerby) 1814

Pl. XV, fig. 4 à 9

1814 *Plagiostoma spinosus* SOWERBY Miner. Conch. I, p. 117, pl. 78

1819 *Spondylus podopsideus* LAMARCK Anim. ss Vert. 6, p. 194, n° 4

1819 *Plagiostoma sulcata* LAMARCK ibid., p. 161, n° 5

1822 *Plagiostoma spinosa* Sow. MANTELL Sussex, pl. XXVI, fig. 10

1822 *Plagiostoma spinosa* Sow. BRONGNIART Géol. envir. Paris, p. 25, pl. 4, fig. 2

1827 *Plagiostoma spinosa* Sow. NILSSON Petrif. Suec., p. 25, n° 2

1830 *Spondylus spinosus* Sow. GOLDFUSS Petref. Germ., p. 95, pl. CV, fig. 5

1841 *Spondylus spinosus* ROEMER Kreid., p. 58, n° 1

- 1886 *Spondylus spinosus* Sow. LAPPARENT, FRITEL H. , pl. 19, fig. 18
- 1901 *Spondylus spinosus* Sow. WOODS Monogr. Cret. Lamell., p. 127, pl. 23, fig. 6-11 ;
pl. 24, fig. 1-7
- 1909 *Spondylus spinosus* Sow. WANDERER Tertiär Verst. Kreide Sachsens, p. 34, pl. 5,
fig. 20
- 1942 " " " DACQUE Wirbellose Kreide, pl. 29, fig. 5
- 1970 " " " GRÜNDEL J. Gattung *Spondylus*, p. 83, pl. II, fig. 1-4;
pl. III, fig. 1-2, 4-7
- 1972 " " " CARTER R.M., Adapt. british chalk Bivalvia, p. 335,
pl. 3, fig. 1-7

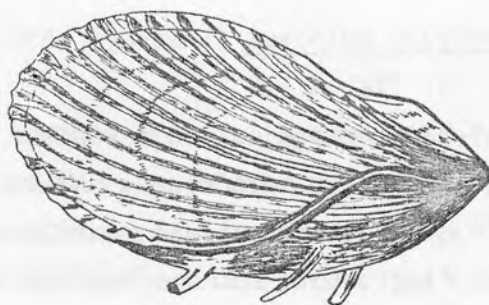
Matériel. 22 spécimens de provenances diverses (voir p.139 le tableau des mesures).
Se trouvent dans les collections de l'ENSM-Paris (laboratoire de paléontologie d'Orsay)

Cette espèce bien répandue a été déjà bien décrite par plusieurs auteurs.
La coquille très régulière est équilatérale et subéquivalve, la valve gauche étant
seulement un peu plus bombée que la droite dans quelques cas. Le bord ventral
est très régulièrement arrondi et plat alors que les bords latéraux rectilignes
sont légèrement plus courts.

Les auricules sont souvent saillantes, ce qui donne une convexité très forte à partir
du milieu de la valve vers le sommet. A la valve gauche les auricules sont égales
alors qu'à la valva droite la postérieure est plus développée.

Parmi nos échantillons, on voit chez les valves isolées (gauche ou droite)
la disparition des dents de la charnière (fig. 26)

Figure 26 - Surface interne d'une valve
droite de *Sp. spinosus* présentant la charnière dépourvue
de dents.



La ligne cardinale est parfaitement rectiligne. Le talon de la valve
droite étant très réduit les crochets des deux valves viennent en contact.

Localité	n° échantillon	d.u.p.	d.a.p.	nbre de côtes	convexité
Strehlen	105 a	52mm	47mm	30	non mesurable
"	105 b	45	45	26	"
"	105 c	40	37	27	"
"	106	57	51	28	27mm
sans localité	109	57	49	34	30
Angleterre	111a	61	55	29	35
"	111b	58	49	33	non mesurable
"	107	35	33	28	"
" (Campanien	108b	54	50	26	21
" "	108a	35	33	50	21
Rouen	119	31	28	26	24
Sussex	120	70	58	28	33
Kressenberg	146	66	66	30	non mesurable
Meudon	82	39	32	27	"
Pyrénées	122	58	49	26	28
sans localité	137	62	51	26	non mesurable
"	118	51	46	28	24
"	121	36	33	28	non mesurable
"	116	60	52	26	38
"	113	52	47	29	33
"	103	60	56	38	non mesurable
"	115	50	48	31	"

L'angle au sommet varie de 75° à 85°.

L'ornementation consiste en côtes radiales à section arrondie, égales, très régulièrement continues jusqu'au sommet. Leur nombre varie de 26 à 38. Ce nombre est en général constant au cours de la croissance, mais parfois des côtes se subdivisent vers le milieu de la valve, donnant des côtes secondaires ce qui fait que le nombre est accru dans la région palléale. Certains exemplaires m'ont permis de compter 50 côtes au bord palléal alors que dans la région umbonale il n'y en avait que 30.

Sur la valve gauche les côtes sont très rarement garnies de petites épines. Les intervalles ont en général la même largeur que les côtes, ou ils sont un peu moins larges.

Sur la valve droite le nombre de côtes est égal à celui de la valve gauche mais elles sont toujours plus grosses et leurs intervalles sont plus étroits. Parmi les côtes de la valve droite 6 à 8 sont pourvues d'épines peu nombreuses, très longues, fortes et espacées. Elles font un angle de 40° avec la surface de la commissure et sont orthogonale au contour de la valve. D'après CARTER elles servaient à la fixation. Elles sont sub-parallèles les unes aux autres.

Contrairement aux autres espèces dans la région umbonale elles sont orientées vers le sommet, c'est-à-dire que là elles divergent complètement par rapport aux épines de la région ventrale.

Chez la plupart des spécimens les stries d'accroissement sont très régulières et parallèles les unes aux autres, ce qui indique une grande régularité de la croissance, dans un milieu sans doute très stable. Les mesures des d.u.p. et d.a.p. pour les différentes stries d'accroissement prouvent que leur rapport demeure constant.

CARTER a remarqué que d'autres organismes sont associés à Spondylus spinosus.

Sur 230 spécimens bivalves examinés il en a trouvé 90 portant des épibiontes sur la valve gauche, 32 sur les deux valves et 12 sur la valve droite, tandis que 96 individus sont dépourvus d'épibiontes. L'épifaune est représentée par des Bryozoaires, des tubes de Vers, des Eponges, des naissains de Bivalves ou de petites espèces de Bivalves comme *Atreta*.

Variations. J'ai pu constater une corrélation entre les variations de la convexité globale ou relative des deux valves et celles des côtes. Sur la valve droite les variations des côtes consistent :

- 1 - en la présence ou l'absence d'un sillon étroit qui apparaît en leur milieu
- 2 - le moment où ce sillon apparaît coïncide avec l'apparition d'une petite côte intercalaire dans l'intervalle correspondant de la valve gauche. Ce mode de multiplication du nombre des côtes se montre très variable tant dans le nombre que dans l'époque de son apparition. Quand il n'y a pas de côtes supplémentaires les côtes paraissent plus fortes et égales ; ainsi un spécimen de la collection de l'ENSM-Paris (n° 82 du Sénonien de Meudon) se trouve dans ce cas. Un autre exemplaire de la même collection (n° 108) du Campanien d'Angelterre nommé Sp. duplicatus

montre au contraire des côtes intercalaires. Malgré ces différences et même la présence d'épines sur les deux valves dans le cas du spécimen de la craie de Meudon il me semble que tous ces individus appartiennent à la même espèce : Spondylus spinosus.

Rapport. L'espèce la plus proche est Spondylus obesus dont WOODS fait d'ailleurs une variété de spinosus. Cependant Sp. obesus que je décris ci-dessous est de taille plus faible, sa convexité est plus importante et ses auricules plus striées.

Distribution. Cette espèce caractérise la "craie blanche", Sénonien. Elle est largement répandue dans les différentes zones en Angleterre. En France on la trouve dans le bassin de Paris (Meudon, Fécamp, Loir et Cher, etc..) et dans l'Aude (Sougraigne, etc..). Elle se trouve également en Saxe.

Spondylus obesus d'Orbigny 1846

Pl. XIV, fig. 3 à 7

1846 Spondylus obesus d'ORBIGNY A., Paléont. Fr. Crétacé III, p. 675, pl. 461,
fig. 5-7

Matériel. Deux exemplaires de la série type (coll. d'Orbigny, Muséum de Paris).

Localité : Tournay, Belgique.

	n° 7630	n° 7630
d.u.p.	38mm	30mm
d.a.p.	30mm	27mm

Cette coquille est parfaitement régulière : équilatérale, bien symétrique, équivalve, les deux valves ayant la même convexité et la même ornementation. Les auricules sont assez saillantes et élevées. La convexité est maximale dans la région umbonale. L'ornementation consiste en 32-35 côtes rayonnantes, simples, égales, très régulièrement continues depuis le bord palléal jusqu'au crochet. Les intervalles sont de même largeur qu'elles.

Je n'ai pu observer aucune trace ou cicatrice d'épines aussi bien sur la valve droite que sur la gauche. De même il n'y a pas de cicatrice de cémentation, ni de lamelles concentriques ; cependant sur les deux spécimens examinés la région umbonale est parfaitement conservée.

La séparation par rapport à Sp. spinosus paraît donc justifiée.

Distribution. D'après les données actuelles cette espèce ne se trouve que dans le Sénonien de Belgique et à Troyes dans l'Aube.

Groupe de Spondylus santonensis d'Orbigny

Deux espèces de la craie blanche (Sénonien) de d'Orbigny se rapportent à ce groupe : *Spondylus santonensis* et *Sp. carentonensis*.

Caractéristiques du groupe.

Elles sont caractérisées par une coquille très convexe (surtout la valve droite) et une multitude de lamelles concentriques très larges et dressées sur la valve droite.

Il n'y a aucune ressemblance entre les espèces de ce groupe et celles des autres groupes du Crétacé.

Spondylus santonensis d'Orbigny 1846

1846 *Spondylus santonensis* d'ORBIGNY A., Paléont. Fr. Crétacé III, p. 666, pl. 457

Matériel. La série-type de d'Orbigny comporte 5 spécimens (collections du Muséum de Paris, Institut de Paléontologie).

Spécimen	:	Saintes			:	:	Cognac		:
	n° 7625	n° 7625	n° 7625	n° 7625	n° 7625	n° 7625	n° 7625	n° 7625	
d.u.p.	96mm	67mm	76mm	55mm	39mm				
d.a.p.	73mm	79mm	78mm	56mm	34mm				

Très irrégulière et variable dans sa forme cette espèce est souvent aussi haute que large, mais parfois plus large que haute. Son contour est arrondi ou ovale, avec une valve gauche plate et une valve droite très convexe, caliciforme. La valve gauche est en général équilatérale et assez symétrique, avec un bord palléal arrondi, largement développé. Elle est couverte de plus de 30 côtes rayonnantes élevées, égales ou plus larges que les intervalles qui les séparent. Elles sont ornées d'épines squa-

miformes et de pointes lamelleuses très rapprochées qui leur donnent un aspect hérissé.

La valve droite est couverte d'une foule d'épines squamiformes et imbriquées qui donnent naissance à des lamelles concentriques peu élevées et ondulées. Ces lamelles sont plus larges vers le sommet. La charnière est étroite et le talon de la valve droite est assez court.

Rapports. Nous comparerons cette espèce à Sp. carentonensis qui est décrite ci-dessous.

Distribution. Sénonien de Charente Maritime et de Dordogne.

Spondylus carentonensis d'Orbigny 1846

Pl. XIII, fig. 2

1846 Spondylus carentonensis d'ORBIGNY A., Paléont. Fr. Crétacé I-II, p. 665, pl. 456, fig. 6-7

Matériel. La collection d'Orbigny (Muséum de Paris Institut de paléontologie) ne comporte qu'une seule valve droite du Sénonien de Cognac.

n° 7629
d.u.p. 57mm

n° 7629
d.a.p. 50mm

Cette forme très convexe allongée et subéquilatérale porte des lamelles concentriques très régulières depuis le sommet et se succédant régulièrement jusqu'au bord palléal. Ces lamelles donnent des épines squamiformes irrégulièrement disposées. Ces épines spatuliformes et l'ensemble de l'ornementation distinguent cette espèce qui par ailleurs n'a pas la même forme que Sp. santonensis.

Distribution. Uniquement dans le Sénonien inférieur de Cognac.

Groupe de Spondylus truncatus Lamarck

pl. XIII, fig. 3,4

Outre Sp. truncatus je place dans ce groupe Sp. globulosus d'Orb.

Caractéristiques du groupe.

1 - une valve gauche pectiniforme parfaitement régulière, symétrique, arrondie, peu convexe, souvent aussi large que haute et même parfois le d.a.p. est plus grand que le d.u.p.

2 - l'existence d'un grand nombre de côtes rayonnantes (en moyenne 60), régulièrement continues jusqu'au sommet. Elles sont égales et séparées par des intervalles de même largeur que les côtes.

Parmi ces côtes 6 sont pourvues d'épines peu nombreuses.

3 - la valve droite beaucoup plus convexe et beaucoup plus allongée que la valve gauche.

4 - le talon de cette valve est très développé, il est en général recourbé vers le sommet.

5 - la cémentation s'effectue par une très petite partie umbonale.

Spondylus truncatus (Lamarck) 1819

1819 Podopsis truncata LAMARCK J.B. Anim. ss Vert. 6, p. 195, n° 1

1822 Podopsis truncata Lmk BRONGNIART Foss. Crét., p. 5, fig. 2

1832 Spondylus truncatus Lmk GOLDFUSS Petref. Germ., p. 97, n° 13, pl. CVI, fig. 4

1843-47 Spondylus truncatus Goldf. d'ORBIGNY A., Paléont. Fr. Crét. III, p. 668,
pl. 459

1862 Spondylus truncatus Lmk BOURGEOIS, Bull. Soc. géol. Fr. 19, p. 664,7

Matériel : Au laboratoire de paléontologie d'Orsay (coll. ENSM-Paris) j'ai trouvé dix valves droites, une valve gauche et sept spécimens bivalves du Sénonien de différentes localités.

Coquille régulière, très bombée, équilatérale. La valve gauche est parfaitement symétrique, avec un bord palléal très étendu en demi-cercle jusqu'au départ des auricules, les bords latéraux sont donc très courts. Cette valve est souvent aussi large que haute et même parfois plus large. Elle est surtout très bombée dans la région umbonale. Les auricules sont assez saillantes, inégales, la postérieure étant plus développée. Elles sont ornées de côtes rayonnantes et de côtes transversales fortes qui les recoupent.

Le nombre des côtes rayonnantes varie de 55 à 70. Elles sont égales et s'étendent jusqu'au sommet, sauf quelques unes qui ne parviennent qu'au milieu de la valve.

	d. u. p.		d.a.p.	convexité
	V.G.	V.D.		
La Valette				
(Aude)	83mm	103mm	90mm	55mm
"	45	55	49	30
Villedieu				
(Loir et Cher)	83	97	83	65
"	82	108	79	72
"	53	71	52	50
"	62	70	61	45
"	38	44	38	27
"	-	102	86	-
"	-	65	50	-
"	-	68	54	-
"	-	56	37	-
"	-	53	42	-
"	35	-	36	-
"	-	57	51	-
"	-	52	42	-
"	-	37	34	-
"	-	42	36	-
Saumur	-	105	89	-
(Maine et Loire):				

Parmi ces côtes il y en a cependant 6 qui sont plus fortes et qui portent des épines solides, peu nombreuses et espacées. Les intervalles séparant les côtes ont la même largeur qu'elles.

La valve droite est particulièrement caractérisée par sa convexité beaucoup plus forte que celle de la valve gauche. Les auricules sont très développées et fortement ornées. La valve est couverte de stries rayonnantes très fines, très peu saillantes et croisées par des stries d'accroissement très fines également. Sur certains exemplaires il y a 6 à 7 rangs d'épines assez fortes, peu nombreuses, écartées les unes des autres, mais souvent la valve est totalement lisse. Chez les spécimens bien conservés la région umbonale est pourvue de lamelles concentriques bien développées arrivant près du crochet mais l'apex n'est jamais absolument intact,

ce qui indique une cémentation très solide de cette partie. En outre le talon est très développé, pointu, et régulièrement recourbé sur la ligne cardinale de telle sorte que les crochets des deux valves sont proches. Il est donc probable qu'après une période plus ou moins longue de cémentation la valve s'est décollée et se fixait au fond par ses épines.

Rapports. Cette espèce se distingue facilement par sa forte convexité, son talon allongé et recourbé à la valve droite. Par la valve gauche elle ressemble cependant à Spondylus globulosus.

Distribution. Cette espèce est répandue dans le Sénonien de la vallée de la Loire spécialement.

Spondylus globulosus d'Orbigny 1846

Pl. XIV, fig. 1,2

1846 Spondylus globulosus d'ORBIGNY A., Paléont. Fr. Crétacé III, p. 667, pl. 458

Matériel. Un spécimen bivalve de la collection d'Orbigny (Muséum de Paris) du Sénonien de Tours et un autre du laboratoire de paléontologie d'Orsay (coll. ENSM-Paris) du Sénonien de Périgueux.

	d. u. p.		d.a.p.	convexité	

	V.G.	V.D.			
Tours	95mm	120mm	92mm	90mm	
Périgueux	62	70	60	40	

Forme très haute et globuleuse, à contours très réguliers, comme beaucoup de formes du Crétacé supérieur. La coquille équilatérale possède des auricules égales et très basses. Sur la valve gauche le nombre des côtes rayonnantes est de 70 à 80 ; elles sont égales mais cependant parmi elles il y en a six qui sont pourvues d'épines assez faibles et écartées. Les intervalles ont la même largeur que les côtes. Par place des anneaux concentriques très fins les recoupent.

La valve droite est plus convexe que la gauche et du fait du développement du talon elle est aussi plus allongée. Le talon se recourbe vers le sommet de

la valve gauche. Le sommet de la valve droite ne montre pas de traces de fixation, mais comme il est toujours plus ou moins détruit on peut supposer qu'il y avait cémentation par une certaine surface.

Le test, comme chez les autres espèces du Crétacé, est très mince. Bien que sensiblement moins convexe le spécimen de Périgueux est tout à fait conforme au type.

Rapports. Cette espèce ressemble étroitement à Spondylus truncatus d'Orb. mais ce dernier possède un talon beaucoup plus long.

Distribution. Sénonien de la vallée de la Loire et du Nord du bassin d'Aquitaine.

RESUME DE LA TROISIEME PARTIE

Dans cette partie nous avons décrit, vivant actuellement 31 espèces et deux variétés, constituant 7 groupes.

- | | |
|--------------------------------------|--------------------------------------|
| 1 - groupe de <i>Sp. gaederopus</i> | comprenant 11 espèces et une variété |
| 2 - groupe de <i>Sp. nicobaricus</i> | " 5 espèces |
| 3 - " <i>ducalis</i> | " 3 " |
| 4 - " <i>coccineus</i> | " 4 " |
| 5 - " <i>americanus</i> | " 2 " et une variété |
| 6 - " <i>pictorum</i> | " 3 " |
| 7 - " <i>varius</i> | " 3 " |

et trois espèces isolées : *Sp. imperialis*, *Sp. gussonii* et *Sp. pacificus*.

Quant aux *Spondylus* du Néogène l'importance des différences entre les caractéristiques des espèces nous a fait renoncer à un regroupement, donc les 6 espèces ont été décrites séparément.

Pour le Paléogène on a décrit 14 espèces rassemblées dans trois groupes.

- | | |
|---|-----------|
| - groupe de <i>Spondylus cisalpinus</i> | 3 espèces |
| - " " <i>radula</i> | 6 " |

- " " *buchi* 5 espèces
et une espèce (*Sp. boriesi*) demeurant à part.

17 espèces du Crétacé ont été étudiées sous 4 groupes :

- groupe de *Sp. hystrix* 11 espèces
- " *spinosus* 2 "
- " *santonensis* 2 "
- " *truncatus* 2 "

Un résultat marquant de cette partie est la découverte d'une grande affinité entre le groupe des *Spondylus buchi* du Tertiaire et celui de *Sp. spinosus* du Crétacé supérieur.

Quatrième partie : BIOGEOGRAPHIE et PALEOBIOGEOGRAPHIE.

Les Spondylidae ont toujours été localisés dans les régions intertropicales, ainsi que je l'ai souligné au début.

Cependant à l'intérieur de cette aire ils se distribuent actuellement d'une certaine manière dans les grandes provinces biogéographiques. Il sera fort intéressant de voir aussi leur distribution biogéographique dans chacune des deux grandes divisions stratigraphiques envisagées : Tertiaire et Crétacé.

Cette étude biogéographique apportera aussi des données utiles pour le chapitre consacré à l'évolution. Naturellement dans cette partie je tiens compte non seulement des espèces décrites dans la troisième partie de mon étude, mais aussi de toutes celles connues d'après la littérature.

I - BIOGEOGRAPHIE DES SPONDYLIDAE ACTUELS.

Les Spondylidae sont essentiellement des animaux de mers chaudes, qui, même au Pliocène n'ont jamais vécu dans les eaux du Nord de l'Europe. Le genre

Spondylus n'est actuellement que pauvrement représenté en Méditerranée par deux espèces : Sp. gaederopus L. et Sp. gussonii Costa.

Au Pliocène ancien, outre ces deux espèces, on y rencontre partout Sp. crassicosta Lmk.

Tout d'abord on peut remarquer que la majorité des Bivalves qui se fixent au substratum par cémentation d'une des valves pour une partie ou pour la totalité de leur existence se situent tous dans les mers chaudes, sauf de rares formes qui exceptionnellement peuvent exister dans les eaux froides, comme Hinnites gigantea du Golfe d'Alaska. On note d'ailleurs que dans les mers tempérées ils sont plus pauvrement représentés que dans les mers tropicales.

D'autre part, d'après D. NICOL (1965) presque tous les Lamellibranches actuels qui possèdent des ornements épineux calcaires bien développés se localisent dans les eaux chaudes. Cependant dans une telle étude il convient d'établir une distinction précise entre ce qui est nommé épine longue et épine courte. En effet il est important de fixer cette limite de longueur si on veut étudier l'influence de la température sur celle-ci. NICOL la place arbitrairement à 10mm. Il remarque aussi qu'aucune espèce de Lamellibranches à longues épines se trouve dans les eaux saumâtres et que les formes à épines courtes sont moins communes dans les eaux à salinité réduite que dans celles à salinité normale.

En ce qui concerne les Spondylidae on constate que toutes les espèces sont épineuses et même que beaucoup possèdent de longues épines : les épines de 25mm ne sont pas rares, chez Sp. wrightianus Crosse elles atteignent 40mm, chez Sp. victoriae Sow. de l'Indo-Pacifique, 55mm et chez Sp. americanus Hermann, 60mm. Les spécimens possédant les plus longues épines sont généralement dans les eaux les plus chaudes comme aux Philippines par exemple.

Fixés et pourvus d'épines les Spondylidés répondent exactement à ces caractéristiques biogéographiques.

J'ai dressé une carte générale de répartition géographique des Spondylidae (fig. 27), qui montre que les espèces actuelles ne dépassent pas la latitude de 45° Sud (Tasmanie) et 45° Nord (golfe de Gascogne). Leur répartition dans les grandes provinces biogéographiques se présente comme suit :

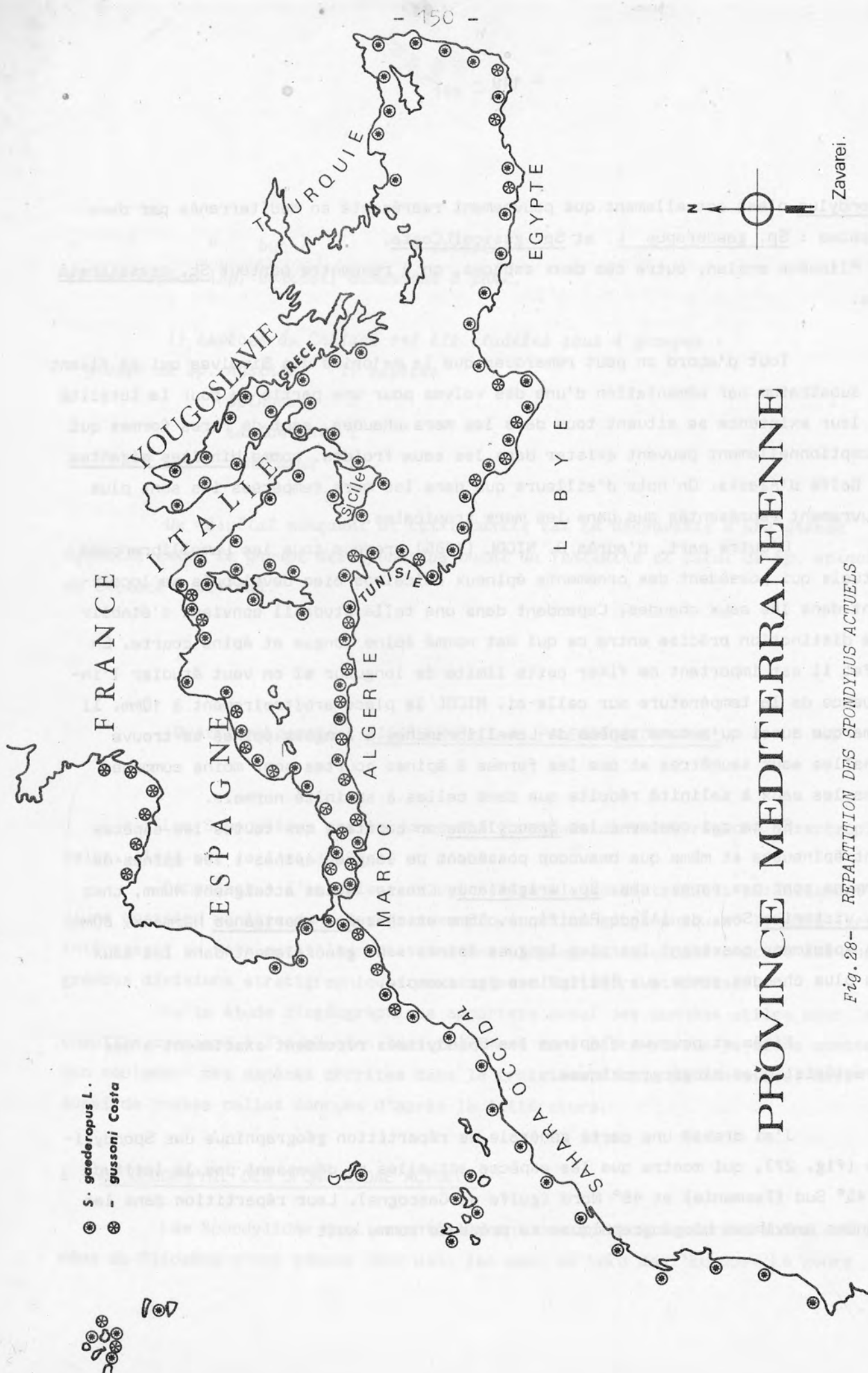


Fig. 28- REPARTITION DES SPONDYLUS ACTUELS

PRŌVINCE MEDITERRANEEENNE

Zavarei.

1 - PROVINCE MEDITERRANEENNE. figure 28

Comme je l'ai dit actuellement sont représentées en Méditerranée deux espèces seulement : Sp. gaederopus et Sp. gussoni. Sp. gaederopus L. vit entre 1 et 50m de profondeur surtout sur les fonds rocheux ou de vases calcaires. Cette espèce est notamment commune dans les formations coralligènes et se détache facilement de ce substratum. Relativement rare sur les côtes françaises, où elle semble en voie de disparition, elle n'est réellement abondante que sur les côtes d'Italie du Sud, celles d'Afrique du Nord ou de Corse où comme les campagnes du Travailleur et du Talisman ont pu le constater elle constitue de véritables bancs. C'est dans cette même zone coralligène qu'on signale Sp. gaederopus sur les côtes d'Espagne, de l'île d'Elbe, de l'Adriatique, de la mer Egée, de l'Asie mineure. Dans l'Atlantique il vit sur les côtes du Maroc, mais aussi jusqu'aux Açores, aux îles Madère et du Cap Vert, au cap St Thomas (?) et même à Cuba (d'après le Travailleur et le Talisman).

Sp. gussoni Costa est une petite espèce, très rare, qui vit sur les fonds coralligènes par 200m de fond. En Méditerranée elle suit sensiblement la large répartition de Sp. gaederopus, mais contrairement à l'assertion de JEFFREYS elle ne paraît pas remonter dans l'Adriatique. Le "Porcupine" l'a draguée au Cap de Gata entre 73 et 126m et sur les côtes d'Afrique du Nord par 487m. MARION l'a retrouvée au large de Marseille entre 300 et 450m, enfin POLA l'a relevée dans les régions orientales de la Méditerranée entre 381 et 880m de profondeur.

Dans l'Atlantique on l'a signalée dans le Golfe de Gascogne mais pas plus au Nord. Elle a été draguée au Sud du Cap Mondego sur les côtes de la péninsule ibérique entre 534 et 1819m par le "Caudan", dans le golfe de Gascogne à 656m par "l'Hirondelle" et la "Princesse Alice", aux Açores entre 345m et 1557m; le "Blake" l'a rencontrée sur les côtes du Yucatan, à la Grenade, aux Barbades, à l'île Nevis dans les Petites Antilles entre 168 et 1171m de profondeur. DALL l'indique sur les côtes du Texas.

2 - PROVINCE INDO-PACIFIQUE figure 29

Environ les 2/3 des espèces de Spondylus se trouvent dans cette province et spécialement sur les côtes des Philippines, de Chine et d'Australie. Cependant

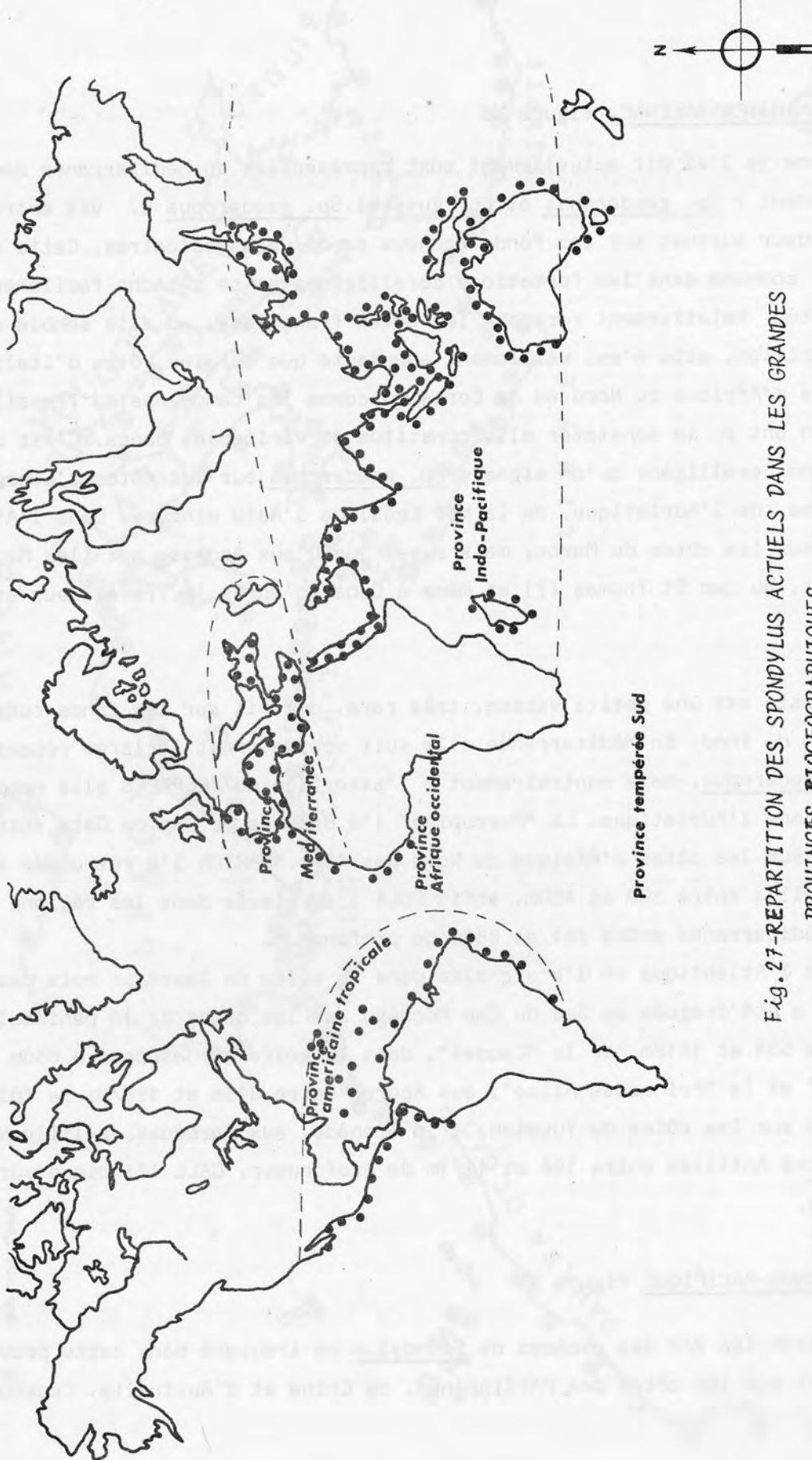


Fig. 27-REPARTITION DES SPONDYLUS ACTUELS DANS LES GRANDES PROVINCES BIOGEOGRAPHIQUES.

on observe des localisations en sous-régions.

a - Mer Rouge. 13 espèces

Sp. unicus Jousseaume (Djibouti) ; Sp. aculeatus Chmtz (Djeddah et Aden) ; Sp. coccineus Lmk (Djibouti) ; Sp. layardi Reeve (Mer Rouge) ; Sp. roseus Jousseaume (1) (Djibouti) ; Sp. jubalensis Lamy (2) (golfe de Suez) ; Sp. spectrum Reeve (Mer Rouge) ; Sp. castus Reeve (Suez, Djibouti, Jubal) ; Sp. lingue-felis ; Sp. fragum (Djibouti, Perim) ; Sp. herinaceus Chenu (Djibouti, Aden) ; Sp. fauroti Jousseaume (3) (Obock) ; Sp. avicularis Lmk (4) (golfe d'Agaba)

(1) JOUSSEAUME in LAMY. 1927. Bull. Mus. Hist. Nat. XXXIII, p. 306

(2) LAMY. 1938. Miss. R. DOLLFUS. Egypte, MOLL. Mém. Inst. Egypte. XXXVII, p. 4

(3) JOUSSEAUME. 1888. Mém. Soc. Zool. Fr. I, p. 221

(4) LAMARCK. 1819. Anim. ss Vert. VI 1° P., p. 190

b - Golfe d'Aden. 3 espèces

Sp. aculeatus Chmtz, Sp. coccineus Lmk, Sp. herinaceus Chenu, qui existent en Mer Rouge.

c - Golfe Persique et mer d'Oman 5 espèces

Sp. gaederopus L. (sur les bancs perliers du golfe Persique) ; Sp. exilis (1) Sow. (trouvé sur le câble téléphonique du golfe Persique par 91m de fond) ; Sp. gloriandus Melvill (2) (trouvé dans les mêmes conditions), Sp. nicobaricus Chmtz (golfe Persique côtes de Bombay), Sp. rubicundus Reeve (côte de Bombay)

d - Mer de l'Inde. 10 espèces

Sp. cuneus Reeve (3), Sp. electrum Reeve (1856), Sp. erinaceus Reeve, Sp. ramosus Reeve (1856) et Sp. anacanthus Mawe (4) sur la côte occidentale de l'Inde, Sp. nicobaricus aux îles Nicobar et Timor. Sp. albus Chenu, Sp. gracilis Chenu (5), Sp. asiaticus Chenu, Sp. varius Sow. dans la mer Indienne.

e - Philippines. 20 espèces

Sp. nicobaricus Chmtz ; asperrimus Sow. ; reevei Fulton (6) ; setiger Reeve (1856)

(1) SOWERBY, G.B. 1895. Proc. Malac. Soc. Lond. Vol. I. P. 280, pl. XVIII. fig. 14

(2) MELVILL. 1906. Moll. from the Persian Golf. Proc. Zool. Soc. London, p. 811, pl. LIII, fig. 1

(3) REEVE. 1856. Conch. Icon. pl. 15, fig. 56

(4) MAWE. 1823. Linn. Syst. Conch. p. 47, pl. 11, fig. 3

(5) CHENU. 1845. Illust. Conch. p. 5, pl. 26, fig. 1

(6) FULTON. 1915. J. of Conchol. XIV, p. 332

albibarbatus Reeve (1856) ; plurispinosus Reeve, virgineus Reeve ; castus Reeve ; spectrum Reeve ; tenuispinosus Sow. ; ducalis Chemnitz ; barbatus Reeve (1856) ; variegatus Chemnitz ; camurus Reeve ; aurantius Lmk ; bulteri Reeve (1856) ; rubicundus Reeve ; multimuricatus Reeve ; tenellus Reeve (1856) ; fragum Reeve.

f - Chine et Japon. 9 espèces

Sp. nicobaricus Chmtz et sinensis Sow. en Chine et au Japon. Sp. aurantius Lmk. ; imperialis Chenu ; microlepos Lmk, en Chine. Sp. regius ⁽⁷⁾ , cumingi Sow. ⁽⁸⁾ , tenuispinosus Sow. , cruentus Lischke au Japon.

(7) LINNE. 1758. Syst. Nat. (ed. X), p. 690

(8) SOWERBY. 1847. Thès. Conch. I p. 425, fig. 62

g - Australie et Indonésie. 15 espèces

Sp. violacescens Lmk, Sp. aculeatus Chmtz, Sp. raoulensis Oliver ⁽¹⁾ et Sp. ostreoides E.A. Smith ⁽²⁾ (à 950m) à l'île de Sundy

Sp. victoriae Sow., Sp. wrightianus Crosse, Sp. aurantius par 32m sur la côte N.E. de l'Australie

Sp. albus Chmtz et Sp. castus Reeve en Nouvelle Calédonie (et à Mayotte)

Sp. ducalis Chmtz : Moluques, Nouvelle-Guinée, détroit de Torrès, Nouvelle-Calédonie.

Sp. nicobaricus Chmtz et Sp. canadicus Lmk ⁽³⁾ en Australie et Nouvelle Calédonie.

En outre Sp. nicobaricus se trouve à Java.

Sp. regius L. du Japon à la Nouvelle-Guinée et à la côte de Florès

Sp. microlepos Golfe de Badjo, côte Ouest de Florès

h - Madagascar, les Seychelles et l'île Maurice. 8 espèces

Sp. coccineus Lmk., Sp. microlepos, à Madagascar

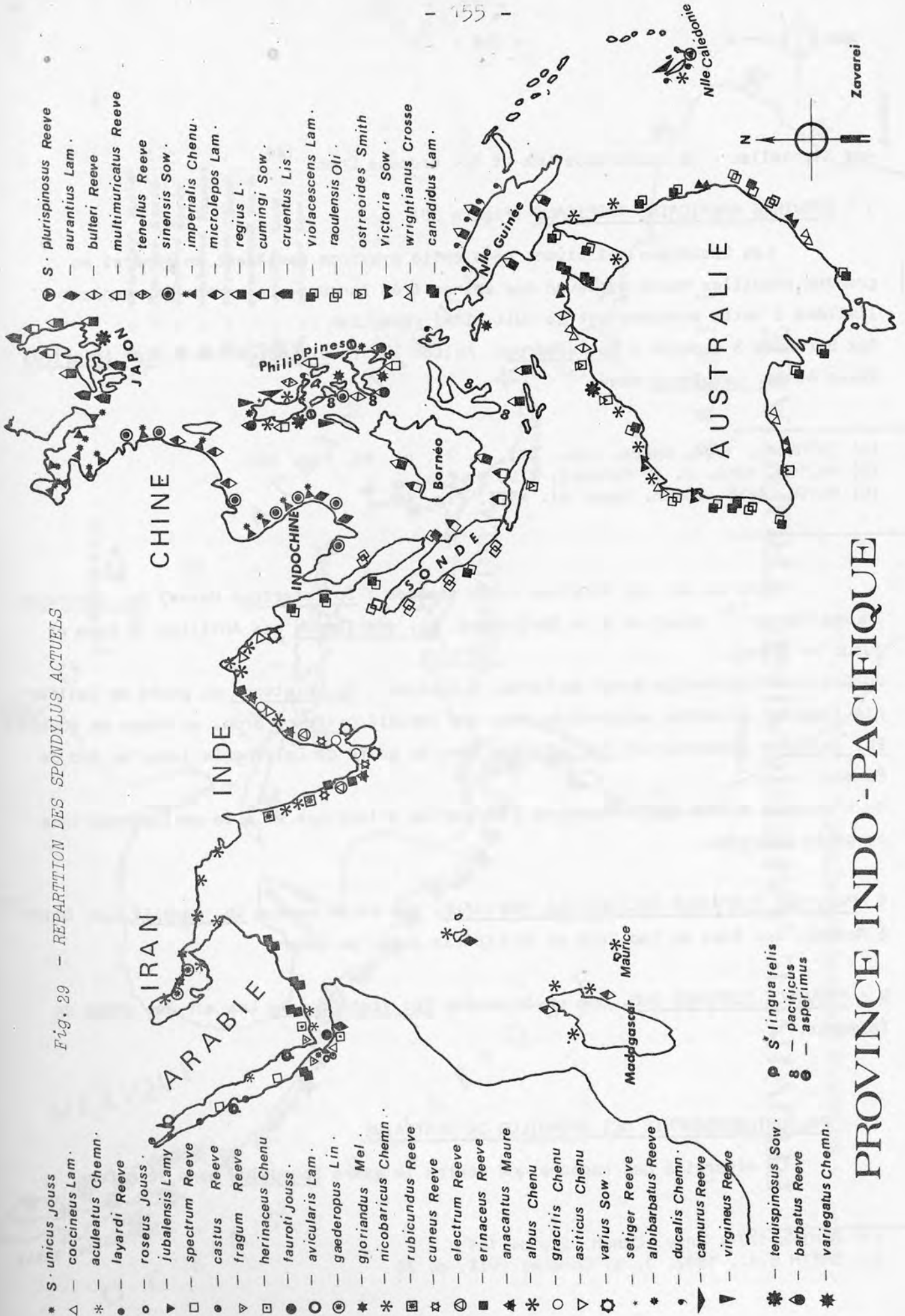
Sp. nicobaricus Chmtz et Sp. varius Sow. se trouvent aussi à l'île Maurice

Uniquement à l'île Maurice on signale : Sp. herinaceus Chenu (1845) et Sp. foliaceus Chemnitz (1784)

(1) OLIVER, W.R.B. Trans. New Zeland Inst., XLVII, p. 553, pl. XII, fig. 49

(2) SMITH. 1885. Rep. "Challenger" Lamelli., p. 326

(3) LAMARCK. 1819. Anim. ss Vert., VI. 1° P., p. 188



PROVINCE INDO-PACIFIQUE

Aux Seychelles : Sp. aurantius Lmk et Sp. croceus Chmtz ⁽⁴⁾.

3 - PROVINCE AMERICAINE TROPICALE (figure 30)

Les Spondyles qui vivent dans cette province possèdent en général de grandes coquilles massives, avec des épines très longues. Le nombre des espèces limitées à cette province est de huit ainsi réparties :

Aux Bermudes 3 espèces : Sp. sowerbyi Fulton ⁽⁵⁾ (= digitatus Sow.), Sp. ictericus Reeve et Sp. ustulatus Reeve ⁽⁶⁾

(4) CHEMNITZ, 1784. Conch. Cab., VII, p. 77, pl. 45, fig. 463

(5) FULTON, 1915. J. of Conchol. XIV, p. 335

(6) REEVE. 1856. Conch. Icon. pl. XIII, fig. 46

Dans la mer des Antilles trois espèces : Sp. ictericus Reeve, Sp. echinatus Thomas Martyn ⁽¹⁾ localisé à la Martinique, Sp. americanus aux Antilles, à Cuba et jusqu'au Brésil.

Du Golfe de Californie jusqu'au Pérou, 3 espèces : Sp. pictorum du golfe de Californie jusqu'en Colombie occidentale avec une variété princeps Brod. au Pérou et Equateur. Sp. calcifer Carpenter et Sp. unicolor Sow. du golfe de Californie jusqu'au Sud de Panama.

On n'observe aucune espèce commune à la partie atlantique et à la partie pacifique de cette province.

4 - PROVINCE D'AFRIQUE OCCIDENTALE TROPICALE. Une seule espèce Sp. powelli E.A. Smith ⁽²⁾ à Madère, aux îles du Cap Vert et du Libéria jusqu'au Gabon

5 - PROVINCE TEMPEREE SUD. Une seule espèce Sp. violacescens Lmk sur les côtes de Tasmanie.

II - PALEOBIOGEOGRAPHIE DES SPONDYLUS DU TERTIAIRE.-

La diversité des espèces que montre le genre Spondylus dans la nature

(1) MARTYN 1784. Univ. Conch. II, p. 154

(2) SMITH E.A.. 1892. J. of Conchol. VII, p. 70

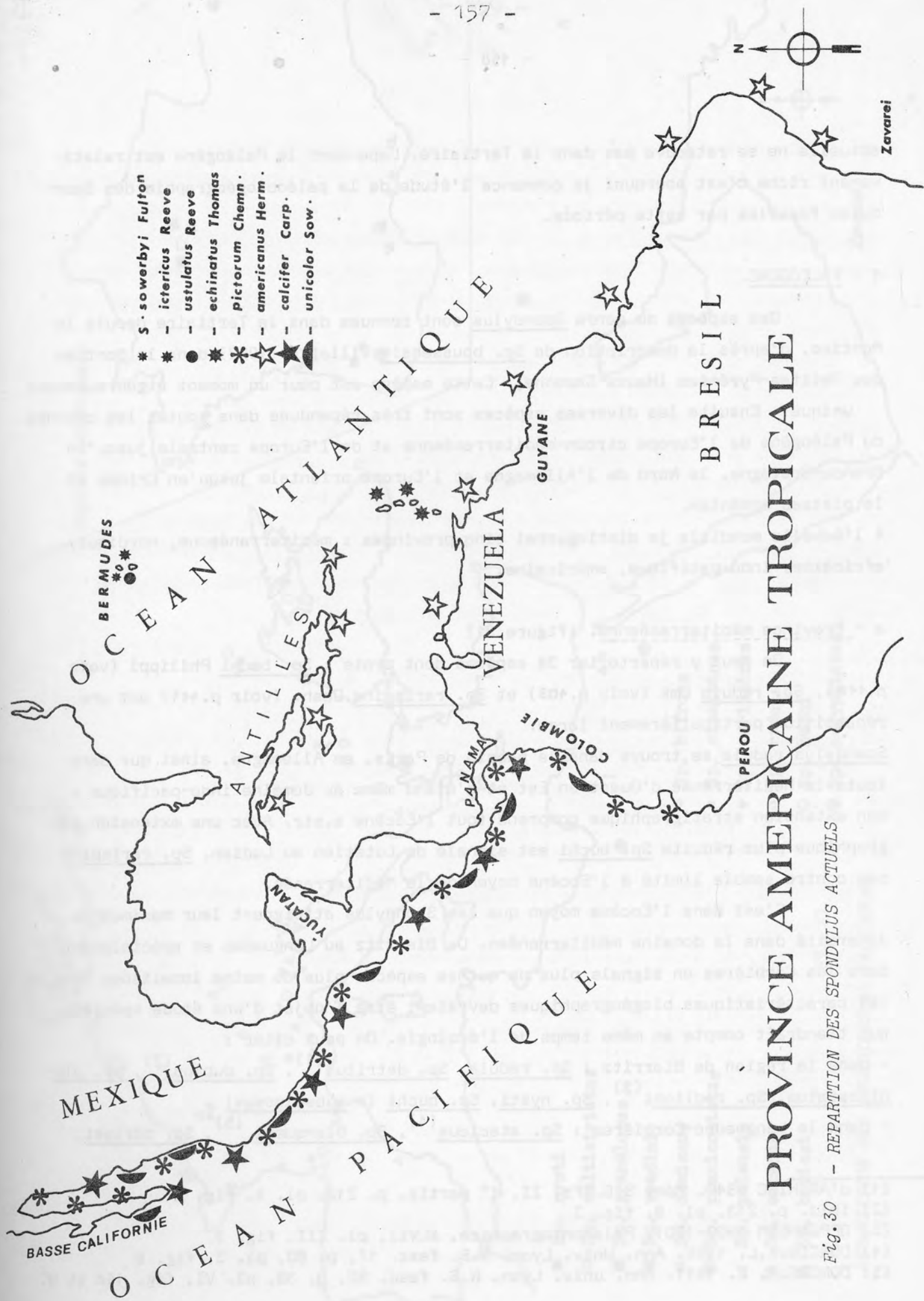


Fig. 30 - REPARTITION DES SPONDYLUS ACTUELS

actuelle ne se retrouve pas dans le Tertiaire. Cependant le Paléogène est relativement riche c'est pourquoi je commence l'étude de la paléobiogéographie des Spondyles fossiles par cette période.

1 - PALEOGENE.

Des espèces du genre Spondylus sont connues dans le Tertiaire depuis le Montien, d'après la description de Sp. boussensis Villatte (1962) dans le Montien des Petites-Pyrénées (Haute-Garonne). Cette espèce est pour un moment rigoureusement unique. Ensuite les diverses espèces sont très répandues dans toutes les couches du Paléogène de l'Europe circum-méditerranéenne et de l'Europe centrale jusqu'en Grande-Bretagne, le Nord de l'Allemagne et l'Europe orientale jusqu'en Crimée et le plateau arménien.

A l'échelle mondiale je distinguerai cinq provinces : méditerranéenne, nordique, africaine, indo-pacifique, américaine.

a - Province méditerranéenne. (figure 31)

On peut y répertorier 38 espèces dont trois : Sp. buchi Philippi (voir p.118), Sp. radula Lmk (voir p.105) et Sp. rarispina Desh. (voir p.111) ont une répartition particulièrement large.

Spondylus radula se trouve dans le bassin de Paris, en Allemagne, ainsi que dans toute la Méditerranée d'Ouest en Est et s'étend même au domaine indo-pacifique ; son extension stratigraphique comprend tout l'Eocène s.str. Avec une extension géographique plus réduite Sp. buchi est signalé du Lutétien au Ludien. Sp. rarispina par contre semble limité à l'Eocène moyen de la Méditerranée.

C'est dans l'Eocène moyen que les Spondylus atteignent leur maximum de diversité dans le domaine méditerranéen. De Biarritz au Languedoc et spécialement dans les Corbières on signale plus de quinze espèces plus ou moins localisées dont les caractéristiques biogéographiques devraient être l'objet d'une étude spéciale qui tiendrait compte en même temps de l'écologie. On peut citer :

- dans la région de Biarritz : Sp. radula, Sp. detritus⁽¹⁾, Sp. dubius⁽²⁾, Sp. planicostatus, Sp. redlichi⁽³⁾, Sp. nysti, Sp. buchi (= subspinosus)
- dans le Languedoc-Corbières : Sp. atacicus⁽⁴⁾, Sp. blanquieri⁽⁵⁾, Sp. boriesi,

(1) d'ARCHIAC 1846. Mém. S.G. Fr. II, 1^o partie, p. 212, pl. 9, fig. 2

(2) ibid. p. 213, pl. 9, fig. I

(3) OPPENHEIM 1900-1901. Palaeontographica, XLVII, pl. III, fig. 3

(4) DONCIEUX, L. 1905. Ann. Univ. Lyon, N.S. fasc. 17, p. 80, pl. 3, fig. 8

(5) DONCIEUX, L. 1911. Ann. univ. Lyon, N.S. fasc. 30, p. 38, pl. VI, fig. 14a et b.

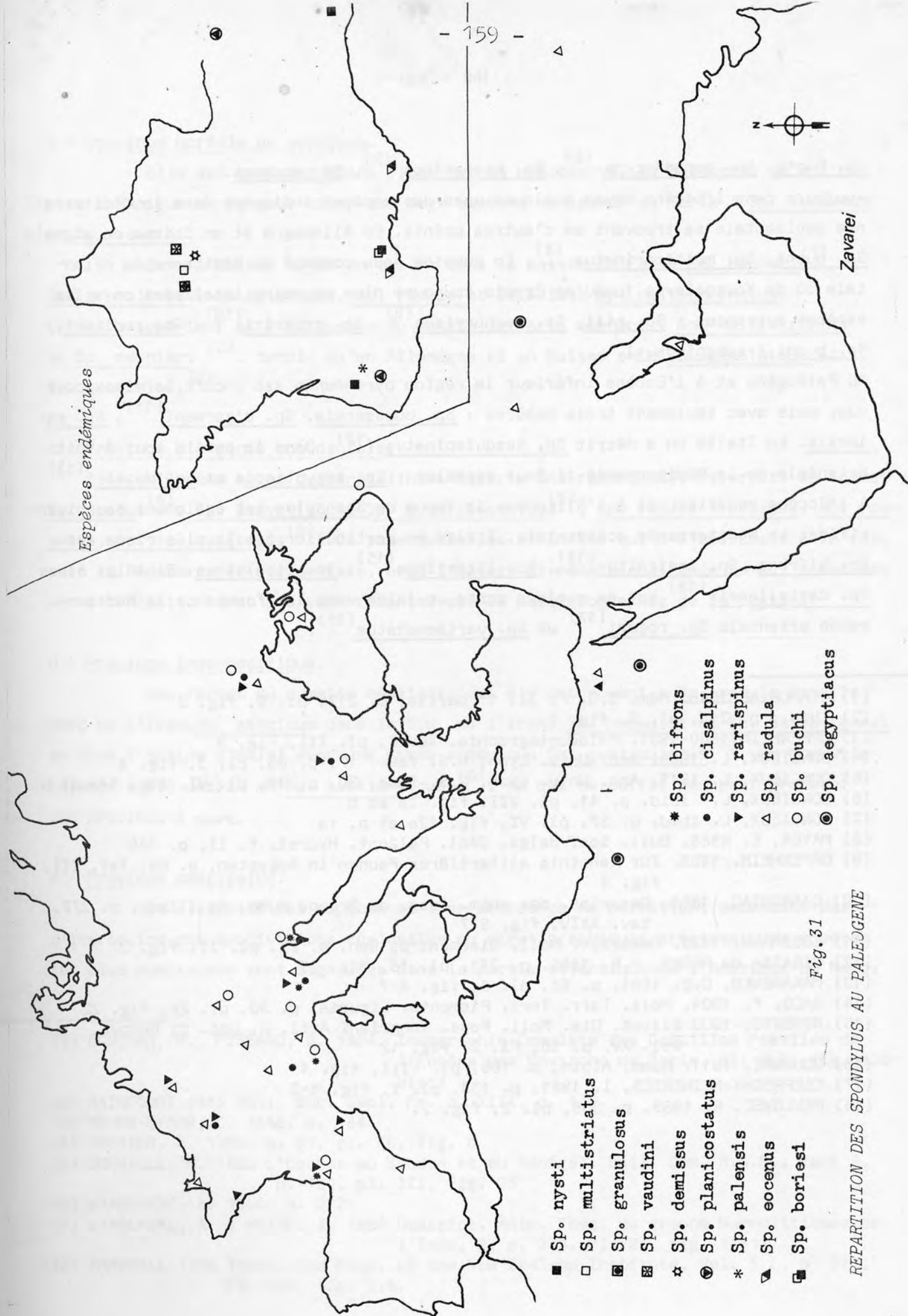


Fig. 31

REPARTITION DES SPONDYLUS AU PALEOGENE

Sp. buchi, Sp. paradherens⁽⁶⁾, Sp. hispanicus⁽⁷⁾, Sp. eocenus.

Toujours dans l'Eocène moyen quelques unes des espèces indiquées dans la Méditerranée occidentale se trouvent en d'autres points. En Allemagne et en Suisse on signale Sp. buchi, Sp. multicarinatus⁽⁸⁾. Ce domaine nous conduit en Méditerranée orientale où de Yougoslavie jusqu'en Egypte toujours plus ou moins localisées on a les espèces suivantes : Sp. nili, Sp. perhorridus⁽⁹⁾, Sp. rouaulti⁽¹⁰⁾, Sp. redlichi, Sp. buchi (=subspinosus).

Au Paléogène et à l'Eocène inférieur la région pyrénéenne est encore la mieux pourvue, mais avec seulement trois espèces : Sp. boussensis, Sp. o'gormanii⁽¹¹⁾, Sp. palensis. En Italie on a décrit Sp. sesquispinatus⁽¹²⁾. Dans la partie tout à fait orientale de la Méditerranée il faut signaler : Sp. aegyptiacus et Sp. meneeri⁽¹³⁾.

A l'Eocène supérieur et à l'Oligocène la faune de Spondylus est également peu diversifiée. La Méditerranée occidentale, Italie en particulier est la plus riche avec Sp. bifrons, Sp. insignitus⁽¹⁴⁾, Sp. ligustinus⁽¹⁵⁾, Sp. cisalpinus. Dans les Alpes Sp. castellensis⁽¹⁶⁾ est en quelque sorte un jalon vers les formes de la Méditerranée orientale Sp. rogeri⁽¹⁷⁾ et Sp. variacostatus⁽¹⁸⁾.

[1] d'ARCHIAC 1846. Mém. S.G. Fr II, 1^o partie, p. 212, pl. 9, fig. 2

[2] *ibid.*, p. 213, pl. 9, fig. I

[3] OPPENHEIM 1900-1901. Palaeontographia, XLVII, pl. III, fig. 3

[4] DONCIEUX, L. 1905. Ann. Univ. Lyon, N.S. fasc. 17, p. 80, pl. 3, fig. 8

[5] DONCIEUX, L. 1911. Ann. Univ. Lyon, N.S. fasc. 30, p. 38, pl. VI, fig. 14a et b

[6] DONCIEUX, L. *ibid.* p. 41, pl. VII, fig. Ia et b

[7] DONCIEUX, L. *ibid.* p. 37, pl. VI, fig. 12a et b, 13

[8] MAYER, E. 1888. Bull. Soc. Belge. Géol. Paléont. Hydrol. t. II, p. 185

[9] OPPENHEIM. 1903. Zur Kenntnis alttertiärer Faunen in Aegypten, p. 66, Taf. III, fig. 3

[10] D'ARCHIAC, 1853. Descript. des anim. foss. du Groupe numm. de l'Inde. p. 272, tav. XXIV, fig. 6-7

[11] COSSMANN. 1923. Descript. Moll. Gisement de Gan, p. 23, pl. II, fig. 27

[12] VINASSA de REGNY, P.E. 1895. p. 241, pl. 16, fig. 25

[13] MAKARENKO, D.E. 1961, p. 68, pl. 8, fig. 4-7

[14] SACO, F. 1904. Moll. Terr. Terz. Piemonte. Liguria, p. 30, pl. 28, fig. 22

[15] ROVERTO, 1900 Illust. Die. Moll. Foss. Tongriani Atti. R. Uni. di Genova, Vol. XV, p. 56, Pl. 2, fig. 12

[16] BOUSSAC. 1911. Numm. Alpin, p. 168, pl. VIII, fig. 4

[17] CSEPREGHY-MEZNERICS, I. 1961, p. 133, pl. I, fig. 1-2

[18] PAVLOVEC, R. 1959. p. 389, pl. 2, fig. 2.

b - Province boréale ou nordique.

Elle est beaucoup moins riche que la précédente. Au Paléogène et à l'Eocène inférieur on ne peut citer que deux espèces du bassin de Paris : Sp. demissus et Sp. vaudini.

Dans l'Eocène moyen on trouve dans le bassin de Paris Sp. bonneti⁽¹⁾ et Sp. granulosus ; en Allemagne, Sp. radula et en Suisse Sp. multicarinatus. L'Eocène supérieur et l'Oligocène du bassin de Paris donnent : Sp. multistriatus et Sp. meunieri⁽²⁾, tandis qu'en Allemagne et en Suisse on a Sp. cisalpinus et Sp. gottfriedi⁽³⁾.

c - Province d'Afrique occidentale.

L'Eocène moyen du Sénégal nous apporte une remarquable diversité de formes : Sp. acutus⁽⁴⁾, Sp. aegyptiacus, Sp. quadricostatus⁽⁵⁾, Sp. radula africanus, Sp. rouaulti, Sp. tallavignesi⁽⁶⁾. On remarquera les affinités qui s'établissent à la fois avec la Méditerranée occidentale, avec l'Egypte et même avec l'Inde ce qui n'est pas en contradiction avec des vues récentes sur la paléogéographie de la région.

d - Province indo-pacifique.

Des formes du domaine méditerranéen s'y retrouvent : Sp. radula dans le Nord de l'Iran, Sp. atacicus dans le S.W. de l'Iran, Sp. rouaulti et Sp. tallavignesi en Inde (chaîne d'Hala) avec une forme endémique Sp. genticulatus⁽⁷⁾. En Nouvelle-Zélande a été décrit un Sp. aucklandicus⁽⁸⁾, ce qui ne suffit pas pour proposer une province à part.

e - Province américaine.

La diversité des espèces et leur abondance ne permettent cependant pas d'introduire des subdivisions régionales ou stratigraphiques précises. Les espèces les plus nombreuses sont signalées dans la partie atlantique de l'Amérique du Nord :

-
- (1) COSSMAN, M., PISSARO, G. 1904. *Iconographie Complète des Coquilles Fossiles de l'Eocène des Environs de Paris*, pl. XLI, fig. 133-bis-1
- (2) RAINCOURT 1885 *Bull. Soc. Géol. Fr.* 3, XIII, p. 473
- (3) MAYER-EYMAR, C. 1888, p. 184
- (4) TESSIER, F. 1950, p. 51, pl. 66, fig. 8
- (5) DOUVILLE, H. 1920 *L'Eocène au Soudan et au Sénégal. Bull. Com. A.O.F., Part 2*, p. 185, pl. III, fig. 28
- (6) d'ARCHIAC, A. 1850. p. 272
- (7) d'ARCHIAC, A. & HAIME, J. 1854 *Descript. Anim. Foss. du groupe Nummulitiques de l'Inde*, 2, p. 273, Pl. 24, fig. 11-12
- (8) MARSHALL 1918 *Trans. and Proc. of the New Zealand Institute*, Vol. 5 L, p. 271, Pl. XIX, fig. 5,6.

Sp. dumosus⁽¹⁾, Sp. hollisteri⁽²⁾, Sp. lamellacea⁽³⁾, Sp. rotundatus⁽⁴⁾,
Sp. filiaris⁽⁵⁾, Sp. lucasi⁽⁶⁾. Certaines se retrouvent en Californie comme Sp.
lamellacea, mais d'autres sont spéciales à la côte pacifique : Sp. carlosensis⁽⁷⁾.
Il ne semble pas que celà suffise pour distinguer les deux régions, par contre
il est remarquable que la côte atlantique ne présente pas d'affinités avec les
régions méditerranéennes et d'Afrique occidentale. En Amérique du Sud les deux
seules espèces signalées : Sp. carmenensis⁽⁸⁾ au Vénézuëla et Sp. mimus⁽⁹⁾ au
Pérou ne permettent pas de conclusions paléobiogéographiques sérieuses.

2 - NEOGENE.

Au Néogène la province atlantico-méditerranéenne ne montre plus la
même richesse qu'au Paléogène. Certaines espèces ont cependant encore une très
large répartition: par exemple Sp. crassicosta, ou Sp. gaederopus.
Nous distinguerons donc trois provinces : Atlantico-méditerranéenne ; indo-paci-
fique ; américaine.

a - Province atlantico-méditerranéenne. (Fig. 32)

Ont une large répartition les cinq espèces suivantes : Sp. concentricus,
Sp. crassicosta, Sp. deshayesi⁽¹⁰⁾, Sp. gaederopus, Sp. gussonii. Par contre Sp. lan-
zae⁽¹¹⁾ et Sp. prominensis⁽¹²⁾ se trouvent qu'au Mont Promina en Italie.

-
- (1) MORTON, S.G. 1934 Synopsis of the organic remains of the Cretaceous group of the U.S. Appendix. Catalogue of the fossil shells of the Tertiary formation of the U.S., by Timothy A. CONRAD. Philadelphia, p. 34
 - (2) HARRIS, G.D. 1951. Preliminary notes on Ocala bivalves. Bull. Amer. Paleont., Vol. 38, n° 138, p. 8, pl. 2, fig. 10, 11 ; pl. 3, fig. 1-4
 - (3) KELLUM, L.B. 1926. Paleontology and Stratigraphy of the Castle and Trent marls in North Carolina. U.S. Geol. Sur., Prof. Paper 143, p. 21, Pl. 2, fig. 7-9
 - (4) HELIPRIN 1887. Trans. Wagner Free Inst. Sci., vol. 1, p. 93, Pl. 14, fig. 33
 - (5) DALL, 1916 U.S. Nat. Mus. Proc. vol. 51, n° 2162, p. 493, Pl. 3, fig. 5, 6
 - (6) MAURY, 1920. N.Y. Acad. Sci., Sci. Sur. Porto-Rico and Virgin Island, vol. III, Pt. I, p. 23, Pl. V, fig. I
 - (7) ANDERSON, D. 1915, p. 78, Pl. I, fig. 7
 - (8) HODSON F. 1927, Bull. Amer. Pal., vol. 13, n° 49, p. 41, Pl. 25, fig. 1, 2, 3
 - (9) OLSSON, A.A. 1931 Bull. Amer. Paleont. Vol. 17, n° 63, p. 41, Pl. 3, fig. 2
 - (10) MICHELOTTI, 1847 Descript. foss. Mioc., p. 82
 - (11) DAINELLI, G. 1901 Il Miocene infer. del Monte Promina in Dalmazia. Paleontographia Italica; Vol. VII, p. 244, Pl. 29(1), fig. 6
 - (12) DAINELLI, G. 1901 ibid., p. 243, Pl. 29(1), fig. 3-5

- — *Sp. ferreolensis*
- * — *Sp. crassicosata*
- — *Sp. gaederopus*
- * — *Sp. gussonii*

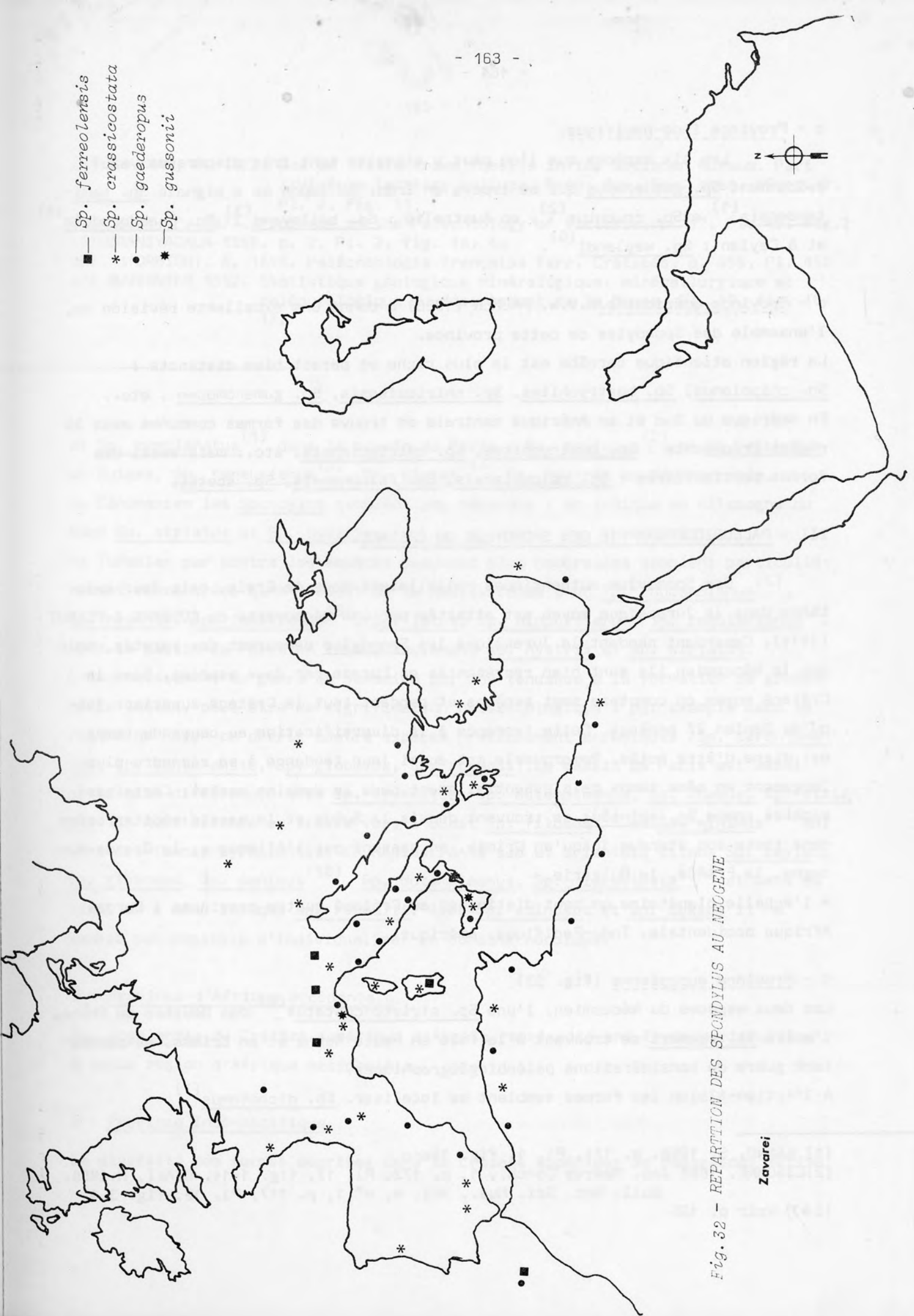


Fig. 32 - REPARTITION DES SPONDYLUS AU NEOGÈNE

Zavarei

b - Province indo-pacifique.

Les six espèces que l'on peut y signaler sont très dispersées, sauf évidemment Sp. gaederopus qui se trouve en Iran. Au Japon on a signalé Sp. kamitanoensis⁽¹⁾ et Sp. cruentus⁽²⁾; en Australie : Sp. baileyana⁽³⁾, Sp. pseudoradula⁽⁴⁾ et à Ceylan : Sp. waylandi⁽⁵⁾.

c - Province américaine. K.V.W. PALMER (1938) a donné une excellente révision de l'ensemble des Spondyles de cette province.

La région atlantique caraïbe est la plus riche et paraît bien distincte :

Sp. chipolanus, Sp. bostrychites, Sp. chiriquiensis, Sp. gumanomocon, etc..

En Amérique du Sud et en Amérique centrale on trouve des formes communes avec la région précédente : Sp. bostrychites, Sp. chiriquiensis, etc.. mais aussi des formes particulières : Sp. colombiensis, Sp. falconensis, Sp. scotti.

III - PALEO BIOGEOGRAPHIE DES SPONDYLUS DU CRETACE.

Des Spondylus authentiques pullulaient dans la Craie, mais leur existence dans le Jurassique moyen est attestée par une découverte de COSSMAN & PEYROT (1914). Cependant pendant le Jurassique les Spondylus demeurent des raretés, mais dès le Néocomien ils sont bien représentés en Europe par deux espèces. Dans le Crétacé moyen on comptera sept espèces et pendant tout le Crétacé supérieur jusqu'au Danien 27 espèces. Cette tendance à la diversification au cours du temps est digne d'être notée. Remarquable est aussi leur tendance à se répandre plus largement en même temps mais essentiellement dans le domaine boréal. Certaines espèces comme Sp. spinosus se trouvent depuis la Suède et le bassin méditerranéen dans toute son étendue jusqu'en Crimée, en passant par l'Allemagne, la Grande-Bretagne, la France, la Bulgarie.

A l'échelle planétaire on peut distinguer au Crétacé quatre provinces : Europe, Afrique occidentale, Indo-Pacifique, Amérique.

1 - Province européenne (fig. 33)

Les deux espèces du Néocomien, l'une Sp. striato-costatus⁽⁶⁾ des Bouches du Rhône, l'autre Sp. roemeri se trouvant à la fois en Haute-Marne et en Crimée, ne permettent guère de considérations paléobiogéographiques.

A l'Aptien-Albien les formes semblent se localiser. Sp. dichotomus⁽⁷⁾

(1) KANNO, S. 1958, p. 171, Pl. 1, fig. 19a-c

(2) LISCHKE, 1868 Jap. Meeres Conch., 1, p. 172, Pl. 12, fig. 1-14. OZAKI, H. 1958. Bull. Nat. Sci. Mus., Vol. 4, n° 1, p. 117, Pl. 12, fig. 3,4

(3 à 7) Voir p. 165

- (3) CHAPMAN, F. 1922. New or little-known fossils in the Nationan Museum. Part XXVI Some Tertiary molluca. Proc. Roy. Soc. Vict. 35, p. 7, Pl. 2, fig. 11
- (4) McCOY, F. 1877. Prodomus of the Paleontology of Victoria, p. 17, Pl. 45, fig.2
- (5) DERANIYAGALA 1956. p. 2, Pl. 2, fig. 4a, 4c
- (6) d'ORBIGNY, A. 1846. Paléontologie française Terr. Crétacés, p. 655, Pl. 450
- (7) BUVIGNIER 1852. Statistique géologique minéralogique, minérallurgique et paléontologique du département de la Meuse, Pl. 19, fig. 16-17.

et Sp. complanatus⁽¹⁾ dans le bassin de Paris ; Sp. bellulus⁽²⁾ et Sp. gibbosus en Suisse, Sp. renauxianus⁽³⁾, Sp. ciriai⁽⁴⁾, Sp. hystrix en Méditerranée.

Au Cénomanién les Spondylus semblent peu répandus : on indique en Allemagne du Nord Sp. striatus et Sp. hystrix.

Au Turonien par contre les espèces beaucoup plus nombreuses semblent particulièrement concentrées dans l'Ouest de la Méditerranée avec Sp. coquandianum⁽⁵⁾, Sp. hystrix, Sp. lamellatus⁽⁶⁾, Sp. latus, Sp. hippuritarum, Sp. requianianum⁽⁷⁾.

Dans le bassin de Paris on trouve seulement Sp. hystrix et Sp. striatus.

L'épanouissement du genre au Sénonien par une tendance à la formation de groupements locaux, peut être de signification paléoécologique : par exemple dans la région de Royan on décrit quatre espèces pratiquement endémiques (Sp. carantonensis, Sp. santonensis, Sp. globulus, Sp. royanus). Le bassin de Paris est aussi assez bien différencié avec Sp. truncatus, Sp. dutempleanus, Sp. obesus, Sp. striatus. En Méditerranée on trouve vers l'Ouest Sp. filiosus⁽⁸⁾ et Sp. minimus⁽⁹⁾ qui sont des formes pyrénéennes. En Méditerranée sud et orientale citons Sp. baylei, Sp. gibbosus, Sp. danicus⁽¹⁰⁾, Sp. dutempleanus, Sp. microstesta⁽¹¹⁾ et dans le Tibet on a même indiqué Sp. rouaulti. Avec Sp. spinosus et Sp. obesus il ne semble pas possible d'individualiser un domaine nordique.

2 - Province d'Afrique occidentale.

Sp. angolensis du Crétacé supérieur d'Angola représente une forme particulière à cette région d'Afrique occidentale.

3 - Province Indo-pacifique.

La diversité des formes décrites dans le Crétacé supérieur de Madagascar mérite

une mention spéciale : Sp. antonihensis,⁽¹²⁾ Sp. calcaratus,⁽¹³⁾ Sp. subcostulatus⁽¹⁴⁾
Sp. bassae,⁽¹⁵⁾ Sp. sulcatus,⁽¹⁶⁾ Sp. arrialoorensis.⁽¹⁷⁾

-
- (1) d'ORBIGNY, A. 1846, p. 657, Pl. 451, fig. 7-10
(2) PICTET, F.J. & CAMPICH, G. 1868, p. 259, Pl. 182, fig. 5-10
(3) d'ORBIGNY, A. 1846, p. 659, Pl. 452, fig. 7-8
(4) BATALLER, J.R., 1960, p. 52, fig. 8-13
(5) d'ORBIGNY, A., p. 1846, Pl. 452, fig. 9, 10
(6) ANDERT, H., 1934. Abh. Preuss. Geol. Landesanst., N.F. 159, p. 175, Pl. 19, fig. 19
(7) MATHERON, 1842. Catalogue méthodique, etc.. p. 189, t. 32, fig. 3
(8) LEYMERIE, A. 1881, p. 165, Pl. J, fig. 8a, b
(9) LEYMERIE, A. 1881, Ibid, fig. 7, a, b
(10) RAVN, 1902, p. 40 (108), Pl. 11, fig. 1-3
(11) KÜHN, O.P., 1930, p. 68, Pl. II, fig. 21
(12) COLLIGNON, M., 1949. Ann. géol. Service Mines, Madagascar, XIX, p. 94, Pl. XV (II), fig. 1, 2
(13) FORBES in STOLICZKA, 1871. Cretaceous Fauna of Southern India, vol. III, The Pelecypoda (Pal. Indica., p. 448, Pl. XXXIII, fig. 6, 7, 9
(14) STOLICZKA, 1871. Cretaceous Fauna of Southern India. III. Pelecypoda, p. 449, Pl. XXXIII, fig. 8 ; Pl. XXXIV, fig. 2
(15) COLLIGNON, M. 1949, p. 51
(16) STOLICZKA, 1871, p. 448, Pl. XXXIV, fig. 1
(17) STOLICZKA, 1871, p. 447, Pl. XXXIII, fig. 5

Parmi ces espèces certaines : Sp. sulcatus, Sp. arrialoorensis se retrouvent dans le Crétacé supérieur de l'Inde.

En Iran Sp. subseratus est une forme spéciale (voir p. 131)

Enfin, le Crétacé supérieur du Japon fournit un Sp. japonicus.⁽¹⁾

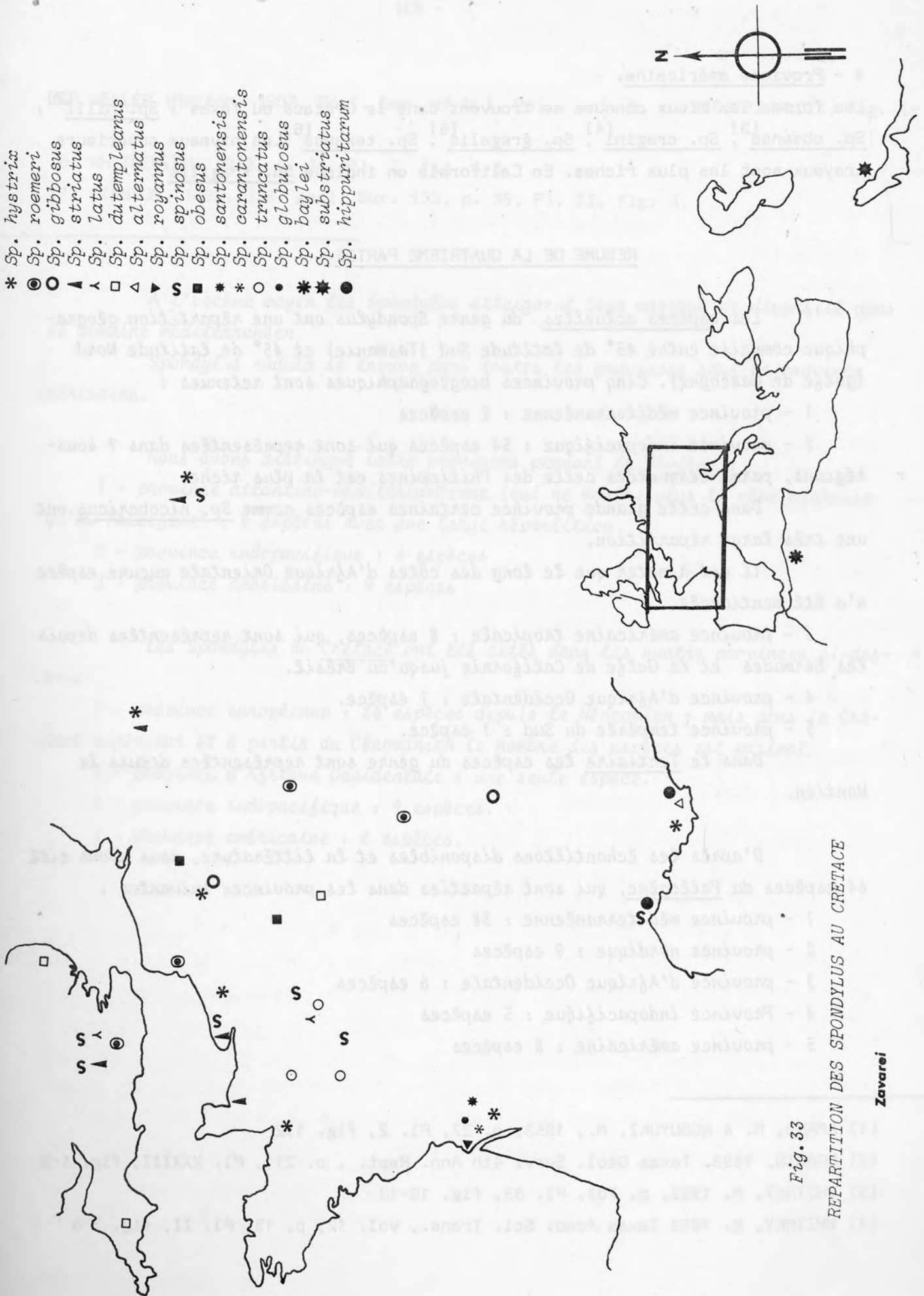


Fig. 33

REPARTITION DES SPONDYLUS AU CRETACE

Zavarei

4 - Province américaine.

Les formes les mieux connues se trouvent dans le Crétacé du Texas : Sp. hilli⁽²⁾, Sp. obsense⁽³⁾, Sp. cragini⁽⁴⁾, Sp. gregalis⁽⁵⁾, Sp. texanus⁽⁶⁾. Les niveaux supérieurs crayeux sont les plus riches. En Californie on indique Sp. fragilis⁽⁷⁾.

RESUME DE LA QUATRIEME PARTIE

Les espèces actuelles du genre *Spondylus* ont une répartition géographique comprise entre 45° de latitude Sud (Tasmanie) et 45° de latitude Nord (golfe de Gascogne). Cinq provinces biogéographiques sont retenues :

- 1 - province méditerranéenne : 2 espèces
- 2 - province indopacifique : 54 espèces qui sont représentées dans 7 sous-régions, parmi lesquelles celle des Philippines est la plus riche.

Dans cette grande province certaines espèces comme Sp. nicobaricus ont une très large répartition.

Il est à noter que le long des côtes d'Afrique Orientale aucune espèce n'a été mentionnée.

- 3 - province américaine tropicale : 8 espèces, qui sont représentées depuis les Bermudes et le Golfe de Californie jusqu'au Brésil.

- 4 - province d'Afrique Occidentale : 1 espèce.

- 5 - province tempérée du Sud : 1 espèce.

Dans le Tertiaire les espèces du genre sont représentées depuis le Montien.

D'après les échantillons disponibles et la littérature, nous avons cité 64 espèces du Paléogène, qui sont réparties dans les provinces suivantes :

- 1 - province méditerranéenne : 38 espèces
- 2 - province nordique : 9 espèces
- 3 - province d'Afrique Occidentale : 6 espèces
- 4 - Province indopacifique : 5 espèces
- 5 - province américaine : 8 espèces

(1) AMANO, M. & NOBUYUKI, M., 1953, p. 27, Pl. 2, fig. 1,2

(2) CRAGIN, 1893. Texas Geol. Surv. 4th Ann. Rept. , p. 211, Pl. XXXIII, fig. 1-3

(3) WHITNEY, M. 1952, p. 703, Pl. 88, fig. 10-12

(4) WHITNEY, M. 1913 Texas Acad. Sci. Trans., vol. 12, p. 13, Pl. II, fig. 7-8

(5) WELLER (Morton) 1907, Geol. Sur. of N.J. Pal., vol. 4, p. 486, Pl. LIII, fig. 1-

3

(6) WHITNEY, M. 1913, p. 14, Pl. 2, fig. 1-3

(7) STANTON, 1895, U.S. geol. Sur. 133, p. 35, Pl. II, fig. 3.

A l'Eocène moyen les *Spondylus* atteignent leur maximum de diversité dans le domaine méditerranéen.

Spondylus radula se trouve dans toutes les provinces sauf la province américaine.

Nous avons distingué trois provinces pendant le Néogène :

- 1 - province atlantico-méditerranéenne (qui ne montre plus la même richesse qu'au Paléogène) : 5 espèces avec une large répartition
- 2 - province indopacifique : 6 espèces
- 3 - province américaine : 9 espèces

Les *Spondylus* du Crétacé ont été cités dans les quatre provinces ci-dessous

- 1 - province européenne : 26 espèces depuis le Néocomien ; mais dans le Crétacé supérieur et à partir du Cénomanién le nombre des espèces est maximal.
- 2 - province d'Afrique Occidentale : une seule espèce.
- 3 - province indopacifique : 9 espèces.
- 4 - province américaine : 6 espèces.

Cinquième partie : ADAPTATION

Tous les Spondyles à la fin de la vie larvaire se fixent par leur byssus pour un temps plus ou moins long. Après cette étape et en perdant l'attachement byssal ils se soudent par la valve droite soit sur des fonds durs primaires (rochers) soit sur des fonds durs secondaires, c'est-à-dire formés de sédiments meubles renfermant des organismes ou leurs restes. Ils peuvent aussi se fixer sur des fonds mous par de longues épines. Les deux phénomènes, cémentation et développement de longues épines exigent une sécrétion carbonatée supérieure à celle normalement requise par la formation de la coquille. Alors ce n'est sans doute pas par simple coïncidence que cémentation et développement des épines sont plus largement répandus chez les espèces vivant dans les eaux chaudes où le carbonate est plus facilement secrété que dans les eaux froides. Il n'y a aucune preuve qu'un individu puisse changer son habitat une fois qu'il s'est soudé au substratum. Par conséquent les Spondyles après la fixation doivent s'adapter aux conditions de leur milieu selon la nature du fond, la profondeur, la température, la salinité, etc.. En tous cas le phénomène d'adaptation chez les Spondylidae peut être étudié sous les titres suivants : influence générale de la fixation, rôle de la nature du fond, relation avec la profondeur. Dans un autre chapitre je ferai la comparaison avec d'autres Lamellibranches sessiles.

I - CARACTERISTIQUES ADAPTATIVES DES SPONDYLES.

1 - Influence générale de la fixation.

La première fonction de la fixation est de pourvoir continuellement à une orientation stable de l'animal et à le protéger de la destruction qui résulterait de son détachement en raison de la grande énergie des vagues et des courants du milieu.

D'après STANLEY (1970) il apparaît souvent comme certain que cette fonction de protection se trouve chez les espèces récifales de Spondylus. Il ajoute que les épines agissent comme des piquants rigides qui protègent la commissure fragile à l'emplacement de la sécrétion contre les attaques des Poissons.

La réaction défensive chez certaines espèces (Spondylus americanus par exemple) se manifeste par sécrétion normale d'une spondylotoxine (ROCHEBRUNE 1895), alcaloïde étroitement lié à la muscarine et ayant l'effet hilarant de l'hydrogène phosphoré.

En étudiant l'influence de la fixation sur la forme de la coquille on peut admettre que la charnière particulière isodonte de Spondylus provient de ce phénomène. Les faits suivants viennent justifier cette hypothèse. La charnière de Spondylus est formée d'une paire de dents très solides sur chaque valve et leur emboîtement est tel qu'on ne peut les séparer sans casser les dents. Sur la valve droite en général la charnière est pourvue d'un talon triangulaire plus ou moins long. Chez les spécimens fixés par une petite partie du sommet ce talon est très peu développé et les crochets des deux valves se trouvent rapprochés (Sp. pictorum Chmtz). Quand l'animal se fixe par toute la surface ou par une grande partie le talon est beaucoup plus développé (Sp. aurantius Lmk).

Parmi les Spondylus actuels on considère que deux espèces (Sp. imperialis Chenu et Sp. regius L.) ne se fixent pas par cémentation et chez elles on constate que ce talon de la valve droite disparaît et les sommets des deux valves viennent normalement en contact. Cependant l'examen de quelques spécimens de Spondylus regius du laboratoire de Malacologie du Muséum de Paris n'a permis d'observer une très petite surface (4mm au maximum) de la région apicale de la valve droite pourvue de petites lamelles concentriques caractéristiques.

D'autre part les variations de l'étendue de la surface de la fixation se traduit par une grande diversité de la morphologie générale de la surface de la valve qui est plus ou moins irrégulière selon la nature du fond sur lequel elle se fixe.

En outre chez les espèces fixées entièrement par toute leur surface sur un fond dur et lisse la valve droite est extrêmement mince et presque plate. Comme exemple de ce cas on peut citer Sp. pacificus Reeve qui se fixe sur les valves d'une huître perlière (*Meleagrina margaritifera*) (voir Pl. 7, fig. 10 et Pl. 8, fig;3).

2 - Nature du fond.

Il est bien évident que presque tous les Spondylus s'attachent à un substrat, s'installent horizontalement sur le fond et qu'il n'y a aucun ~~Spondylus~~

nageur. Cependant le mode de fixation selon la nature du fond peut être de trois types différents influant spécialement sur la forme de la coquille :

a- fixation par cémentation sur un fond à surface lisse et plate. Dans ce cas l'animal se soude par toute sa surface, la coquille est équilatérale ou conserve le contour de la dissoconque, la valve droite devient plus ou moins mince, mais le talon est très bien développé, l'ornementation des valves est très réduite (Sp. pacificus Reeve peut être cité comme exemple (fig. 34)

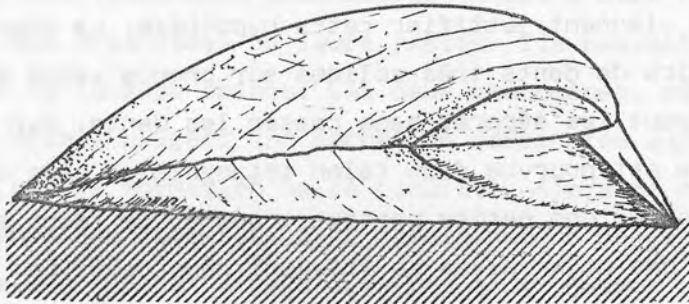
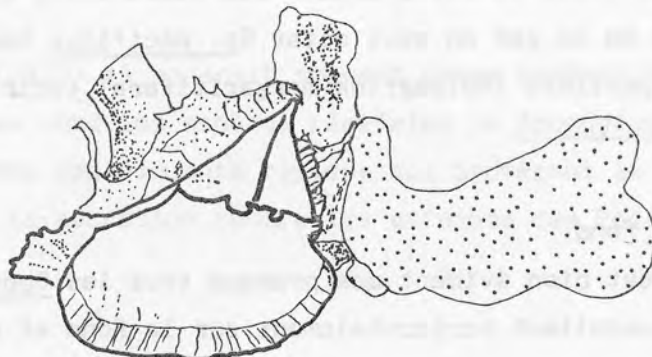


Figure 34 - Mode de fixation de *Sp. pacificus*.

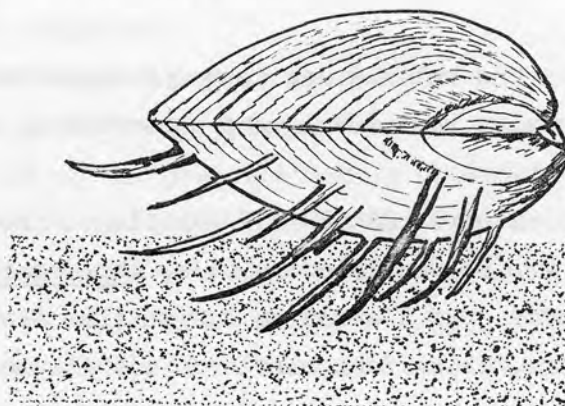
b- Fixation à la fois par cémentation et par l'intermédiaire de lamelles concentriques sur un fond dur mais irrégulier (rochers ou souvent Coraux, Eponges, colonies de Bryozoaires, etc...). Dans ce cas, qui est le plus fréquent l'attachement s'effectue par un accrochage entre les lamelles concentriques du Spondylus et le substrat. La valve droite selon la forme du substrat devient plus ou moins irrégulière, accidentée, parfois totalement tordue, cabossée et le contour inéquilatéral est généralement capricieux, par exemple *Spondylus coccineus* (fig. 35, Pl. 7 , fig.3 Pl. 8, fig. 2 et 3)

Figure 35 - *Sp. americanus*
fixé sur un Polypier.



c - Sur fond meuble la fixation s'effectue par des épines. Dans ces conditions la coquille a tendance à être parfaitement régulière, équivalve, équilatérale, les auricules sont égales, les deux valves présentent la même ornementation et en raison de la disparition du talon de la valve droite les sommets des deux valves viennent, comme je l'ai déjà dit, directement en contact (Sp. imperialis Chenu et Sp. regius L. peuvent être cités en exemple). (figure 36)

Figure 36 - Cas de fixation par des épines chez Sp. imperialis.



Les Spondylus des mers du Crétacé (notamment de la craie de Rügen) ont donné lieu à discussion (WOLANSKY 1932). Dans ce cas il doit d'agir de fonds durs secondaires, donc avec des organismes ou leurs restes dans un sédiment mou. D'après WOLANSKY on trouverait essentiellement des formes avec lamelles concentriques recouvrant totalement ou partiellement la valve droite. Cependant en raison de la difficulté qu'il y a à dégager ces lamelles fragiles de leur gangue on peut douter de l'exactitude de l'observation de WOLANSKY. Pour sortir ces lamelles qui se brisent très facilement il faut au fur et à mesure les protéger. Il est probable que WOLANSKY a observé les lamelles engagées dans la gangue, mais pas en relation avec les valves droites qu'il obtenait séparément. D'après NESTLER ces Spondylus de la craie de Rügen se sont fixés sur de petits substrats plats, des colonies de Bryozoaires souvent. Sur un exemplaire il montre particulièrement ces rapports entre le substrat et les épizoaires. Un spécimen de Spondylus fimbriatus est ainsi développé sur une colonie plate de Bryozoaires qu'il recouvre par presque toute sa valve droite.

L'accrochage se fait par les lamelles mentionnées plus haut ; elles sont particulièrement courtes à proximité des éventails des Bryozoaires, mais à l'endroit où l'épizoaire a poussé au-dessus du substrat apparaît tout à coup une lamelle très haute en partie développée sur le côté. Ceci donne l'impression que le Spondylus a cherché à l'aide de cette lamelle un autre point de fixation mais qu'il ne l'a

pas trouvé dans la couche de craie. Alors, au lieu de former une nouvelle lamelle le bord s'est replié vers le haut. La croissance dans le plan horizontal se trouve ainsi interrompue. Cette observation et d'autres font conclure que l'accrochage sur fond dur secondaire^{se fait} par l'intermédiaire de lamelles courtes et que une lamelle haute n'apparaît que lorsque l'épizoaire se soulève au-dessus du substrat. En général cette lamelle haute est unique témoignant d'un essai d'encrage non réussi.

Une belle étude de morphologie fonctionnelle peut être faite à partir des Spondyles remarquablement conservés du Sénonien d'Europe nord-occidentale.

D'après CARTER (1972), il y a trois formes communes de *Spondylus* connues dans la craie. Deux d'entre elles (*Sp. dutempleanus* d'Orb. et *Sp. latus* Sow.) sont, comme nous l'avons vu, de petites espèces se distinguant facilement l'une de l'autre. Elles font partie de l'épifaune et sont fixées en permanence. La troisième espèce, *Sp. spinosus* comprend des Spondyles assez grands, qui possèdent de fortes et longues épines sur la valve droite. Les dents de la charnière sont absentes, car comme nous le savons, étant aragonitiques, elles sont toujours dissoutes chez les spécimens de la craie) mais il s'agit bien d'un Spondyle.

La valve isolée est à symétrie bilatérale avec des côtes radiales bien développées. Elle est légèrement moins convexe que la gauche et porte de longues épines bien développées (d'où le nom de l'espèce) ; la valve gauche ne porte pas d'épines.

Le sommet de la valve gauche est fréquemment intact, par contre il est extrêmement rare de trouver un spécimen dans lequel l'umbo de la valve droite soit préservé. Par suite de la dissolution de la couche interne de la coquille il ne subsiste dans la partie umbonale qu'une couche très mince d'ectostracum d'où la cicatrice que l'on trouve habituellement à la place des sommets dans beaucoup de spécimens de *Sp. spinosus*.

Parmi quelques centaines de spécimens examinés par lui CARTER n'en a trouvé qu'un seul où l'umbo de la valve droite était intact ; chez environ 9 autres il en persistait des fragments plus ou moins reconnaissables. Ces spécimens démontrent clairement que le naissain de *Sp. spinosus* était cimenté temporairement à un substratum dur, par une surface habituellement petite (4mm environ), d'où une fossilisation rare.

Cependant elle devait avoir permis à l'animal d'atteindre une plus grande taille (5-10mm), suffisante pour qu'il ait une plus grande chance de survie sur le substratum.

La phase juvénile de cémentation par des lamelles concentriques irrégulières reflète largement la morphologie de l'objet sur lequel l'animal était fixé. Cette fixation, comme il est habituel chez les espèces de Spondylus, se fait au moyen de lamelles concentriques irrégulières, qui devaient être secrétées par une zone du manteau s'étendant hors de la coquille.

L'aire d'attachement se reflète sur la valve gauche par un stade juvénile brusquement délimité. La valve gauche juvénile est bien convexe et possède des côtes radiales fortes ; elle diffère de la valve adulte par la possession de petites épines tuberculeuses sur les crêtes des côtes. Ces épines sont probablement homologues des petites structures épineuses de la valve gauche adulte de l'espèce contemporaine Sp. dutempleanus ; leur fonction est inconnue.

La phase d'attachement se termine quand la coquille atteint entre 3 et 6mm de hauteur.

La cémentation correspond au début de la vie adulte. Les épines sont secrétées sur la valve droite à partir de la première phase de la vie adulte.

En général les épines ne sont pas secrétées suivant un modèle morphologique bien précis, mais on peut cependant dégager les généralisations suivantes :

- 1 - Ce sont en général les deux côtes situées sur l'extrémité de deux côtés latéraux qui sont remarquablement plus développées.
- 2 - Les épines sont longues et pointues, avec une rainure sur leur surface supérieure.
- 3 - Elles se projettent initialement au-delà du bord de la coquille en faisant un angle de 40° avec la surface de la coquille, mais sur les bords distaux de la coquille, elles sont subparallèles à la surface de commissure.
- 4 - Les épines font toujours approximativement un angle de 90° avec le contour de la coquille.
- 5 - Les épines sont souvent très longues, fréquemment aussi longues que la coquille.
- 6 - Le nombre des côtes épineuses est en général de 6 ou 7.
- 7 - Lorsqu'une épine est cassée, le manteau s'étend vers la partie restante pour régénérer son extrémité. La morphologie de la valve gauche adulte exige une petite explication : elle est relativement convexe et possède de fortes côtes radiales.

Très occasionnellement, la présence de la base d'une épine brisée atteste de l'existence de rares épines ce qui est inhabituel pour la valve gauche. Dans ces cas, la base de l'épine montre clairement que celle-ci était dirigée de bas en haut, en faisant un grand angle avec la surface de commissure. Bien que ces rares épines n'aient pas dû avoir de signification fonctionnelle, leur présence mérite d'être mentionnée, par ce que les *Spondylus* qui ont des épines sur les deux valves sont répandus à l'Eocène et dans la post-éocène.

Interprétation fonctionnelle.

Par la possession d'un stade de démentation précoce *Sp. spinosus* était obligé d'entrer en concurrence avec l'ensemble de l'épifaune de la craie pour avoir la place de se fixer. Le taux de mortalité dans les naissains de bivalves nouvellement installés a dû être énorme, comme cela d'ailleurs se produit dans les mers actuelles, où la place pour se fixer est généralement beaucoup plus disponible qu'elle a pu être dans la mer de la craie, le taux de mortalité chez les naissains d'Huîtres peut excéder 98% au cours de la première semaine de fixation (ANDREWS 1948 in CARTER 1972). Mais parmi ces individus de *Sp. spinosus* qui ont avec succès survécu à cette épreuve initiale et réalisé leur fixation sur le support, la compétition pour l'espace vital a dû être diminuée par l'acquisition du mode de fixation adulte. La plupart des fonctions généralement proposées pour les épines des Mollusques sont manifestement inapplicables à celles de *Sp. spinosus*, bien que la possibilité qu'elles ne soient pas fonctionnelles soit éliminée par l'observation du fait que les épines brisées sur le bord palléal sont immédiatement réparées. En vertu de leur localisation exclusive sur la valve inférieure il est peu probable que les épines aient servi soit au camouflage soit à la protection contre les prédateurs. Le tissu du manteau sur le bord palléal et les épines (mais pas nécessairement ces dernières) peuvent inévitablement avoir fourni une certaine somme d'informations à l'animal au sujet de son environnement.

En vertu de leur position externe par rapport à la coquille, ces prolongements épithéliaux seraient particulièrement bien situés pour capter des renseignements sur la turbidité de l'eau. Il est impossible d'estimer l'importance de ce rôle car même chez les actuels on connaît mal, au niveau cellulaire, les réactions du manteau. Cependant il est parfaitement invraisemblable que des épines particulièrement bien façonnées soient simplement un effet accidentel, étant secrétées comme structure de support pour les tentacules épithéliales. Une *Lima* actuelle

par ex. a le bord du manteau hautement tentaculisé. Cependant il n'y a pas nécessairement sécrétion d'un dispositif de recouvrement des tentacules, ou d'épines les supportant. De plus il est évident que chez Lima, la sécrétion de telles structures serait désavantageuse en raison de l'importance des tentacules dans le processus de natation. Il est clair cependant qu'à priori on pourrait s'attendre à ce que les épines elles-mêmes, en tant qu'individualisation des extensions épithéliales qui les occupent, possèdent une fonction à définir.

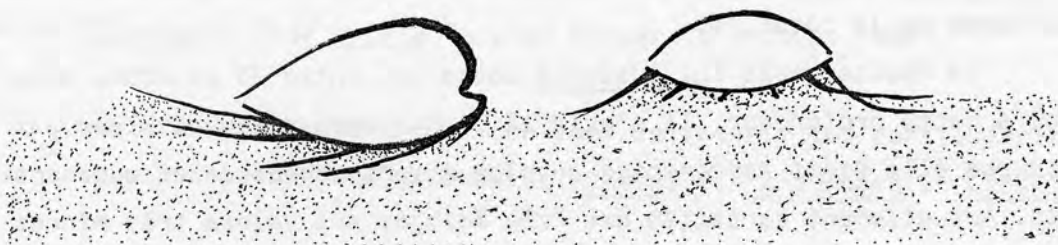


Figure 37 - Reconstitution de la position de vie adulte de Sp. spinosus. - a : vue latérale ; b : vue ventrale. X $\frac{1}{2}$ (d'après CARTER 1972).

Le cas fréquent de spécimens adultes de Sp. spinosus avec les deux valves jointives et les épines intactes montre que l'animal vivait où il est ordinairement conservé (c'est-à-dire sur le fond de vase molle de la mer de la Craie), et l'évidente signification fonctionnelle des épines de Sp. spinosus et qu'elles aidaient à ancrer l'animal et aussi à empêcher son enlèvement dans le substrat mou (figure 37). L'angle que font les épines avec le plan de commissure, leur longueur relativement importante, leurs intervalles relativement larges le long de la commissure, leur concentration sur les côtés antérieur et postérieur, où la coquille est plus étroite et plus encline à s'enliser, leur situation sur la valve inférieure relativement plate, tout cela se retrouve dans une structure paradigmatique en raquette.

Il est facile alors de conclure que les épines étaient secrétées autour de la commissure de façon à aider l'animal à se stabiliser, et à l'empêcher de s'enliser dans le substrat. Un résultat inévitable, mais probablement accidentel de ceci est que le tissu du manteau sécrétant une épine donnée, était apte à transporter une certaine somme d'informations sur l'état de l'environnement de l'animal ; cependant il est peu probable que ceci soit une fonction primaire, notamment du fait que les extrémités des épines étaient probablement toutes enfouies.

3 - Profondeur. D'après SCHENK & KEEN (1937) les représentants actuels du genre Spondylus ont une répartition verticale très étendue de 0 à 1426m de profondeur. Les espèces citées par WALTHER (1893) se trouvent à une exception près de 0 à 200m. Les espèces actuelles sont pleurothétiques et préfèrent en général les mers peu profondes vivant en général de 1 à 50m. Cependant certaines espèces vivent à grande profondeur.

L'ornementation, la coloration et la taille des espèces variant selon la profondeur il est intéressant d'observer l'influence de ces changements d'habitat sur la forme de la coquille.

En Méditerranée Sp. gussonii Costa vit entre 70 et 200m, mais le plus souvent à cette profondeur. Il s'agit là d'une forme résiduelle car aux époques antérieures elle était représentée en plus grande abondance et avec une plus grande variété. Actuellement sa taille est très faible, ses valves très minces sont tout à fait blanches, décolorées disent certains auteurs.

Sp. ostreoides E.A. Smith qui vit à 950m de profondeur est aussi une petite espèce (11 x 14mm) draguée au Nord des îles Kermadec, qui se distingue par l'absence de côtes rayonnantes, l'ornementation consistant seulement en stries concentriques lamelleuses.

Sp. ocellatus Reeve qui vit à une profondeur moyenne de 200m dans l'Océan Indien et aux Philippines possède une petite coquille mince et entièrement blanche.

II - MODES DE FIXATION CHEZ D'AUTRES LAMELLIBRANCHES : COMPARAISON AVEC SPONDYLUS.

1 - Vue d'ensemble.

La fixation directe au substratum se présente chez divers autres Lamellibranches qui n'ont pas de relations systématiques ou phylogéniques étroites avec Spondylus. Dans tous les cas il apparaît que la cémentation chez les actuels se fait par l'intermédiaire d'une sécrétion liquide émanant du périostracum, bien que ce processus n'ait jamais été observé directement.

La cémentation se présente le plus souvent chez les Anisomyaires Monomyaires comme Dimya, Plicatula, Hinnites, les Ostréidés. Initialement ces formes adoptent une position horizontale, faisant suite à une fixation byssale (YONGE, 1962). Sauf pour les Ostréidés, la cémentation s'opère par la valve droite.

La soudure au substratum se réalise chez ces Monomyaires à l'un des trois stades suivants :

- 1 - après la fixation byssale initiale temporaire, l'animal étant susceptible de prendre un mode de vie libre à l'état adulte. Tel est le cas de Hinnites (YONGE 1951b) qui présente tout à fait les caractéristiques des Pectinidés.
- 2 - Un sinus byssal se trouve seulement chez les coquilles post-larvaires (JACKSON 1890). Il n'y a qu'une faible modification (réduction du pied) (DAKIN, 1928). Tel est le cas de Spondylus.
- 3 - la cémentation a lieu à la fin du stade prodissoconque ; il n'y a pas de fixation byssale, l'anatomie se simplifie, notamment le pied devient vestigial. Tel est le cas de Plicatula. Chez Ostrea le pied disparaît (YONGE, 1962).

En dehors de ces trois cas il convient de retenir les particularités des trois suivants que présentent des Dimyaires, Chamacea, Pandoracea et Etheriidae.

1- Chamacea.

Trois genres sont cimentés au substratum : Chama, par la valve gauche ; Pseudochama et Echinochama (ce dernier brièvement fixé pendant la vie post-larvaire) se fixent par la valve droite. Les Chamacea sont des Dimyaires et en outre le pied n'est pas atrophié.

2- Chez les Pandoracea, qui sont également des Dimyaires, les genres Myochama et Chamostrea sont fixés par la valve droite, le stade de cémentation n'étant pas bien déterminé.

3- Les Etheriidae se cimentent relativement tardivement, bien que certainement plus tôt que chez les Hinnites. Cependant ils se différencient de tous les autres Lamellibranches soudés par la symétrie bilatérale qu'ils présentent pendant leur vie post-larvaire, adoptant une position verticale dans des eaux turbulentes des rivières des régions tropicales, conservant la fixation par des filaments du byssus. La cémentation ne se produit que lorsqu'ils ont adopté la position horizontale. Seuls les Ethériidae ont la capacité, dans la même espèce, de se fixer indifféremment par la valve droite ou la valve gauche. Chez les Chamacea on connaît des espèces qui se fixent par la valve droite, d'autres par la valve gauche, mais ce caractère demeure fixe chez une même espèce.

Parmi les Lamellibranches cimentés on peut aussi distinguer deux groupes : les solitaires comme Spondylus ; les grégaires comme les Ostréidés dans leur majorité. On note une plus grande variabilité de forme et des déformations plus considérables chez les Ostréidés que chez les Spondylidés, car en plus de l'influence du subs-

tratum sur la morphologie générale du test interviennent les contacts avec les autres individus du peuplement.

L'ornementation subit aussi cette influence déformante. Bien que les Spondylus soient considérés comme solitaires on doit noter chez certaines espèces une tendance à constituer des colonies dans lesquelles les individus se fixent les uns sur les autres. Il en résulte des déformations plus accentuées, par exemple chez Spondylus aurantius Lmk de l'Indo-pacifique ou Spondylus americanus Lmk de la province d'Amérique tropicale.

D'après MOORE (1969) trois morphotypes principaux caractérisent les Lamellibranches fixés :

- 1- formes comme Spondylus, Ostrea ne subissant pas d'enroulement
 - 2- formes à enroulement spirale plus ou moins accentué : "Gryphaea", certains Rudistes, beaucoup de Chamidae
 - 3- Lamellibranches "caliciformes" : la valve fixée devient dominante, s'allonge, prenant une forme concave profonde, la valve supérieure au contraire s'aplatit et devient operculaire. Ce cas se présente chez beaucoup de Rudistes ; certaines espèces de Spondylus (Spondylus santonensis d'Orbigny du Crétacé supérieur de La Valette; Sp. cisalpinus Brongn du Paléogène de Monti Gruni ; Sp. ferreolensis Font. du Néogène de St Restitut) qui sont fixés par une partie de l'apex.
- Chacun de ces trois morphotypes présente la signification d'une adaptation spéciale, mais ne peut pas toujours être considéré comme caractéristique d'un groupe systématique distinct. De plus les conditions précises de milieu correspondant à chacun d'eux demanderait une étude approfondie.

2 - Le "cas" de Hinnites.

Il me semble nécessaire d'approfondir en premier lieu la comparaison avec Hinnites, qui est le genre le plus proche phylogénétiquement de Spondylus, en suivant le développement de la phase libre jusqu'à la fixation.

YONGE (1951) a examiné des individus libres de Hinnites multirugosus présentant une ligne cardinale de 11mm, pour un d.u.p. de 19mm et un d.a.p. de 15mm. Pour une taille identique les Spondylus ont déjà passé le stade de fixation byssale et sont fixés par cémentation (ou exceptionnellement par des épines). L'examen de Spondylus sinensis actuel au microscope électronique à balayage montre dans la région du sommet une petite coquille de 100 microns environ qui peut être considérée

comme étant la prodissoconque. Ensuite la coquille népionique montre plusieurs stries sur l'auricule et dans le sinus byssal (Pl. XVI, fig. 3,7). Autrement dit la durée de vie libre avec fixation byssale est beaucoup plus longue chez Hinnites que chez Spondylus (Pl. 7, fig. 4).

L'examen d'une série de Hinnites crispus Brocchi du Pliocène d'Asti et Hinnites sp. de la collection de l'Ecole des Mines m'a permis de comparer les développements de la ligne cardinale, des diamètres a.p. et u.p. chez les valves népioniques (pendant la période de vie byssale, avant la cémentation) et chez l'adulte en prenant des mesures chez le même individu. Des mesures correspondantes chez Spondylus radula Lmk du Lutétien de Grignon, Spondylus vaudini de l'Eocène du Bassin de Paris, Spondylus palensis de l'Eocène de Pau et Spondylus sinensis Sow. actuel de la mer de Chine sont portées dans le tableau ci-joint.

L'examen de ces mesures prouve que :

- 1- Chez Hinnites après la fixation le d.u.p. croît plus rapidement que le d.a.p.
- 2- Chez Hinnites la ligne cardinale (les auricules) est proportionnellement beaucoup plus grande chez le jeune que chez l'adulte.
- 3- Chez Spondylus l'accroissement des deux diamètres après la fixation est sensiblement proportionnel. Autrement dit chez Spondylus le jeune à fixation byssale serait plus proche de l'adulte que ne l'est celui de Hinnites.

Une autre différence se trouve dans la fixation par des épines qui se présente chez Spondylus, alors que j'ai pu le constater en examinant plusieurs spécimens des collections de l'Ecole des Mines les Hinnites se soudent au substratum uniquement par des lamelles concentriques de disposition beaucoup plus régulière que celles des Spondylus. D'après YONGE (1951) cette différence constitue une ligne de séparation dans l'évolution des deux genres.

3 - Comparaison avec les Brachiopodes.

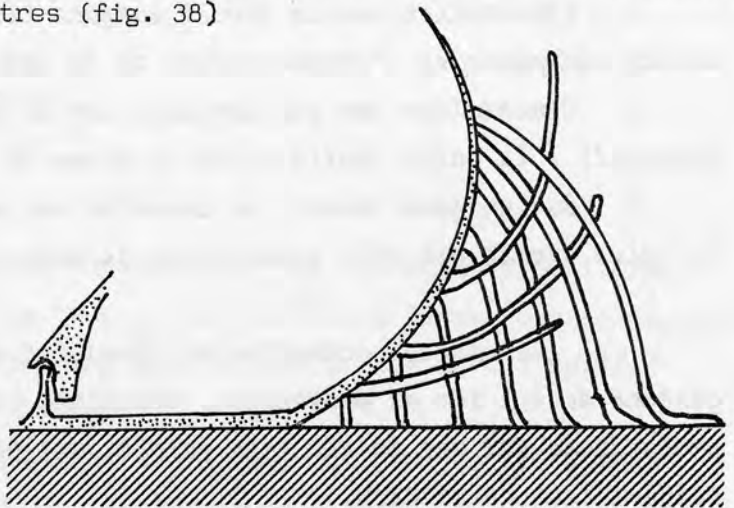
Pour terminer ce chapitre il me semble utile de comparer brièvement la fixation des Spondylidae à celle de certains Brachiopodes. La cémentation directe sur un substrat dur, par la valve ventrale, se présente chez plusieurs groupes de Brachiopodes. Elle dérive d'un mode de fixation pédonculaire, qui est l'équivalent de la fixation byssale des Lamellibranches, mais beaucoup plus fort. La nature de la cémentation chez les Brachiopodes est mal connue, mais elle est très forte et subsiste

	adulte	d.u.p. népionique rapport	adulte	d.a.p. népionique rapport	adulte	ligne cardinale népionique rapport
Hinnites crispus spec. I	119	19,5 6	112	21 5,3	46	17 2,6
spec. II	163	23 6,2	125	27,5 4,54	50	18 2,77
spec. III	126	20 6,3	124	22 5,6	50	15 3,3
Hinnites sp.	44	18 2,4	40	20 2	21	11 ≠ 2
Spondylus radula spec. I	42	1,3 32	38	1,2 ≠ 32		non mes.
spec. II	44	1,2 36	40	1,2 33		non mes.
Spondylus vaudini	10	1,1 9,1	10	1,1 9,1		non mes.
Spondylus palensis	11	0,85 13	10	0,85 12		non mes.
Spondylus sinensis	53	1,3 ≠ 40	96	1,1 ≠ 40		non mes.

au cours de la fossilisation. Des groupes de Brachiopodes entièrement fossiles montrent une fixation par le sommet de la valve ventrale qui ^{est} adoptée dès le début de la vie larvaire (RUDWICK, 1970).

Chez les Spondyles, ainsi que je l'ai dit au début de ce chapitre, il est rare que les conditions imposent une fixation par enfoncement d'épines dans le fond meuble (Craie du Crétacé supérieur). Par contre chez les Brachiopodes COOPER et WOOD (1960) citent huit familles de Productacea qui se fixent par ancrage d'épines sur des objets solides se trouvant sur le fond de la mer. Chez les Strophalosiacea cette fixation commence par cémentation de l'umbo et un anneau d'épines jouant le rôle d'ancre se développe autour de l'aire de fixation. A mesure de l'accroissement de la coquille des épines supplémentaires apparaissent et chez l'adulte elles atteignent une dimension considérable afin de conserver le contact avec le fond. Certaines de ces épines peuvent se prolonger à la surface du substrat et s'y souder sur plusieurs centimètres (fig. 38)

Figure 38 - Epines complexes sur un Strophomenidé du Permien, indiquant l'attachement par cémentation (d'après RUDWICK (1970).



Chez certains Strophomenidés la coquille adulte présente ainsi une véritable toison dense d'épines raciniformes soudées au substratum.

Il est donc remarquable de trouver dans des groupes très éloignés, comme Spondylus et Productus des dispositifs adaptatifs comparables dans leur aspect général. Tel est le cas, par exemple, pour le développement de longues épines. Cependant non seulement cette caractéristique est beaucoup plus répandue chez les Productacea que chez Spondylus, mais aussi chez ce dernier on ne constate jamais une soudure de l'extrémité des épines avec le substratum comme chez certains Productacea. Cette comparaison des adaptations chez les Spondylidae et certains Brachiopodes demanderait beaucoup plus amples développements qui n'entrent pas dans mon propos.

RESUME DE LA CINQUIEME PARTIE

Les *Spondylus*, après la perte de l'attachement byssal, et en se fixant sur un substratum quelconque, s'adaptent aux conditions de leur milieu. On a vu l'influence générale de la fixation, le rôle de la nature du fond et de la profondeur dans cette adaptation.

Le développement particulier du talon de la valve droite et l'irrégularité de forme de la coquille et d'ornementation sont en relation avec ce phénomène de fixation.

Selon la nature du fond, on connaît trois modes de fixation :

1 - Cémentation sur un fond à surface lisse et plate ; dans ce cas la valve droite est mince et l'ornementation de la valve gauche très réduite.

2 - Cémentation par des lamelles sur un fond dur et irrégulier (cas le plus fréquent) ; la valve droite selon la forme du substrat devient irrégulière.

3 - Sur un fond meuble. La coquille est parfaitement régulière, le talon de la valve droite est très réduit ou a disparu.

Les espèces actuelles de *Spondylus* sont pleurothétiques et vivent en général de 1 à 50m de profondeur. Cependant certaines espèces vivant à de grandes profondeurs ont une taille très faible, une ornementation extrêmement réduite et perdent leur coloration.

La fixation directe chez les autres Lamellibranches nous montre que :

1 - La soudure au substratum s'effectue chez les Monomyaires soit après la fixation byssale initiale temporaire, soit après une période de fixation byssale seulement chez les coquilles postlarvaires, soit à la fin du stade prodissoconque et sans fixation byssale.

2 - Presque tous les Lamellibranches fixés s'installent horizontalement sur le sol sauf dans certains cas exceptionnels comme celui des Etheridae qui adoptent une position verticale pendant sa vie postlarvaire.

3 - La fixation se réalise en général par la valve droite, mais certains Lamellibranches se fixent par la valve gauche et très rarement indifféremment par l'une ou l'autre.

En comparant le cas de Hinnites à celui de *Spondylus*, on observe que :

- 1 - chez Hinnites, après la fixation, le d.u.p. croît plus rapidement que le d.a.p. et la ligne cardinale est proportionnellement beaucoup plus grande chez le jeune que chez l'adulte.
- 2 - Chez Spondylus l'accroissement des deux diamètres après la fixation est sensiblement proportionnel.
- 3 - Les Spondylus peuvent se fixer par des épines, alors que les Hinnites se soudent au substratum uniquement par des lamelles concentriques.

Enfin la comparaison entre Spondylus et les Brachiopodes montre que la fixation par des épines chez les Brachiopodes est beaucoup plus fréquente, et chez certains les épines raciniiformes se soudent au substratum.

Sixième partie : ONTOGENIE.

Comme il a été dit au chapitre "adaptation" les Spondyles sont libres pendant la première partie de leur vie. Dans un second ^{temps} ils se fixent par un byssus. Ensuite ils se couchent sur le fond reposant sur leur valve droite qui se fixe fermement au substrat.

Les caractères des premiers stades embryonnaires, bien qu'ils soient plus courts que chez les Hinnites (YONGE, 1951) demeurent cependant visibles, parfois parfaitement conservés chez les adultes.

Des valves droites montrent à leur sommet un stade "Pecten" avec du côté antérieur l'oreillette pourvue d'un profond byssus. BERNARD (1896) avait fait la même observation au sommet de Spondylus gaederopus. Déjà JACKSON dans une étude considérable (1890) sur la phylogénie des Lamellibranches avait insisté sur l'importance de ce stade Pecten qu'il avait décrit chez certaines espèces.

Les résultats les plus intéressants m'ont été apportés par l'examen de six espèces fossiles, dont la liste est donnée ci-dessous et de plus de vingt espèces actuelles :

Sp. vaudini Lmk, Eocène, Bassin de Paris

Sp. palensis Rouault, Eocène de Pau

Sp. radula Lmk, Lutétien de Grignon

Sp. demisus Desh., Paléogène, Bassin de Paris

Sp. rarispinus Lmk Paléogène, Bassin de Paris

Sp. ferreolensis Font. Pliocène St Restitut

La prodissoconque est très bien représentée au sommet de Sp. vaudini (fossile) (fig. 39) (et Pl. 16, fig. 2) et Sp. sinensis (actuel) (fig. 40, Pl. 16, fig. 7).

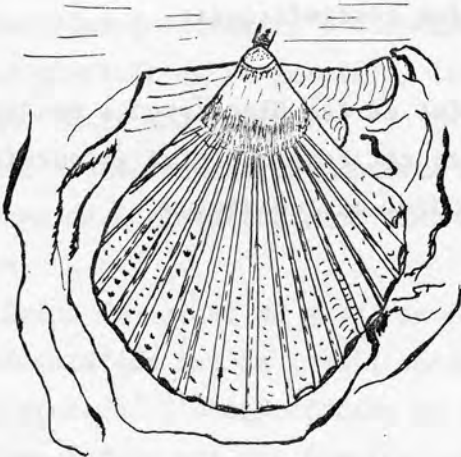


Figure 39 - Stade népionique de *Spondylus vaudini* (X 32). t. talon de la v. droite de la coquille adulte ; d. prodissoconque ; D. dissoconque ; S. sinus byssal ; C A. coquille adulte.

Malgré les grandes différences que présentent les dissoconques de ces deux espèces leurs prodissoconques sont tout à fait semblables. Il s'agit d'une petite coquille lisse, circulaire, peu bombée, symétrique formant une saillie régulière.

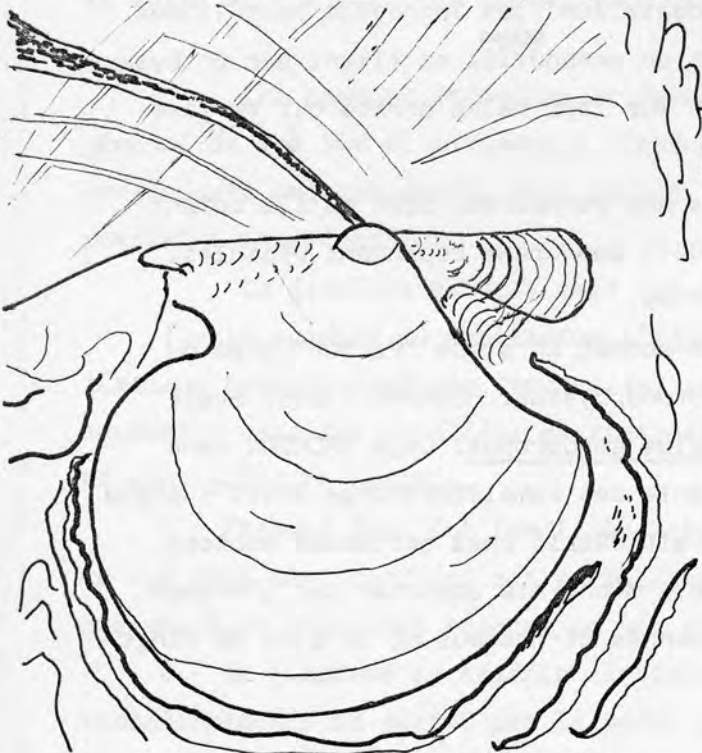


Figure 40 - Stade népionique chez *Sp. sinensis*. (X 60).

t. talon de la coquille adulte ;
f. fossette ligamentaire de la coquille adulte ;
P. prodissoconque ; D. dissoconque ; S. sinus byssal ;
O. auricule de la coquille népionique ; L. lamelles concentriques destinées à la première cémentation.

Sa taille est de 100 microns chez les deux espèces.

La description que BERNARD donne de la prodissoconque de Pecten concorde fort bien avec les observations ci-dessus.

Surtout chez les espèces cémentées le stade dissoconque présente de grandes différences par rapport à l'adulte. En outre il y a aussi de grandes différences entre les dissoconques des fossiles et des formes actuelles. Par contre les différences sont minimales entre les adultes des espèces actuelles cémentées et les espèces fossiles. Chez ces deux dernières surtout, la coquille jeune ressemble à un petit Pecten (plutôt du groupe de Pecten opercularis). Ce stade de ressemblance avec Pecten, dit "népionique" est le plus primitif de la dissoconque.

La coquille népionique est symétrique et équilatérale chez les Spondylus fossiles et subéquilatérale chez les espèces actuelles. La ligne cardinale à ce stade est très longue par rapport à la taille de la coquille. Les oreillettes sont très bien développées, mais du côté antérieur l'oreillette est plus allongée et présente toujours un très profond sinus byssal.

C'est à la fin de ce stade que l'animal se soude à un corps étranger et alors la coquille devient irrégulière, surtout quand il y a soudure. La symétrie bilatérale disparaît et le contour se déforme. La valve gauche n'est pas exempte de déformations, mais dans de moindres proportions.

Afin de préciser les caractéristiques de la coquille népionique je la décrirai en détail chez quelques espèces du Tertiaire et je releverai les caractéristiques des actuelles par comparaison.

Le stade népionique chez Sp. radula Lmk du Paléogène de Grignon consiste en une coquille de 1,3mm de d.u.p. et de 1,2mm de d.a.p. avec une ligne cardinale de 1mm de longueur. De la prodissoconque jusqu'à 0,3mm (en allant vers le bord palléal) la surface est lisse sans aucune trace d'ornementation. Ensuite apparaissent des côtes radiales très fines qui correspondent aux côtes secondaires de la valve gauche. Un peu plus tard, à une distance de 0,61mm du sommet on peut distinguer très facilement 19 à 21 côtes plus fortes, plus saillantes et divergentes (figure 41 et Pl. XVI, fig. 1,5,9), les intervalles étant plus étroits que les côtes. La surface de ces côtes ainsi que leurs intervalles sont sillonnés par le prolongement des fines côtes précédentes, observées vers le sommet. Le bord ventral de cette coquille est crénelé et son bord antérieur tronqué est plus long. A partir du bord palléal de cette coquille népionique très bien marqué sur la coquille adulte, les côtes radiales disparaissent et des côtes concentriques apparaissent.

Spondylus vaudini présente au sommet une coquille népionique d'un d.u.p. de 1,3mm et d'un d.a.p. de 1,1mm avec une ligne cardinale de 0,9mm (Pl. 16, fig. 6). Le

stade prodissoconque très distinct mesure 100 microns (Pl. 16 fig 2). du sommet

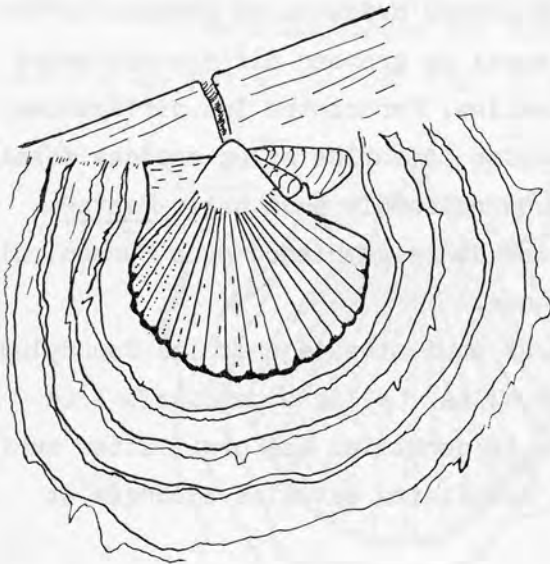


Figure 41 - Stade népionique chez *Spondylus radula* (X 23).

t. talon de la coquille adulte ;
O. auricule de la coquille népionique ;
S. sinus byssal ; D. dissoconque ;
C A. coquille adulte
L. Lamelles concentriques destinées
à la première cémentation.

jusqu'à une distance de 0,4mm la coquille est lisse ; puis de cette limite jusqu'au bord palléal on observe 18 à 20 côtes radiaires simples régulières. Elles divergent et augmentent de relief en allant vers le bord ventral. Leurs intervalles sont moins larges qu'elles. Elles présentent des aspérités qui peuvent être considérées comme des épines. A la fin du stade népionique la coquille devient très irrégulière et son ornementation disparaît immédiatement.

La coquille népionique chez *Spondylus demissus* Desh. a un d.u.p. de 1,1mm un d.a.p. de 1mm et une ligne cardinale de 0,8mm. Du côté antérieur elle présente une oreillette moins allongée et un sinus byssal moins profond que les deux espèces précédentes. Le nombre des côtes rayonnantes est de 20. Elles sont assez saillantes avec des intervalles aussi larges qu'elles et présentent quelques filets très fins. Du sommet jusqu'à 0,5mm la coquille est lisse et à partir de là on aperçoit les côtes rayonnantes qui sont séparées de la surface lisse par une strie d'accroissement (Pl. 16, fig. 10).

Ce stade chez *Spondylus rarispinus* est caractérisé par une oreillette antérieure très allongée avec un sinus byssal très profond et une oreillette postérieure très peu développée. Le d.u.p. est de 1,3mm et le d.a.p. de 1,2mm. Les côtes rayonnantes sont au nombre de 16 et elles apparaissent à 0,5mm du sommet. Elles sont moyennement saillantes ; les intervalles sont un peu moins larges qu'elles (Pl. 16, fig. 4 et 8).

Spondylus palensis est une espèce non cémentée de l'Eocène de la région de Pau. Le stade népionique chez cette espèce est représenté par une coquille très régulière, ayant un d.u.p. de 1mm et un d.a.p. de 0,90mm, la ligne cardinale a une longueur de 0,8mm. Les oreillettes sont égales et le sinus byssal est très peu profond. On compte 13 côtes rayonnantes qui se prolongent sur la coquille adulte où elles prennent des épines. Autrement dit la coquille adulte suit régulièrement la coquille népionique dont elle est cependant séparée par une ligne d'accroissement très bien marquée (Pl. 16, fig. 11 et 12).

Quant au Spondylus gaederopus j'ai examiné les stades jeunes chez un individu actuel de la Méditerranée et deux autres appartenant au Pliocène de Grèce (Morée) de la coll. Deshayes (coll. ENSM-Paris au laboratoire de paléontologie d'Orsay). Chez la valve actuelle la dissoconque est représentée par une petite coquille parfaitement régulière et dépourvue d'ornementation radiaire, avec un d.u.p. de 1,5mm et un d.a.p. de 1,5mm.

Au même stade chez les individus de Grèce la dissoconque est moins régulière, elle est ornée de 6 à 7 côtes rayonnantes très larges, plates, peu saillantes, séparées par des sillons beaucoup plus étroits qu'elles. Le crochet de cette coquille, par rapport à la forme vivante, est très étroit et pointu; les auricules ne sont pas très marquées.

Chez Spondylus ferreolensis du Pliocène de St Restitut la coquille népionique ressemble étroitement à celle observée chez Sp. gaederopus du Pliocène de Morée, mais avec un nombre de côtes rayonnantes plus grand, 13 à 15.

J'ai examiné les sommets de plus de vingt espèces actuelles qui montrent que la coquille népionique y est totalement différente de celle des espèces fossiles. Il sera intéressant de noter à part le cas de Spondylus imperialis, espèce actuelle qui a l'opposé de toutes les autres n'est pas cémentée. La coquille adulte est alors équivalve, équilatérale et très régulière; on ne note aucune trace d'adhérence sur la valve droite. Chez l'ensemble des espèces actuelles examinées la coquille népionique est en général subéquilatérale, arrondie, sans aucune ornementation sur la face externe, sauf de très fines stries d'accroissement; elle présente donc plutôt un aspect de Chlamys.

Au contraire l'examen de ce stade chez Spondylus imperialis montre une

coquille népionique semblable à celle des espèces fossiles, possédant donc des côtes ; on peut dire qu'elle a conservé ses caractères ancestraux. Sa ressemblance avec la coquille népionique de Sp. palensis est considérable. Le d.u.p. est de 1,5mm, le d.a.p. de 1,3mm et la ligne cardinale de 1mm. Les oreillettes sont bien développées, l'antérieure étant plus allongée et moins large que la postérieure ; le sinus byssal est assez profond. L'ornementation consiste en 18-20 côtes rayonnantes qui se prolongent sur la coquille adulte, mais une ligne d'accroissement très prononcée marque nettement la limite. Une différence de couleur l'accentue encore : la coquille népionique est jaune très clair, tandis que l'adulte est rouge.

Chez Spondylus sinensis Sow. forme actuelle de la mer de Chine, le stade népionique comprend une coquille régulière, circulaire, subéquilatérale, au bord antérieur tronqué, avec une oreillette postérieure très développée (fig. 40). Le d.u.p. est de 1,3mm, le d.a.p. de 1,1mm et la ligne cardinale de 1mm, ce qui montre qu'elle est plus large par rapport aux fossiles. Le sinus byssal est peu profond. La surface externe, comme dans le cas général des coquilles népioniques des espèces actuelles (sauf les non cémentées) est complètement lisse et dépourvue d'ornementation (Pl. 16, fig. 7).

Chez Spondylus ictericus actuel des Bermudes la coquille népionique a un d.u.p. de 1mm, un d.a.p. de 0,9mm et une ligne cardinale de 0,6mm. Il s'agit donc d'une forme plus étroite que pour les autres espèces. Elle est parfaitement symétrique avec un contour circulaire. Les oreillettes sont égales et très peu développées. Le sinus byssal est très profond. La surface de la valve demeure sans ornementation.

L'absence d'ornementation sur la coquille népionique des espèces actuelles (sauf je l'ai dit chez Sp. imperialis) et au contraire la présence de cette ornementation chez les espèces fossiles ne peuvent être attribuées à un facteur du milieu puisque dans ces deux cas la coquille n'est pas fixée. Il doit donc s'agir d'un caractère génétique. Spondylus imperialis conserve lui ses caractères ancestraux chez l'adulte.

RESUME DE LA SIXIEME PARTIE

De l'examen du sommet de la valve droite de six espèces fossiles et de plus de 25 espèces actuelles, nous avons pu tirer les résultats suivants :

- 1 - La prodissoconque est très bien représentée au sommet de Sp. vaudini

(fossile) et de Sp. sinensis (actuel) par une coquille semi-circulaire d'une taille de 100 microns. Ceci nous permet de présumer de l'existence du même stade pour toutes les espèces du genre.

2 - La dissoconque parfaitement régulière, d'un d.u.p. moyen de 1,2mm, un d.a.p. de 1,1mm et une ligne cardinale de 0,9mm, est ornée de côtes rayonnantes bien élevées et possède un profond sinus byssal sur le côté antérieur.

3 - La dissoconque, chez toutes les espèces actuelles examinées, consiste en une coquille à la surface tout-à-fait lisse et dépourvue d'ornementation radiale ; elle possède quelques stries d'accroissement. La taille moyenne est du même ordre de grandeur que celle des espèces fossiles.

4 - La disparition de l'ornementation de la coquille nêpionique chez les espèces actuelles est peut-être un caractère génétique.

Septième partie : EVOLUTION et PHYLOGENIE

Au début de ce chapitre, et avant de chercher à découvrir l'existence des relations phylogéniques entre les diverses espèces il peut être intéressant de citer quelques faits sur les relations phylogéniques de Spondylus dans l'évolution générale des Lamellibranches et de voir d'après certains auteurs les rapports ancestraux avec les Pectinidés.

I. Relations phylogéniques de Spondylus.

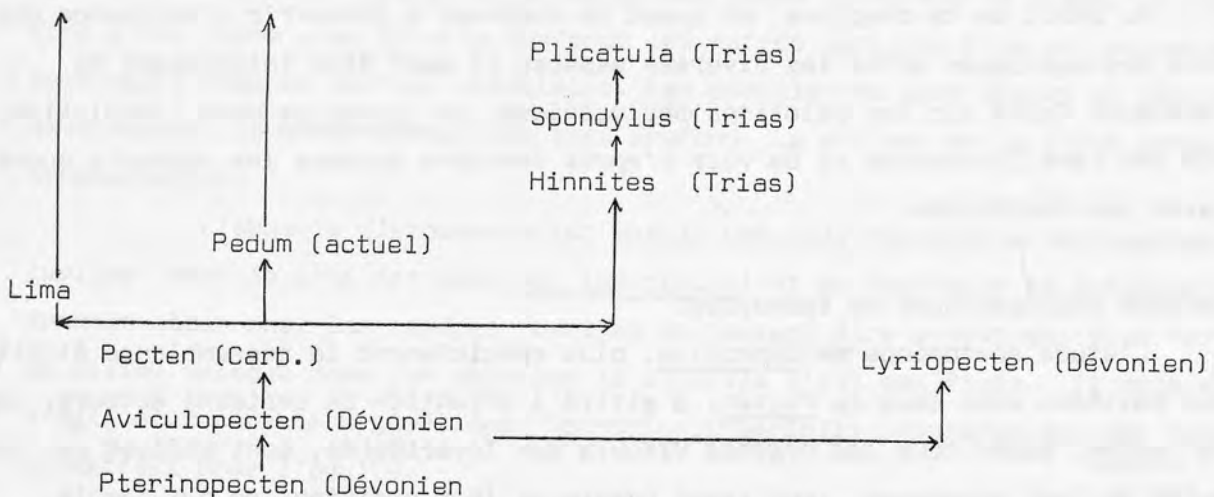
L'étude anatomique de Spondylus, plus spécialement la ressemblance étroite des yeux palléaux avec ceux de Pecten, a attiré l'attention de certains auteurs. Les yeux de Pecten, parmi tous les organes visuels des Invertébrés, sont uniques par la complexité de leur structure, leur grand nombre et leur position, ce qui semble indiquer une évolution en relation avec la faculté de nager. Il est donc intéressant de rechercher les relations entre Pecten et Spondylus, car ces derniers sont au contraire fixés.

Dans la classification de PELSENEER basée sur la structure des branchies l'ordre des Pectinacea (dans les Eulamellibranches) réunit Spondylidae, Pectinidae,

Aviculidae. Plus récemment les Pectinacea de RIDEWOOD ont la même composition. Dans la classification ou mieux le "classement" de PURCHON basée sur les types d'estomac le quatrième des cinq "grades" qu'il distingue renferme : Pectinidae, Spondylidae, et Limidae.

La coquille de Spondylus est cependant très différente de celle de Pecten. Les valves sont en général plus lourdes, plus épaisses chez le premier. Son contour et sa forme sont irréguliers à un degré plus ou moins avancé. Malgré ces différences frappantes à première vue chez les deux genres la coquille a tendance à reposer sur le fond par sa valve droite. Chez Pecten maximus la valve droite déborde la valve gauche de 3 à 6mm environ ; chez Spondylus la même valve droite recouvre largement la valve gauche. Il y a donc là deux points de ressemblance fondamentaux, surtout si on tient compte de la variabilité que montrent les Lamellibranches à ces deux points de vue.

JACKSON en 1890, dans une étude classique sur la phylogénie des Lamellibranches, base la parenté de Spondylus et de Pecten sur l'intermédiaire de Hinnites. D'après cette théorie il schématise les rapports entre Pecten, Hinnites, Spondylus, et Plicatula comme suit :



DAKIN (1928) trouve dans l'anatomie de Spondylus actuel des preuves non seulement incontestables de rapport avec Pecten, mais aussi de la direction de l'évolution. Pour lui les formes équivalves de Pectinidés, comme Pecten opercularis, sont les types les plus primitifs. De ce dernier on passe à Pecten maximus, puis Hinnites et comme terme extrême Spondylus. Ses arguments, déjà connus en partie sont :

I - chez toutes les espèces des deux genres l'animal repose dans la valve droite alors que la gauche joue un rôle de "couvercle"

II - on trouve le même muscle adducteur énorme et unique, correspondant au seul muscle adducteur postérieur. Il y a donc disparition du muscle adducteur antérieur. En outre chez Pecten et Spondylus le muscle adducteur unique comprend deux parties ayant chacune une fonction particulière (MARCEAU 1909 ; PELSENEER 1911 ; DAKIN 1928, BAYLISS, BOYLAND et RICHTIE 1930 ; KAWAGUTI et IKEMOTO 1959) (Voir une étude détaillée p.8). La partie lisse assure la fermeture durable, lente et continue, tandis que la partie striée sert pour les mouvements rapides utilisés pour la nage et le rejet des excréments de la cavité palléale.

Cependant chez Pecten le bord du manteau sert pour la nage ce qui n'est évidemment pas le cas chez Spondylus. D'ailleurs l'anatomie détaillée montre que chez Spondylus il y a réduction des fibres striées et que chez les Monomyaires la taille relative des deux portions varie largement suivant les genres (voir YONGE 1936) (figure 42).

En gros il y a un fort développement de la partie striée chez les nageurs qui va croissant dans la série Lima-Pecten-Amussium. Cependant chez des formes fixées la partie striée conserve encore un développement notable. Chez les neuf exemplaires figurés pour ceux se rapportant à Spondylus (H) et Plicatula (I) (voir fig. 42) c'est la partie lisse qui est dominante.

III - Chez la plupart des Bivalves les muscles rétracteurs du pied sont au nombre de quatre. Chez Pecten ne persiste que le muscle gauche postérieur, et en même temps il y a atrophie du pied. Chez Chlamys opercularis ce muscle rétracteur unique bien que réduit est encore bien visible. Chez Pecten maximus il est encore plus réduit. Chez Spondylus il est totalement disparu.

- Le tube digestif et l'orifice buccal de Spondylus ressemblent étroitement à ceux de Pecten et on remarque la même pigmentation jaune-orangé du bord des lèvres.

IV - Les yeux palléaux sont un des arguments majeurs pour la filiation entre Pecten et Spondylus.

V - Le velum de Pecten qui sert dans la nage, en même temps que le muscle adducteur bien que ne jouant plus ce rôle chez Spondylus a cependant conservé le même développement.

VI - Le système nerveux conserve aussi le même développement chez les deux genres. YONGE (1951) note cependant que outre la fixation directe au substratum par des épines ou des lamelles, la charnière isodonte va aussi à l'encontre des vues de DAKIN. Il pense que fondamentalement la fixation byssale existe chez tous les Pec-

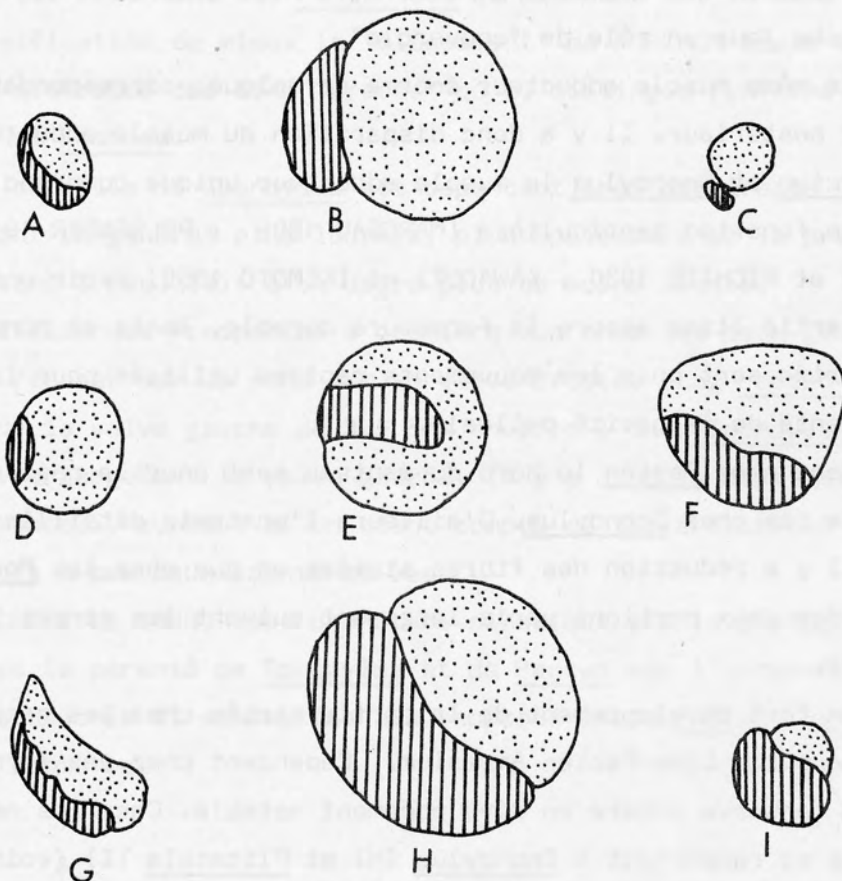


Figure 42 - La taille relative de la partie lisse (hachurée) et la partie striée (pointillée) du muscle adducteur chez quelques Monomyaires.

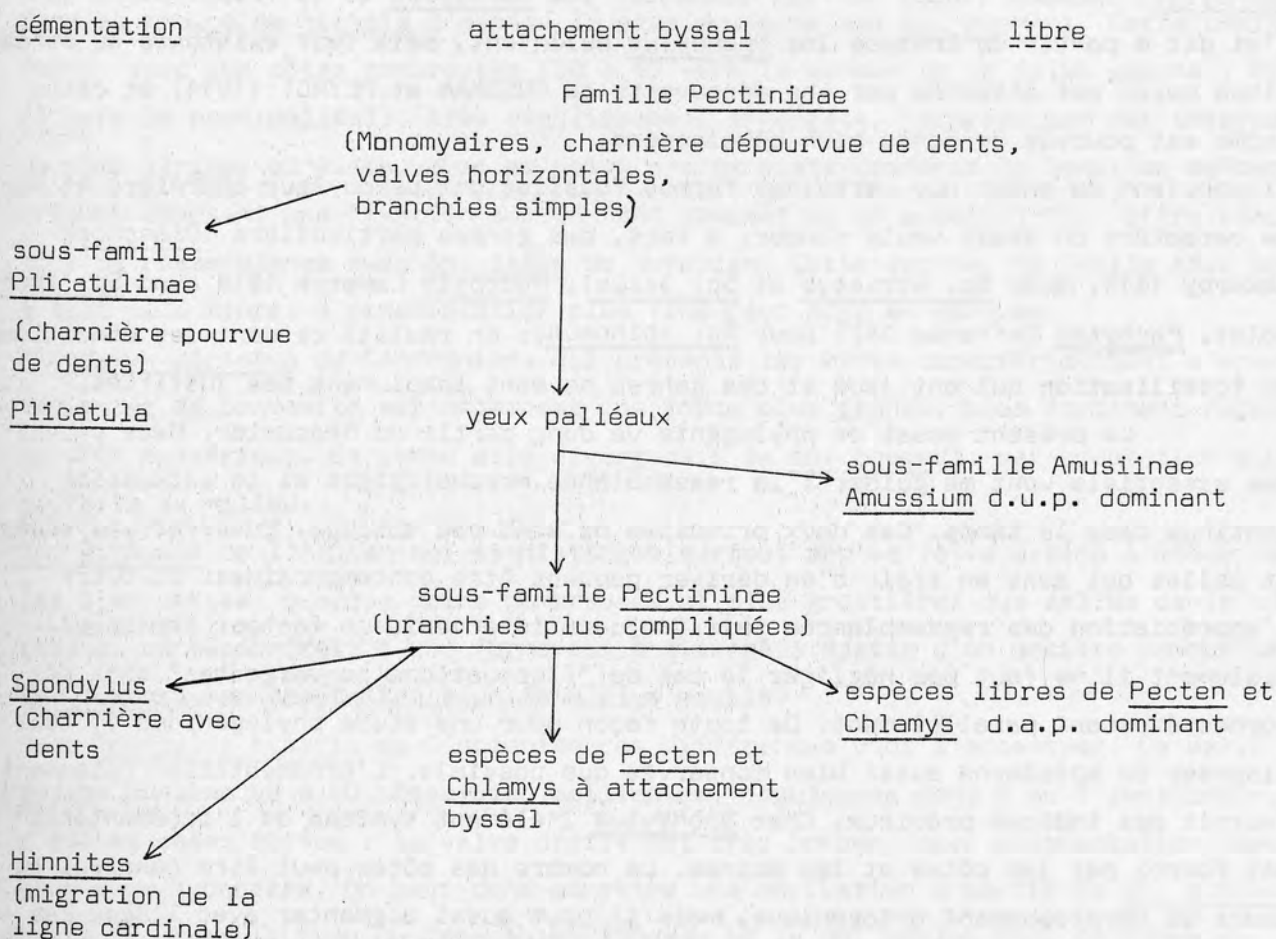
A. *Lima hians* (PELSENEER, 1911) ; B. *Pecten maximus* (DAKIN, 1909) ;
 C. *Amussium electrum* (PELSENEER, 1911) ; D. *Monia patelliformis* (YONGE, 1936) ; E. *Placuna placenta* (HORNELL, 1909) ; F. *Pteriaradiata* (YONGE, 1936) ; G. *Pinctada (Margaritifera) vulgaris* (HERDMAN, 1904) ; *Spondylus gaederopus* (DAKIN, 1928a) ; I. *Plicatula australis* (WATSON, 1930).

tinacea (sauf probablement Plicatula). L'évolution y serait donc en relation avec le pleurothétisme et s'effectuerait ensuite dans deux directions :

I - les adultes qui sont libres au cours de deux périodes de leur existence : pendant la vie embryonnaire et ensuite à l'état adulte après une phase de fixation byssale pendant le jeune âge. Tel serait le cas chez Amussium, certains Pecten et Chlamys.

II - à la fixation byssale succède une cémentation à un corps étranger définitive, par exemple : Plicatula, Hinnites, Spondylus.

YONGE (1951) parvient à l'arbre évolutif des Pectinidae reproduit ci-dessous :



II - Essai sur les rapports phylogéniques entre les diverses espèces de Spondylus.

Cette étude est basée sur la description morphologique, la répartition stratigraphique et la distribution géologique des espèces du Crétacé, du Tertiaire

et actuelles à l'échelle mondiale. Les matériaux très abondants que j'ai utilisés proviennent essentiellement des collections suivantes : ENSM-Paris (au laboratoire de Paléontologie d'Orsay), collection de l'Institut de Paléontologie du Muséum de Paris, collection d'Orbigny (également au Muséum), collection du laboratoire de Malacologie du Muséum de Paris.

Les paléontologistes attachent une grande importance à la charnière. Celle des Spondylus, avec ses deux fortes dents qui s'emboîtent de chaque côté du ligament serait d'origine relativement récente. D'après COSSMAN et PEYROT (1914) les Spondylidés du CARBONIFERE (Pachypteria de Koninck 1885) et du Lias (Terquemia Tate 1867) n'ont pas de dents quoique tous leurs caractères les rapprochent des Spondylus. JACKSON (1890) ne fait commencer les Spondylus qu'au Trias. Comme je l'ai dit à partir du Crétacé les Spondylus pullulent, mais leur existence au Jurassique moyen est attestée par une découverte de COSSMAN et PEYROT (1914) et cette forme est pourvue de dents bien développées.

Il convient de noter que certaines formes fossiles ont perdu leur charnière et sur ce caractère on avait voulu fonder, à tort, des genres particuliers (Dianchora Sowerby 1815, avec Sp. striatus et Sp. letus), Podopsis Lamarck 1819 avec Sp. truncatus, Pachytos DeFrance 1825 pour Sp. spinosus). En réalité ce sont les conditions de fossilisation qui ont joué et ces genres ne sont absolument pas justifiés.

Le présent essai de phylogénie va donc partir du Néocomien. Deux principes essentiels vont me guider : la ressemblance morphologique et la succession continue dans le temps. Ces deux principes ne sont pas absolus. En effet une espèce et celles qui sont en train d'en dériver peuvent être contemporaines. En outre l'appréciation des ressemblances fait toujours intervenir un facteur personnel. Egalement il ne faut pas négliger le cas de "fluctuations convergentes" dans des formes évoluant parallèlement. De toute façon pour une étude phylogénique il faut disposer de spécimens aussi bien conservés que possible. L'ornementation notamment fournit des indices précieux. Chez Spondylus l'élément typique de l'ornementation est fourni par les côtes et les épines. Le nombre des côtes peut être constant au cours du développement ontogénique, mais il peut aussi augmenter avec l'âge. Les épines, les écailles, granulations montrent d'innombrables variations, non seulement d'une espèce à l'autre, mais au cours du développement individuel et aussi à l'intérieur d'une même population. L'étude de la variabilité individuelle demanderait des échantillons nombreux, ce qui n'est que très rarement le cas chez les Spondylus.

J'ai aussi insisté sur les caractéristiques que pouvait fournir la dissoconque (voir p.185).

La revue des espèces, leur réunion dans des "groupes" ont permis d'esquisser une possible filiation dans ses grandes lignes. C'est ce premier schéma que je discuterai maintenant.

SPONDYLUS DU CRETACE. Les quatre groupes distingués : de hystrix, de spinosus, de truncatus et de santonensis ont probablement des origines différentes, sauf pour les deux premiers, qui pourraient avoir une origine commune.

Dans le groupe de hystrix l'espèce la plus ancienne est Sp. roemeri. Cette petite forme, avec ses côtes nombreuses (30 à 40 vers le sommet de la valve gauche ; 65 à 75 vers le bord palléal), très régulièrement arrangées, séparées par des intervalles de même largeur qu'elles, avec sa valve droite plate couverte de lamelles concentriques dénotant une fixation sur un fond compact ou un substrat dur, offre beaucoup de ressemblance avec Sp. latus du Turonien. Cette espèce, de taille plus petite, à test plus mince, à ornementation plus fine peut donc en dériver.

Spondylus striatus du Cénomanién, qui présente les mêmes caractéristiques d'ornementation et de convexité est cependant une forme plus grande, plus fortement recourbée du côté postérieur. En somme elle divergerait de Sp. roemeri, par adaptation plus parfaite au milieu.

Sp. gibbosus de l'Albien qui se distingue surtout par sa valve droite à côtes radiales bien nettes, quoique moins nombreuses et plus grossières que celles de la valve gauche, correspondrait à une forme qui a divergé à partir d'un ancêtre commun de Sp. roemeri par adaptation à un fond plus meuble.

Avec Spondylus hystrix du Cénomanién ces différences vont s'accroître. La valve gauche possède 50 à 60 côtes bien saillantes, anguleuses dont 5 ou 6 sont pourvues d'épines assez fortes ; la valve droite est très bombée, avec ornementation beaucoup plus grossière. On peut donc admettre une dérivation à partir de Sp. gibbosus. Entre Sp. hystrix type du Cénomanién d'Essen et le Sp. baylei Coq. et Peron du Crétacé supérieur d'Algérie les divergences s'accroissent : les côtes sont plus larges, les épines moins nombreuses sont aussi plus larges et couchées, les petites côtes intercalaires ont tendance à disparaître.

Avec le Sp. suberratus rapporté en abondance des marnes à Echinides du Lourestan

les ressemblances vont vers Sp. baylei d'une part et vers Sp. serratus Woods de la craie à Marsupites. Dans une certaine mesure Sp. subserratus pourrait être intermédiaire entre hystrix et baylei.

Dans le cortège de hystrix il faut citer Sp. alternatus et Sp. hippuritarum du Turonien, caractérisés par la diminution du nombre des côtes, à épines pointues et bien développées de la valve gauche, grosses et courtes sur la valve droite.

Spondylus latus montre des caractères d'adaptation à des fonds mous : valve droite se fixant sur toute sa surface, plate. Cependant les côtes nombreuses (60-70) fines de la valve gauche et le contour de la coquille indiquent des rapports avec Sp. du-templeanus du Cénomanién. Cette dernière espèce par contre est adaptée à des fonds compacts, se fixant par la partie apicale de la valve droite, dont le talon se développe et qui devient plus convexe.

Le groupe de Sp. spinosus avec ses deux espèces (spinosus et obesus) commence dans le Turonien et s'étend dans le Sénonien ; il montre de curieuses ressemblances avec le genre Pecten. La taille forte (jusqu'à 100mm) est en moyenne de 50-60mm ; le contour est à symétrie bilatérale, l'ornementation consiste en 26 à 38 côtes radiales, bien développées, très rarement épineuses à la valve gauche, mais pourvues pour 6 à 8 d'entre elles de très longues épines à la valve droite. L'examen des spécimens bien conservés dans leur région apicale montre qu'une fixation éphémère du naissain portait sur une surface de pas plus de 4mm² probablement. La phase juvénile de cémentation par des lamelles concentriques irrégulières reflète dans sa morphologie largement celle de l'objet sur lequel elle se trouve. Ce stade dure jusqu'à un diamètre de 5-10mm. Ensuite une fixation est assurée par des épines qui dès le stade de 18mm sont très fortes et bien développées. Le développement de ces épines ne semble pas suivre de règle. En général les deux derniers rangs d'épines situées à l'extrémité de deux côtes latérales de la valve droite sont considérablement développées. Elles sont longues, en pointe avec une rainure sur la partie supérieure. Elles se projettent initialement au delà du bord palléal suivant un angle de 40° avec la surface de la coquille et de 90° avec son contour palléal. Il existe en général 6 ou 7 côtes pourvues d'épines, mais le contour de la valve est entouré par les plus longues épines. Quand une épine est brisée au cours du développement le manteau peut procéder à sa régénération.

Toutes ces caractéristiques, que nous rappelons, prouvent une adaptation à la vie sur un fond mou.

On pourrait par le nombre des côtes trouver des rapports avec hystrix, mais il semble

plus probable que spinosus dérive d'une forme antérieure inconnue. Il semble que Sp. obesus du Sénonien dérive sans difficulté de Sp. spinosus, d'ailleurs pour certains auteurs il n'en est qu'une variété.

Les deux autres groupes de Spondylus du Crétacé supérieur ne permettent pas une étude évolutive bien satisfaisante.

Dans celui de Sp. truncatus on peut voir dans Sp. coquandianus du Turonien la forme ancestrale qui aurait donné Sp. truncatus du Turonien supérieur et du Sénonien et Sp. globulosus du Sénonien qui est plus bombé. Aucune de ces formes ne dépasse le Sénonien.

Aussi isolée l'espèce décrite dans le Sénonien sous le nom de Sp. santonensis offre seulement des ressemblances avec Sp. carantonensis de Cognac.

SPONDYLUS DU PALEOGENE. Je prendrai séparément les trois groupes que j'ai suivis dans le Paléogène depuis le Montien afin de chercher d'une part leurs relations possibles avec les groupes du Crétacé et d'autre part les relations qu'ils présentent entre eux ;

1 - Groupe de Sp. buchi Philippi. La première espèce chronologiquement est Sp. bousensis Villatte du Montien de la mare de Boussan. D'après la description et la figuration de son auteur (1962, p. 241, Pl. XIII, fig. 9-10) ce Spondyle possède tout à fait les caractéristiques de Sp. buchi.

- coquille régulière, équivalve ou subéquivalve, équilatérale ou subéquilatérale et biconvexe.
- existence de 20 à 30 côtes rayonnantes à chaque valve, très régulièrement allongées jusqu'au sommet, à section arrondie. Dans le groupe ce nombre peut augmenter avec l'âge et chez Sp. aegyptiacus par exemple il est supérieur à 50 au bord palléal.
- dans la plupart des cas les côtes de la valve gauche sont dépourvues d'épines ;
- par contre 6 ou 7 côtes de la valve droite sont pourvues d'épines très peu nombreuses (3 à 4 pour chaque côte), longues, à forte base ;
- l'aire de fixation est restreinte à 1-4mm vers le sommet.

Ces caractères permettent d'avancer une filiation avec le groupe de Sp. spinosus du Crétacé. En particulier les relations paraissent étroites entre Sp. spinosus et Sp. buchi.

2 - Groupe de Sp. cisalpinus. Les deux espèces de ce groupe sont très étroitement

liées l'une à l'autre.

Sur 122 individus de Sp. bifrons CORNELLA a constaté que le plus souvent les côtes sont usées et incrustées de Bryozoaires, parfois elles laissent place à des lamelles fines et serrées qui caractérisent la zone d'adhérence. Discrètement individualisées, ou bien nettes, les côtes montrent une grande variabilité. Les graphiques ci-dessous montrent la variabilité de leur nombre. Pour la valve droite le minimum est de 40 côtes ; à la valve gauche (où elles sont plus fortes) leur nombre varie entre 40 et 70 mais avec un mode entre 60 et 62.

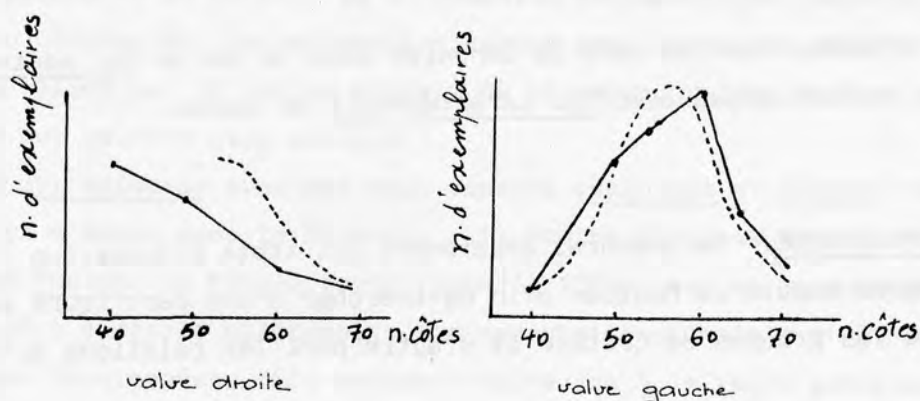
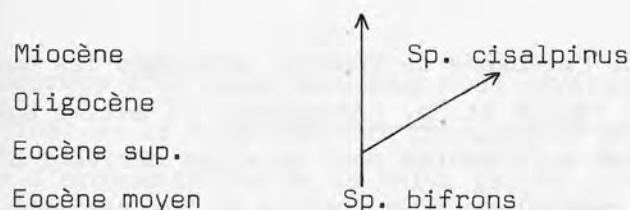


Figure 43 - Variation du nombre de côtes radiales chez Sp. bifrons Müntz. (= podopsideus Lmk) (d'après Cornella).

Bien qu'érodées ces côtes devaient être fortement saillantes, à section large à la base. On peut supposer une relation avec une adaptation à un fond mou. L'absence d'irrégularité à la valve droite plaide dans le même sens. Les longues épines devaient servir de soutien. D'ailleurs elles sont régulièrement distribuées également espacées, elles se trouvent aussi bien dans la région umbonale que palléale, en avant qu'en arrière. Elles peuvent devenir progressivement plus fines en allant vers le bord palléal. A la base des épines les stries d'accroissement dessinent une incision profonde. Toutes ces caractéristiques, ainsi que les stries d'accroissement tantôt très nombreuses et saillantes, tantôt très fines au point que la surface paraît lisse montrent que les relations de cisalpinus s'établissent avec Sp. bifrons. Il y a d'ailleurs relai dans le temps, ainsi que le souligne le schéma de CORNELLA.



3 - Groupe de Spondylus radula. Les six espèces de ce groupe sont très proches par leurs caractéristiques ornementales et l'aspect général de la coquille. Sp. radula se trouve dans presque tout l'Eocène, avec un maximum au Lutétien, qui correspond aussi à la plus grande extension géographique.

Pour tenter de débrouiller des relations dans ce groupe j'ai comparé les différentes formes d'après les éléments les plus fins de l'ornementation.

Chez radula la charnière est bien développée et à la valve gauche elle se prolonge par deux oreillettes bien marquées, ornées de côtes épineuses parallèles à celles de la surface de la valve et de même forme. Le talon de la valve droite se recourbe en arrière à angle droit et montre une fossette triangulaire incisée dans sa partie médiane, particularité qui se retrouve chez Sp. rarispinus, Sp. multistriatus, Sp. vaudini et Sp. demissus. Sur la valve gauche de Sp. radula on compte plus de 150 côtes rayonnantes de trois types : fort, moyen et faible.

Les côtes fortes sont au nombre de 12 à 16 ; elles portent des épines peu nombreuses, pointues, triangulaires.

Les côtes moyennes sont au nombre de 3 à 6 dans chaque intervalle des précédentes ; elles portent des épines identiques mais moins fortes.

Entre les côtes moyennes il y a une petite costule formée d'épines très fines et granuleuses qui ne monte pas au-delà du milieu de la valve.

Chez Sp. rarispinus et Sp. granulosus on a fondamentalement la même disposition ornementale, mais le nombre de côtes majeures a tendance à diminuer (7 à 9) et les côtes moyennes et faibles ont tendance à devenir lisses chez Sp. rarispinus. Chez Sp. granulosus les côtes paraissent plus égales, il y a 10-12 côtes principales, dans les intervalles on observe trois côtes secondaires et le filet finement granuleux existe.

Chez Sp. multistriatus la régularisation est plus complète encore. Sur la valve gauche il y a 40 à 50 côtes égales arrondies avec des intervalles légèrement plus larges qu'elles. Dans certains d'entre-eux on voit des côtes secondaires, mais pour la plupart ils en sont dépourvus. Aucun des 25 exemplaires que j'ai examinés ne m'a montré d'épines.

CORNELLA (1967) au sujet des Spondylus du Paléogène de Vénétie considère les quatre espèces Sp. bifrons, Sp. cisalpinus, Sp. radula et Sp. rarispinus. Il estime que bifrons et radula présentent des affinités suffisantes pour qu'elles dérivent d'un ancêtre commun. D'autre part il sépare complètement Sp. radula et Sp. rarispinus qui cependant sont voisins. Je considère ces conclusions comme inexactes pour les raisons suivantes :

- Sp. bifrons et Sp. radula sont deux espèces bien répandues dans l'Eocène moyen qui présentent des caractéristiques tout à fait divergentes soit dans l'aspect d'ensemble de la coquille, soit dans l'ornementation (voir p. 103 ss)
- La ressemblance entre Sp. radula et Sp. granulatus est si grande que le second pourrait être considéré comme variété du premier. La charnière plus étroite, la diminution du nombre des côtes majeures (10 à 12), la convexité légèrement plus forte, le contour légèrement plus allongé sont les seules différences entre ces deux espèces.
- Sp. rarispinus en conservant des caractères communs aux deux espèces précédentes diffère de Sp. granulatus par la diminution du nombre des côtes majeures (7 à 9), la convexité encore plus forte et les côtes secondaires manifestant une tendance à devenir lisses ;
- Sp. mustistriatus se distingue de l'espèce précédente par la disparition des côtes majeures, la diminution du nombre des côtes secondaires, la disparition des épines sur ces côtes et la convexité plus forte de la coquille.
- Sp. demissus est bien proche de Sp. radula dont il ne se distingue que par la taille plus petite, le talon de la valve droite plus étroit, plus fortement renversé en dehors et le sillon ligamentaire proportionnellement plus large.
- Encore plus petit Sp. vaudini n'est sans doute qu'une variété de Sp. radula.

SPONDYLUS DU NEOGENE.

Le groupe de Spondylus ferreolensis (= concentricus) et Sp. gaederopus est étroitement lié à celui de Sp. radula. Ainsi, précisant la description donnée précédemment (p.) je soulignerai les ressemblances de Sp. ferreolensis (apparu à l'Aquitanién et se continuant dans tout le Miocène) avec Sp. radula.

- par son aspect général (contour, convexité très forte de la région umbonale, la forme des auricules, l'incision externe de la fossette ligamentaire, le bord palléal crénelé sur la face interne) la valve gauche concorde très exactement avec Sp. radula. Cependant Sp. concentricus est de taille plus grande, sa valve droite est plus massive,

pourvue d'un talon beaucoup plus développé et situé parallèlement à l'axe longitudinal de la coquille. Ces changements pourraient être de nature écologique :

- l'ornementation de la valve gauche consiste en 9 à 10 côtes principales à longues épines arrondies vers le bord ventral, triangulaires et pointues (exactement comme celles de radula) sur la moitié supérieure de la valve. Dans l'intervalle de ces côtes on compte 5 à 6 filets radiaires dépourvus d'épines, très peu élevés, surtout sur la partie ventrale et bien plus évidents sur le milieu de la coquille.
- les filets fins, épineux ou granuleux qui existent dans l'intervalle des côtes secondaires de Sp. radula sont absents chez Sp. ferreolensis, mais en regardant à la loupe la partie umbonale (sur 15mm en partant du crochet) on constate l'existence d'un filet finement épineux, du type de Sp. radula dans chaque intervalle des côtes secondaires.

En outre les deux espèces se relaient dans le temps : Sp. radula prend son développement maximum à l'Eocène moyen, il devient progressivement moins abondant, tandis que Sp. ferreolensis apparaît dans l'Aquitanién inférieur et il est fort possible qu'il dérive de Sp. radula.

D'autre part Sp. gaederopus présente des ressemblances très fortes avec Sp. ferreolensis. Sans apporter de preuves CORNELLA (1967) fait dériver Sp. gaederopus de Sp. cisalpinus. Ce n'est pas mon opinion et la comparaison de formes fossiles miocènes de Sp. gaederopus et Sp. ferreolensis souligne encore les ressemblances de ces deux espèces.

Sur la valve gauche de Sp. gaederopus on compte 10 à 12 côtes pourvues du même type d'épines que chez radula. Dans certains des intervalles de ces côtes majeures on compte 2 à 3 côtes secondaires, mais celles-ci ne sont pas visibles dans tous les intervalles.

Enfin un troisième système de filets à raison de 3 à 6 par intervalle vient s'introduire. Ces filets sont formés par de petites épines en triangle rectangle dont l'hypoténuse est tournée vers le sommet, exactement comme chez radula.

Cependant par rapport à Sp. gaederopus, Sp. radula est de taille plus grande, l'aspect général de la coquille est différent, la charnière est large et solide, avec un long talon à la valve droite, et un talon relativement beaucoup plus développé à la valve gauche, l'ornementation épineuse de la valve droite qui se compare à celle de ferreolensis.

Remarquons que Sp. ferreolensis débute dans l'Aquitanién inférieur et se développe dans le Miocène alors que Sp. gaederopus débute dans le Miocène moyen et ne prend de l'importance que dans les étages plus élevés. Je pense donc pouvoir faire dériver Sp. gaederopus de Sp. ferreolensis, mais ayant mieux conservé les caractères ornementaux de son plus lointain ancêtre : Sp. radula.

Il est à noter que chez les Sp. gaederopus vivant actuellement en Méditerranée le test est plus mince, les épines des côtes majeures sont plus faibles et creuses, les côtes secondaires ont disparu ou sont très peu marquées, les filets épineux se sont résorbés.

Les trois autres espèces du Néogène méditerranéen ne permettent pas de considérations évolutives très détaillées.

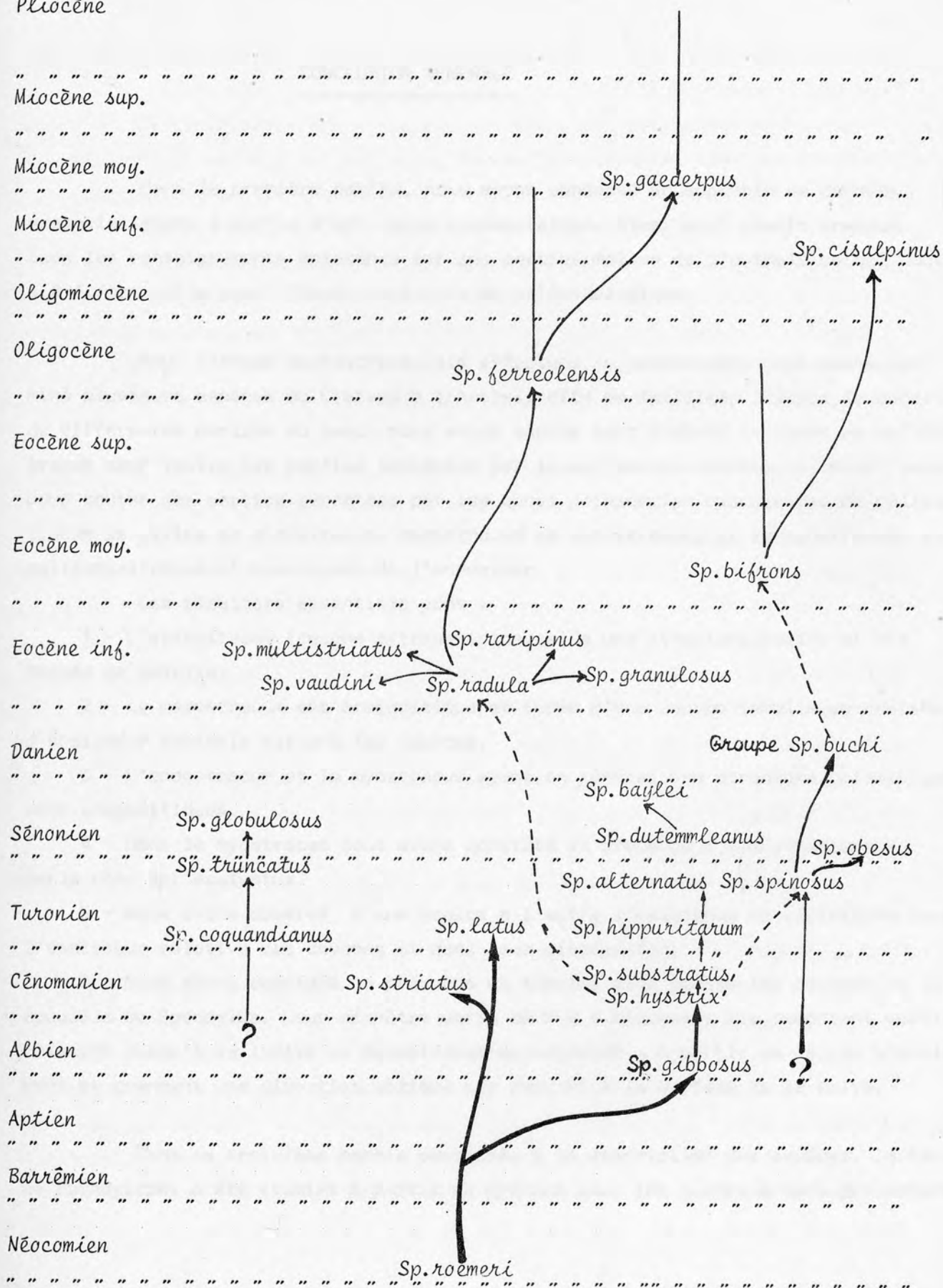
Spondylus crassica au sens large est représenté depuis l'Aquitanién (var. aquitanicus Cossman & Peyrot 1914, p. 363, Pl. XVII, fig. 24-26). Il s'agit sans doute de la plus grande des espèces de Spondylus fossiles. Sans affinités très étroites avec les autres espèces elle ressemble cependant à Spondylus gaederopus par l'ornementation de sa valve gauche, notamment avec les trois systèmes de côtes. Par la forme de la coquille et l'ornementation de la valve gauche on peut aussi évoquer Sp. pictorum (voir p.73).

Spondylus gussonii Costa semble correspondre à une adaptation à la profondeur qui se traduit par des caractéristiques frappantes au point d'avoir amené la proposition d'un sous-genre particulier (Corallospondylus Monterosato). Le groupe de Sp. gussoni est individualisé dès le Miocène. On peut lui trouver des ressemblances par la forme et l'ornementation avec Sp. latus du Crétacé et aussi par les caractéristiques de la valve droite avec Sp. radula. Dans ces cas le terme de "convergence" vient à l'esprit.

Spondylus decussatus se situe aussi totalement à part par ses caractères morphologiques.

Le tableau ci-après résume les rapports phylogéniques que j'ai pensé se présenter entre les principales formes de Spondylidés du Crétacé à l'actuel.

Pliocène



CONCLUSION GENERALE

Dans la première partie, nous avons condensé un ensemble de données, essentiellement à partir d'une large documentation. Ainsi sont réunis presque tous les renseignements existants sur les parties molles de l'animal, ce qui nous a été fort utile pour l'étude évolutive et paléoécologique.

Pour l'étude microstructurale effectuée au laboratoire nous avons examiné plusieurs espèces du Crétacé à l'Actuel. Afin de faciliter l'étude de détail de différentes parties du test, nous avons adopté tout d'abord le terme de palliostracum pour toutes les parties secrétées par la surface du manteau, et myostracum pour toutes les parties secrétées par les zones d'insertion musculaire. Le palliostracum se divise en ectostracum, mesostracum et endostracum, et le myostracum, en palliomyostracum et myostracum de l'adducteur.

Les résultats essentiels sont :

- 1 - L'ectostracum (couche externe épineuse) a une structure foliée et est formée de calcite.
- 2 - Le mesostracum est aragonitique et formé d'une couche lamelleuse-croisée d'épaisseur variable suivant les espèces.
- 3 - L'endostracum et le myostracum ayant en général une structure prismatique, sont aragonitiques.
- 4 - Dans le myostracum nous avons constaté la présence d'une structure de perle chez *Sp. aculeatus*.
- 5 - Nous avons observé d'une espèce à l'autre l'existence de variations dans l'épaisseur relative des couches et dans leur disposition.
- 6 - Nous avons constaté la présence de tubules dans toutes les couches de la coquille de *Spondylus*. Leur diamètre varie de 6 à 8 microns ; ils remontent verticalement jusqu'à la limite de mesostracum-ectostracum ; à partir de là ils s'inclinent et prennent une direction oblique par rapport à la surface de la valve.

Dans la troisième partie consacrée à la description des espèces, la faune de Spondylidés a été étudiée à partir du Crétacé sous les quatre grands groupements

stratigraphiques suivants : espèces actuelles, espèces du Néogène, espèces du Paléogène, espèces du Crétacé.

Bien que souvent les espèces ne soient représentées que par un petit nombre d'individus, il nous a été possible de déceler certaines synonymies.

Les Spondyles existant encore actuellement, une étude biologique et écologique d'une population actuelle permettrait de définir les caractères morphologiques les plus aptes à fournir une base solide pour l'établissement de la systématique de cette famille. Une étude de variabilité compléterait une telle analyse et aurait l'avantage de s'appuyer sur des caractères morphologiques dont la signification biologique serait connue. Une telle étude pourrait ensuite être adaptée aux Spondyles fossiles dont le nombre d'espèces est très important.

Dans la quatrième partie consacrée à la biogéographie et à la paléobiogéographie nous avons étudié tout d'abord la répartition des espèces actuelles du genre, qui est comprise entre 45° de latitude sud et 45° de latitude nord. Parmi les cinq provinces étudiées, la province indopacifique avec 45 espèces est la plus riche, par contre sur les côtes d'Afrique Orientale aucune espèce n'a été mentionnée.

Pendant le Tertiaire des différences très nettes se manifestent entre le Paléogène et le Néogène. Au cours de la première période les Spondylidés parviennent dans des régions plus nordiques que pendant la seconde. En outre avec 38 espèces la faune de Spondylidés du Paléogène est plus riche que celle du Néogène.

Dans le Crétacé parmi les quatre provinces étudiées, la province européenne avec 26 espèces est la plus riche, le nombre des espèces à partir du Cénomaniens y est maximal.

Le phénomène d'adaptation chez *Spondylus* a été étudié dans la cinquième partie où on a vu l'influence générale de la fixation, le rôle de la nature du fond et de la profondeur dans cette adaptation.

La fixation chez les autres Lamellibranches (surtout chez les genres voisins de *Spondylus* comme *Hinnites*) a été brièvement étudiée et comparée avec celle de *Spondylus*. Une comparaison a également été faite entre *Spondylus* et Brachiopodes.

Une étude ontogénétique d'après l'examen du sommet de la valve droite de quelques espèces fossiles et plusieurs espèces actuelles a fourni des résultats très intéressants sur la présence de la prodissoconque chez certaines espèces fossiles et actuelles. On a observé les caractères morphologiques externes de la dissoconque chez les espèces examinées qui diffèrent très remarquablement chez

les fossiles et actuelles.

Outre les relations phylogéniques entre les diverses espèces de chaque groupe de Spondyles fossiles, nous avons essayé de découvrir des affinités entre les différents groupes.

Les résultats de cette partie sont présentés dans le schéma phylogénique de la page (205), sur lequel les relations incertaines en raison du manque de formes intermédiaires, sont indiquées par des lignes discontinues.

- SCHEIDT A., 1934 - Die Kreidablagerungen westlich Elbe und Juchow. Teil. Die Fauna der obersten Kreide in Sachsen. Börsen und Kommissions-Verh. Preuss. geol. Landesanst., N.F. 159, 477 p.
- SHANNON R., 1895 - Influence de la formation pluviale sur la météorologie des mollusques acéphales digénaires. Paris, Ann. Sc. Nat. Paris, (9).
- SODAL A. (d'), 1846 - Description des fossiles recueillis par M. Tarent dans les couches à Nummulites des environs de Bayonne. - Mem. Soc. géol. Fr., (2), 3, 189-217.
- SODAL A. (d'), 1850a - Description des fossiles du groupe Nummulitique recueillis par M. S.P. Pratt et M. J. Delbos aux environs de Bayonne et Dax. Mem. Soc. géol. Fr., sér. (2), 3, 397-456.
- SODAL A. (d'), 1850b - Histoire des Progrès de la Géologie. 1-3 (3) tableaux de la Faune Nummulitique. Paris. - 624 p.
- SODAL A., 1932 - Paléontologie de Madagascar XVIII. - Faune malacologique du District sud. du Sud-Ouest de Madagascar, p. 17 - Annales de Paléontologie, Paris.
- SODAL A., 1952 - Catalogue raisonné des Fossiles Nummulitiques du District de Nice. Mem. Soc. géol. Fr., (2), 4, 245-285.
- SODAL A., 1896 - 3^e Note sur le développement et la morphologie de la coquille des Lamellibranches (Anisomyalres). - Bull. Soc. géol. Fr., (2), 21, 412-440.
- SODAL A.S., 1930 - The shell structure of the mollusks. D. Agl. Danske Vidensk. Selsk. Skr. Naturvidensk. Mathem., (9), 2, n° 2, p. 231-320, 15 pl.
- SODAL A., 1911a - Etudes paléontologiques sur la Nummulitique Alpine. - Mem. Explic. Carte Géol. détail. Fr., 2, 439 p.
- SODAL A., 1911b - Etudes stratigraphiques et paléontologiques sur la Nummulitique de Biarritz. - Ann. Mébert, Paris, 5, 96 p.
- SODAL A., 1917 - Etudes paléontologiques sur la Nummulitique Alpine. - Mem. Explic. Carte géol. détail. France, p. 167-173.

BIBLIOGRAPHIE

- ANDERT H., 1934 - Die Kreideablagerungen zwischen Elbe und Jeschken. III. Die faunae der obersten Kreide in Sachsen, Böhmen und Schlesien-Abh. Preuss. geol. Landesanst., N.F. 159, 477 p.
- ANTHONY R., 1905 - Influence de la fixation pleurothétique sur la morphologie des Mollusques acéphales dimyaires. Paris, Ann. Sc. Nat. Paris, (9).
- ARCHIAC A. (d'), 1846 - Description des fossiles recueillis par M. Thorent dans les couches à Nummulites des environs de Bayonne. - Mém. Soc. géol. Fr., (2), 2, 189-217.
- ARCHIAC A. (d'), 1850a - Description des fossiles du groupe Nummulitique recueillis par M. S.P. Pratt et M. J. Delbos aux environs de Bayonne et Dax. Mém. Soc. géol. Fr., sér. (2), 3, 397-456.
- ARCHIAC A. (d'), 1850b - Histoire des Progrès de la Géologie. 1-3 (3) tableau de la faune Nummulitique, Paris. - 624 p.
- BASSE E., 1932 - Paléontologie de Madagascar XVIII. - Faune malacologique du Crétacé sup. du Sud-Ouest de Madagascar, p. 17 - Annales de Paléontologie, Paris.
- BELLARDI L., 1852 - Catalogue raisonné des Fossiles Nummulitiques du Comté de Nice. Mém. Soc. géol. Fr., (2), 4, 205-300.
- BERNARD F., 1896 - 3° Note sur le développement et la morphologie de la coquille des Lamellibranches (Anisomyaires). - Bull. Soc. géol. Fr., (3), 24, 412-449.
- BØGGILD D.B., 1930 - The shell structure of the Mollusks. D. Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Skr. Naturvidensk. mathem. (9), 2, n° 2, p. 231-326, 15 pl.
- BOUSSAC J., 1911a - Etudes paléontologiques sur le Nummulitique Alpin. - Mém. Explic. Carte Géol. détail. Fr., 7, 439 p.
- BOUSSAC J., 1911b - Etudes stratigraphiques et paléontologiques sur le Nummulitique de Biarritz. - Ann. Hébert, Paris, 5, 96 p.
- BOUSSAC J., 1911 - Etudes paléontologiques sur le Nummulitique Alpin. - Mém. Explic. Carte géol. détail. France, p. 167-173.

- BRONGNIART A., 1822 - Description géologique des environs de Paris. 2° édit., Paris, Dufour.
- BRONGNIART A., 1832 - Mémoire sur les terrains de sédiments supérieurs calcaire-trappéens du Vincentin I-IV, 1-86. Paris : F.G. Levrault.
- BRONN H.G., 1824 - System der urweltlichen Konchylien etc., 1-56, Heidelberg, J.C.B. Möhr.
- BRONN H.G., 1848 - Index Paleontologicus, 2, 777-1381, Stuttgart, E. Schweizerbart.
- BUCQUOY E., DAUTZENBERG Ph., DOLLFUS G., 1887-1898 - Mollusques Marins du Roussillon. T. II Pélécypodes. Paris.
- CAREZ L., 1881 - Etude des terrains Crétacés et Tertiaires du Nord de l'Espagne, p. 311.
- CARTER R.M., 1972 - Adaptation of British Chalk Bivalvia. - J. Paleontol., U.S.A., 46, n° 3, p. 325-340.
- CHENU J.C., 1845 - Bibliothèque conchyliologique. Première série, Tome II, 18 p., 56 pl.
- CHENU J.C., 1847 - Leçons élémentaires sur l'Histoire Naturelle des animaux, précédées d'un aperçu général sur la Zoologie. - Conchyliologie, 359 p.
- COLLIGNON M., 1949 - Le Crétacé supérieur d'Antonibe. Couches de passage du Crétacé au Tertiaire. - Annales géol. Service Mines Madagascar, 19, p. 49.
- COMASCHI CARIA I., PASTOR R., 1959 - Fauna del tirreniano di Margine Rosso (Quartu S. Elena) e di Calamosca (Cagliari). - R.C. Semin. Fac. Sci. Univ. Cagliari, 29, n° 1-2, p. 85-94.
- COMFORT A., 1951 - The pigmentation of the molluscan shells. - Biol. Rev., 26, p. 285-301.
- CORNELLA A., 1968 - Studio Evolution del genere Spondylus. L. nel Paleogene Veneto. Mem. Acad. Patava. Sci. Lett. Arti Mem. Cl. Sci. Mat. Nat., 80, p. 99-122, 3 fig., 3 pl.
- COSSMANN M., 1887 - Coquilles fossiles de l'Eocène des environs de Paris. - Mém. Soc. Roy. Malacol. Belg., 2.
- COSSMANN M., 1887 - Catalogue illustré des Coquilles Fossiles de l'Eocène des environs de Paris. - Ann. Soc. Zool. Malac. Belg., 26, n° 5, p. 3-162.
- COSSMANN M., 1891 - Révision sommaire de la faune du terrain Oligocène marin aux environs d'Etampes. - J. Conchyliol., Paris, 39, p. 255-298.
- COSSMANN M., 1901 - Faune Nummulitique d'Egypte, Bull. Inst. Egypt., p. 20.

- COSSMANN M., 1901b - Additions à la faune Nummulitique d'Egypte. - Bull. Inst. Egypt. (4), 1, 173-197.
- COSSMAN M., PISSARO G., 1903 - Faune éocénique du Cotentin. - Bull. Soc. géol. Normandie., 21, p. 189-295, 17 Pl.
- COSSMANN M., PEYROT, 1914 - Conchologie Néogénique de l'Aquitaine. - Actes Soc. linnéenne Bordeaux, 58, 162-168.
- COSSMANN M., 1922 - Synopsis Illustré des Mollusques de l'Eocène et de l'Oligocène en Aquitaine. - Mém. Soc. géol. Fr., Paléont., 24, n° 1-2, (Mém. 55), p. 113-220.
- COWEN R., RUDWICK, 1967 - Bittnerula Hall and Clarke and the evolution of ornamentation in the Brachiopoda. - Geol. Mag., G.B., 104, p. 155-159.
- COX L.R., 1929 - On the Varietal names for Spondylus in K. Schreibers' Versuch einer Vollständigen Conchylienkenntniss (1793) - Proc. Malacol. Soc., ^{London} 18, n° 5, p. 251-254.
- COX L.R., 1960 - Thoughts on the classification of the Bivalvia - Proc. Malacol. Soc. London, 34, p. 60-88, 2 fig.
- COX L.R. et al., 1969 - Structure of shell wall. in : Treatise on Invertebrate Paleontology, Moore R.C. ed., Part N : Mollusca (6), p. 73-78, 2 fig.
- CROSSE H., 1872 - Description d'espèces inédites provenant de la Nouvelle Calédonie. J. conchyliol., Paris, (3), 20, p. 349-361.
- CROSSE H., FISCHER P., 1889 - Note sur la faune conchyliologique marine de l'Annam. J. Conchyliol., Paris, 37, p. 281-296.
- DAKIN W.J., 1928a - The Anatomy and Phylogeny of Spondylus with a particular reference to the Lamellibranch Nervous System. - Proc. R. Soc. London, Ser. B, 103, p. 337.
- DAKIN W.J., 1928b - The eyes of Pecten, Spondylus, Amussium and allied Lamellibranch with a short discussion on their evolution. - Proc. R. Soc. Lond., Ser. B, 103, p. 355-369.
- DALL W.H., BARTSCH P., REHDER H.A., 1934 - A manuel of the recent and fossil marine Pelecypode Mollusks of the Hawain Island. - Bull. Bishop. Mus. Honolulu, 153, 233 p.
- DARRAGH T.A., 1970 - Catalogue of australian Tertiary Mollusca (except Chiton). - Mem. Nat. Mus. Victoria, 31, p. 125-212.
- DAUTZENBERG Ph., 1910 - Liste de coquilles recueillies par le R.P. Aubin dans l'île de Rua-Sura (Archipel Salomon) en 1909. - J. conchyliol., Paris, 58, p. 24-33.
- DECHASEAUX C., 1943 - La charnière des Lamellibranches. Guide de la collection de Paléontologie de l'Ecole Nationale Supérieure des Mines, Paris, Masson et Cie., Pl. 1-14.

- DECHASEAUX C., 1952 - Classe des Lamellibranches. In *Traité de Paléontologie* J. Piveteau, Paris, Masson. T. II, p. 220-362.
- DENIS A., 1972 - Essai sur la microstructure de Lamellibranches. - *Trav. Lab. Paléontol.* Orsay, 89 p., 15 pl.
- DENIZOT G., 1952 - Le Pliocène dans la vallée du Rhône. - *Rev. Géogr. Lyon*, 27, n° 4, p. 326-357.
- DESHAYES G.P., 1830 - Description des Coquilles Fossiles des environs de Paris. 1-243-326. Paris.
- DESHAYES G.P., 1832 - *Encyclopédie Méthodique ; Histoire Naturelle des Vers*, Paris, Agasse. 2, Part. 2, 1-594.
- DESHAYES G.P., 1864 - Description des Animaux sans Vertèbres découverts dans le bassin de Paris. 2° Tome, p. 89.
- DIETZE H., 1960 - Paläontologische und stratigraphische Untersuchungen der Klippenfazies von Oberau und Meissen. - *Jb. Staatl. Mus. Min. Geol.* Dresden, 1-74.
- DIXON F., 1850 - The geology and fossils of the Tertiary and cretaceous formation of Sussex. London. 422 p., 40 pl.
- DOLLFUS G.F., DAUTZENBERG Ph, 1920 - Conchyliologie du Miocène moyen du bassin de la Loire. - *Mém. Soc. Géol. Fr., Paléontologie*, 27, 449 p.
- DONCIEUX L., 1905 - Catalogue descriptif des fossiles Nummulitiques de l'Aude et de l'Hérault : Montagne Noire et Minervois. - *Ann. Univ. Lyon (N.S.)*, n° 17, 9-128.
- DONCIEUX L., 1911 - Catalogue descriptif des fossiles Nummulitiques de l'Aude et de l'Hérault. II. Corbières Septentrionales (Fasc. 2) - *Ann. Univ. Lyon (N.S.)*, n° 30, VI, 241 p.
- DOUVILLE H., 1905 - Mission scientifique en Perse par J. de Morgan. T. 3, 2° partie: Paléontologie. p. 268.
- DOUVILLE H., 1912 - Classification des Lamellibranches. - *Bull. Soc. Géol. Fr.*, (4), 12, p. 419-467.
- EAMES O.F.E., 1951 - Pakistan Eocene Mollusca. *Phil. Transact. R. Soc. London*, Ser. B, 235, p. 350-354.
- ERUNAL-ERRENTÖZ L., 1958 - Mollusques du Néogène des Bassins de Karaman, Adana et Hatay (Turquie). - *Publ. Inst. Etudes Recherches minières Turquie*, n° 4, p. 162-165.
- FABIANI R., 1908 - Paleontologia dei Colli Berici. - *Mem. Soc. Ital. Sci. (Roma)*, (3), 15, 45-250.

- FISCHER J.C., SALVAT B., 1971 - Paléontologie et écologie des Mollusques dans les complexes récifaux coralliens. *Haliotis*, 1, n° 2, p. 65-103, 6 fig., 1 pl. h.t.
- FRANC A., 1960 - Classe des Bivalves. In : "Traité de zoologie", Masson, Paris, P.P. Grassé, tome 5, fasc. 2, p. 1845-2133.
- FRAUSCHER K.F., 1886 - Das Unter-Eocän der Nordalpen und seine Faune. I. Lamelli-branchiata. *Denkschr. Akad. Wiss. Wien*, 51, 37-270.
- FRENEIX S., 1959 - Mollusques fossiles du Crétacé de la côte occidentale d'Afrique, du Cameroun à l'Angola. III. Conclusions stratigraphiques et paléontologiques. - *Ann. Mus. r. Congo Tervuren*. (8), 24, p. 1-125.
- FRENEIX S., 1959 - Remarques sur les faunes de Lamellibranches des milieux récifaux mésozoïques (Rudistes exceptés). - *Bull. Soc. géol. Fr.*, (7), 1, n° 4, p. 411-414.
- FRENEIX S., GORODISKI A., 1963 - Bivalves éocènes du Sénégal. Première partie : Nuculacea, Arcacea, Mytilacea, Pectinacea, Anomiacea, Ostreacea. - *Mém. B.R.G.M., Fr.*, 17, 123 p., 13 pl.
- FULTON, 1915 - A list of recent species of *Spondylus* L. with some notes and description of six new forms. - *J. Conchol.*, 14, p. 331-338.
- FURON R., SOYER R., 1947 - Catalogue des fossiles Tertiaires du Bassin de Paris. - *Savoir en Hist. Nat.*, Paris, 22, 1-240.
- GEINITZ, 1871-75 - Das Elbthalgebirge in Sachsen. I. Der unter Quader. *Paläeontographia*, Dtsch., 20, 319 p.
- GIGNOUX M., 1913 - Formations marines Pliocènes et Quaternaires de l'Italie du Sud et de la Sicile. - *Annales Univ. Lyon*, (N.S.), n° 36, 353 p.
- GLIBERT M., 1933 - Monographie de la faune malacologique du Bruxellien des environs de Bruxelles. - *Mém. Mus. Hist. Nat. Belg.*, 53, 214 p.
- GLIBERT M., VAN DE POEL L., 1965 - Les Bivalvia fossiles du Cénozoïque étranger. - *Mém. Inst. Roy. Sci. Nat. Belg.*, (2), n° 78.
- GOLDFUSS A., 1840 - Molluscorum Acephalocorum Reliquiae. *Muschelthiere der Vorwelt I. Bivalvia. - Petrefacta Germania*, II. 312 p.
- HANLEY S., 1842-1856 - An illustrated and descriptive catalogue of recent Bivalve shells with 960 figures by WOOD and SOWERBY. P. 1 - 389.
- HÄNTZSCHEL L.W., 1928 - Neue Aufschlüsse an Lausitzer Überschiebung bei Hohnstien. *N. Jb. Min. geol., Beilagenbd., Abt. B*, 59, p. 80-116.
- HÄNTZSCHEL W., 1933 - Das Cenoman und die Plenus zone der sudetischen Kreide. *Abh. Preuss. geol. Landesanst., N.F.* 161 p.
- HARDIVILLER A., 1893 - Sur quelques faits qui permettent de rapprocher le système nerveux des Lamellibranches de celui des Gastéropodes. - *C.R. Acad. Sci., Paris*, 117.

- HARRIS G.D., PALMER K.V., 1946 - The mollusca of the Jackson eocene of the Mississippi embayment (Sabine river to the Alabama river). - Bull. Amer. Paleont., 30, n° 117, 206 p., 25 pl.
- HEDGPETH J.W., 1957 - Treatise on Marine Ecology and Paleoecology. 1, Ecology., - Mem. Geol. Soc. America, n° 67, 1296 p., fig., pl., cartes, tabl.
- HENRIQUES da SILVA G., 1959 - Fosseis do Miocénico marinho da Ilha de Porto-Santo. Memorias e Noticias, Coimbra, n° 48, 22 p., 10 pl.
- HERDMAN W.A., 1904 - Anatomy of the Pearl Oyster (*Margaritifera vulgaris*). Rpt. Pearl Oyster Fish. Gulf Manara, Roy. Soc. London, 2, 37-76.
- HERTLEIN L.G., STRONG A.M., 1945 - Mollusks of Mexico and Central America. Zoologica New York, 30, part I, n° 15, p. 61.
- HESSE R., 1900 - Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. Zeit. wiss. Zool. Dtsch., 68.
- HIDALGO J.G., 1904-1905 - Catalogode Los Moluscos Testaceos de los Islas Filipinas, Jolo Y. Marinas, 408 p.
- HODSON F., HODSON H.K., HARRIS G.D., 1927 - Some Venezuelan and Caribbean Mollusks. - Bull. Amer. Paleont., 13, n° 49, 160 p., 40 pl.
- HORNELL J., 1909 - Report upon the Anatomy of Placune placenta, with notes upon its Distribution and Economic Uses. - Rep. Mar. Zool. Okhamandal, 1, 43-97.
- HUDSON H.D., 1969 - Tubules in Bivalve shell. - Proc. Mal. Soc. London, 38, p. 549.
- JACKSON R.T.J., 1889 - "Phylogeny of the Pelecypoda". - J. Nat. Hist., Boston, (N.S.) 4, p. 277-400.
- KACHARAVA I.V., 1952 - Pélécypodes de l'Eocène des environs d'Akhakcikhe. (en géorgien). - Akad. Nauk. Gruz. S.S.R. Trudy. Geol. Inst. Geol. Ser. 6, n° 2, 79 p., 17 pl.
- KAWAGUTI S., IKEMOTO N., 1959 - Electron Microscopy of the Adductor Muscle of the Thorn Oyster, *Spondylus cruentus* S. - Biological J. Okayama Univ. 5, n° 1-2.
- KENNEDY W.J., MORRIS N.J., TAYLOR J.D., 1970 - The shell structure, mineralogy and relationships of the Chamacea. - Palaeontology, London, 13, n° 3, p. 379-413.
- KOBAYASHI I., 1968 - The relations between the morphological structure types of shell tissues and the nature of the organic matrices in the Bivalve Molluscs. Venus. Jap. J. Malacology, 27, n° 3, p. 111-122, 1 pl.
- KOBAYASHI I., 1969 - Internal microstructure of the shell of Bivalve Molluscs. - Amer. Zoologist, 9, n° 3, p. 663-672, 3 fig., 2 tabl.
- KORRINGA P., 1951 - On the nature and function of "chalky" deposits in the shell of *Ostrea edulis*. - California Acad. Sci., Proc. (4), 27, n° 5, p. 133-158.

- LAMARCK J.B.P.A. de M. de, 1806 - Mémoire sur les fossiles des environs de Paris, comprenant la détermination des espèces qui appartiennent aux animaux marins sans vertèbres, et dont la plupart sont figurés dans la collection des velins du Muséum. - Ann. Mus. Hist. Nat., Paris, 8, 347-355.
- LAMY E., 1909 - Pélécy-podes recueillis par M.L. DIGUET dans le Golfe de Californie (1894-1905). - J. Conchyliol., Paris, 57, p. 207-254.
- LAMY E., 1917 - Note sur les espèces du genre Spondylus décrites par LAMARCK. - Bull. Mus. Hist. Nat., Paris, 23, n° 5-6, p. 318-324, 403-409.
- LAMY Ed., 1938 - Révision des Spondylus vivants du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris. - J. Conchyliol., Paris, 82, p. 177-214, 276-306.
- LEYMERIE A., 1881 - Description géologique et paléontologique de la Haute-Garonne. In-8° de 1010 P., fig. 1, carte au 1/200 000., 1 atlas de XX+29 pl., Privat édit. Toulouse.
- LIENARD E., 1877 - Catalogue de la faune malacologique de l'île Maurice et de ses dépendances comprenant les îles Seychelles, le groupe de Chagos. 115 p., Paris.
- LISCHKE C.E., 1868 - Kenntniss der Mollusken Japan's mit besonderer Rücksicht auf die geographische Verbreitung derselben. - Japanische Meeres - Conchylien. 192 p., 14 pl.
- LOCARD A. - Expéditions scientifiques du Travailleur et du Talisman pendant les années 1880, 81, 82, 83, Vol. 4 et 5. Mollusques testacés p. 420.
- MAGNE A., 1966 - Catalogue des types de la conchologie néogénique de l'Aquitaine de Cosmann et Peyrot appartenant au département de géologie de la Faculté des Sciences de Bordeaux. - Bull. Inst. Géol. Bassin d'Aquitaine n° 1, p. 73-83.
- MAKARENKO D.E., 1961 - (en r.). Mollusques du Paléocène de Crimée. - Trud. Inst. Geol. Nauk. Ser. Stratigr. Paleonto, n° 40. 112 p.
- MANTELL G., 1822 - The fossils of the South Downs, or illustration of the geology of Sussex. London 327 p.
- MARSHALL P., 1918 - Tertiary Molluscan of Pakaurangi Point. Trans. Proc. New Zealand Inst., Vol. L, 50, p. 262-278, 5 pl.
- MELONE N., 1969 - Associazione della Demospongia crambe crambe (Schmidt) Thiele con i Lamellibranchi Spondylus gaederopus L. ed Arca noae L. - Natura, Ital. 60, n° 3, p. 195-198.
- MELVILL J.C., 1901 - The Mollusca of Persian Gulf. - Proc. Zool. Soc. London, 2.
- MONTEROSATO T.A. de, 1917 - Moll. Tripolitania. Bull. Soc. Zool. Ital. (3), 4, n° 4.

- NAIRNA.E.M., 1961 - Dendrochronology. in : Descriptive paleoclimatology. Chap. 11, 4, p. 234, 235. - Interscience publishers. inc., New York.
- NEUMAYR M., 1883 - Zur morphologie des Bivalven-Schlösses. - Akad. Wiss. Wien. Sitzungsber., 88, n° 1, p. 385-419, 2 pl.
- NEWELL N.D., 1965 - Classification of the Bivalvia. - Am. Museum Novitates, n° 2206, p. 1-25.
- NEWTON R.B., 1898 - Notes on some Lower Tertiary shells from Egypt. - Geol. Mag., G.B., 5, p. 531-541.
- NICKLES M., 1950 - Mollusques testacés marins de la côte occidentale d'Afrique. - Manuels ouest africains. Vol. II, p. 176.
- NICOL D., 1964 - Lack of shell-attached Pelycopods in arctic and antarctic waters : Nautilus, 77, p. 92-93.
- NICOL D., 1965 - Ecologic implications of living Pelycopods with calcareous spines. Nautilus, 78, p. 109-116.
- NYST P.H., 1843 - Description des coquilles et des Polypiers fossiles des terrains tertiaires de la Belgique. - Mém. Cour. Acad. Belg., 17, p. 306-311, 48 pl.
- OBERLING J., 1964 - Observations on some structural features of the pelecypod shell. Mitt. naturforsch. Gesellsch. Bern (N.F.), 20, p. 1-63, 3 fig., 6 pl.
- OLSSON A.A., 1922 - The Miocene of Northern Costa Rica. - Bull. Amer. Paleont., 9, n° 39, part I, 309 p., 31 pl.
- OLSSON A.A., 1931 - Contributions of the Tertiary Paleontology of Northern Peru. Part 4, The peruvian Oligocene. - Bull. Amer. Paleont., 17, n° 63, 164 p., 21 pl.
- OLSSON A.A., 1934 - Contributions of the Paleontology of the Northern Peru : The Cretaceous of the Amotape Region. - Bull. Amer. Paleont., 20, n° 69, 104 p., 11 pl.
- OLSSON A.A., HARBISON A., 1953 - Pliocene Mollusca of Southern Florida. Acad. Nat. Sci. Philadelphia Monographs, 8, p. 57.
- OLSSON A.A., 1961 - Mollusks of the tropical eastern Pacific. Panamic-Pacific Pelecypoda. Paleont. Res. Inst. Ithaca, p. 150.
- OPPENHEIM P., 1900 - Paläontologische Miscellenen. III. (2) Beiträge zur Kenntnis der Oligocän und seiner Fauna in den venetianischen Voralpen. Z. Dtsch. Geol. Ges., 52, 243-326.
- OPPENHEIM P., 1903 - Zur Kenntnis alteertiären Faunen in Aegypten. Palaeontographica Dtsch., 30, Abt. 3, Lief 1, 164 p.

- ORBIGNY A. d', 1843 - Description zoologique et géologique de tous les animaux Mollusques et Rayonnés. - Paléontologie française, t. 3, p. 652-676.
- ORBIGNY A. d', 1850 - Prodrome de Paléontologie stratigraphique Universelle des animaux Mollusques et Rayonnés, 2, 427 p., Paris. V. Masson.
- ORBIGNY A. d', 1853 - Histoire physique, politique et naturelle de l'île de Cuba. T. 2, 380 p., Paris. Ed. Arthus Bertrand.
- OWEN G., 1953 - The shell in the Lamellibranchia. Quart. J. Micr. Sc., 94, p. 57-70.
- OWEN G., TRUEMAN E.R., YONGE C.M., 1953 - The ligament in the Lamellibranchia. - Nature, London, 171, p. 73-75.
- OWEN R., 1838 - Observations upon the Camerated Structure in the valves of the Water-Clam, (*Spondylus varius*, Sow.). - Mag. Nat. Hist., G;B;, II, p. 407-412.
- PAVLOVEC R., 1969 - Systematische Einordnung der Art *Spondylus varicocostatus* Pavlovac. - Cons. Acad. Yougosl., Bull. Sci. A, 14, n° 1-2, p. 4-5, 2 fig.
- PELSENEER P., 1889 - Sur la classification phylogénétique des Pélécy-podes. - Bull. Sc. Fr., Belg., 20, p. 27-52.
- PELSENEER P., 1892 - Contribution à l'étude des Lamellibranches. - Arch. Biol. 11, p. 147-312.
- PELSENEER P., 1911 - Les Lamellibranches de l'expédition du "Siboga" - Siboga Expeditie, 53a, 125 p.
- PELSENEER P., 1930 - Quelques particularités d'organisation chez les Pectinacea. - Ann. Soc. Roy. Zool. Belge, 61, p. 12-13.
- PELSENEER P., 1935 - Essai d'Ethologie zoologique d'après l'étude des Mollusques. - Acad. Roy. Belge. Classe des Sciences, n° 1, 662 p.
- PEREZ Ch., 1920 - Le complexe éthologique du Spondyle sur les bancs perliers du golfe Persique. C.R. Soc. Biol. 72° année, p. 1027-1029.
- PERRILLAT MONTOYA M.C., 1963 - Moluscos de la formacion Agueguexquite (Miocene medio) del Istmo de Tehuantepec Mexico. - Paleontologia Mexicana, n° 14.
- PHILIPPI, 1846 - Verzeichniss der in der Gegend von Magdeburg aufgefundenen. Tertiärversteinerungen. p. 1-17.
- PICCOLI G., MOCELLIN L.G., 1962 - Studi sulla macrofauna Priaboniana di Priabona. - Memorie Istituti Geol. Mineral. 23. Univ. Padova.
- PICTET F.J., CAMPICHE G., 1868-71 - Description des fossiles du terrain crétacé des environs de Sainte-Croix. - Mater. Paléont. Suisse, 5, 352 p., 4 pl.

- POTIEZ V.L.V., MICHAUD A.L.G., 1844 - Galerie des Mollusques ou Catalogue méthodique, descriptif et raisonné des Mollusques et Coquilles du Muséum de Douai. - Paris and London, J.B. Baillière ; XXXVII-XLIV, 1-307 p., Atlas, Pl. 57-79.
- PRASHAD B., 1932 - The Lamellibranchia of the Siboga Expedition. systematic. Part II Pelecypoda. Siboga-Expedition , Ybis 96C.
- PURCHON R.D., 1958 - The stomach in the Filibranchia and Pseudolamellibranchia. Proc. Zool. Soc. London., 129, p. 27-60.
- REEVE L.A., 1856 - Conchologia Iconica : or, illustration of the shells of Molluscous Animals. Vol. IX (renfermant les monographies des genres : Spondylus, Natica, Neritina, Navicella, Latia, Siphonasia).
- RENNIE J.V.L., 1929 - Cretaceous fossils from Angola (Lamellibranchia and Gastropoda). - Ann. South African Mus., 28, n° 1, 54 p., 5 pl.
- RIDEWOOD W.G., 1903 - On the structure of the gills of Lamellibranchs . - Roy. Soc. London, Philos. Trans. ser. B, 194, p. 147-284.
- RÖDING P.F., 1798 - Museum Boltenianum sive. Catalogus Cimeliorum e tribus regnis naturae Olim Collegerat. Joa. Fried Bolten, M.D.P.D. Pars Secunda continens conchylia five Testacea univalvia, bivalvia, multivalvia, 199 p.
- ROEMER F., 1870 - Geologie von Oberschlesien-Breslau, 587 p.
- ROSE G., 1859 - Ueber die heteromorphen Zustände der kohlensauren Kalkerde. II. Vorkommen des Aragonits und Kalkspaths in der organischen Natur - Abh. d.k. Akad. d. Wiss. Berlin, p. 63-111.
- ROUAULT A., 1850 - Description des fossiles du Terrain Eocène des environs de Pau. - Mém. Soc. géol. Fr., (2), 3, 457-502.
- SARA M., MELONE N., 1963 - Poriferi di acque superficiali del litorale pugliese presso Bari. Ann. Pont. Ist. Sup. " S Chiara", Napoli, 13.
- SARA M., 1964 - Distribuzione ed ecologia dei Poriferi in acque superficiali della Riviera ligure di Levante. - Arch. Zool. It., 49;
- SCHAFHAEUTL K.E., 1863 - Süd-Bayerns Letbea Geognostica. XVI. 487 p.
- SCHENCK M.G., KEEN A.M., 1937 - An index methode for comparing molluscan faunules. American Phil. Soc. Proc. Philadelphia, 77, p. 161-182.
- SCHMIDT W.J., 1924 - Bau und Bildung der Perlmuttermasse. - Zool. Jahrb., Abt. Anat. Ontog. Tiere, 45, 1. 1-148, 5 pl.
- SMITH E.A., 1884 - Report on the zoological collections made in the Indo-Pacific ocean during the voyage of H.M.S. "Al ert", Mollusca , p. 34-116.

- SPADA G., SPADA L., SABELLI B., 1969 - Note sulla famiglia Spondylidae. Parte I Conchiglie. Not. Mensile. "Conchiglia club" Unione Malacol. ital. Milano, 5, p. 185-190.
- SPADA G., SPADA L., SABELLI B., 1970 - Note sulla famiglia Spondylidae. Parte II Conchiglie. Not. Mensile. "Conchiglia club" Unione Malacol. ital. Milano, 6, p. 4-12.
- SPADA G., SPADA L., SABELLI B., 1970 - Note sulla famiglia Spondylidae. Parte III. Conchiglie. Not. Mensile. "Conchiglia club" Unione Malacol. ital. Milano, 6, p. 22-30.
- STANLEY S.M., 1970 - Relation of shell from the life Habits of the Bivalvia (Mollusca). Geol. Soc. Amer. Mem. 125, 296 p., 48 fig., 40 pl.
- TABORSKY K., 1960 - (En Tchèque) Un Spondyle méditerranéen dans un gisement préhistorique du comitat de Szolnok en Hongrie. - Cas. Narod. Mus. Odd, Prirod. Ceskosl., 129, n° 2, p. 131-134, 1 pl.
- TESSIER F., 1952 - 1° Thèse Contributions à la Stratigraphie et à la Paléontologie de la partie Ouest du Sénégal (Crétacé et Tertiaire), Thèse, Marseille, t. 2; p. 321.
- VILLATTE J., 1962 - Etude stratigraphique et paléontologique du Montien des Petites Pyrénées et du Plantaurel. 2° Thèse, Faculté de Toulouse, p. 211.
- WALTHER J., 1893 - Einleitung in die Geologie als historische Wissenschaft. 2. Theil : Die Lebensweise der Meeresthiere. Beobachtungen über das Leben der geologisch Wichtigen Thiere. p. 199-531.
- WANDERER K., 1909 - Tierversteinerungen aus der Kreide Sachsens. - Jena. 80 p.
- WATSON H., 1930 - On the anatomy and affinities of Plicatula. - Proc. Malacol. Soc. London, 19, p. 25-31.
- WEAVER D., KLEINPELL R.M., 1963 - Oligocene Biostratigraphy of the Santa Barbara Embayment, California, p. 199.
- WEINKAUFF H.C., 1867 - Geographische und geologische Verbreitung. die Conchylien des Mittelmeeres., Band I Mollusca acephala. 301 p.
- WEISBORD N.E., 1929 - Miocene Mollusca of Northern Colombia. - Bull. Amer. Paleont. 14, n° 54, 74p., 9 pl.
- WOLANSKY D., 1932 - Die Cephalopoden und Lamellibranchiaten der Ober-Kreide Permians. - Abh. geol. Paläont. Inst. Greifswald, 9.
- WOODS H., 1899-1903 - A monograph of the cretaceous Lamellibranchiata of England. Bd. I - Pal. Soc., 232 p.
- YONGE C.M., 1936 - The evolution of the swimming in Lamellibranchia. - Mem. Mus. Roy. Hist. Nat. Belge. (2), n° 3, p. 77-100.
- YONGE C.M., 1953 - The monomyarian condition in the Lamellibranchia. Trans. Roy. Soc. Edinb. 62, p. 443-478.

- YONGE C.M., 1962 - On the *Etheria elliptica* Lam. and the course of evolution of monomyarianism, in the family Etheriidae. - Philos. Trans. Roy. Soc. London, Ser. B, 244, n° 715, p. 423-458.
- ZBYSZEWSKI G., FERREIRA O., 1962 - La faune miocène de l'île Santa-Maria (Açores). Communic. Serv. Geol. Portugal., 46, p. 247-292, 2 pl.

I

I

INDEX ALPHABETIQUE GENERAL

A

abdominal 13
abyssale 14
aculeatus Broderip (Spondylus) 42
aculeatus Chemn. (Sp.) 21,23,27,28,
35, 41,43,44, 153,154
aculeatus Phil. (Spondylus) 42
acutus (Sp.) 161
aegyptiacus (Sp.) 117,120,160,161,
190
albibarbatus (Sp.) 154
albus (Sp.) 54,76, 79, 80, 153,154
alcaloide 171
Algues 30
alternatus (Spondylus) 125, 134, 198,
105
americanus (Sp.) 14,34,61,68,69,72,
147,149,156,171,172,180
Amussium 195
Amussium electrum 194
anacanthus (Sp.) 153
Anchistus miersi 15,16
angolensis (Sp.) 165
Anisomyaires 178
Anisomyaria 3
antoniensis (Sp.) 166
aragonite 23
Arca 15
Arca noae 15
armatus (Spondylus) 72

arrialoorensis (Sp.) 166
asiaticus (Sp.) 35,52,84, 153
Asiphonata 2
asperrimus (Sp.) 35,44,50, 153
atacicus (Sp.) 158, 161
aucklandicus (Sp.) 161
aurantius (Sp.) 35,44,154,156,171,180
avicularis (Sp.) 153
Aviculidae 3,192
Aviculopecten 192

B

baileyana (Spondylus) 164
barbatus (Sp.) 63,154
bassae (Sp.) 165
baylei (Sp.) 125, 126, 132,133, 165, 197, 198,205
bellulus (Sp.) 165
bifrons (Sp.) 100, 101, 103,104, 160,200,201,
201, 205
blanquieri (Sp.) 158
bonneti (Sp.) 161
Bopyrien 15
boriesi (Sp.) 100,123, 124, 148,154
bostrychites (Sp.) 100, 164
bouche 7,11,12
boussensis (Sp.) 158, 160, 199
Brachiopodes 181, 185
branchie 3,5,6,7,13,19

Bryozoaires 14, 30, 172, 173
 buchi (Sp.) 100, 117, 118, 123, 148,
 158, 160, 199, 205
 bulteri (Sp.) 154
 byssus 170

C

calcaratus (Spondylus) 165
 calcifer (Sp.) 73, 74, 75, 156
 calcite 23
 caldesensis (Spondylus) 123
 camurus (Sp.) 35, 39, 41, 51, 154
 canadicus (Sp.) 154
 canal digestif 8
 carentonensis (Spondylus) 142, 143, 165,
 199
 carlosensis (Spondylus) 162
 carmensis (Sp.) 162
 castellensis (Sp.) 160
 castus (Sp.) 52, 57, 58, 153, 154
 cavité branchial 15
 cavité palléale 5
 Chama 1, 2, 70, 179
 Chamacea 179
 Chamostrea 179
 Champignon 30
 charnière 1, 7, 17, 171, 195
 chipolanus (Spondylus) 164
 chiriquiensis (Sp.) 84, 99, 100, 164
 Chlamys 189, 195
 Chlamys opercularis 193, 194
 chondrophore 17
 ciriai (Spondylus) 165
 cisalpinus (Sp.) 100, 101, 102, 103, 104,
 147, 160, 161, 180, 199, 200, 201, 202, 203,
 205

coccineus (Sp.) 34, 63, 64, 68, 147, 153, 154, 172
 coecum 7
 cœur 6, 7
 collier cérébro visceral 11
 colombiensis (Spondylus) 164
 complanatus (Sp.) 165
 concentricus (Sp.) 21, 28, 88, 90, 202
 Concha corallina 1
 Concha pictorum 1
 connectifs cérébro pédieux 11
 connectifs cérébro viseraux 12, 13
 connectifs viscero pédieux 11, 12, 13
 coquandianus (Spondylus) 165, 199, 205
 Corallospendylus 84
 Coraux 172
 courant exhalant 5
 courant inhalant 5
 Crambe crambe 15
 crassicosta (Spondylus) 17, 18, 91, 92, 94, 96,
 97, 149, 162, 204
 crassiquama (Sp.) 74
 Crevette 15
 croceus (Sp.) 21, 28, 156
 crunentus (Sp.) 84, 99, 154, 164
 Crustacés 14
 Crustacés commensaux 15
 Cryptodonta 2
 Cryptonicien 15
 cténidium 7
 cumingi (Spondylus) 154
 cuneus (Sp.) 153

D

danicus (Spondylus) 165
 darwini (Sp.) 52, 56
 decussatus (Sp.) 84, 97, 194
 delesserti (Sp.) 77

demisus (Sp.) 104, 110, 161, 186, 188, 201
202

deshayesi (Sp.) 162

Desmodontes 3

Desmoponges 15

detritus (Sp.) 158

Dianchora 196

dichotomus (Spondylus) 164

dissoconque 186, 187, 188, 191

dubius (Spondylus) 158

ducalis (Sp.) 21, 26, 27, 28, 31, 34, 59,
60, 63, 147, 154

dumosus (Sp.) 162

duplicatus (Sp.) 140

dutempleanus (Sp.) 125, 133, 134, 137,
165, 174, 175, 198, 205

Dysodontia 2

Dysodontes 3

E

echinatus (Spondylus) 156

Echinochama 179

ectostracum 21, 22, 23, 25, 30, 31

electrum (Spondylus) 153

Eleutherorhabda 3

Elotopera 4, 83

endostracum 21, 22, 23, 29, 31

Enthylacus trivincus 15, 16

eocenus (Spondylus) 117, 121, 122, 160

Eponge 15, 30

erinaceus (Spondylus) 21, 28, 153

estomac 7, 8

Etheriidae 179, 184

Eulamellibranches 3, 191

exilis (Spondylus) 153

F

falconensis (Spondylus) 164

fauroti (Spondylus) 153

ferreolensis (Sp.) 17, 21, 66, 84, 88, 89, 90, 180
186, 189, 202, 203, 204, 205

filiaris (Sp.) 162

Filibranche 3

filosus (Spondylus) 165

fimbriatus (Sp.) 173

foliaceus (Sp.) 154

fragilis (Sp.) 168

fragum (Sp.) 34, 35, 44, 153, 154

G

gaederopus (Spondylus) 4, 5, 5, 14, 15, 16, 17, 21, 27,
28, 34, 35, 39, 42, 45, 47, 48, 51, 52, 53, 56, 89, 90, 91,
147, 149, 151, 162, 164, 185, 189, 199, 202, 203, 204,
205

ganglion 11

ganglion accessoire 13

ganglions cérébraux 12

ganglions cérébroïdes 13

ganglion cérébro-pleuraux 11

ganglions pédieux 11, 12, 13

ganglion viscéral 11, 12, 13

genticulatus (Spondylus) 161

gibbosus (Sp.) 125, 127, 128, 131, 165, 197, 205

glande digestive 6, 7, 11, 19

globulosus (Spondylus) 134, 146, 199, 205

gloriandus (Sp.) 153

gottfreidi (Sp.) 161

gracilis (Sp.) 153

granulosus (Sp.) 104, 114, 116, 161, 201, 202, 205

gregalis (Sp.) 168

Gryphaea 180
gumanomocon (Spondylus) 164
gussonii (Sp.) 14,17,34,45,84,85,86,
87,124,147,149,151,162,178,204

H

herinaceus (Spondylus) 73,75,76,153,154
Heterodonta 2
hilli (Spondylus) 168
Hinnites 178,179,180,181,182,184,185,
192,195
Hinnites crispus 181,182
Hinnites gigantea 149
Hinnites multirugosus 180
hippuritarum (Spondylus) 125,135,136,
137, 165,198,205
hispanicus (Sp.) 121,160
hollisteri (Sp.) 162
Homomyaria 3
horridus (Spondylus) 103
hydrogène phosphoré 171
hystrix Bolt. (Spondylus) 53
hystrix Gold. (Sp.) 55,124,125,126,130,
132,133,135,136,148,165,197,198
hystrix Röd. (Sp.) 53

I

ictericus (Spondylus) 63,66,67,156,190
imperialis (Sp.) 34,81,82,147,154,173,
189
impression palléale 22,23
Inoceramus 29
insignitus (Spondylus) 160
intestin 6,8

Isodonta 2,17
Isodonte 171

J

japonicus (Spondylus) 63,65
jubalensis (Sp.) 153

K

kamitanoensis (Spondylus) 164

L

lamarcki (Spondylus) 16,160
lamellacea (Sp.) 162
lamellatus (Sp.) 165
lamelles de deuxième ordre 26
lamelles de premier ordre 26
lamelleuse-croisée 25,26,27,28,29,31
Lamellibranches commensaux 14,16
Lamellibranches parasites 13,16
Lamellibranches perforants 16
lamiyi (Spondylus) 61
lanzae (Sp.) 162
latus (Sp.) 125,127,130,131,134,165,174,
196,197,198,205
layardi (Sp.) 52,58,153
lemayi (Sp.) 58
Lepton 16
lèvres 6,7,11
ligament 17
ligne palléale 18,22
Lima, 3,7,10, 176,177,192
Lima hians 194
limbatus (Spondylus) 75

Limidae 192

limoides (Spondylus) 118

linguafelis (Sp.) 35,43,44,153

Lithodomus aristatus 16

lithophages 30

lucasi (Spondylus) 162

Lyriopecten 192

M

manteau 5,6,8,14,22

Marsupites 198

masse cérébro-palléale 11

masse viscérale 7,8,11

maturité sexuelle 8

meneeri (Spondylus) 160

mesostracum 21,22,23,29,31

meunieri (Spondylus) 161

microlepos (Sp.) 63,67,154

microtesta (Sp.) 165

mimus (Sp.) 162

minimus (Sp.) 165

Monia patelliformis 194

Monomyaires 10, 178,184,193,195

multicarinatus (Spondylus) 160,161

multimuricatus (Sp.) 35,46,47,154

multistriatus (Sp.) 104,114,201,202,205

muscarine 171

muscle adducteur 5,6,7,8,9,11,12,19,23,
194

muscle lisse 9

muscle oblique-croisé 9

muscles circulaires 8

muscles radiaires 8

musculature palléale 8

Myochama 179

myofilament 9

myostracum 22,23,26,31

myostracum adducteur 21,22,23,26

N

nepionique 182,186,187

nerf branchial 12,13

nerf circum palléal 12

nerf osphradial 13

nerf palléal 12

nicobaricus (Spondylus) 34,52,53,54,56,147,
153,154,168

nili (Sp.) 160

Noetia ponderosa 29

nysti (Spondylus) 100,102,103,158

O

obesus (Spondylus) 134,137,141,165,198,199,205

obsense (Sp.) 168

ocelatus (Sp.) 178

oculatus (Sp.) 14

oeil 5

oesophage 7

o'gormanii (Spondylus) 160

organes des sens 13

organes reproducteurs 8

orifice buccal 7

orifices inhalants 5

osphradies 13

Ostractheres spondili 15,16

Ostrea 2,10,179,180

ostreoides (Spondylus) 14,154,178

P

Pachypteria 196

Pachytes 1

Pachytos 196

pacificus (Spondylus) 34,52,82,83,147,171,172

palensis (Sp.) 17,117,119,160,181,182,185,
189,190

palliomyostracum 21,22,23,26,31
 palpes 13
 palpe labial 6,7,11
 Pandoracea 179
 paucispinatus (Spondylus) 118
 Pecten 3,5,6,7,8,9,10,11,13,14,19,
 187,191,192,193,195,198
 Pecten maximus 8,192
 Pecten opercularis 8
 Pectinacea 122,124
 Pectinidae 3,14,19,191,192
 Pectininae 195
 Pedum 122
 peradherens (Spondylus) 160
 péricarde 8
 périostracum 5
 perle 27
 perhorridus (Spondylus) 160
 pictorum (Sp.) 21,38,34,73,74,147,
 156,171,204
 pied 6,7,10,11,13
 Pinctada vulgaris 194
 Pinnothères 15
 Placuna placenta 194
 Plagiostoma 1
 Plagiostoma spinosa 137
 Plagiostoma sulcata 137
 planicostatus (Spondylus) 117,122,158
 pleurothétique 184
 Plicatula 17,178,179,192,193,195
 Plicatula australis 194
 Plicatulinae 195
 plurispinosus (Spondylus) 35,44,45,46,
 80,154
 podopsideus (Sp.) 104,137,200
 Podopsis 1,196

Poecilosclerina 15
 Polypier 172
 Pontoniidés 15
 powelli (Spondylus) 156
 princeps (Sp.) 74,75,156
 prisme 30
 prodissoconque 184,186,187,188,190
 Productacea 183
 Productus 183
 prominensis (Spondylus) 162
 Protobranches 3
 Pseudolamellibranches 3
 pseudoradula (Spondylus) 164
 Pteria radiata 194
 Pterinopecten 122
 Pterioda 3
 Pteriomorpha 3

Q

quadricostatus (Spondylus) 161

R

radians (Spondylus) 56,58
 radula (Sp.) 55,100,104,105,106,110,111,112,
 113,114,117,147,158,161,181,182,185,187,201,
 202,203,204,205
 radula africanus (Sp.) 161
 ramosus (Sp.) 153
 raoulensis (Sp.) 154
 rarispinus (Sp.) 104,111,113,114,158,186,188,
 201,202,205
 récifs coralliens 14
 rectum 6
 redlichi (Spondylus) 158,160
 reevei (Sp.) 76,153
 regius (Sp.) 154,171,173

rein 6
 renauxianus (Spondylus) 165
 requianianum (Sp.) 165
 rétine 14
 Rhopalione uromyzon 15,16
 roemeri (Spondylus) 125,127,128,131,
 164,197,205
 rogeri (Sp.) 160
 roseus (Sp.) 153
 rotundatus (Sp.) 161
 rouaulti (Sp.) 160,161,165
 royanus (Sp.) 125,136,137
 rubicundus (Sp.) 76,79,80,81,153,154
 Rudistes 136

S

Sacculina ostracotheris 15,16
 Sacculine 15
 santonensis (Spondylus) 124,142,143,
 148,165,180,199
 Saxicava rugosa 16
 Schizodonta 2
 scotti (Spondylus) 164
 Septibranches 3
 Septifer 29
 septum 14
 serratus (Spondylus) 198
 sesquispinatus (Sp.) 160
 setiger (Sp.) 153
 sillon intestinal 7
 sinensis (Spondylus) 59,61,62,63,154,
 180,181,182,186,190,191
 siphon 5
 Siphonata 2

sowerbyi (Spondylus) 156
 spatagus (Sp.) 59
 spatuliferus (Spondylus) 69
 spectrum (Sp.) 35,47,49,58,153,154
 spinosus (Sp.) 17,117,119,120,121,122,124,137
 138,140,141,142,148,164,165,174,176,177,196,
 198,199,205
 Spongiaires 14
 statocyste 12,13
 striato-costatus (Spondylus) 164
 striatus (Sp.) 125,129,131,165,196,197,205
 Strophalosiaceae 183
 Strophomenidés 183
 stylet cristallin 8
 subcostulatus (Spondylus) 165
 subserratus (Sp.) 125,131,132,166,197,198,205
 subspinosus (Sp.) 118,123,158,160
 sulcatus (Sp.) 166
 système nerveux 11,12,19

T

tallavignesi (Spondylus) 161
 Taxodonta 2
 Taxodontes 3
 tenellus (Spondylus) 154
 tenebrosus (Sp.) 56
 tentacules 5,6
 tenuispinosus (Spondylus) 63,65,66,154
 Terquemia 196
 texanus (Spondylus) 168
 teysenbergensis (Sp.) 118
 truncatus (Sp.) 21,28,29,124,143,144,147,148
 165,196,197, 199,205
 tube digestif 7,19

tubules 25,29,30,31

typhlosolis 7,8

U

unicolor (Spondylus) 156

unicus (Sp.) 34,35,51,153

ustulatus (Sp.) 156

V

variocostatus (Spondylus) 160

variegatus (Sp.) 59,60,61,70,154

varius (Sp.) 17,21,23,28,29,34,45,

76,77,78,79,80,81,147,153,154

vaudini (Sp.) 104,110,111,161,181,

185,186,187,190,201,202,205

velum 5,6,8

Venus 2

versicolor (Spondylus) 45

victoriae (Sp.) 68,71,72,149,154

violascens (Sp.) 52,55,154,156

virgineus (Sp.) 154

W

waylandi (Spondylus) 164

wrightianus (Sp.) 68,71,72,149,154

X, Y, Z

yeux 5,13,14,19

yeux palléaux 14, 195

TABLE des FIGURES

Fig. 1 : Sp. gaederopus. Vue du côté droit après avoir enlevé la valve droite...	p. 4
Fig. 2 : Spondylus gaederopus, section transversale du bord du manteau...	5
Fig. 3 : Sp. gaederopus. Vue du côté droit, après ablation du lobe droit du manteau...	6
Fig. 4 : Diagramme du système nerveux de Spondylus...	12
Fig. 5 : Ganglion viscéral de Spondylus vu par la face ventrale...	13
Fig. 6 : La charnière isodonte de Spondylus...	18
Fig. 7 : A- Les trois directions de section. B- Schéma de la face interne d'une valve gauche de Spondylus...	21
Fig. 8 : Section radiale d'une valve droite de Spondylus, représentant les différentes couches de la structure...	22
Fig. 9 : aEctostracum de Spondylus varius. b- Endostracum de Spondylus varius. c- Myostracum de Spondylus aculeatus...	24
Fig. 10 : Coupe radiale représentant la disposition des tubules et des lignes d'accroissement dans les couches externe et moyenne...	25
Fig. 11 : Représentation de la structure lamelleuse croisée et angles correspondants chez Spondylus ducalis...	26
Fig. 12 : a- Face interne de la valve gauche de Spondylus gaederopus (individu n° 1) b- Partie supérieure de la face externe de la même valve représentant l'angle apical et ceux des auri- cules. c- Charnière de la même valve...	37
Fig. 13 : Extérieur et intérieur de la valve droite de Spondylus gaederopus...	40
Fig. 14 : Extérieur de la valve droite de Spondylus gaederopus var. camurus...	41
Fig. 15 : Spondylus aculeatus X 1 vue de profil...	43
Fig. 16 : Spondylus nicobaricus. a-vue par la valve gauche. b- vue de profil...	54

Fig. 17 : Spondylus varius, présentant les cavités interlamellaires de la couche interne...	78
Fig. 18 : Spondylus pacificus...	84
Fig. 19 : a-Charnière de la valve droite de Spondylus gussonii X 6. b- face externe de la valve droite montrant la surface de fixation...	86
Fig. 20 : Ornementation de l'intervalle des côtes primaires de la valve droite de Spondylus crassicosta...	93
Fig. 21 : A- Face externe de la valve gauche (de Spondylus decussatus). B- Face externe de la valve droite. C- Ornementation de l'intervalle des côtes primaires de la valve droite. X3...	98
Fig. 22 : Charnière de la valve droite de Spondylus radula...	106
Fig. 23 : Charnière de la valve droite de Spondylus radula...	107
Fig. 24 : a- Face externe de la valve gauche; b- face interne de la même valve ; c- face externe de la valve droite ; d- face interne de la même ...	116
Fig. 25 : Profil d'une coquille bivalve de Sp. hippuritarum...	136
Fig. 26 : Surface interne d'une valve droite de Spondylus spinosus, présentant la charnière dépourvue de dents...	138
Fig. 27 : Répartition des Spondylus actuels dans les grandes provinces biogéographiques...	152
Fig. 28 : Répartition des Spondylus actuels dans la province méditerranéenne...	150
Fig. 29 : Répartition des Spondylus actuels dans la province indo-pacifique...	155
Fig. 30 : Répartition des Spondylus actuels dans la province américaine-tropicale...	157
Fig. 31 : Répartition des Spondylus du Paléogène...	159
Fig. 32 : Répartition des Spondylus au Néogène...	163
Fig. 33 : Répartition des Spondylus au Crétacé ...	167
Fig. 34 : Mode de fixation de Sp. pacificus...	172
Fig. 35 : Sp. americanus fixé sur un Polypier...	172
Fig. 36 : Cas de fixation par des épines chez Sp. imperialis...	173
Fig. 37 : Reconstitution de la position de vie adulte de Sp. spinosus...	177
Fig. 38 : Epines complexes sur un Strophomenidé du Permien, indiquant l'attachement par cémentation...	183

Fig. 39 : Stade népionique de <i>Spondylus vaudini</i> ...	186
Fig. 40 : Stade népionique chez <i>Sp. sinensis</i> ...	186
Fig. 41 : Stade népionique chez <i>Spondylus radula</i> ...	188
Fig. 42 : La taille relative de la partie lisse et de la partie striée du muscle adducteur chez quelques Monomyaires...	194
Fig. 43 : Variation du nombre de côtes radiales chez <i>Spondylus bifrons</i> ..	200

I

I

I

PLANCHE I

- Figure 1. Coupe transversale chez *Spondylus ducalis* actuel (X 50). Cliché MEB J.-P. KELLER. E ectostracum folié ; M mésostracum lamelleux-croisé.
- Figure 2. Coupe radiale de *Spondylus ducalis* actuel (X 300). Cliché M E B J.-P. KELLER M mésostracum lamelleux-croisé ; P palliostracum prismatique ; En endostracum lamelleux-croisé.
- Figure 3. Coupe transversale. *Spondylus ducalis* actuel (X 50). M E B. Cliché J.-P. KELLER.
M mésostracum lamelleux-croisé ; Md myostracum adducteur prismatique.
- Figure 4. Coupe transversale chez *Spondylus ducalis* actuel (X 50). Microscope optique. Structure lamelleuse-croisée.
- Figure 5. *Spondylus aculeatus*. Section tangentielle au niveau de l'impression de l'adducteur (X 80). Microradiographie. On observe les sections des tubules sous forme de points noirs et les traces de substances organiques.
- Figure 6. Coupe transversale chez *Spondylus croceus*. Actuel (x 120). Microscope optique. On observe les tubules.
- Figure 7. Coupe transversale de la couche interne de *Spondylus varians* actuel (X 150) M,E,B. Cliché J.-P. KELLER. Structure lamelleuse-croisée.
- Figure 8. Coupe transversale chez *Spondylus concentricus*. Néogène (X 150) M,E B. Cliche J.-P. KELLER. Tubules (T) dans le mésostracum.
- Figure 9. Coupe transversale chez *Spondylus aculeatus* (X 300). M E B. Cliché J.-P. KELLER. Structure prismatique du myostracum adducteur.
- Figure 10. Coupe transversale chez *Spondylus aculeatus* (X 45). M E B. Cliché J.-P. KELLER. Mésostracum; Md myostracum adducteur.
- Figure 11. Coupe chez *Spondylus varians*. Actuel (X 30 000) M,E,B. Cliché J.-P. KELLER. On observe les lamelles de troisième ordre dans la couche interne.

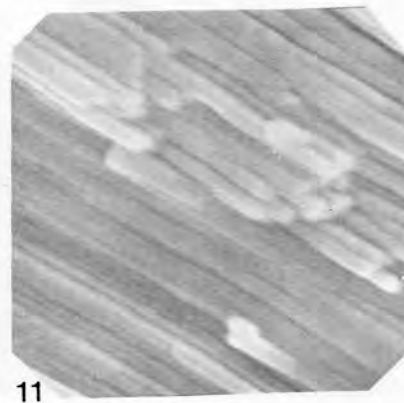
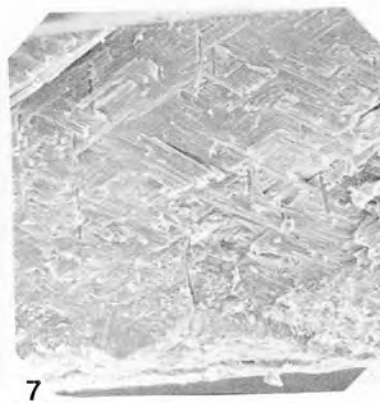
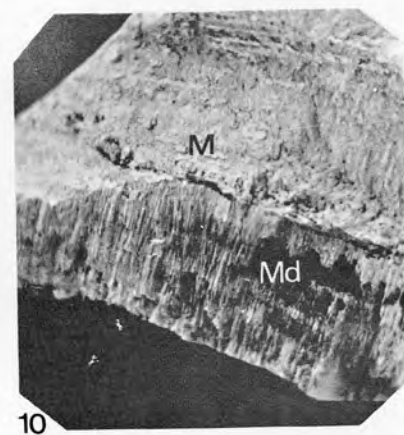
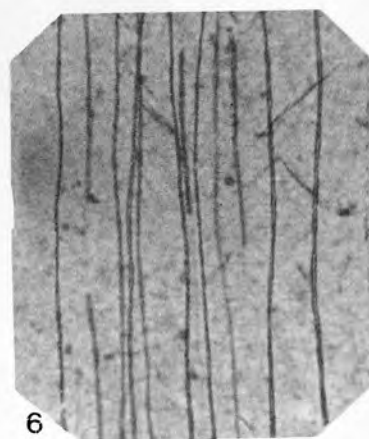
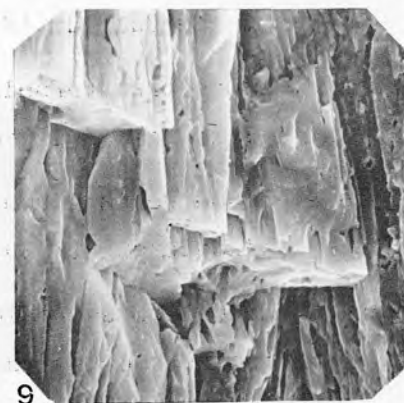
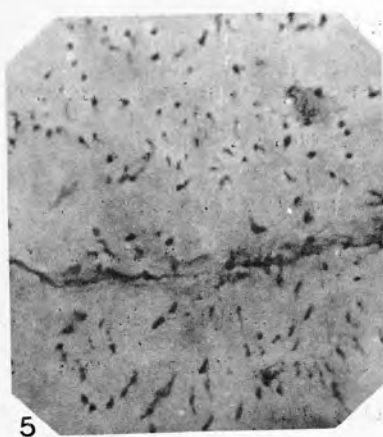
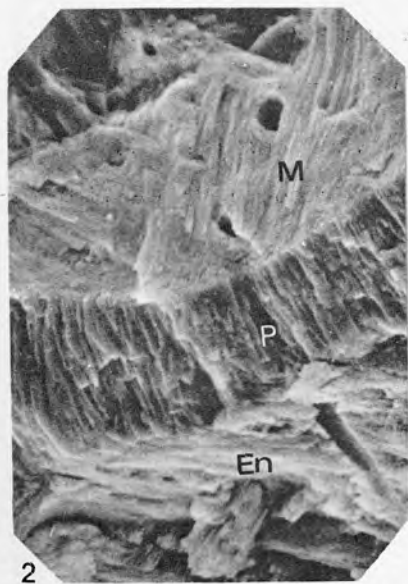
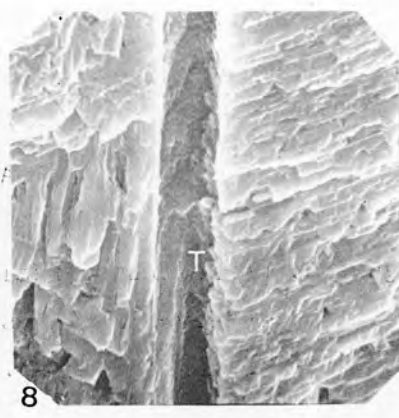
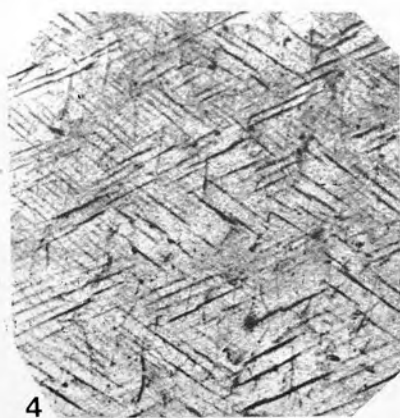
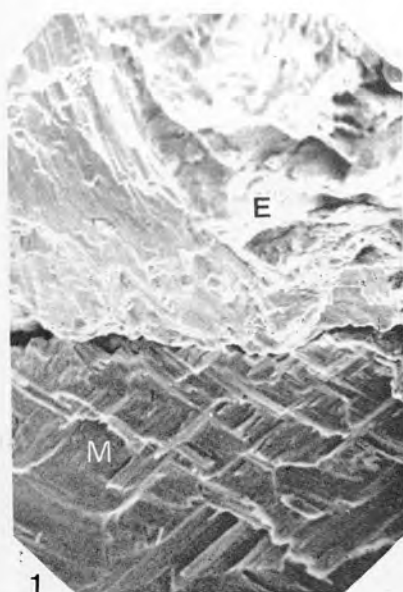


PLANCHE II

- Figure 1. Coupe transversale du talon de *Spondylus ducalis*, actuel (X 7). On observe la microstructure des dents, des auricules et des différentes couches du talon.
- Figure 2. Coupe tangentielle de *Spondylus ducalis* actuel au niveau de l'impression de l'adducteur (X 35).
- Figure 3. Coupe transversale chez *Sp. varians*, actuel. (X 30). f: couche foliée ; l: couche lamelleuse-croisée.
- Figure 4. Coupe radiale chez *Spondylus acuelatus* au niveau de l'impression de l'adducteur (X 30). On observe la structure d'une perle.
- Figure 5. Coupe transversale chez *Spondylus ducalis* (X 24). On observe les différentes couches du test. E: ectostracum ; M: mésostracum ; P: palliomyostracum ; En : endostracum.

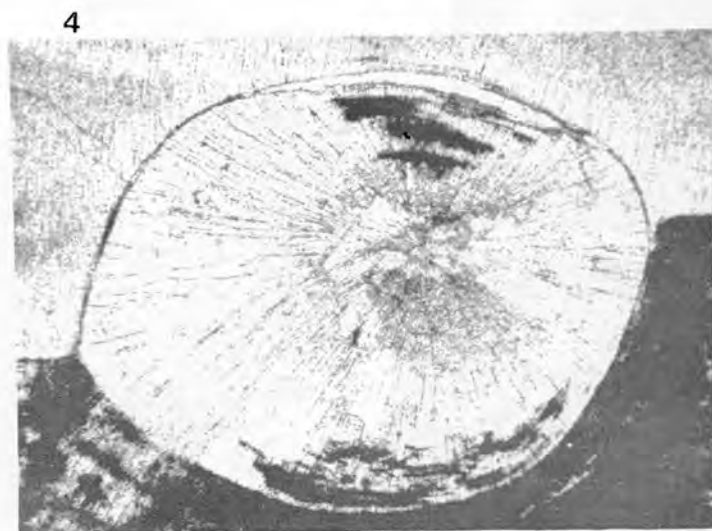
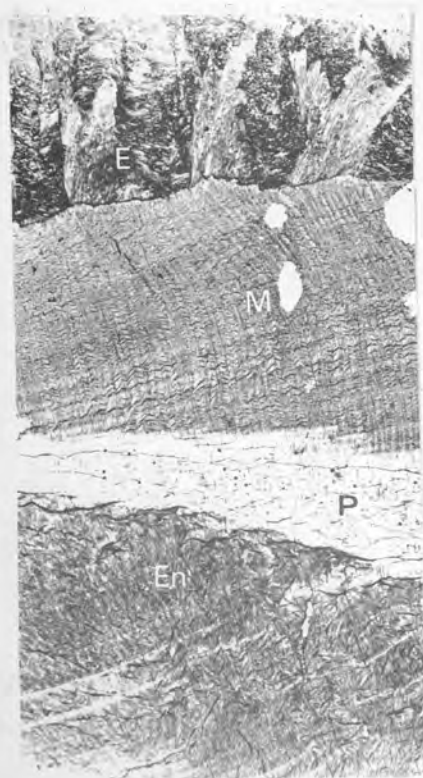
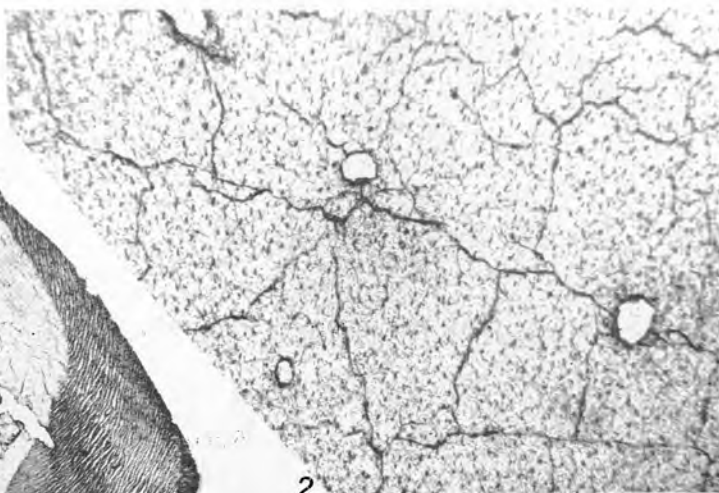


PLANCHE III

Figure 1. *Spondylus gaederopus*. Actuel. Méditerranée. Valve gauche vue de l'extérieur.

Figure 2. *Spondylus gaederopus*. Actuel. Valve droite vue de l'extérieur (même individu).

Figure 3. *Spondylus multimuricatus*. Actuel Philippines. Valve droite vue de l'extérieur.

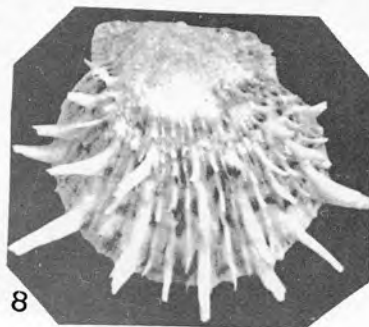
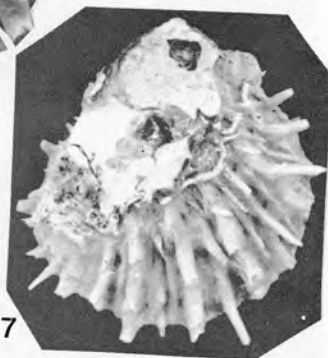
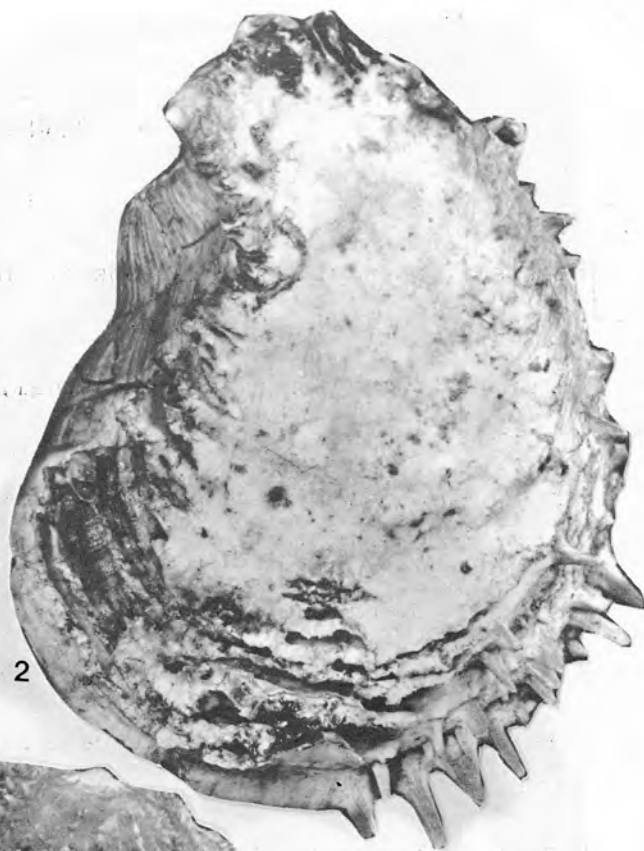
Figure 4. *Spondylus gaederopus* var. *camurus*. Philippines. Valve gauche vue de l'extérieur.

Figure 6. *Spondylus asiaticus*. Actuel, mer de l'Inde. Les deux valves réunies, vu par la face externe de la valve gauche.

Figure 7. *Spondylus fragum*. Actuel; Mer Rouge. Valve droite vue de l'extérieur.

Figure 8. *Spondylus fragum*. Valve gauche vue de l'extérieur (même individu).

N.B. Toutes les photographies sont, sauf indication contraire, grandeur naturelle.



PLANCHÉ IV

Figure 1. *Spondylus plurispinosus*. Actuel, Nouvelle-Calédonie. Vu de l'extérieur de la valve gauche.

Figure 2. *Spondylus spectrum*. Actuel, Philippines. Vu de l'extérieur de la valve gauche.

Figure 3. *Spondylus castus*. Actuel, Nouvelle-Calédonie, vu de l'extérieur de la valve gauche.

Figure 4. *Spondylus unicus*. Actuel, Djibouti, vu de l'extérieur de la valve gauche.

Figure 5. *Spondylus unicus* vu de l'extérieur de la valve droite (même individu).

Figure 6. *Spondylus castus* vu de l'extérieur de la valve droite (même individu que fig. 3).

Figure 7. *Spondylus darwini*. Actuel sans localité. Vu de l'extérieur de la valve gauche.

Figure 8. *Spondylus nicobaricus*. Actuel, Nouvelle-Calédonie, vu de l'extérieur de la valve gauche.

Figure 9. *Spondylus darwini*. Vu de l'extérieur de la valve droite (même individu que fig. 7).

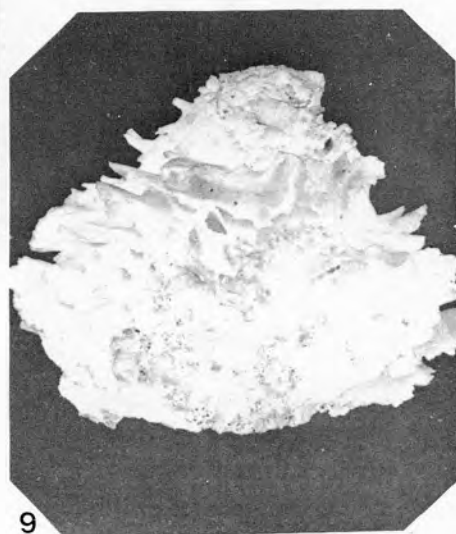
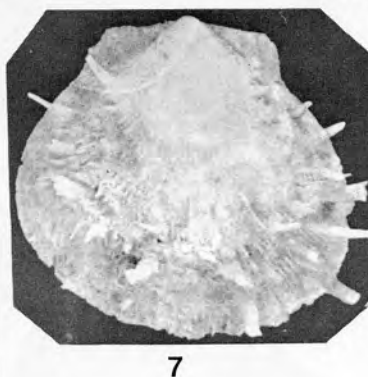
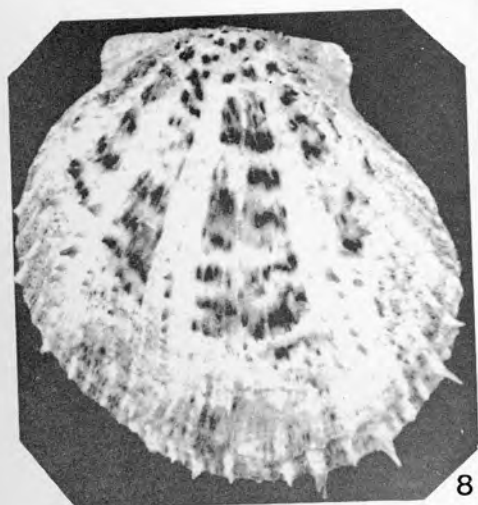
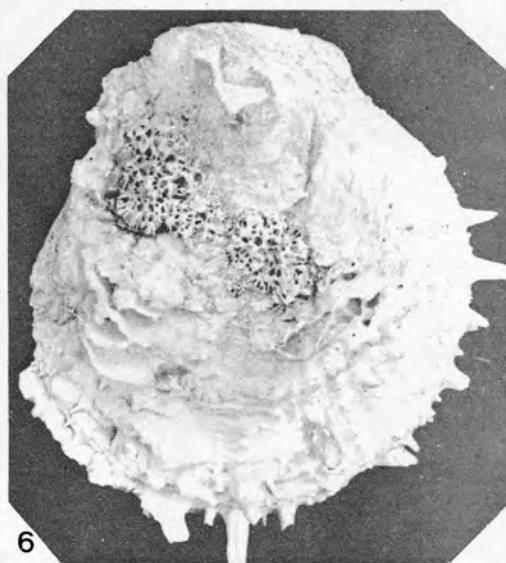
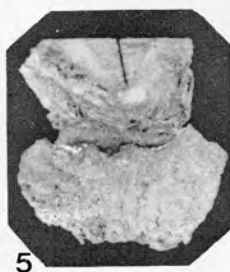
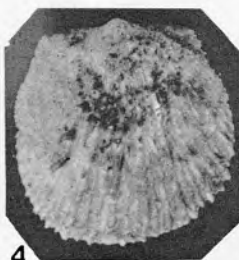
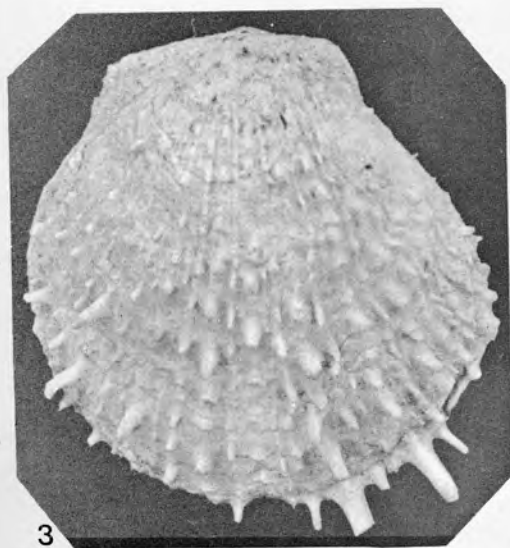
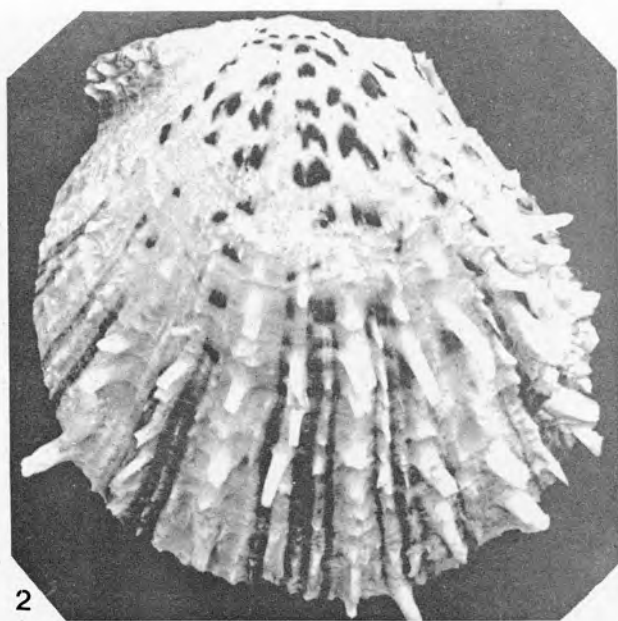
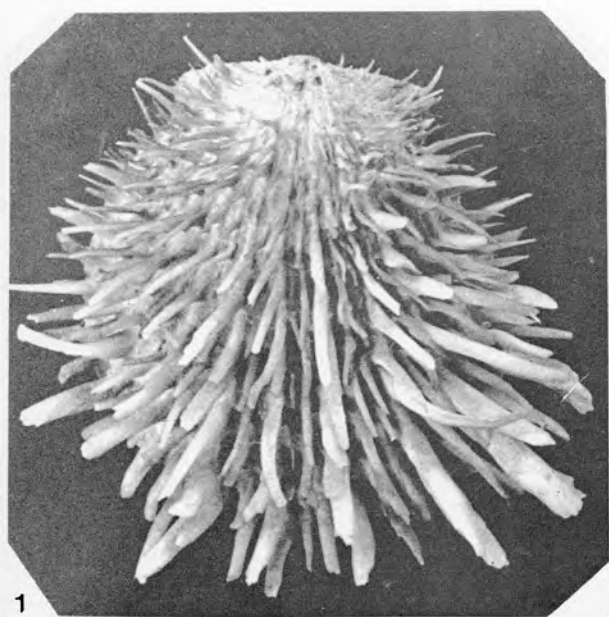


PLANCHE V

- Figure 1. *Spondylus varius*. Actuel, Madagascar. Les deux valves réunies, vu par la face externe de la valve gauche.
- Figure 2. *Spondylus albus*. Actuel, Nouvelle-Calédonie. Les deux valves réunies, vu par la face externe de la valve gauche.
- Figure 3. *Spondylus coccineus*. Actuel, Aden. Vu de l'extérieur de la valve gauche.
- Figure 4. *Spondylus coccineus*. Vu de l'extérieur de la valve droite (même individu).
- Figure 5. *Spondylus tenuispinosus*. Actuel, Japon. Vu de l'extérieur de la valve droite.
- Figure 6. *Spondylus microlepos*. Actuel, sans localité. Vu de l'extérieur de la valve gauche.
- Figure 7. *Spondylus sinensis*. Actuel, Chine. Vu de l'extérieur de la valve gauche.
- Figure 8. *Spondylus ducalis*. Actuel, Chine. Vu de l'extérieur de la valve gauche.
- Figure 9. *Spondylus tenuispinosus*. Vu de l'extérieur de la valve gauche (même individu que fig. 5).
- Figure 10. *Spondylus ducalis*. Vu de l'extérieur de la valve droite (même individu que fig. 8).

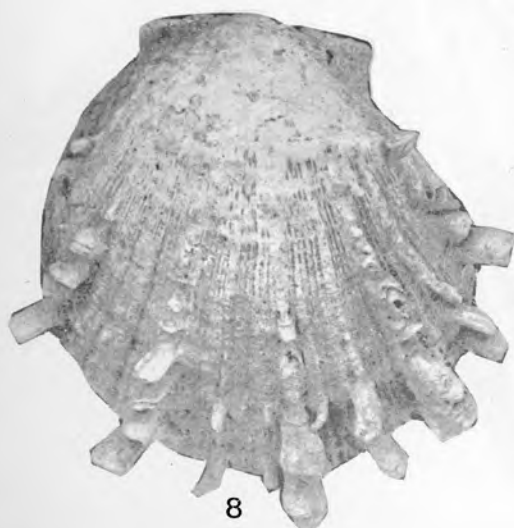
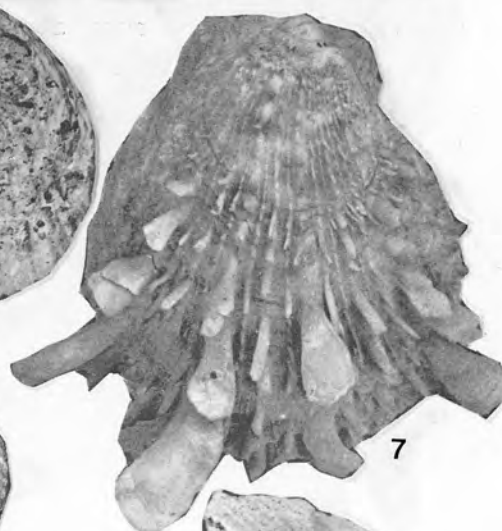
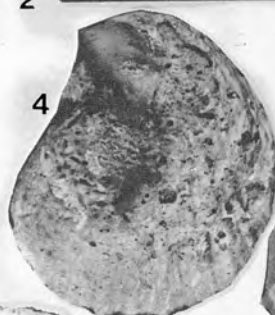
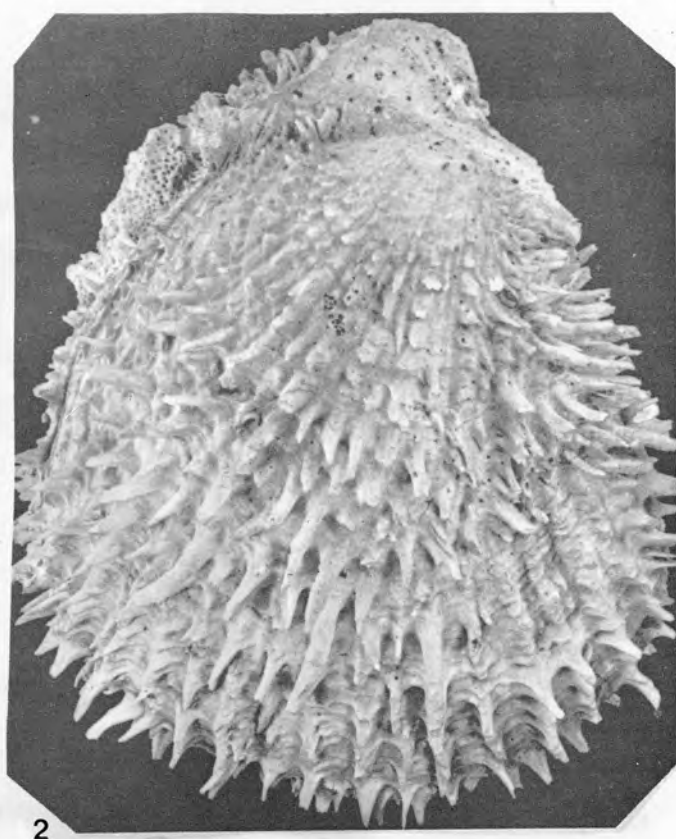


PLANCHE VI

Figure 1. *Spondylus victoriae*. Actuel, Australie. Valve droite vue de l'extérieur.

Figure 2. *Spondylus victoriae* var. *wrightianus*. Actuel, Australie. Valve gauche vue de l'extérieur.

Figure 3. *Spondylus victoriae*, valve gauche vue de l'extérieur (même individu que fig. 1).

Figure 4. *Spondylus americanus*. Actuel, Antilles. Valve gauche vue de l'extérieur.

Figure 5. *Spondylus victoriae* var. *wrightianus*. Valve droite vue de l'extérieur (même individu que fig. 2).

Figure 6. *Spondylus americanus*. Valve droite vue de l'extérieur (même individu que fig. 4).

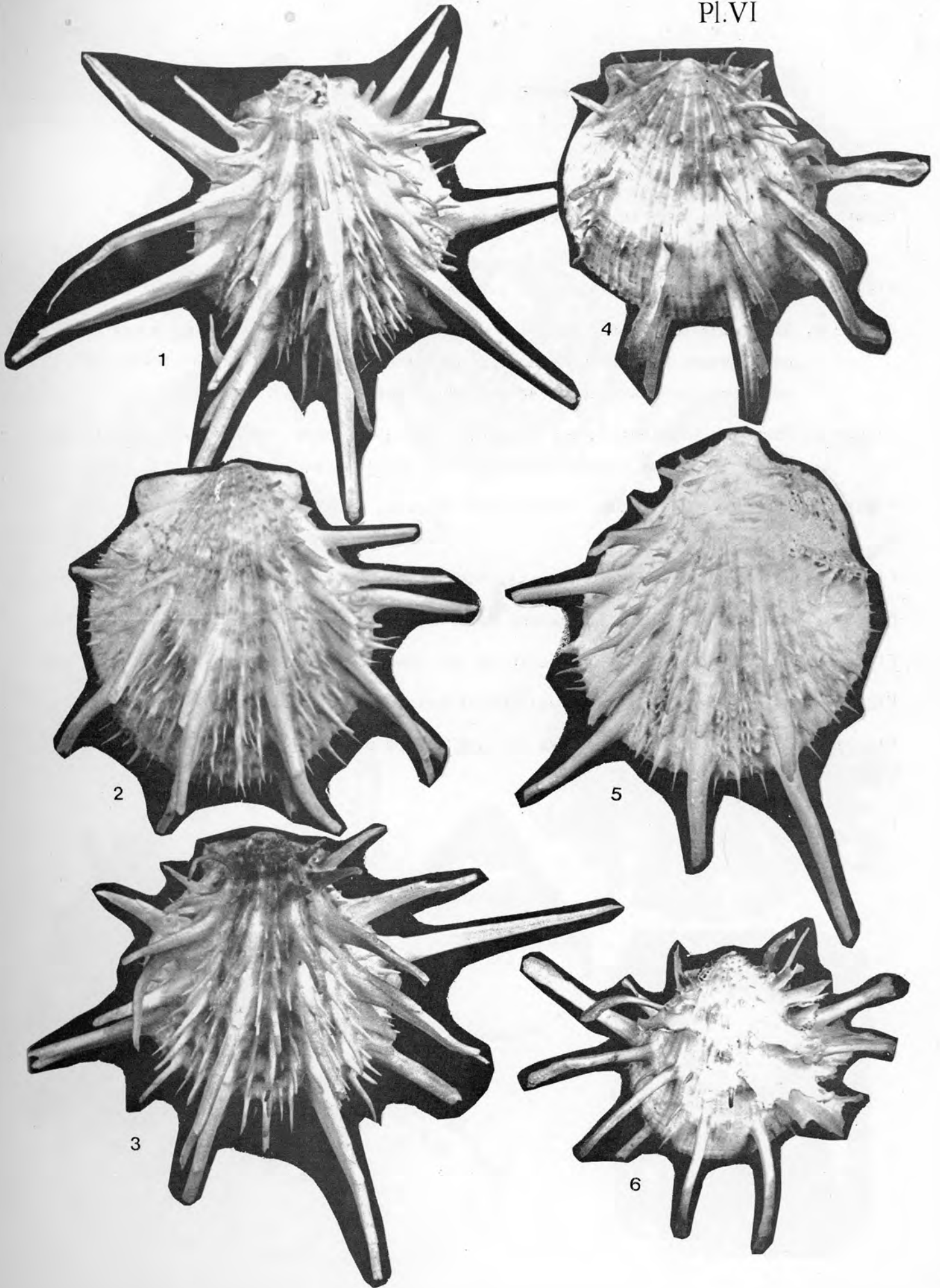


PLANCHE VII

Figure 1. *Spondylus imperialis*. Actuel, Chine. Vu de l'extérieur de la valve gauche.

Figure 2. *Spondylus imperialis*. Vu de l'extérieur de la valve droite (même individu).

Figure 3. *Spondylus americanus* fixé sur un Polypier et à la fois sur un autre *Sp. americanus*. b, *Spondylus americanus* fixé sur une Venus et à la fois sur un autre *Sp. americanus*. Actuel, Antilles.

Figure 4. *Hinnites ercolanianus*. Pliocène, Chateau Caussans, Vaucluse. Valve droite, a : le stade de fixation byssale, b: coquille adulte.

Figure 5. *Spondylus pacificus*. Actuel, île Marutea, Pacifique. Valve droite vue de l'intérieur.

Figure 6. *Spondylus variegatus*. Actuel, Philippines. Valve gauche vue de l'extérieur.

Figure 7. Charnière de la valve gauche de *Sp. impérialis* (même individu que fig. 1).

Figure 8. Charnière de la valve droite de *Sp. imperialis* (même individu que fig. 1).

Figure 9. *Spondylus pictorum*. Actuel, Californie. Valve gauche vue de l'extérieur.

Figure 10. *Spondylus pacificus* fixé sur une Huître perlière. Actuel, île Hood, Pacifique.

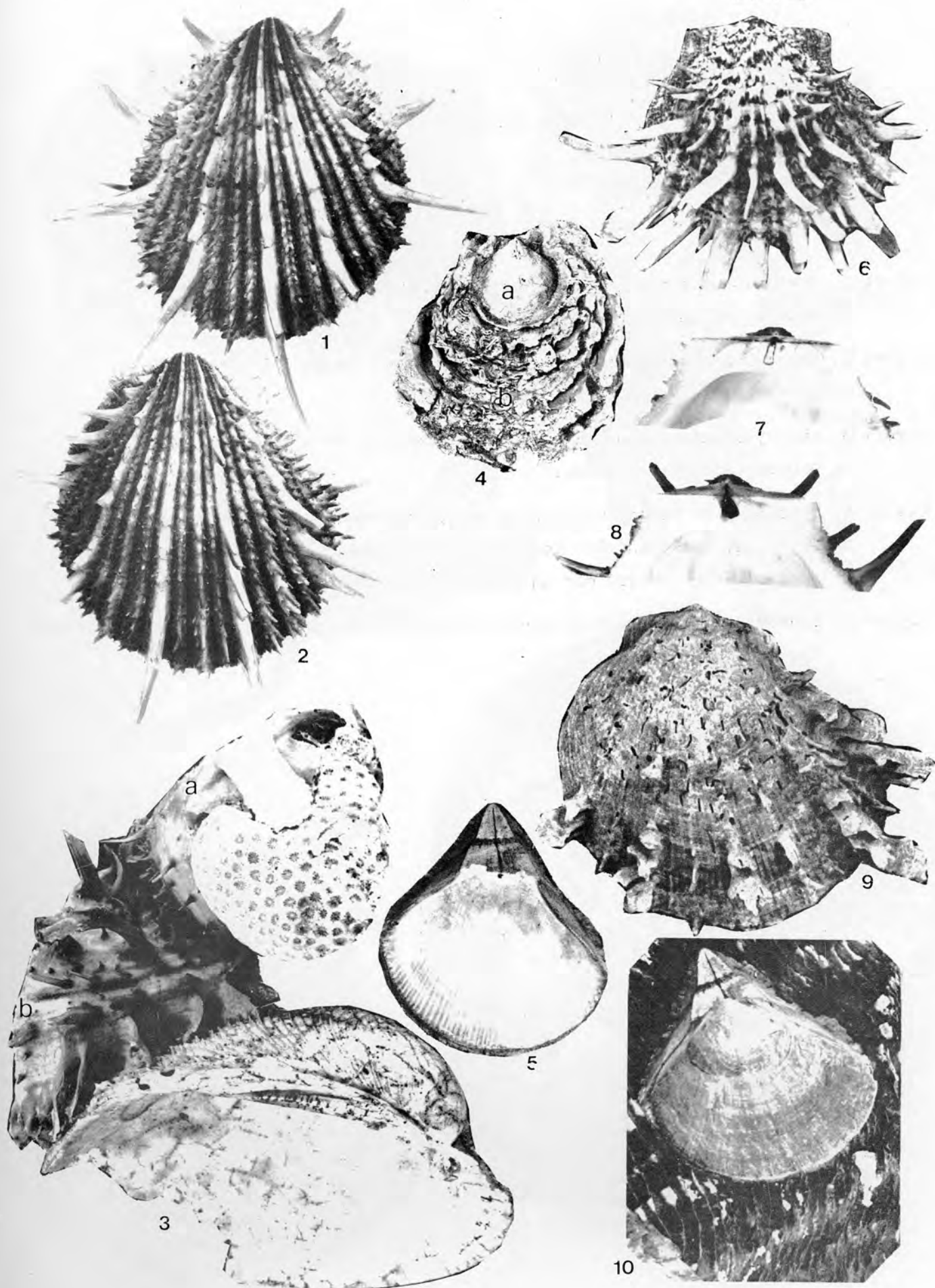


PLANCHE VIII

Figure 1. *Spondylus nicobaricus* fixé sur un Polypier vu de l'extérieur de la valve gauche. Actuel, Nouvelle-Calédonie.

Figure 2. *Spondylus americanus* fixé sur un Polypier, vu de l'intérieur de la valve droite. Actuel, Antilles.

Figure 3. *Spondylus americanus* fixé sur une Venus, vu de l'extérieur de la valve droite. Actuel, Antilles.

Figure 4. Spécimens de *Spondylus ducalis* et *Sp. sinensis* fixés les uns sur les autres et fixés en même temps sur des Polypiers. (le spécimen de *Sp. sinensis* a été indiqué par un X). Actuel, Chine.

Figure 5. *Spondylus pacificus* fixé sur une Huître perlière, X 2/3. Actuel, île Hood, Pacifique.

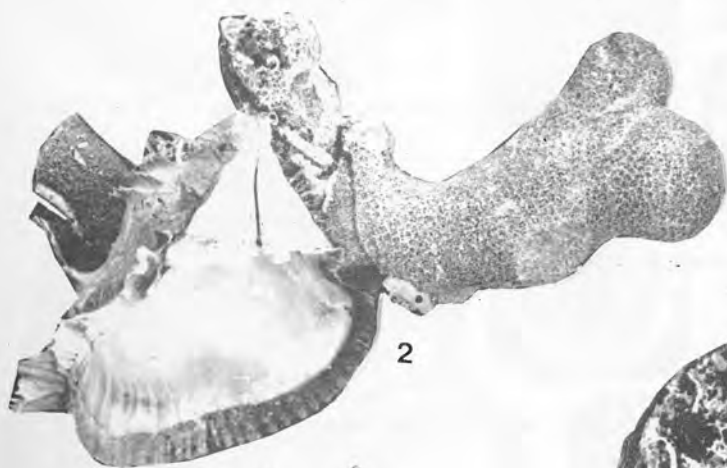
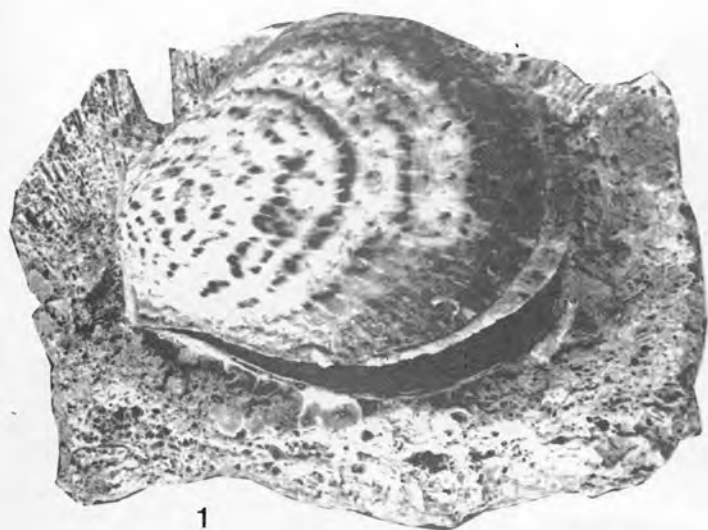


PLANCHE IX

- Figure 1. *Spondylus gaederopus* du Pliocène d'Asti (Italie) vu de l'extérieur de la valve droite.
- Figure 2. *Spondylus gaederopus*, vu de l'intérieur de la valve droite (même individu).
- Figure 3. *Spondylus ferreolensis* vu de l'extérieur de la valve gauche Types de Fontannes.
- Figure 4. *Spondylus ferreolensis* vu de l'intérieur de la valve gauche (même individu)
- Figure 5. *Spondylus ferreolensis* vu de l'intérieur de la valve droite (Types de Fontannes).
- Figure 6. *Spondylus ferreolensis* vu de l'extérieur de la valve droite. (Même individu).
- Figure 7. *Spondylus gussoni*. Pliocène inf. St Restitut. Radiographies : a, valve droite ; b, valve gauche de même spécimen ; c: valve droite, d: valve gauche du même spécimen.
- Figure 8. *Spondylus gussoni*. Pliocène inf. St Restitut. a: vu de l'extérieur de la valve gauche (X 2); b: vu de l'intérieur de la même valve (X 2).
- Figure 9. *Spondylus gussoni*. Même localité. a: vu de l'extérieur de la valve droite, b: vu de l'intérieur de la même valve (X 2).
- Figure 10. *Spondylus gaederopus* vu de l'extérieur de la valve gauche (même individu que fig. 1).
- Figure 11. Sommet d'une valve droite de *Spondylus gaederopus* du Pliocène d'Asti, présentant la coquille nupionique. (X 24)

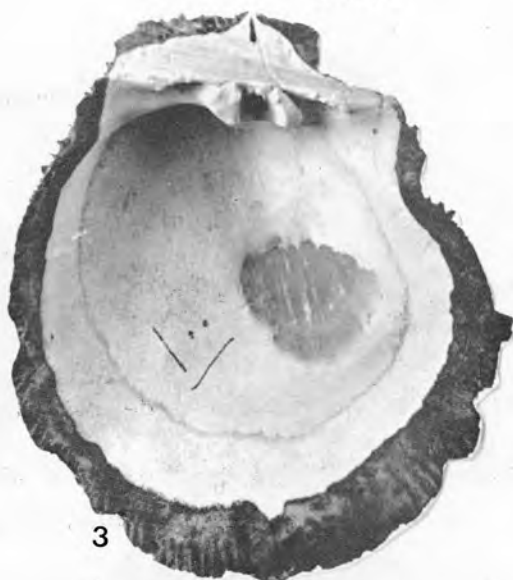


PLANCHE X

- Figure 1. *Spondylus crassicosta*. Pliocène d'Asti. Vu de l'extérieur de la valve gauche (X 0,5)
- Figure 2. *Spondylus crassicosta*. Miocène Steinabrunn, vu de l'extérieur de la valve droite.
- Figure 3. *Spondylus crassicosta*, vu de l'intérieur de la valve droite (même individu)
- Figure 4. *Spondylus crassicosta*, vu de l'intérieur de la valve gauche (X 0,5) (même individu que fig. 1)
- Figure 5. *Spondylus decussatus*. Aquitanien, Petit Nid, Bouches du Rhône, vu par la face externe de la valve gauche.
- Figure 6. *Spondylus decussatus* vu par la face externe de la valve droite (même individu).
- Figure 7. Côtes principales de *Spondylus decussatus* et leurs intervalles. Valve gauche (X 4). (même individu).



1



3



2



4



5



6



7

PLANCHE XI

Figure 1. Face externe de la valve droite de *Sp. cisalpinus*. Oligocène, Castel Gomberto.

Figure 2. Face externe de la valve gauche de *Sp. cisalpinus* (même spécimen)

Figure 3. *Spondylus cisalpinus* les deux valves réunies, vu par la face externe de la valve gauche. Oligocène, Castel Gomberto.

Figure 4. Extérieur de la valve gauche de *Sp. multistriatus*. Eocène, Caumont, Bassin de Paris .

Figure 5. *Spondylus multistriatus*, vu de l'extérieur de la valve droite. Eocène, Caumont, Bassin de Paris.

Figure 6. *Spondylus multistriatus* vu de l'intérieur de la même valve.

Figure 7. Extérieur de la valve droite de *Sp. bifrons*. Eocène, Corbières

Figure 8. Extérieur de la valve gauche du même spécimen.

Figure 9. Extérieur de la valve gauche de *Sp. nysti*. Eocène, Biarritz.

Figure 10. Face externe de la valve droite de *Sp. nysti*, indiquant les lamelles concentriques destinées à la fixation. Eocène, Biarritz.

Figure 11. Extérieur de la valve droite de *Sp. nysti*.



PLANCHE XII

- Figure 1. Extérieur de la valve gauche de *Sp. rarispinus*. Eocène, Chaumont.
- Figure 2. Extérieur de la valve droite de *Sp. rarispinus*. Eocène, Chaumont
- Figure 3. Valve droite de *Sp. rarispinus* (radiographie). Eocène, Chaumont
- Figure 4. Face externe de la valve gauche de *Sp. granulosus*. Eocène, Chaumont
- Figure 5. Extérieur de la valve gauche de *Sp. radula*. Eocène, Damery
- Figure 6. Extérieur de la valve gauche de *Sp. radula*. Eocène, Grignon
- Figure 7. Extérieur de la valve droite de *Sp. radula*. Eocène, Grignon
- Figure 8. Extérieur de la valve droite de *Sp. radula*. Eocène, Grignon
- Figure 9. Face externe de la valve gauche de *Sp. boriesi*. Eocène, Fontcouverte
- Figure 10. Face externe de la valve droite de *Sp. demissus*. Eocène, Cuis-Lamotte.
- Figure 11. Valve gauche de *Sp. radula* (Radiographie). même individu que fig. 5
- Figure 12. Valve droite de *Sp. radula* (Radiographie). Eocène, Grignon.
- Figure 13. Extérieur de la valve droite de *Sp. aegyptiacus*. Eocène, Iran.
- Figure 14. Face externe de la valve gauche de *Sp. palensis* (X 2). Eocène, Pau.
- Figure 15. Face externe de la valve gauche de *Sp. planicostatus*. Eocène, Biarritz.
- Figure 16. *Spondylus eocenus* vu de profil. Eocène, Aude.
- Figure 17. Extérieur de la valve gauche de *Sp. buchi*. Eocène, Biarritz (X 2/3)
- Figure 18. Extérieur de la valve droite de *Sp. buchi* (même individu).

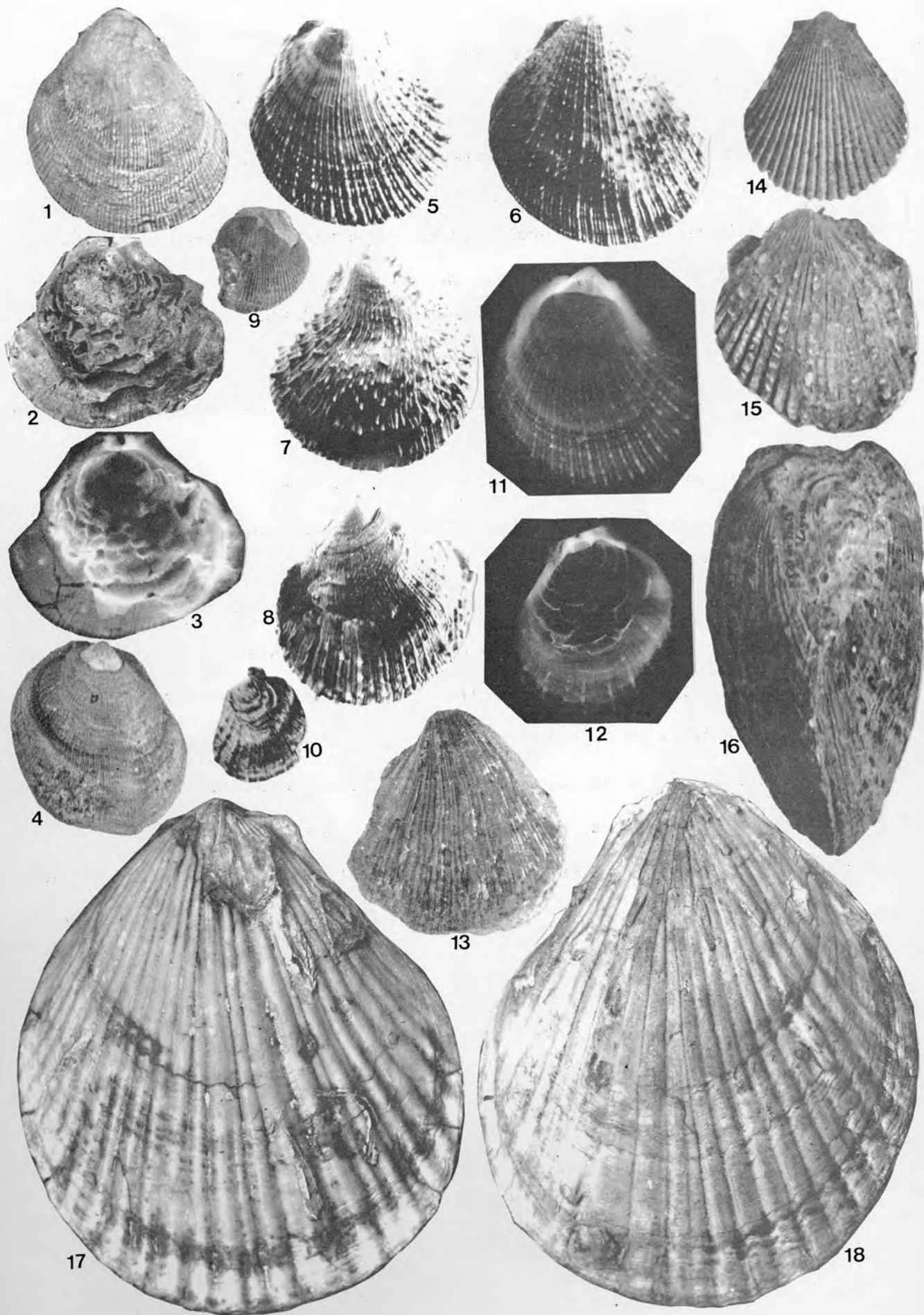


PLANCHE XIII

- Figure 1. Face externe de la valve droite de *Sp. striatus*. Céomanien, Cap de la Hève.
- Figure 2. Extérieur de la valve droite de *Sp. carantonensis*. Sénonien, Cognac.
- Figure 3. *Spondylus truncatus*, les deux valves réunies vu par la face externe de la valve gauche. Turonien, Villedieu (Loir et Cher).
- Figure 4. Profil du même spécimen de *Sp. truncatus*.
- Figure 5. Face externe de la valve droite de *Sp. subserratus*. Céomanien, Luristan (Iran).
- Figure 6. Face externe de la valve gauche du même spécimen.
- Figure 7. *Spondylus hystrix* vu de l'extérieur de la valve gauche. Céomanien, Ste Croix (Sarthe).
- Figure 8. *Spondylus hystrix*, l'extérieur de la valve gauche (même localité).
- Figure 9. Profil de la coquille entière de *Sp. gibbosus*. Albien, Noiron (Ardennes).
- Figure 10. Face externe de la valve droite de *Sp. gibbosus* (même individu).
- Figure 11. Face externe de la valve gauche de *Sp. gibbosus* (même individu).
- Figure 12. Extérieur de la valve droite de *Sp. striatus*. Céomanien, Cap de la Hève.
- Figure 13. Extérieur de la valve gauche de *Sp. striatus* (même individu).
- Figure 14. Face externe de la valve droite de *Sp. alternatus*. Turonien, Angoulême.
- Figure 15. *Spondylus alternatus* vu par la face externe de la valve gauche (même individu).

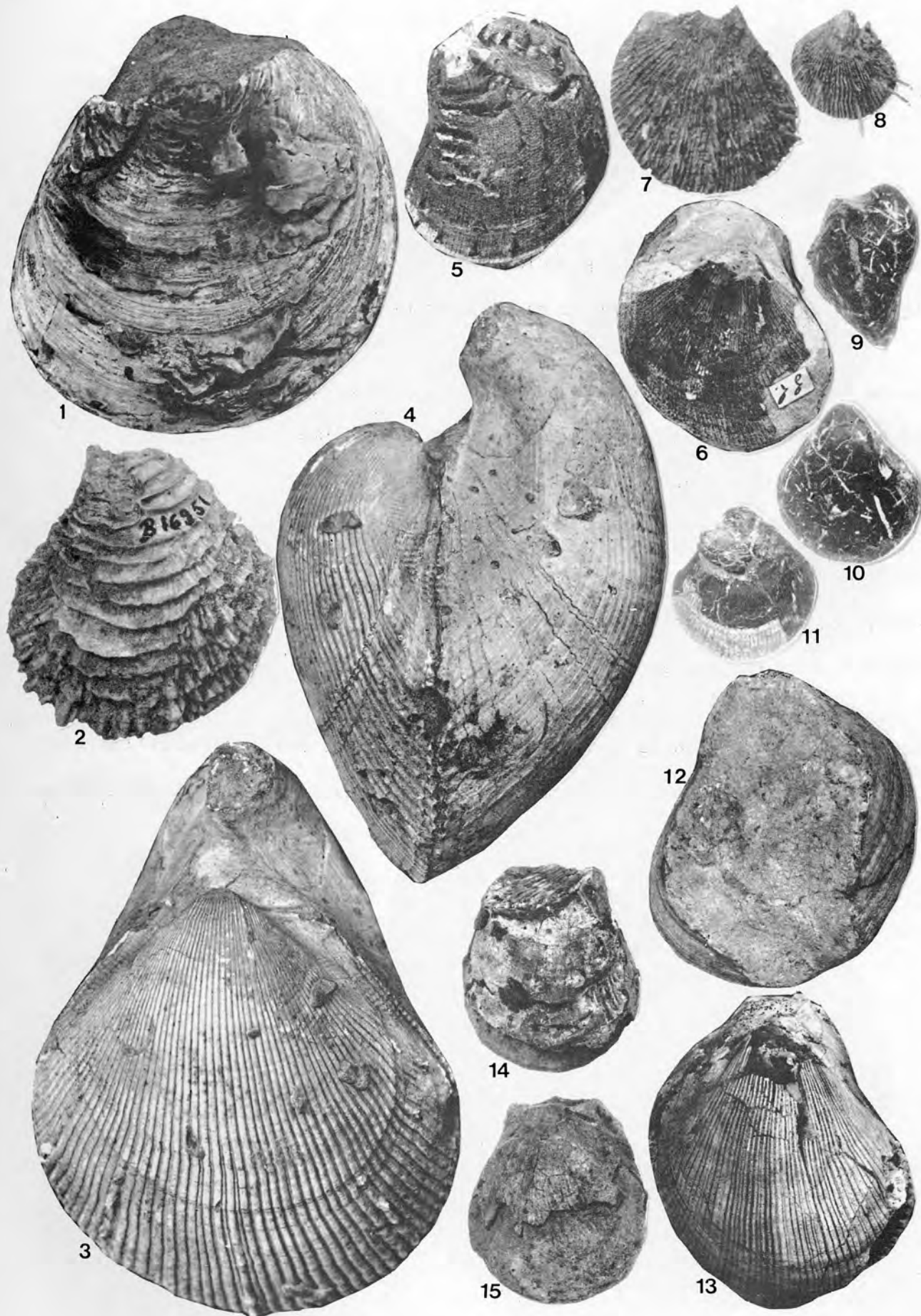


PLANCHE XIV

Figure 1. Profil de *Spondylus globulosus*. Sénonien. Tours.

Figure 2. *Spondylus globulosus* vu par la face externe de la valve gauche. (même individu).

Figure 3. Extérieur de la valve droite de *Sp. obesus*. Sénonien. Tournay (Belgique)

Figure 4. Extérieur de la valve gauche de *Sp. obesus* (même individu).

Figure 5. Profil de *Sp. obesus* (même individu).

Figure 6. Face externe de la valve droite de *Sp. obesus*. Sénonien, Tournay (Belgique)

Figure 7. Profil de *Sp. obesus* (même individu).

Figure 8. Face externe de la valve gauche de *Sp. obesus* (même individu).

Figure 9. Face externe de la valve gauche de *Sp. roemeri*. Néocomien, St Sauveur (M. et M.).

Figure 10. Extérieur de la valve gauche de *Sp. dutempleanus*. Sénonien, Epernay

Figure 11. Extérieur de la valve gauche de *Sp. hippuritarum*. Turonien, Le Beausset.

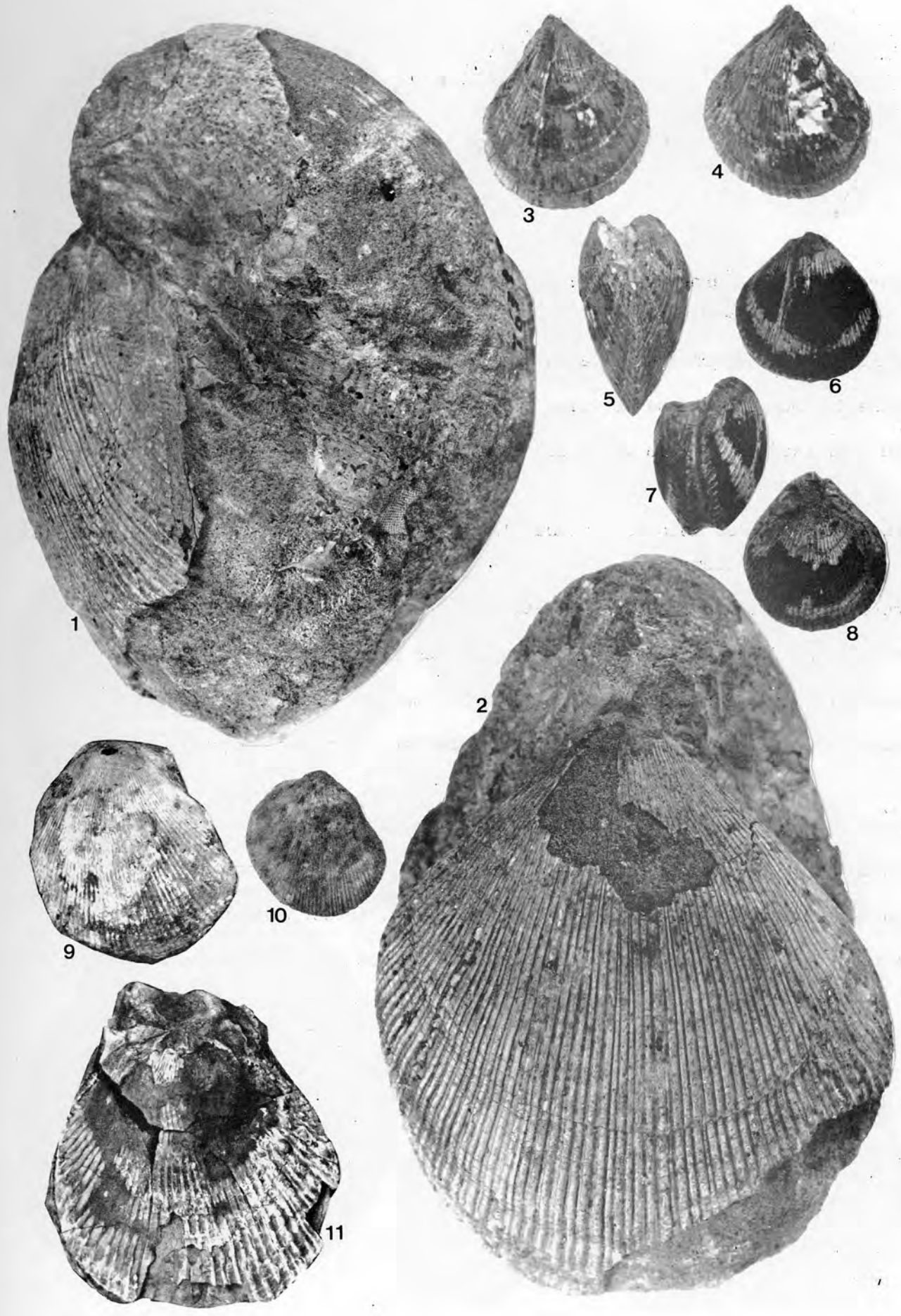


PLANCHE XV

- Figure 1. Face externe de la valve droite de *Sp. santonensis*. Santonien, Saintes, (Charente-Maritime).
- Figure 2. Face externe de la valve droite de *Sp. santonensis*. Santonien, La Valette
- Figure 3. Face externe de la valve droite de *Sp. santonensis*. Même localité.
- Figure 4. Extérieur de la valve droite de *Sp. spinosus*. Turonien, Sud de l'Angleterre.
- Figure 5. *Spondylus spinosus*, vu de l'extérieur de la valve droite. Turonien, Osterfeld, Allemagne.
- Figure 6. Face interne de la même valve.
- Figure 7. Profil de *Sp. spinosus*. Turonien, Sud de l'Angleterre.
- Figure 8. Face externe de la valve gauche du spécimen fig. 5.
- Figure 9. Extérieur de la valve droite de *Sp. spinosus* var. *aequalis*. Campanien, Meudon.
- Figure 10. Intérieur de la valve droite de *Sp. latus*. Campanien, Meudon.
- Figure 11. Extérieur de la valve gauche de *Sp. latus*. même localité.
- Figure 12. Face interne de la valve droite de *Sp. latus*. même localité
- Figure 13. *Spondylus royanus* (moule interne), vu de la valve gauche. Sénonien, Royan.

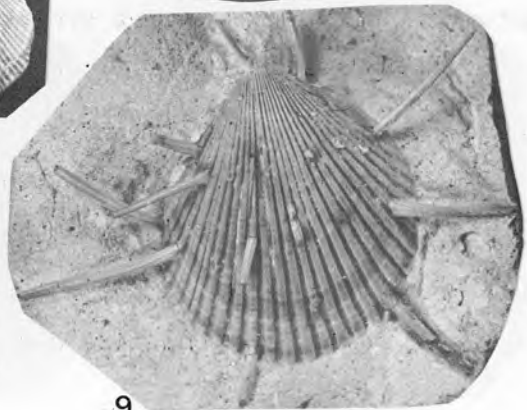
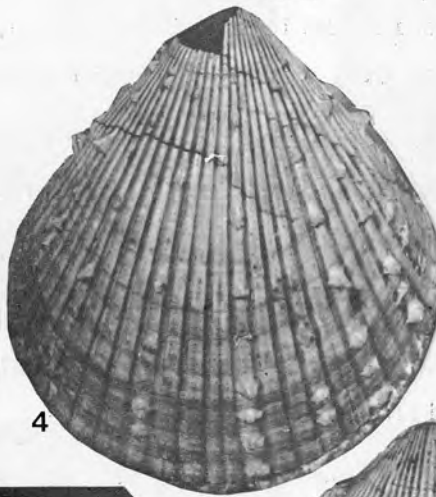


PLANCHE XVI

- Figure 1. *Spondylus radula* du Paléogène de Grignon, X 50 . p: prodissoconque, D: dissoconque, t: talon de la coquille adulte.
- Figure 2. Sommet de la valve droite de *Sp. vaudini*. Eocène inf. Bassin de Paris. p: prodissoconque, D: dissoconque, C.N.: coquille népionique (X 95)
- Figure 3. *Spondylus sinensis* actuel de la mer de Chine. f: fossette ligamentaire de la valve droite de la coquille adulte, t: talon de la valve droite, D: dissoconque, C.N. :coquille népionique (X 30)
- Figure 4. Sommet de la valve droite de *Sp. rarispinus*. Eocène moyen, Chaumont. C.N.: coquille népionique, C.A. coquille adulte, (X 23)
- Figure 5. Sommet de la valve droite de *Sp. radula* (même individu que fig. 1). t: talon, D. dissoconque, s: sinus byssal, C.N.: coquille népionique, (X 34)
- Figure 6. Sommet de la valve droite de *Sp. vaudini* (même individu que fig. 2), C.A.: coquille adulte, (X 20)
- Figure 7. Sommet de la valve droite de *Sp. sinensis* (même individu que fig. 3), p: prodissoconque, D.: dissoconque, S.: sinus byssal, O.: oreille de la coquille népionique (X 120)
- Figure 8. Sommet de la valve droite de *Sp. rarispinus*. Eocène moyen, Chaumont. O : oreille de la coquille népionique, S: sinus byssal, C.N. coquille népionique. (X 34)
- Figure 9. Sommet de la valve droite de *Sp. radula*. Eocène moyen, Grignan. t: talon de la coquille adulte, C.N. coquille népionique. (X 23)
- Figure 10. Sommet de la valve droite de *Sp. demissus*. Eocène inf. Bassin de Paris. D: dissoconque, C.N.: coquille népionique. (X 45)
- Figure 11. Sommet de la valve droite de *Sp. palensis*. Eocène inf. région de Pau. d: dent de la coquille adulte, t: talon de la coquille adulte, C.N. : coquille népionique, C.A.: coquille adulte. (X 20)
- Figure 12. Sommet de la valve droite de *Sp. palensis* (même individu). D: dissoconque, C.N. coquille népionique, (X 50).

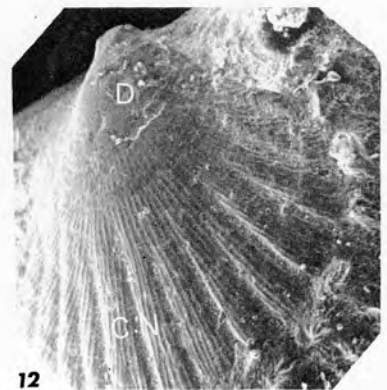
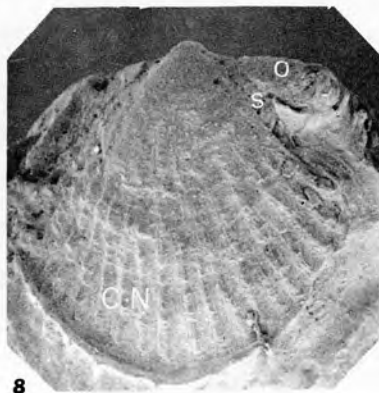
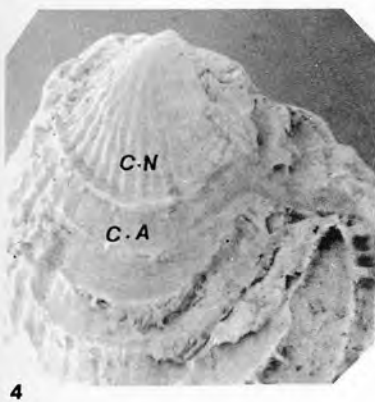
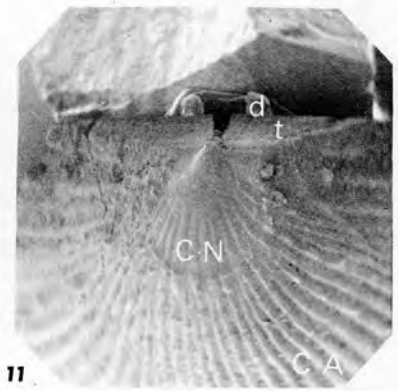
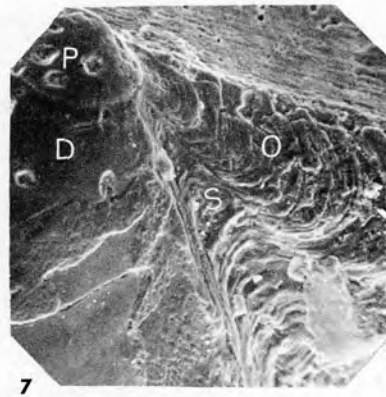
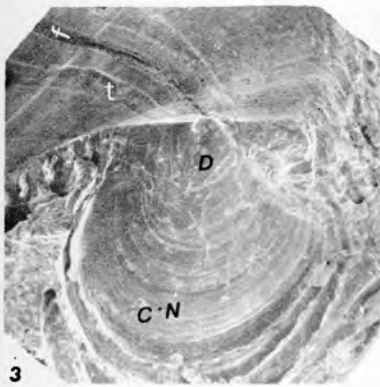
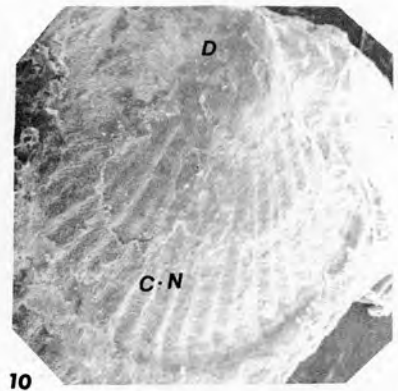
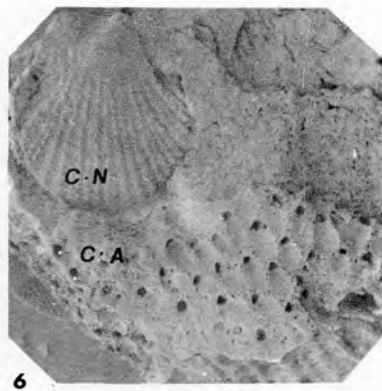
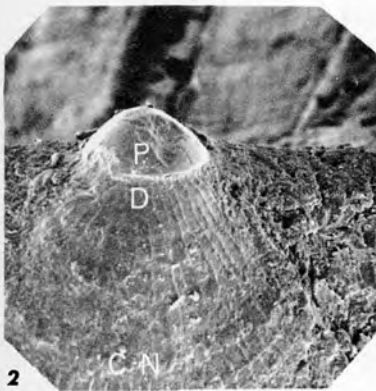
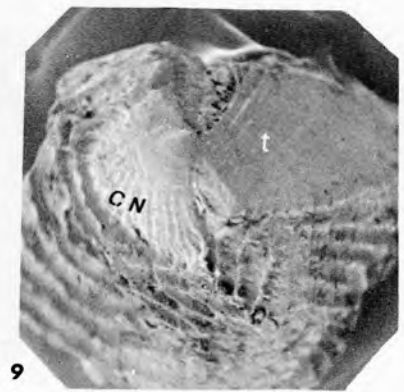
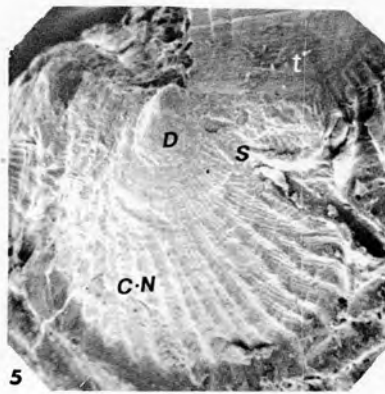
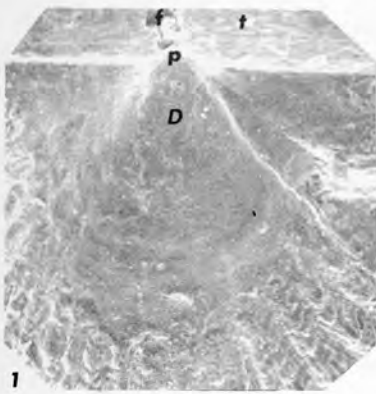


TABLE des MATIERES

Page :

Introduction	
Première partie : Généralités ...	1
I - Historique ...	1
II - Place des Spondylidae dans la classification des Bivalvia ...	2
III - Anatomie ...	4
1 - manteau et organisation générale ...	5
2 - branchies ...	7
3 - tube et glandes digestifs ...	7
4 - musculature a-palléale ...	8
b- adducteur ...	8
5 - système nerveux ...	11
6 - organes des sens ...	13
7 - les yeux ...	14
IV - Mode de vie et habitat ...	14
V - La coquille ...	16
Résumé de la première partie ...	19
Deuxième partie : Microstructure du test	21
I - Définition des couches constituant la coquille ...	22
II - Composition chimique et minéralogique du test ...	23
III - Caractéristiques générales de la microstructure ...	23
IV - Variations des couches suivant les espèces ...	27
V - Tubules ...	29
Résumé de la deuxième partie ...	30
Troisième partie : Description des espèces ...	33
I - Espèces actuelles du genre Spondylus ...	33
xGroupe de Spondylus gaederopus ...	34
Spondylus gaederopus ...	35
Spondylus gaederopus var. camurus ...	39
Spondylus aculeatus ...	41
Spondylus linguafelis ...	43

Spondylus plurispinosus ...	44
Spondylus aurantius ...	45
Spondylus multimuricatus ...	46
Spondylus spectrum ...	47
Spondylus fragum ...	49
Spondylus asperrimus ...	50
Spondylus unicus ...	51
Spondylus asiaticus ...	52
xGroupe de Spondylus nicobaricus ...	52
Spondylus nicobaricus...	53
Spondylus violacescens...	55
Spondylus darwini ...	56
Spondylus castus ...	57
Spondylus layardi ...	58
xGroupe de Spondylus ducalis...	59
Spondylus ducalis ...	59
Spondylus variegatus ...	60
Spondylus sinensis ...	61
xGroupe de Spondylus coccineus...	63
Spondylus coccineus...	64
Spondylus tenuispinosus ...	65
Spondylus ictericus ...	66
Spondylus microlepos ...	67
xGroupe de Spondylus americanus...	68
Spondylus americanus...	69
Spondylus victoriae	71
Spondylus victoriae var. wrightianus ...	72
xGroupe de Spondylus pictorum	73
Spondylus pictorum...	73
Spondylus calcifer ...	74
Spondylus herinaceus...	75
xGroupe de Spondylus varius ...	76
Spondylus varius ...	77
Spondylus albus ...	79
Spondylus rubicundus ...	80
xSpondylus imperialis ...	81
Spondylus pacificus ...	82
Spondylus gussonii ...	84

II - Espèces de Spondylus du Néogène ...	84
Spondylus gussonii ...	85
Spondylus ferreolensis ...	85
Remarques au sujet de Spondylus gaederopus fossile...	90
Spondylus crassicosta ...	91
Spondylus crassicosta var. quinquecostatus ...	94
Spondylus decussatus ...	97
Spondylus cruentus ...	99
Spondylus chiriquensis ...	99
III - Espèces de Spondylus du Paléogène ...	100
xGroupe de Spondylus cisalpinus ...	100
Spondylus cisalpinus ...	101
Spondylus nysti ...	102
Spondylus bifrons...	103
xGroupe de Spondylus radula ...	104
Spondylus radula...	105
Spondylus demissus...	110
Spondylus vaudini...	110
Spondylus rarispinus...	111
Spondylus multistriatus ...	114
Spondylus granulatus ...	116
xGroupe de Spondylus buchi ...	117
Spondylus buchi ...	118
Spondylus palensis ...	119
Spondylus aegyptiacus ...	120
Spondylus eocenus...	121
Spondylus planicostatus ...	122
xSpondylus boriesi...	123
IV - Espèces de Spondylus du Crétacé ...	124
xGroupe de Spondylus hystrix ...	125
Spondylus hystrix...	125
Spondylus roemeri...	127
Spondylus gibbosus ...	128
Spondylus striatus...	129
Spondylus latus...	130
Spondylus suberratus...	131
Spondylus baylei...	132

Spondylus dutempleanus...	133
Spondylus alternatus...	134
Spondylus hippuritanum...	135
Spondylus royanus ...	136
xGroupe de Spondylus spinosus...	137
Spondylus spinosus...	137
Spondylus obesus...	141
xGroupe de Spondylus santonensis...	142
Spondylus santonensis...	142
Spondylus carentonensis...	143
xGroupe de Spondylus truncatus...	143
Spondylus truncatus...	144
Spondylus globulosus ...	146
Résumé de la troisième partie ...	147
Quatrième partie : Biogéographie et paléobiogéographie ...	148
I - Biogéographie des Spondylidae actuels...	148
1-Province méditerranéenne...	151
2- Province indo-pacifique ...	151
a- Mer Rouge...	153
b- Golfe d'Aden...	153
c- Golfe Persique et mer d'Oman...	153
d-Mer de l'Inde...	153
e-Philippines...	153
f-Chine et Japon...	153
g-Australie et Indonésie...	154
h-Madagascar, Seychelles, Ile Maurice ...	155
3 - Province américaine tropicale ...	156
4 - Province d'Afrique occidentale tropicale ...	156
5 - Province tempérée sud...	156
II - Paléobiogéographie des Spondylus du Tertiaire...	156
1 - Paléogène...	158
a-Province méditerranéenne...	158
b- Province boréale ou nordique...	161
c- Province d'Afrique occidentale...	161
d- Province indo-pacifique...	161
e- Province américaine...	161

2 - Néogène...	162
a- Province atlantico-méditerranéenne...	162
b- Province indo-pacifique...	164
c- Province américaine...	164
III- Paléobiogéographie des Spondylus du Crétacé...	164
1 - Province européenne...	164
2 - Province d'Afrique occidentale...	165
3 - Province indo-pacifique ...	165
4 - Province américaine...	168
Résumé de la quatrième partie ...	168
Cinquième partie : adaptation...	170
I - Caractéristiques adaptatives des Spondylus ...	170
1- Influence générale de la fixation...	170
2- Nature du fond...	171
3- Profondeur ...	178
II - Modes de fixation chez d'autres Lamellibranches : comparaison avec Spondylus ...	178
1- Vue d'ensemble...	178
2- Le cas de Hinnites...	180
3- Comparaison avec les Brachiopodes...	181
Résumé de la cinquième partie...	184
Sixième partie : Ontogénie...	185
Résumé de la sixième partie...	190
Septième partie: Evolution et phylogénie...	191
I - Relations phylogéniques de Spondylus...	191
II - Essai sur les rapports phylogéniques entre les diverses espèces de Spondylus...	195
Conclusion générale...	207
Bibliographie...	211
Index alphabétique général...	223
Liste des figures...	231
Planches I à XVI (hors-texte).	