

Révision de *Flabellipecten solarium* (Lamarck, 1819) (Mollusca, Bivalvia, Pectinidae) du Miocène moyen et supérieur de l’Ancien Monde

Madeleine BONGRAIN

rue de la Pachère, F-64260 Arudy (France)

mbongrain@9online.fr

Bongrain M. 2003. — Révision de *Flabellipecten solarium* (Lamarck, 1819) (Mollusca, Bivalvia, Pectinidae) du Miocène moyen et supérieur de l’Ancien Monde. *Geodiversitas* 25 (4) : 657-679.

RÉSUMÉ

Pecten solarium Lamarck, 1819 a souvent été confondu avec diverses espèces de grands pectinidés néogènes. La révision en cours du genre *Gigantopecten* Rovereto, 1899 a, de ce fait, débouché sur une nouvelle étude de cette espèce faite à partir de l’abondant matériel conservé en collections complété par de nouvelles récoltes. Une étude comparative portant sur les caractères morphologiques mesurables (analyse factorielle des correspondances) et sur les caractères qualitatifs démontre que les deux *Gigantopecten* impliqués le plus souvent dans les confusions, *G. ligerianus* (Dollfus & Dautzenberg, 1906) et *G. gigas* (Schlotheim, 1813), n’appartiennent pas au même genre que *P. solarium* qui, en fait, est un *Flabellipecten* Sacco, 1897. Les trois espèces sont bien distinctes et, de plus, *F. solarium* et *G. gigas* sont bien séparés dans le temps et dans l’espace. Suite à la révision systématique de *Pecten solarium*, le spécimen bivalve de la collection Lamarck (Muséum national d’Histoire naturelle, Paris) portant la mention « *P. solarium* » écrite par Lamarck lui-même, est désigné comme lectotype de cette espèce. Les répartitions chronostratigraphique et biogéographique de ce taxon sont réactualisées.

MOTS CLÉS

Mollusca,
Bivalvia,
Pectinidae,
Flabellipecten,
Gigantopecten,
Eggenburgien,
Badénien,
Serravallien,
Miocène,
biométrie (AFC),
révision systématique,
lectotype,
paléobiogéographie.

ABSTRACT

Revision of Flabellipecten solarium (Lamarck, 1819) (Mollusca, Bivalvia, Pectinidae) from the middle and late Miocene of the Old World.

Pecten solarium Lamarck, 1819 was often confused with different species of large Neogene pectinids. The two main species confused with it are *Pecten gigas* (Schlotheim, 1813) and *P. ligerianus* Dollfus & Dautzenberg, 1906. They both belong to the genus *Gigantopecten* Rovereto, 1899 whilst *P. solarium* is a *Flabellipecten* Sacco, 1897. The three species here studied are morphologically different. The geographic and chronostratigraphic distributions of *G. gigas* and *F. solarium* are also different but *F. solarium* and *G. ligerianus* are sympatric in the west of France. The systematic revision of the species *Pecten solarium* is based on a specimen housed in the Lamarck collection of the Muséum national d'Histoire naturelle, Paris. This specimen bears the name "*P. solarium*" written by Lamarck himself. It is herein designated the lectotype of *Pecten solarium* Lamarck, 1819. The chronostratigraphic and palaeogeographic distributions of this species are updated.

KEY WORDS

Mollusca,
Bivalvia,
Pectinidae,
Flabellipecten,
Gigantopecten,
Eggenburgian,
Badenian,
Serravallian,
Miocene,
biometry (AFC),
systematic revision,
lectotype,
palaeobiogeography.

INTRODUCTION

Il existe à propos de l'espèce *Flabellipecten solarium* (Lamarck, 1819) un véritable imbroglio ayant pour origine Lamarck lui-même et qui n'a fait que se compliquer au cours des décennies jusqu'à très récemment (Moisescu 1994). Cet état de fait rend difficile l'utilisation des ouvrages concernant cette espèce et, de plus, demande une analyse très critique des pièces en collections. Aussi une révision systématique de ce taxon est-elle devenue nécessaire. Mais la tâche est d'autant plus ardue que :

- Lamarck (1819) a donné une description sommaire de sa nouvelle espèce, *Pecten solarium*, et ne l'a pas figurée ;
- le matériel fossile originel est incomplet : ainsi le spécimen original de *Pecten gigas* (Schlotheim, 1813), espèce impliquée dans cette situation confuse, semble à jamais perdu. Cependant, les deux spécimens désignés par Lamarck comme appartenant à l'espèce *Pecten solarium* ont été retrouvés (cf. Figs 3A-D ; 5A-D) ;
- les figurés de *Pecten gigas* contenus dans les ouvrages des XVIII^e et XIX^e siècles sont des dessins et non des photographies. Ils comportent donc une part de subjectivité découlant des interprétations des auteurs.

Après un historique permettant de bien cerner le problème, il sera fait une étude morphologique comparative des trois espèces impliquées dans ce problème de nomenclature : *Pecten solarium* Lamarck, 1819, *Pecten gigas* (Schlotheim, 1813) et *Pecten ligerianus* Dollfus & Dautzenberg, 1906. Cette étude sera suivie de la révision systématique de *Pecten solarium*.

ABRÉVIATIONS UTILISÉES**ET COLLECTIONS CONSULTÉES**

coll.	collection ;
ENSM	École normale supérieure des Mines dont les collections paléontologiques sont conservées à l'UCBL1 ;
ICZN	<i>International Code of Zoological Nomenclature</i> ;
IGAL	Institut géologique Albert de Lapparent, Cergy-Pontoise ;
MGUF	Musée géologique de l'Université de Florence ;
MHN	Muséum d'Histoire naturelle (villes précisées dans le texte) ;
MNHN	Muséum national d'Histoire naturelle, Paris ;
MRHN	Musée royal d'Histoire naturelle de Bruxelles ;
NMW	Naturhistorisches Museum Wien ;
SGB	Services géologiques de Bucarest ;
UB1	Université de Bordeaux 1 ;
UCBL1	Université Claude-Bernard, Lyon 1.

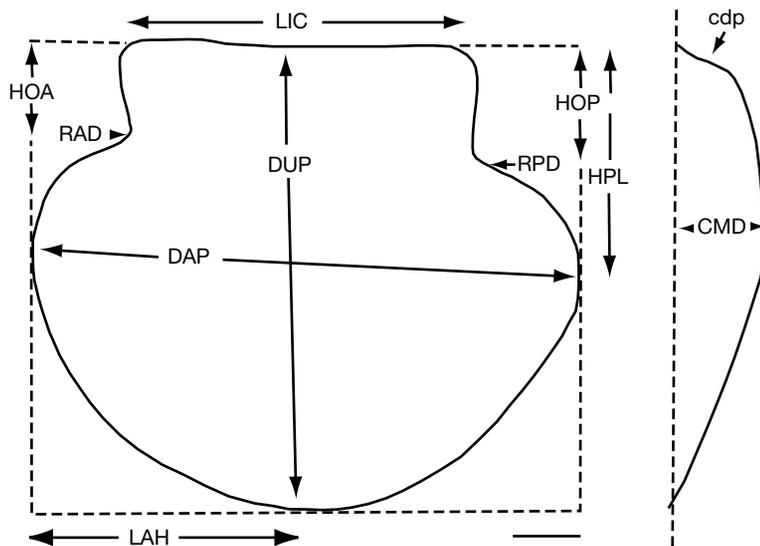


FIG. 1. — Mesures prises sur les valves gauches des spécimens comparés de *Flabellipecten solarium* (Lamarck, 1819), *Gigantopecten gigas* (Schlotheim, 1813) et *G. ligerianus* (Dollfus & Dautzenberg, 1906). Abréviations : **cdp**, coup de pouce (pour *G. ligerianus*) ; **CMD**, profondeur de la valve ou convexité maximale ; **DAP**, diamètre antéro-postérieur ; **DUP**, diamètre umbonoparallèle (cette variable de référence est un indicateur de taille car prise dans la direction de croissance au niveau du plan directeur de la coquille) ; **HOA**, hauteur de l'oreille antérieure ; **HOP**, hauteur de l'oreille postérieure ; **HPL**, demi-hauteur postérieure, mesurée de la ligne cardinale au maximum de la largeur ; **LAH**, demi-longueur antérieure prise au maximum ventral de la hauteur ; **LIC**, longueur de la ligne cardinale ; **RAD**, renforcement antérieur du disque ; **RPD**, renforcement postérieur du disque (ces deux dernières variables permettent de caractériser la forme du disque : étiré dans le sens antéro-postérieur, donc plus ou moins ovale, lorsque ces renforcements sont importants, plus arrondi lorsqu'ils sont plus faibles). Échelle : 2 cm.

HISTORIQUE

Lorsqu'en 1819 Lamarck a publié l'espèce nouvelle *Pecten solarium*, il a donné trois indications susceptibles d'être vérifiées : 1) une référence à « Knorr, 4, part 2, pl. B, fig. 1-2 » ; 2) une localisation de l'espèce nouvellement créée, dénommée « Peigne cadran » en langage vernaculaire par l'auteur et provenant des « environs de Doué, département du Maine-et-Loire » ; et 3) la référence des collections dans lesquelles cette espèce avait été incorporée : « Mus n° » (sous-entendu, MNHN) et « cabinet de M. Ménard ».

Cela impliquait donc, dans les deux collections citées, la présence d'au moins deux exemplaires de *Pecten solarium*.

C'est à partir de ces indications suivant la diagnose originale que l'espèce *P. solarium* sera citée dans la littérature paléontologique avec des interprétations diverses.

Dès 1813, Schlotheim, reprenant le travail de Walch & Knorr (1768), avait appelé *Pectinites gigas* l'espèce du gisement de Kemedingen près d'Ortenburg (Bavière) figurée par ces deux auteurs mais à laquelle ceux-ci n'avaient pas attribué de nom. En application du principe de priorité, *Pecten solarium* Lamarck, 1819 devait donc tomber en synonymie avec *Pectinites gigas* Schlotheim, 1813 (= *Pecten gigas*).

Mais Deshayes, le premier (1833 : 727), remarqua que la figure donnée par Knorr et citée en référence par Lamarck pour son *Pecten solarium*, ne correspondait pas à l'exemplaire bivalve décrit par ce dernier. Ce qui est exact mais n'a pas empêché Goldfuss (1836 : pl. 96, fig. 7a-7b) de reproduire la figuration de Knorr sous le nom de *Pecten solarium* Lamarck, 1819.

Hoernes (1870 : 403, pl. 60, figs 1-3, pl. 61, figs 1, 2) écrit qu'après comparaison de l'exemplaire de Lamarck provenant de Doué (Anjou) avec des

spécimens d'Ortenburg, localité type de *Pectinites gigas*, il pouvait conclure à l'identité des deux espèces. Il a reconnu que le nom de *gigas* avait priorité sur celui de *solarium*. Toutefois, « comme ce dernier avait été utilisé dans de nombreux ouvrages et collections depuis sa création, il le conservait comme d'un usage plus courant ». Il faut donc admettre que les figures données par Hoernes sous le nom de *Pecten solarium* Lamarck, 1819 et qui représentent des spécimens de l'Éggenburgien du bassin de Vienne (Loibersdorf et Wiedendorf) sont des *Pecten gigas* (Schlotheim, 1813).

L'erreur commise par Hoernes a été d'assimiler l'espèce du Miocène moyen (Serravallien moyen à supérieur) des faluns du bassin de la Loire (France), *P. solarium*, à celle du Miocène inférieur (Éggenburgien) de Bavière et du bassin de Vienne (Autriche), *P. gigas*. Ces deux espèces, non contemporaines, sont, de plus, morphologiquement bien distinctes et appartiennent à des genres différents : genre *Flabellipecten* pour *P. solarium* et genre *Gigantopecten* pour *P. gigas*.

Le comble de la confusion semble avoir été atteint par Tournouër (1874). Cet auteur reconnût, à juste titre, que les deux exemplaires de Doué cités par Lamarck comme *Pecten solarium* appartenaient en fait à deux espèces différentes. Il a alors assimilé l'exemplaire bivalve de la collection du MNHN au *Pecten bessi* du Badénien de la Paratéthis, tel qu'il a été décrit et figuré par Hoernes (1870 : pl. 62, figs 1, 2, pl. 63, figs 1, 2) et qui est différent du *P. bessi* Andrzejowski, 1830. Quant au second exemplaire cité par Lamarck, la valve gauche appartenant à un *Gigantopecten* qui se trouvait dans la coll. Ménard de La Groye, il l'a trouvé « identique à la forme de Loibersdorf figurée par Hoernes sous le nom de *Pecten solarium* Lamarck ». À la suite de quoi, il a mentionné qu'en toute rigueur, c'est le *Pecten bessi* Hoernes non Andrzejowski, 1830 qui devrait s'appeler *P. solarium*. Toutefois, se rangeant à l'avis de l'auteur autrichien (cf. ci-dessus), il a décidé que c'était l'exemplaire de Ménard qui devait porter le nom de *P. solarium*, assimilant, sans le dire explicitement, ce dernier au *Pecten gigas*. À la suite de quoi, le *Gigantopecten* fréquent dans les faluns miocènes de la Loire a été, suivant les publications,

dénommé soit *Pecten solarium* Lamarck, 1819 (Dollfus & Dautzenberg 1902), soit *Pecten gigas* (Schlotheim, 1813) (Dollfus & Dautzenberg 1920).

Oppenheim (1900) s'est à nouveau penché sur le problème mais il ne l'a pas réglé lorsqu'il a proposé le nom de *Pecten incrassatus* Partsch, 1848, pour le *Pecten bessi* Hoernes, 1870 non Andrzejowski, 1830. Notons qu'Hoernes lui-même avait, dès 1848, à partir d'une indication manuscrite rédigée par Partsch sur du matériel en collection au NMW, proposé cette synonymie.

En résumé :

– *Pecten solarium* sensu Hoernes est *P. gigas* (Schlotheim, 1813) ;

– *P. bessi* sensu Hoernes est *P. solarium* Lamarck, 1819.

Ce sont donc ces équivalences que cet article s'est efforcé de vérifier.

ÉTUDE MORPHOLOGIQUE COMPARATIVE

MATÉRIEL ET MÉTHODOLOGIE

Seules les valves gauches (VG) adultes ont été étudiées de façon détaillée car chez les grands pectinidés néogènes, elles portent la plupart des caractères discriminants permettant de séparer les espèces (Bongrain 1988a). Les valves droites (VD), qui sont morphologiquement beaucoup plus conservatrices, ont simplement été comparées d'un point de vue qualitatif.

La comparaison des valves gauches a porté sur 10 variables quantitatives caractérisant la forme et la taille de la coquille (Fig. 1). Ont aussi été pris en compte, hors analyse factorielle des correspondances (AFC), les caractères suivants :

– NCE : nombre de côtes radiaires ;

– cdp : hauteur du « coup de pouce » (cf. définition ci-dessous).

Les 10 variables mesurées ont été utilisées dans une AFC et la comparaison a été faite sur les trois échantillons suivants :

– 27 valves de *Flabellipecten solarium* (Lamarck, 1819) provenant des gisements serravalliens de la façade atlantique française et répartis ainsi :

- la VG du spécimen bivalve à l'origine de l'espèce créée par Lamarck et récolté à Doué-la-Fontaine (Maine-et-Loire) (coll. Lamarck *pro parte*, MNHN) ;
 - un spécimen de Noellet (Maine-et-Loire) (coll. Couffon, MHN d'Angers) ;
 - 25 exemplaires des faluns gris-bleu de la région de Narrosse (Landes) ;
 - 29 valves de *Gigantopecten ligierianus* (Dollfus & Dautzenberg, 1906) des faluns serravalliens du bassin de Doué-la-Fontaine (Maine-et-Loire) ;
 - 17 valves de *Gigantopecten gigas* (Schlotheim, 1813), des sédiments eggenburgiens de la Paratéthis (Bavière, bassin de Vienne, Transylvanie) dont le spécimen décrit et figuré par Hoernes (1870) sous le nom de *Pecten solarium* (coll. Hoernes, NMW) et les deux spécimens de Roumanie (coll. SGB) figurés par Moisescu (1994), l'un sous le nom de *Pecten (Flabelligipten) gigas*, l'autre sous celui de *P. (F.) solarium*. Soit au total 73 VG.
- Au sein de cet ensemble, les amplitudes de variation des diamètres umbono-palléaux (DUP) sont les suivantes :
- *F. solarium* : $13,30 \leq \text{DUP} \leq 16,50$ cm ;
 - *G. ligierianus* : $13,00 \leq \text{DUP} \leq 18,50$ cm ;
 - *G. gigas* : $11,60 \leq \text{DUP} \leq 17,30$ cm.

ANALYSE FACTORIELLE DES CORRESPONDANCES (FIG. 2)

Le programme utilisé est Mac-Mul, version 2.12, mis au point par Thioulouse (1989) du Laboratoire de Biométrie de l'UCBL1.

Cette analyse a été réalisée sur un échantillon comprenant donc 73 valves gauches adultes considérées comme individus principaux, chacun d'eux étant caractérisé par les 10 variables définies Figure 1. De plus, quatre spécimens ont été ajoutés en tant qu'individus supplémentaires. Ce sont :

- la VG (1) de Doué-la-Fontaine (Maine-et-Loire) appartenant à la coll. Ménard de La Groye et citée à la suite de l'exemplaire bivalve par Lamarck comme appartenant aussi à la nouvelle espèce *Pecten solarium*. Elle est actuellement répertoriée dans les collections de l'UCBL1 sous le numéro d'inventaire FSL 42184 ;

TABLEAU 1. — Analyse factorielle des correspondances, valeurs propres et pourcentages cumulés.

Facteurs	Valeurs propres	Taux d'inertie (%)	% cumulés
1	0,4362 E-02	70,66	
2	0,7380 E-03	11,95	82,61
3	0,4024 E-03	6,52	89,13
4	0,2899 E-03	4,70	93,83

- la VG (2) de l'exemplaire bivalve de Doué-la-Fontaine figurée par Dollfus & Dautzenberg (1920 : pl. 39, fig. 1), sous le nom de *Pecten (Oopecten) gigas* ; elle appartient à la coll. Couffon (MHN d'Angers) ;

- la VG (3) de Bossée (Indre-et-Loire), figurée par Dollfus & Dautzenberg (1920 : pl. 41, fig. 1), sous le même nom de *P. (O.) gigas* ; elle se trouve dans la coll. Dautzenberg au MRHN sous le numéro 1392 ;

- une VG (4) étiquetée *Pecten incrassatus* (Partsch) de Neudorf (bassin de Vienne, Autriche) et conservée dans les coll. de l'ENSM. Quatre facteurs rendent compte de près de 94 % de la variance totale (Tableau 1), le plan factoriel 1-2 en extrayant pour sa part 82,61 %.

Sur ce plan, on constate que les trois espèces sont bien séparées (Fig. 2) : à gauche de l'axe 2, les 29 individus se rapportant à *Gigantopecten ligierianus* (ensemble L), puis les 17 individus attribués à *G. gigas* (ensemble G) et, à droite de ce même axe, les 27 *Flabelligipten solarium* (ensemble S). De plus, les deux espèces de *Gigantopecten* semblent très proches l'une de l'autre et occupent la moitié gauche du diagramme alors que les *Flabelligipten* sont bien individualisés dans la partie droite.

Quant aux individus supplémentaires leur observation est très significative :

- le deuxième exemplaire, dénommé *Pecten solarium* par Lamarck et appartenant à la coll. Ménard de La Groye (Fig. 2 : 1), se projette dans l'aire occupée par les *G. ligierianus* ; les deux spécimens figurés par Dollfus & Dautzenberg comme *P. gigas* (Fig. 2 : 2 et 3) se projettent aussi dans la même partie du plan.

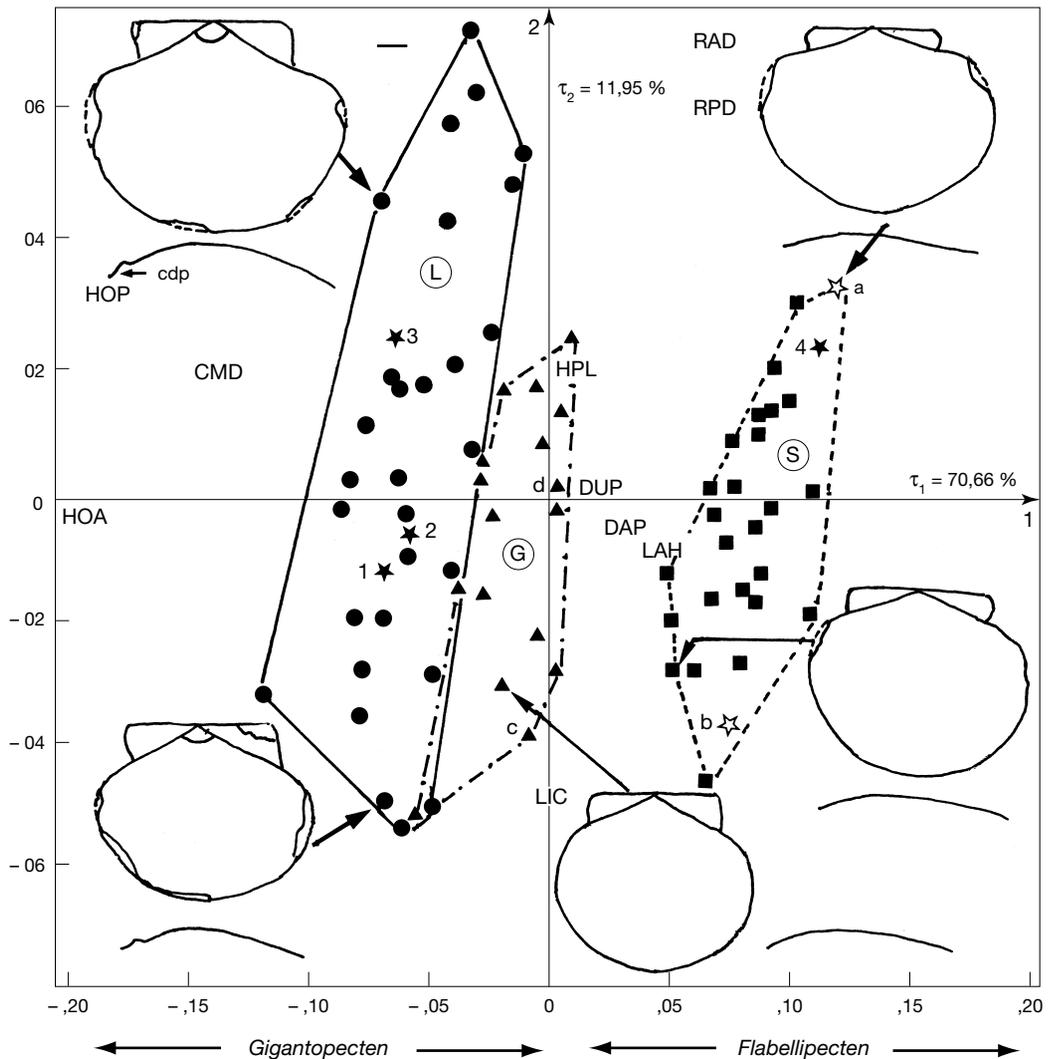


Fig. 2. — Analyse factorielle des correspondances. Projection des 77 individus (73 principaux et 4 supplémentaires, ★) et des 10 variables (voir Fig. 1) dans le plan factoriel 1-2. ●, *Gigantopecten ligerianus* (Dollfus & Dautzenberg, 1906) ; ▲, *Gigantopecten gigas* (Schlotheim, 1813) ; ■, *Flabellipecten solarium* (Lamarck, 1819). Les contours et profils de quelques valves ont été ajoutés pour illustrer les résultats de l'analyse. Abréviations : **cdp**, coup de pouce (pour *G. ligerianus*) ; **CMD**, profondeur de la valve ou convexité maximale ; **DAP**, diamètre antéro-postérieur ; **DUP**, diamètre umbono-palléal (cette variable de référence est un indicateur de taille car prise dans la direction de croissance au niveau du plan directeur de la coquille) ; **HOA**, hauteur de l'oreille antérieure ; **HOP**, hauteur de l'oreille postérieure ; **HPL**, demi-hauteur postérieure, mesurée de la ligne cardinale au maximum de la largeur ; **LAH**, demi-longueur antérieure prise au maximum ventral de la hauteur ; **LIC**, longueur de la ligne cardinale ; **RAD**, renforcement antérieur du disque ; **RPD**, renforcement postérieur du disque (ces deux dernières variables permettent de caractériser la forme du disque : étiré dans le sens antéro-postérieur, donc plus ou moins ovale, lorsque ces renforcements sont importants, plus arrondi lorsqu'ils sont plus faibles). Échelle : 2 cm.

Ces trois spécimens sont donc sans ambiguïté possible des *Gigantopecten ligerianus* ;

– quant au quatrième individu supplémentaire (Fig. 2 : 4), il se projette au milieu des spécimens appartenant à l'espèce *F. solarium*. Ceci est un

argument, entre autres, pour justifier la synonymie de *P. incrassatus* avec *F. solarium*.

Notons aussi que la VG (Fig. 2 : a) du spécimen bivalve de la coll. Lamarck se projette bien au milieu des spécimens appartenant, sans conteste

TABLEAU 2. — Nombre de côtes radiaires sur les valves gauches des trois espèces étudiées, *Flabellipecten solarium* (Lamarck, 1819), *Gigantopecten gigas* (Schlotheim, 1813) et *Gigantopecten ligerianus* (Dollfus & Dautzenberg, 1906) : tableau comparatif. Abréviations : **N**, effectif ; **m**, moyenne ; **sm**, erreur standard sur la moyenne ; σ , écart-type ; **V %**, coefficient de variabilité.

Espèces	N	Mini	Maxi	m	sm	σ	V %
<i>F. solarium</i>	51	13	16	14,137	0,056	0,401	2,836
<i>G. gigas</i>	30	11	13	11,767	0,126	0,679	5,769
<i>G. ligerianus</i>	43	8	12	9,628	0,122	0,787	8,179

possible, à l'espèce *F. solarium*. Il en est de même pour la VG (Fig. 2 : b) figurée par Dollfus & Dautzenberg. Par contre, la VG (Fig. 2 : c) du spécimen dont Moisescu a figuré la VD (1994 : pl. 2, fig. 1a, b) sous le nom de *Pecten (Flabellipecten) solarium* se projette dans l'aire occupée par les *G. gigas*. Elle provient d'ailleurs du même horizon (couches de Corus, Eggenburgien de Transylvanie) que la VG (Fig. 2 : d) figurée par ce même auteur (pl. 1, fig. 1a, b) sous le nom de *P. (F.) gigas* et, à mon avis, présente toutes les caractéristiques de cette dernière espèce.

L'axe 1 est déterminé en majeure partie par les variables HOA et HOP caractérisant la hauteur des oreilles et dans une moindre mesure par la convexité, CMD. Ainsi on observe, sur le plan 1-2 et de gauche à droite, un gradient négatif allant de valves qui ont des oreilles hautes et qui sont relativement convexes (les *Gigantopecten*) à des coquilles ayant des oreilles basses et étant relativement plates (les *Flabellipecten*).

L'axe 2 exprime, en grande partie, la longueur de la ligne cardinale (LIC) : les coquilles situées sous l'axe 1 ont une ligne cardinale relativement longue par rapport à la largeur du disque (DAP) ; celles situées au-dessus de cet axe l'ont relativement courte. Cet axe rend aussi compte de la forme du disque, par l'intermédiaire des variables RAD et RPD, en ce sens que les valves ayant des valeurs élevées pour ces deux variables ont un disque flabelliforme, c'est-à-dire étiré dans le sens antéro-postérieur, tout en restant équilatéral. Ce caractère concerne une partie des *F. solarium*, les autres ayant un disque plus arrondi. Il existe aussi, mais dans une moindre mesure, chez *G. ligerianus* dont certains spécimens ont la partie postérieure du disque plus développée que l'antérieure ce qui rend ce der-

nier inéquilatéral. Par contre, le disque de *G. gigas* est circulaire et équilatéral.

Les valves utilisées étant des valves adultes dont la morphologie est complètement exprimée et l'AFC opérant sur des profils, l'effet taille que l'on observe en général dans les analyses comportant tous les stades de croissance se trouve minimisé ce que montre la position de la variable DUP (indicateur de taille) se projetant près du centre de gravité du diagramme.

Les résultats de cette analyse ont été affinés en prenant en compte le nombre de côtes et les caractères descriptifs externes concernant le sommet des valves (présence ou absence d'un cdp, profil), l'aspect de la costulation radiaire et des lamelles de croissance ; sur la face interne ont été étudiés l'aspect des dentelons auriculaires, la morphologie de la charnière et des plicae. Des remarques concernant les valves droites ont été ajoutées.

NOMBRE DE CÔTES RADIAIRES (TABLEAU 2)

Il a été calculé sur trois échantillons de VG plus importants que ceux utilisés pour l'AFC. En effet ces côtes peuvent être dénombrées sans erreur sur des spécimens dont les contours endommagés ne permettent pas l'utilisation dans des analyses faites à partir de variables quantitatives mesurables. Les moyennes (m) des trois ensembles sont différentes. On constate que le nombre de côtes le plus élevé concerne *F. solarium* ($m_G = 14,137$) et le plus bas, *G. ligerianus* ($m_L = 9,628$), *G. gigas* ($m_G = 11,767$) occupant une position intermédiaire.

Les VD des trois espèces ont un nombre de côtes légèrement supérieur à celui des VG. Les côtes latérales, plus fines, encadrent les plus centrales, plus fortes, et qui sont souvent qualifiées de principales. Remarquons que Lamarck a indiqué 15 à

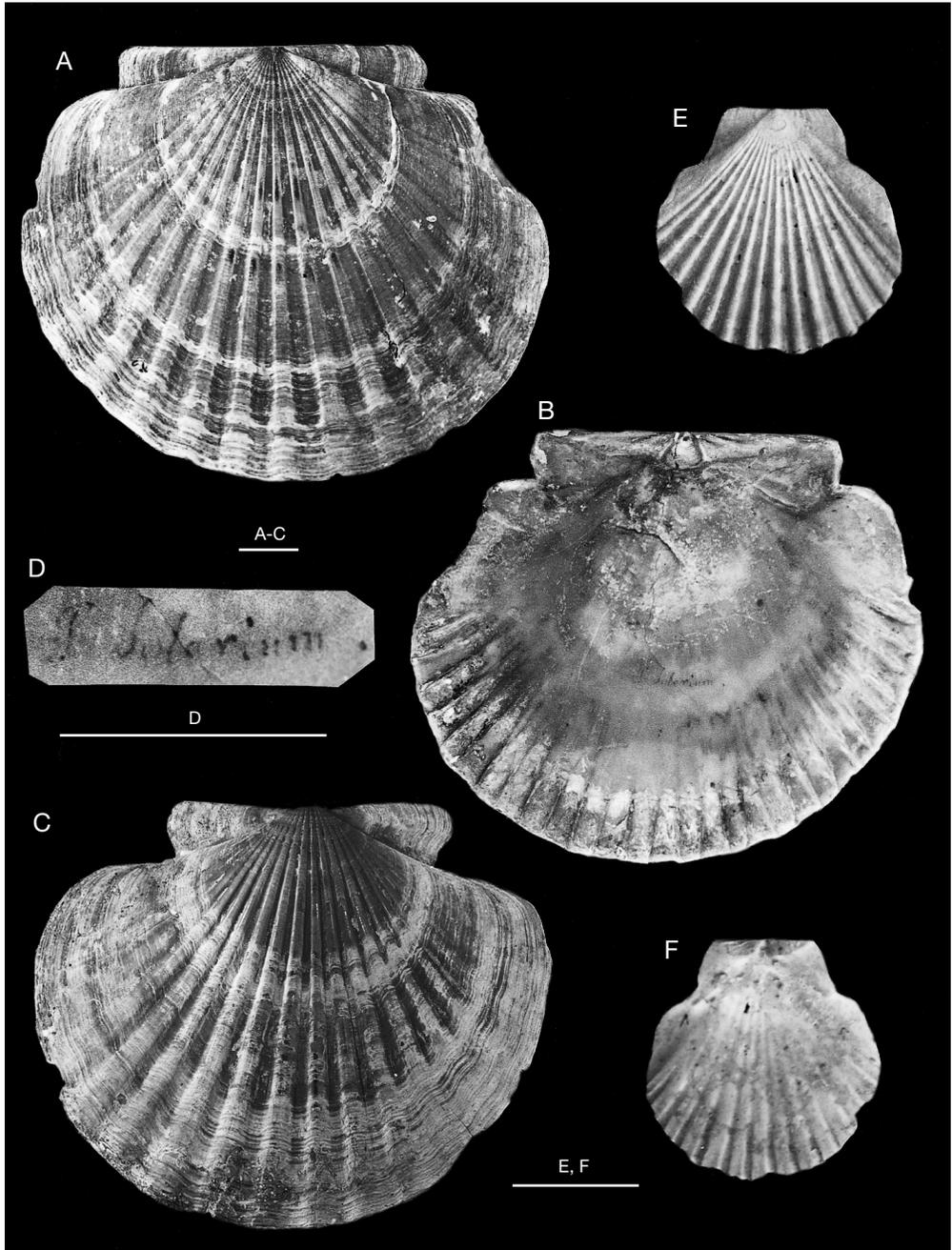


FIG. 3. — *Flabellipecten solarium* (Lamarck, 1819), Serravallien ; **A-D**, lectotype de *Pecten solarium*, Doué-la-Fontaine (Maine-et-Loire), coll. Lamarck *pro parte*, MNHN, exemplaire bivalve adulte ; **A**, valve gauche, face externe ; **B**, valve gauche, face interne ; **C**, valve droite, face externe ; **D**, mention manuscrite de Lamarck à l'intérieur de la valve gauche ; **E, F**, valve gauche juvénile d'Aubigné (Maine-et-Loire), étiquetée *Pecten recurvatus* Millet, coll. Couffon, MHN d'Angers ; **E**, face externe ; **F**, face interne. **A, C**, clichés P. Lozouet (MNHN). Echelles : 2 cm.

18 côtes pour *F. solarium*. Ceci se rapporte aux VD, ce nombre n'excédant pas 16 pour les VG.

ÉTUDE DES CARACTÈRES QUALITATIFS

Surface externe du test

Chez les trois espèces, des lamelles concentriques de croissance, expansions de la couche externe du test, recouvrent la surface du disque et celle des oreilles. À l'œil nu, on n'observe pas, dans leur aspect, de différence qui permettrait de séparer ces espèces. Toutefois, ces lamelles peuvent être plus ou moins serrées et plus ou moins développées en hauteur, le premier de ces caractères dépendant des taux de croissance individuels et le second de l'état d'abrasion *in vivo* et *post-mortem* de ces structures.

Aspect des sommets et profil (Figs 2-6)

Dollfus & Dautzenberg (1920 : 405) ont décrit ainsi le sommet de la VG de *G. ligerianus* : « Cette valve, moins convexe que la droite est fréquemment déprimée et bossuée dans le voisinage du sommet et les côtes portent souvent, dans cette région, des nodosités plus ou moins développées ». La dépression sommitale signalée par ces auteurs est le « coup de pouce » (cdp) des *Gigantopecten* défini par Roger (1939). Ce caractère correspond à la phase pectinoïde du stade juvénile (Bongrain 1988a). La taille moyenne de son DUP est de : 1,713 cm \pm (0,030 \times 2) chez les *G. ligerianus* du bassin de Doué (Bongrain 1988a : tableau 47, p. 199).

Ce « coup de pouce » est suivi, ou non, de gibbosités dont le nombre varie de 0 à 3 suivant les individus et qui caractérisent la phase pyxoïde (Bongrain 1988a) de ce même stade juvénile (Figs 2 ; 5A, C, E). Dans ce bassin, il semble que les morphes sans gibbosités ou à une gibbosité soient les plus fréquents, contrairement à ce que l'on observe dans le bassin de Noyant-Savigné où les morphes à deux ou trois gibbosités dominant. Ce n'est qu'au début du stade adulte que la valve devient régulièrement convexe. Quant aux nodosités sommitales signalées chez *G. ligerianus* sur le dessus des côtes par Dollfus et Dautzenberg, elles n'existent pas chez cette espèce.

Chez *G. gigas*, le sommet est le plus souvent plan, parfois légèrement concave, et le « coup de pouce » n'existe pas ; les gibbosités non plus. Il y a un passage progressif à la convexité qui caractérise le stade adulte (Figs 2 ; 6A, E, F). Cette morphologie est proche de celle d'autres *Gigantopecten* tels que *G. subholgeri* (Fontannes, 1878) et *G. terebratulaeformis* (de Serres, 1829), espèces du Burdigalien du sud-est de la France (Bongrain 1988a).

Le sommet de la VG de *F. solarium* a un aspect proche de celui de *G. gigas* (Figs 2 ; 3A, E ; 4B) mais la convexité de la valve adulte reste, en moyenne, plus faible.

Les VD des trois espèces sont convexes. Le sommet de *G. gigas* surplombe légèrement la ligne cardinale qui est rectiligne (Fig. 6B) (Csepregy-Meznerics 1960 : pl. 22, figs 1, 2, qui a figuré un individu de l'Éggenburgien de Hongrie, très bien conservé). C'est le cas aussi des *G. ligerianus* du bassin de Noyant-Savigné (Bongrain 1988a : pl. 4, fig. 6a). Par contre, ceux du bassin de Doué-la-Fontaine sont moins convexes et le sommet ne dépasse pas la ligne cardinale (Fig. 4D, E). Il s'agit là de variations écologiques n'ayant aucune valeur taxinomique (Bongrain 1988b). Quant aux VD de *F. solarium*, moins convexes que celles des deux *Gigantopecten*, leur sommet dépasse à peine la ligne cardinale qui n'est pas rectiligne mais en V largement ouvert (Figs 3C ; 4A).

Morphologie des côtes

Les côtes, ou plicae, de *G. ligerianus* sont assez proéminentes et ont une section arrondie. Chez les individus gérontiques, elles s'aplatissent en direction du bord palléal. La partie postérieure du disque porte une dépression longitudinale dans laquelle se trouvent de une à trois côtes radiaires plus fines que les autres. Les aires latérales, légèrement relevées, surtout la postérieure, portent trois ou quatre fines costules radiaires. Les intervalles, de même largeur que les côtes, ont un fond plat. Les côtes de *G. gigas* ont le même aspect que celles de *G. ligerianus*, mais les aires latérales ne sont pas surélevées et ne portent que deux à trois costules radiaires. De plus la gouttière postérieure n'existe pas. Ce caractère rapproche encore

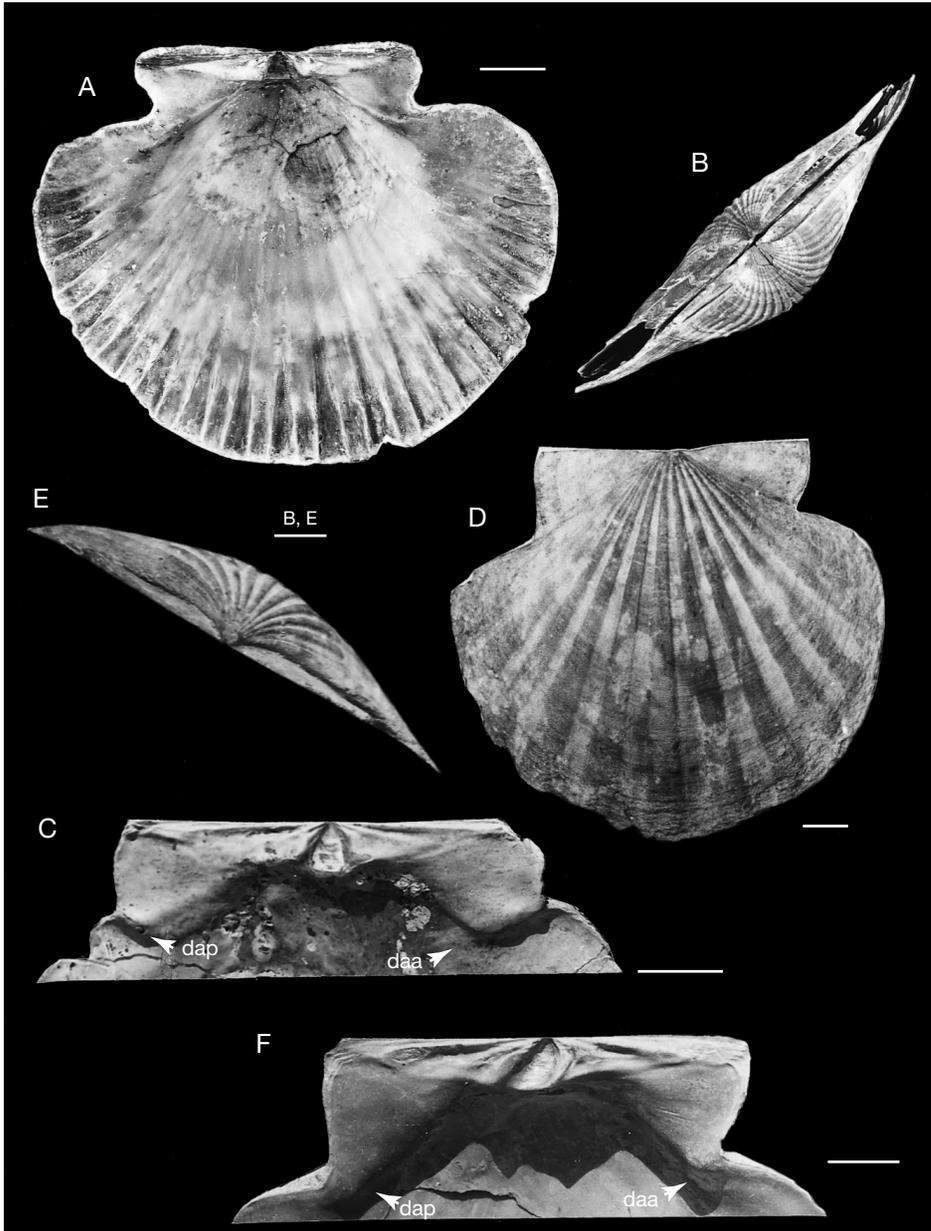


FIG. 4. — **A, B**, *Flabelliptecten solarium* (Lamarck, 1819), lectotype ; **A**, valve droite, face interne ; **B**, vue dorsale du bivalve ; **C, F**, *F. solarium*, Narrosse (Landes), oreilles vues sur la face interne d'une valve gauche adulte et dentelons auriculaires (**daa**, dentelon antérieur ; **dap**, dentelon postérieur), coll. Cossmann, MNHN, n° 15065, figurée sous le nom de *Pecten incrassatus* Partsch par Cossmann & Peyrot (1914 : pl. 16, fig. 10) ; **D, E**, *Gigantopecten ligerianus* (Dollfus & Dautzenberg, 1906), Chavagnes-les-Eaux (Maine-et-Loire), bassin de Doué-la-Fontaine, valve droite adulte conservée sous le nom de *Pecten solarium* dans les coll. paléontologiques de l'Institut catholique d'Angers ; **D**, face externe ; **E**, vue dorsale ; **F, G**, *ligerianus*, Channay-sur-Lathan (Indre-et-Loire), oreilles vues sur la face interne d'une valve gauche adulte et dentelons auriculaires, coll. Bongrain. **A, B**, clichés P. Lozouet (MNHN). Échelles : 2 cm.

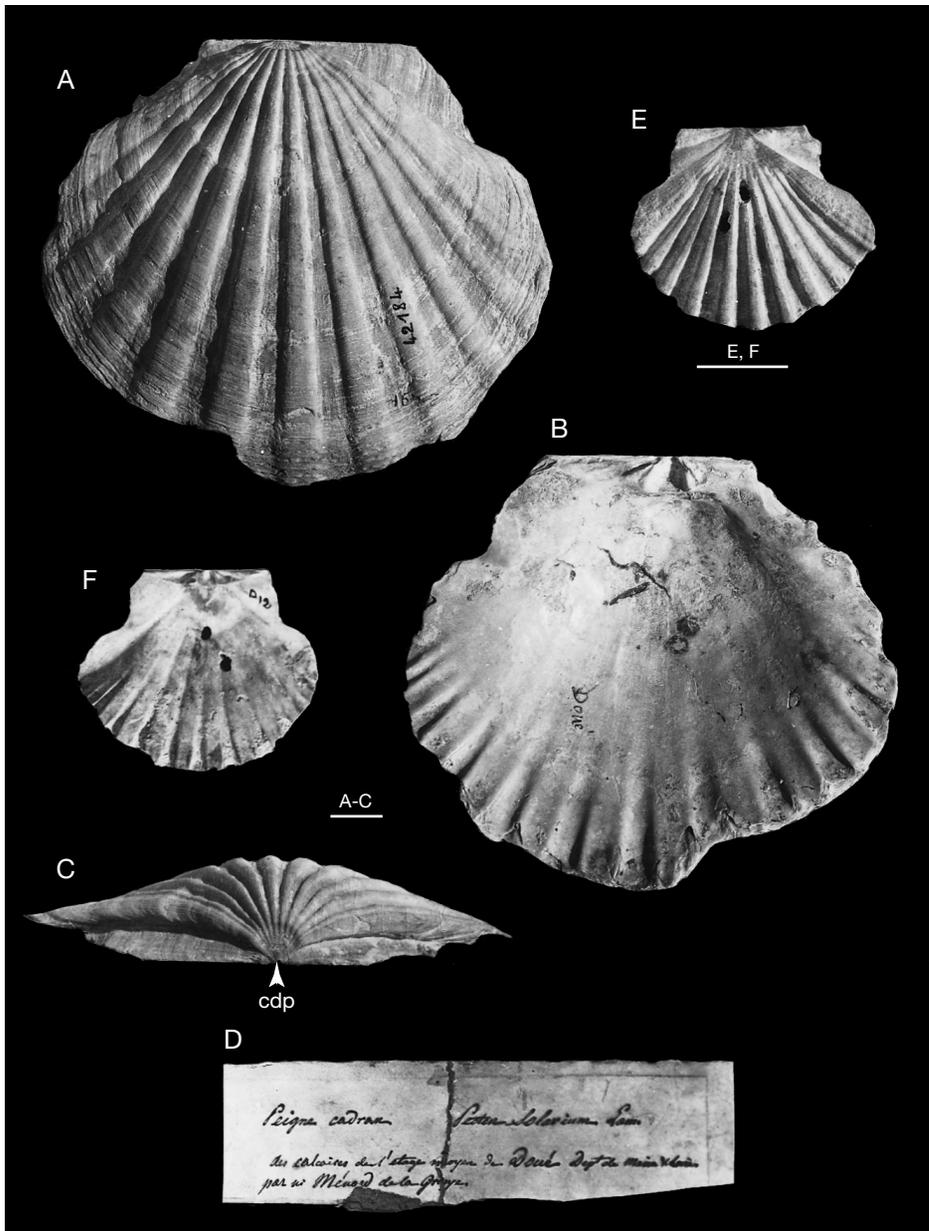


FIG. 5. — *Gigantopecten ligerianus* (Dollfus & Dautzenberg, 1906), Serravallien ; **A-D**, valve gauche adulte de la coll. Ménéard de La Groye désignée par Lamarck comme étant le deuxième exemplaire de *P. solarium*, Doué, UCBL1, n° FSL 42184 ; **A**, face externe ; **B**, face interne ; **C**, vue dorsale (**cdp**, coup de pouce) ; **D**, étiquette originale ; **E, F**, valve gauche juvénile, Doué, MHN d'Angers ; **E**, face externe ; **F**, face interne. Échelles : 2 cm.

G. gigas de *G. terebratulaeformis* et de *G. subholgeri*.

Enfin chez *F. solarium*, les côtes, arrondies au stade juvénile, s'aplatissent assez rapidement et acquièrent alors une section quadrangulaire. Elles sont plus fines que celles des *Gigantopecten* du fait de leur nombre plus élevé sur une surface quasi identique. Les aires latérales larges et aplaties portent trois ou quatre fines costules radiaires. Les intervalles à fond plat sont assez souvent finement costulés. Parfois, une ou deux costules parcourent le dessus des côtes. Sur la face interne, les plis, qui correspondent au fond des intervalles externes, ont un aspect presque identique chez les trois espèces (Figs 3B ; 4A ; 5B). Ils sont bordés par des arêtes vives et se terminent par un léger rétrécissement au bord parallélal. Ceux de *F. solarium* sont plus étroits, comme le sont d'ailleurs les côtes et les intervalles externes. Chez ces trois espèces, on observe, au cours de la croissance, la même évolution dans l'aspect de ces plis : chez les individus juvéniles, ils sont visibles sur toute la hauteur de la face interne (Figs 3F ; 5F ; 6D) ; par contre, chez les adultes, ils n'apparaissent qu'au-dessous de la ligne paralléale car ils sont recouverts, en deçà de cette dernière, par la couche interne de la coquille qui s'épaissit avec l'âge.

Oreilles et dentelons auriculaires

Les oreilles de *G. ligerianus* sont légèrement dissymétriques. L'oreille antérieure de la VG est indentée à la base par un sinus byssal plus ou moins marqué au stade adulte ; l'oreille postérieure a un bord libre vertical, parfois légèrement arqué. Les oreilles de la VD présentent la même dissymétrie mais en plus accentuée du fait de l'existence d'une encoche byssale bien marquée au stade adulte (Fig. 4D).

Les oreilles de *G. gigas* sont beaucoup plus symétriques. Celles de la VG sont pratiquement égales et ont le bord libre, en général vertical, parfois très légèrement oblique (Fig. 6A, E). L'encoche byssale de la VD est un peu moins marquée (Fig. 6B).

Les oreilles de la VG de *F. solarium*, comme cela a été mis en évidence dans l'AFC, sont basses et ont pratiquement la même longueur mais l'antérieure semble légèrement plus basse que la postérieure. Extérieurement, on ne voit pas le sinus byssal à la

base de cette dernière (Fig. 3A). Par contre, la base de l'oreille antérieure de la VD est découpée par une encoche byssale bien nette (Fig. 3C).

Au stade juvénile, l'oreille postérieure des individus des trois espèces porte de deux à quatre très fines costules radiaires mais ces dernières deviennent plus ou moins obsolètes au stade adulte.

Sur la face interne, les oreilles de la plupart des Pectinidae se raccordent au disque par l'intermédiaire des dentelons auriculaires dont l'avancée au cours de la croissance donne naissance aux crura auriculaires.

Au stade juvénile, les oreilles des trois espèces considérées sont relativement plus hautes que celles des adultes et les dentelons auriculaires ont des morphologies très proches (Figs 3F ; 5F ; 6D). Mais chez les adultes de *F. solarium*, la partie haute des aires latérales du disque de la VG recouvre extérieurement la base des oreilles. Ce phénomène, plus développé au niveau de l'oreille antérieure masque le sinus byssal. Vues sur la face externe, les oreilles semblent alors relativement basses comparées, notamment, à celles des *Gigantopecten*. Cette accélération de la croissance des aires latérales du disque est particulièrement visible sur la face interne de la coquille (comparer la Figure 4F concernant *G. ligerianus* et les Figures 3B et 4C se rapportant à *F. solarium*).

Il semble, d'après le matériel déjà observé, que ce caractère morphologique soit propre au genre *Flabellipecten*. Il apparaît donc comme un bon critère de différenciation entre les genres *Gigantopecten* et *Flabellipecten* (Fig. 4C, F).

Description de la charnière

Les charnières des trois espèces semblent être du même type. Chez les adultes, on compte trois paires de dents cardinales sur la VG et deux paires sur la VD. S'y ajoutent, suivant les cas, une à deux paires de petites dents intermédiaires plus ou moins développées. Ces variantes n'ont aucun caractère taxinomique mais relèvent d'adaptations morpho-fonctionnelles individuelles permettant le maintien d'un engrenage efficace des éléments de la charnière au cours de la croissance. Remarquons que les dents de *G. ligerianus* sont plus fortes que celles de *G. gigas* et surtout que

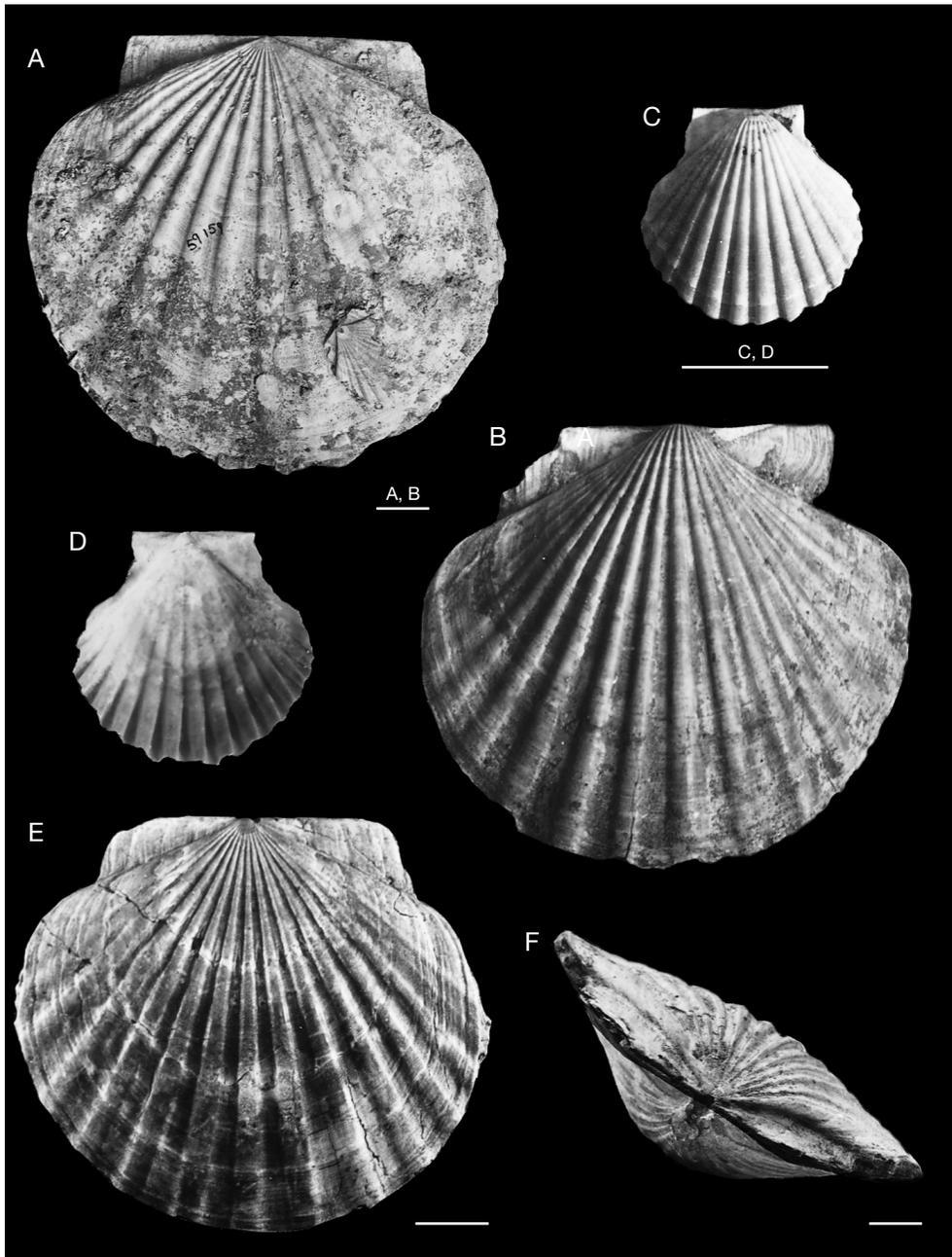


FIG. 6. — *Gigantopecten gigas* (Schlotheim, 1813), Eggenburgien de la Paratéthis ; **A-D**, spécimens d'Ortenburg (Bavière), localité type ; **A**, valve gauche, face externe (exemplaire bivalve adulte), UCBL1, n° FSL 59159 ; **B**, valve droite, face externe du même spécimen ; **C, D**, valve droite juvénile, UCBL1, n° FSL 42204 ; **C**, face externe ; **D**, face interne ; **E**, valve gauche, face externe (exemplaire bivalve adulte), Corus (Transylvanie, Roumanie), SGB, n° 14700, répertorié sous le nom de *Flabellipecten solarium*, cliché B. Marinescu (SGB) ; **F**, bivalve adulte, vue dorsale, Loibersdorf (bassin de Vienne, Autriche), MGUF, n° 13285, conservé sous le nom de *Pecten grandis* Sowerby. Échelles : 2 cm.

celles de *F. solarium*, notamment les dents résiliales de la VG. Cela tient à plusieurs causes plus ou moins corrélées : grande taille mais surtout forte convexité et test épais, chez *G. ligerianus*. Ces caractères morphologiques sont fortement influencés par les facteurs écologiques, notamment les facteurs édaphiques tels que la nature du substrat sur lequel reposaient ces bivalves pleurothétiques et les conditions hydrodynamiques (Bongrain 1988b). Ainsi *G. ligerianus* semble avoir vécu sur les plates-formes carbonatées, à la limite de l'infra-circalittoral, dans un milieu à hydrodynamisme élevé ; par contre *F. solarium* devait coloniser un milieu plus littoral et plus calme, de faciès argileux ou argilo-sableux pouvant correspondre à des zones d'herbiers sous-marins. On récolte, moins fréquemment, *F. solarium* dans des milieux carbonatés organogènes et l'on constate alors que les dents de sa charnière sont plus développées et que la convexité de sa VG est plus importante que celles des individus des milieux détritiques.

CONCLUSION

Si l'on essaie de replacer les observations qualitatives faites ci-dessus sur le plan 1-2 de l'AFC on constate que :

- dans le quart supérieur gauche, se trouvent des valves au disque étiré en largeur, plus ou moins rostrées à l'arrière ; aux oreilles hautes ; à forte convexité ; à ligne cardinale relativement courte ; possédant un cdp suivi d'une zone gibbeuse et des côtes radiales arrondies en nombre inférieur à 10 ;
- dans le quart inférieur gauche, se projettent les valves non rostrées et au contour plus arrondi ; à longue ligne cardinale mais possédant tous les autres caractères des valves incluses dans le quadrant précédent.

Ces deux sous-ensembles représentent la totalité des spécimens de *G. ligerianus* étudiés et provenant du bassin de Doué-la-Fontaine.

- dans le quart supérieur droit, les valves ont un disque plus ou moins ovale. Cette morphologie correspond alors sur les VD à ce que l'on appelle un disque flabelliforme, terme qui est à l'origine

du nom de genre, *Flabellipecten*, utilisé dans la nomenclature ; ces valves ont aussi des oreilles basses au sommet arrondi ; une faible convexité ; un sommet plan ou légèrement concave ; une ligne cardinale relativement courte ; des côtes aplaties, à section quadrangulaire, et dont le nombre est supérieur à 14. Ces dernières, ainsi que les intervalles, peuvent être parcourues par une à deux costules radiales ;

- dans le quart inférieur droit, les valves ont un disque arrondi ; une ligne cardinale allongée dans le sens antéro-postérieur ; les caractéristiques du sommet et des côtes sont les mêmes que celles des individus du quadrant précédent.

Ces deux sous-ensembles regroupent la totalité des *F. solarium* étudiés.

Le long de l'aire occupée par les *G. ligerianus* se trouve celle regroupant tous les *G. gigas*. Ils ont un disque arrondi ; des oreilles moyennement hautes ; un sommet déprimé mais sans cdp délimité ni gibbosités ; une convexité intermédiaire entre celle des *G. ligerianus* et celle des *F. solarium* ; des côtes radiales arrondies dont le nombre oscille entre 11 et 13.

Remarquons qu'en plus de la discrimination des espèces, cette analyse rend compte de la variabilité intraspécifique accessible à partir des trois échantillons étudiés. Elle met aussi en évidence la valeur de certains critères pouvant être utilisés pour séparer les genres *Gigantopecten* et *Flabellipecten* : taille relative du disque et de la région dorsale, forme des dentelons auriculaires et nombre de côtes radiales, ce dernier étant compris entre 5 et 12 pour l'ensemble des espèces appartenant au genre *Gigantopecten* et entre 11 et 25 pour celui des espèces appartenant au genre *Flabellipecten*.

En conclusion, il ressort de cette étude comparative que les trois espèces considérées sont morphologiquement bien distinctes. Des critères parfaitement clairs permettent désormais de les séparer sans ambiguïté.

SYSTÉMATIQUE

Seule est faite ici la révision systématique de *F. solarium*. Celle des deux espèces de

Gigantopecten, *G. ligerianus* et *G. gigas*, sera entreprise ultérieurement.

Sous-classe PTERIOMORPHIA Beurlen, 1944
Super-famille PECTINOIDEA Wilkes, 1810
Famille PECTINIDAE Wilkes, 1810

Genre *Flabellipecten* Sacco, 1897

ESPÈCE TYPE. — *Ostrea flabelliformis* Brocchi, 1814, par désignation originale de Sacco (1897 : 55).

Flabellipecten solarium (Lamarck, 1819)
(Figs 3 ; 4A-C)

Pecten solarium Lamarck, 1819 : 179. — Dollfus & Dautzenberg 1906 : 97b, figs 97, 97a ; 1920 : 410, pl. 41, figs 1, 2. — Friedberg 1936 : 214, pl. 33, fig. 2, pl. 35, fig. 2. — Steining 1978 : 346, pl. 10, fig. 1, pl. 11, fig. 1.

Pecten incrassatus Partsch in Hoernes, 1848 : 28, n° 506 (non figuré). — Oppenheim 1900 : 94. — Cossmann & Peyrot 1914 : 296, pl. 16, figs 9, 10.

Pecten besseri – Hoernes 1870 : 404, pl. 62, figs 1, 2, pl. 63, figs 1-5 (non *Pecten besseri* Andrzejowski, 1830).

Flabellipecten incrassatus – Ugolini 1908 : 194, pl. 23, figs 3, 4. — Depéret & Roman 1910 : 122, pl. 14, figs 1, 2, pl. 15, figs 1, 2. — Imbesi Smedile 1960 : 30, pl. 1, figs 1, 1a.

Chlamys solarium – Roger 1939 : 13. — Erüna Erentöz 1958 : 146, pl. 23, fig. 4, pl. 24, fig. 1, pl. 25, fig. 1. — Kojumdjieva 1960 : 67, pl. 23, fig. 1. — Veiga Ferreira 1961 : 439, pl. 2, figs 7, 15. — Nicorici 1977 : 131, pl. 11, fig. 1a, c, pl. 12, figs 1, 3. — Studencka & Studencki 1988 : 28, pl. 4, figs 1, 3.

Flabellipecten solarium – Csepregy Meznerics 1960 : 15, pl. 7, figs 3-7, pl. 8, fig. 13. — Boni & Sacchi Vialli 1962 : 88, pl. 15, figs 1, 12, 13. — Tavani & Tongiorgi 1963 : 12, pl. 5, fig. 1, pl. 7, fig. 1, pl. 8, fig. 1. — Comaschi Caria 1972 : 26, pl. 5, figs 1, 4, 5. — Svagrovsky 1981 : 50, pl. 7, fig. 1, pl. 9, figs 1-3. — Ben Moussa 1992 : 28, pl. 4, figs 1, 2.

REMARQUE. — L'espèce *Flabellipecten solarium* a aussi été confondue avec d'autres *Gigantopecten* et deux variétés ont été créées en combinaison avec ce nom. Ainsi :
– *Pecten solarium* Fuchs, 1882 non Lamarck, 1819 = *Gigantopecten ziziniæ* (Blanckenhorn, 1901) ;
– *Pecten solarium* var. *aegypticum* Blanckenhorn, 1900 = *Gigantopecten ziziniæ* (Blanckenhorn, 1901) ;
– *Pecten solarium* var. *cucuronensis* Fontannes, 1878 = *Gigantopecten albinus* (von Teppner, 1918).

LECTOTYPE. — La notion de type n'existait pas au temps de Lamarck. C'est pourquoi, conscient de ce problème à l'origine de bien des erreurs, Svagrovsky (1981 : 50) a désigné comme néotype de *Pecten solarium* Lamarck, 1819, mais sans aucune justification, l'exemplaire figuré par Dollfus & Dautzenberg (1920 : pl. 41, figs 1, 2). Il s'agit d'une valve gauche isolée (cf. AFC et Fig. 2) se trouvant actuellement dans la coll. Couffon au MHN d'Angers et provenant de Noellet (Maine-et-Loire) dont Svagrovsky a fait la localité type. Mais c'était ignorer l'existence, dans la coll. Lamarck, d'un syntype bivalve. L'existence d'un syntype invalide donc celle du néotype faite par Svagrovsky en 1981. De plus ce spécimen a l'avantage d'être un bivalve qui permet d'appréhender tous les caractères propres à l'espèce étudiée alors que le néotype créé par Svagrovsky était une valve gauche qui représentait donc un individu incomplet. En application de l'article 75.8 du ICZN (1999 : 217), je désigne donc comme lectotype de *Pecten solarium* Lamarck, 1819 l'exemplaire bivalve de Doué-la-Fontaine (Maine-et-Loire), portant à l'intérieur de la valve gauche la mention manuscrite de Lamarck « *P. solarium* » (Fig. 3B, D) et incorporé, par cet auteur, dans les collections du MNHN (« Mus n° »). Il se trouve actuellement dans la partie de la coll. Lamarck conservée au MNHN. NB : cette démarche rejoint l'opinion de Dautzenberg dont une note manuscrite non datée (postérieure à 1906 mais antérieure à 1920, date de la publication de la *Conchyliologie du Miocène moyen du bassin de la Loire*), jointe à l'étiquette accompagnant une VG d'un *F. solarium* de Narrosse (Landes) et conservée au MRHN, est ainsi rédigée : « Le *Pecten solarium* Lmk a pour synonyme certain le *Pecten besseri* Hoernes (non Andrzejowski). Notre grand *Pecten* de Touraine doit porter le nom de *ligerianus* D. et D. que nous avons proposé en 1906 dans les fiches de La Paleontologia Universalis. Nous ne pouvons admettre la façon de voir de Tournouër qui a conservé le nom de *Pecten solarium* Lmk à un 2^e exemplaire de la collection Lamarck alors que c'est celui qui est conforme au *besseri* Hoernes qui porte le nom de *solarium* écrit de la main même de Lamarck sur la coquille et qui est par conséquent le véritable type de son espèce ». NB : ce deuxième exemplaire de la collection Lamarck dont il est question ci-dessus est la VG de la coll. Mesnard assimilée par Tournouër (1874) au *Pecten solarium* Hoernes non Lamarck. Notons toutefois que, revenant plus tard sur le contenu de sa note, Dautzenberg a abandonné le nom de *Pecten ligerianus* donné à cet exemplaire pour reprendre celui de *Pecten (Oopecten) gigas* (Schlotheim, 1813) (Dollfus & Dautzenberg 1920 : 408).
Roger (1939) a repris le raisonnement de Dautzenberg mais, s'il a reconnu la validité de l'exemplaire de Lamarck en tant que type de l'espèce *P. solarium*, il a été beaucoup plus évasif en ce qui concerne l'attribution générique de cette espèce dont il a fait provisoirement un *Oopecten*, comme l'avaient déjà fait avant lui Dollfus & Dautzenberg.

La désignation de ce lectotype a pour but de mettre fin aux affirmations telles que celles émises par Moisescu (1994 : 67) : « Le vrai *Pecten solarium* décrit par Lamarck est celui illustré par Goldfuss en 1836 (p. 65, pl. 96, fig. 7a, 7b) et qui provient de la Molasse d'Ortenburg de Bavière ». Ces idées ont traversé la littérature paléontologique depuis près de deux siècles, à la suite, il est vrai, de l'erreur de Lamarck ayant comparé son espèce à la figure de Walch & Knorr (1768 : pl. B, figs 1, 2).

DIMENSIONS DU LECTOTYPE. — DUP = 14,5 cm ; DAP = 17,8 cm ; CMD bivalve = 4,2 cm ; NCE : VG = 15 et VD = 16 côtes principales.

Ce spécimen a été figuré en 1906 par Dollfus & Dautzenberg dans les fiches de la *Paleontologia Universalis* (fiches 97, 97a-b). Cette publication ayant eu une diffusion très restreinte, j'en redonne donc une figuration plus complète.

DIAGNOSE ORIGINALE (Lamarck 1819 : 179). — « Peigne cadran. *Pecten solarium* ». « *P. testa suborbiculari, utrinque convexiuscula, maxima ; radiis 15 ad 18, distinctis, planulatis ; striis longitudinalibus subnullis* ». Cette diagnose a été qualifiée de « très insuffisante » par Schaffer (1910 : 42). Il est vrai qu'elle est un peu sommaire. Toutefois elle précise le nombre de côtes et signale l'existence de costules radiaires plus ou moins obsolètes, ces deux caractères ayant une valeur discriminante comme nous l'avons vu précédemment.

DESCRIPTION ORIGINALE (Lamarck 1819 : 179). — « Espèce très distincte et plus grande que notre *P. maximus*. Elle a des stries transverses bien apparentes, onduleuses vers le bord supérieur. Largeur, 178 millimètres ». (NB : les stries transverses onduleuses sont les lamelles concentriques de croissance).

LOCALITÉ TYPE. — « Environs de Doué, département de Maine-et-Loire », d'après Lamarck, et *non* Noellet (Maine-et-Loire) comme l'a indiqué Svagrovsky.

NIVEAU TYPE. — Faluns de faciès savignéen, d'âge servallien.

DESCRIPTION ET VARIABILITÉ

L'examen d'une centaine de spécimens, en majeure partie des adultes, dont quelques exemplaires bivalves, a permis d'élaborer la description suivante :

- pectinidé de grande taille, d'aspect plus ou moins flabelliforme. Disque et oreilles recouverts de lamelles de croissance concentriques ;
- valve droite convexe au sommet dépassant à peine la ligne cardinale, cette dernière étant en V largement ouvert ; disque parcouru par 15 à 18 côtes principales, à section arrondie, aux-

quelles il faut ajouter, de chaque côté, deux à trois côtes secondaires latérales plus fines et plus ou moins obsolètes ; oreilles relativement basses, l'antérieure étant découpée à la base par une encoche byssale bien marquée ;

- valve gauche à convexité modérée mais au sommet plan ou légèrement concave ; disque comptant de 14 à 16 côtes parfois légèrement costulées ; ces côtes, au profil arrondi au stade juvénile, acquièrent une section quadrangulaire au stade adulte ; intervalles parcourus par une ou deux fines costules radiaires plus ou moins obsolètes ; aires latérales larges, peu élevées et parcourues par trois ou quatre costules fines radiaires ; ligne cardinale rectiligne ; oreilles basses surtout l'antérieure dont la base semble être recouverte par une partie de l'aire latérale antérieure du disque ; elles peuvent être parcourues par quelques costules radiaires surtout visibles au stade juvénile ;

- sur la face interne, la charnière adulte est composée principalement de trois paires de dents cardinales sur la VG et de deux sur la VD ; sur la VG, les dentelons auriculaires ont la forme caractéristique propre au genre *Flabellipecten* ; les plis internes sont visibles sur une longueur variant en fonction de l'épaisseur de la couche interne de la coquille ; ils se terminent au bord palléal par des pincements bien marqués ; l'empreinte du muscle adducteur, arrondie sur la valve gauche et bipartite sur la valve droite, est de grande taille.

La variabilité intraspécifique a été mise en évidence lors de l'AFC. Cette analyse ne portait que sur les valves gauches mais la variabilité des valves droites a été abordée lors de l'étude des caractères qualitatifs. Il en est de même pour la variabilité ontogénique dont quelques traits ont été esquissés à partir de l'étude des oreilles (taille et costules radiaires) et des plis internes.

RAPPORTS ET DIFFÉRENCES

L'espèce la plus proche de *F. solarium* semble être *F. calaritanus* (Meneghini, 1857) du Miocène moyen de la Téthys. Une étude comparative détaillée reste à faire afin de déterminer les rapports exacts de ces deux espèces qui seraient sympatriques dans certains gisements (Ugolini 1906 ; Roger 1939 ; Erunäl-Erentöz 1958).

RÉPARTITIONS STRATIGRAPHIQUE
ET PALÉOGÉOGRAPHIQUE (FIGS 7 ; 8)

Les données concernant la Paratéthys orientale étant trop fragmentaires et imprécises, seules celles concernant la Paratéthys centrale ont été prises en considération.

Des trois espèces considérées, *F. solarium* est celle qui a les plus vastes répartitions paléogéographique et chronostratigraphique. Elle est connue d'une grande partie des gisements badéniens de la Paratéthys centrale (zones N8 supérieure à sommet de N12 de Blow et NN5 à partie inférieure de NN7 de Martini, selon Rögl & Steininger (1983), ce qui correspond au Langhien et au Serravallien inférieur et moyen de la Téthys). Ainsi, on la trouve :

– en Autriche : sables de Neudorf, de Gainfahnen près de Baden et de Grund (bassin de Vienne), d'après Depéret & Roman (1910). Kautsky (1928 : 250) a donné une liste plus détaillée comprenant, entre autres, les gisements bien connus de Steinabrunn, Sievring, Wöllersdorf et Kroisbach ; cette espèce a aussi été récoltée dans la région de Leibnitz (Styrie) dans le faciès calcaire de la Leitha (coll. ENSM) ;

– en Pologne : calcaires de Pinzow qui, selon Studencka & Studencki (1988), appartiennent à la base de la nannozone NN5, correspondant au Badénien inférieur. Krach (1979) précise que cette espèce se trouve dans les intercalations sableuses ou argileuses de ces faciès à *Lithothamnium* et dans les marnes à *Heterostegina* et qu'elle peut atteindre le Badénien moyen dans lequel elle disparaît en Pologne ;

– en Tchécoslovaquie : grès et sables de la zone à *Bulimina-Bolivina* (Badénien supérieur) de Devinska Nová Ves-Sandberg (environs de Bratislava), d'après Svagrovsky (1978) ;

– en Hongrie : calcaires et calcaires sableux du nord du pays, où elle est assez fréquente, et région de Hidas, d'après Csepregy-Meznerics (1960) ;

– en Bulgarie : extrême nord-ouest du pays, dans le « Tortonien type bassin de Vienne », selon Kojumdjieva (1960) ;

– en Roumanie : calcaires de type Leitha (bassins de Transylvanie, de Beius, de Mehadia) ; dépôts argilo-marneux et grésocalcaires (bassin de Caransebes), d'après Nicoric (1977) ;

– en Yougoslavie : où Nelli (1904) l'a citée dans les faciès du Leithakalk du Montenegro.

Cette espèce paraît avoir une origine paratéthysienne. Elle semble avoir pénétré dans la Téthys au Badénien moyen, au niveau du corridor yougoslave de Ljubljana qui assurait la communication entre les deux régions. Cette communication semble avoir été interrompue définitivement au Badénien supérieur (Rögl & Steininger 1984). *F. solarium* a, par la suite, réalisé une migration est-ouest de grande ampleur à travers la Téthys où elle paraît avoir perduré jusque dans le Messinien du Maghreb et des cordillères bétiques. On l'a récoltée :

– en Turquie : calcaires grésomarneux, riches en hétérostégines, du Serravallien des bassins de Karaman, Hatay et Adana, d'après Erünel-Erentöz (1958) ;

– en Syrie : calcaires serravalliens du fossé d'Antioche (région de Daphné), coll. Dubertret, UCBL1 ;

– en Grèce : Dermitzakis & Georgiadès Dikeoulia (1987), dans leur zonation du Néogène de Grèce à partir des Mollusques, ont créé une « *Chlamys solarium* assemblage zone » qui caractérise la section Ambelos de la Gavdos formation (île de Gavdos, SW de la Crète) et qui appartient au Serravallien supérieur-base du Tortonien (zones N15-base N16 de Blow). L'espèce se trouve dans des grès calcaires et des calcaires marneux ; elle existe aussi en Crète et dans l'île de Céphallonie (mer Ionienne) ;

– en Italie : grès de Ponsano (Toscane), d'après Tavani & Tongiorgi (1963). Ces grès ont été datés par Mazzei *et al.* (1980) comme appartenant au Serravallien (sommet de N13-base de N14 d'après les foraminifères planctoniques et partie supérieure de NN6 et zone NN7 d'après le nannoplancton calcaire). Selon Boni & Sacchi Vialli (1962), on la trouve aussi dans les marnes sableuses du Langhien-Serravallien du Monte Vallassa (Italie Nord-occidentale) ; c'est à partir d'exemplaires du Serravallien de la région de Vérone qu'Oppenheim (1900) a proposé d'appeler cette espèce *Pecten incrassatus* Partsch. Ugolini (1908) et Comaschi Caria (1972) l'ont citée et figurée des calcaires sablo-marneux (pietra

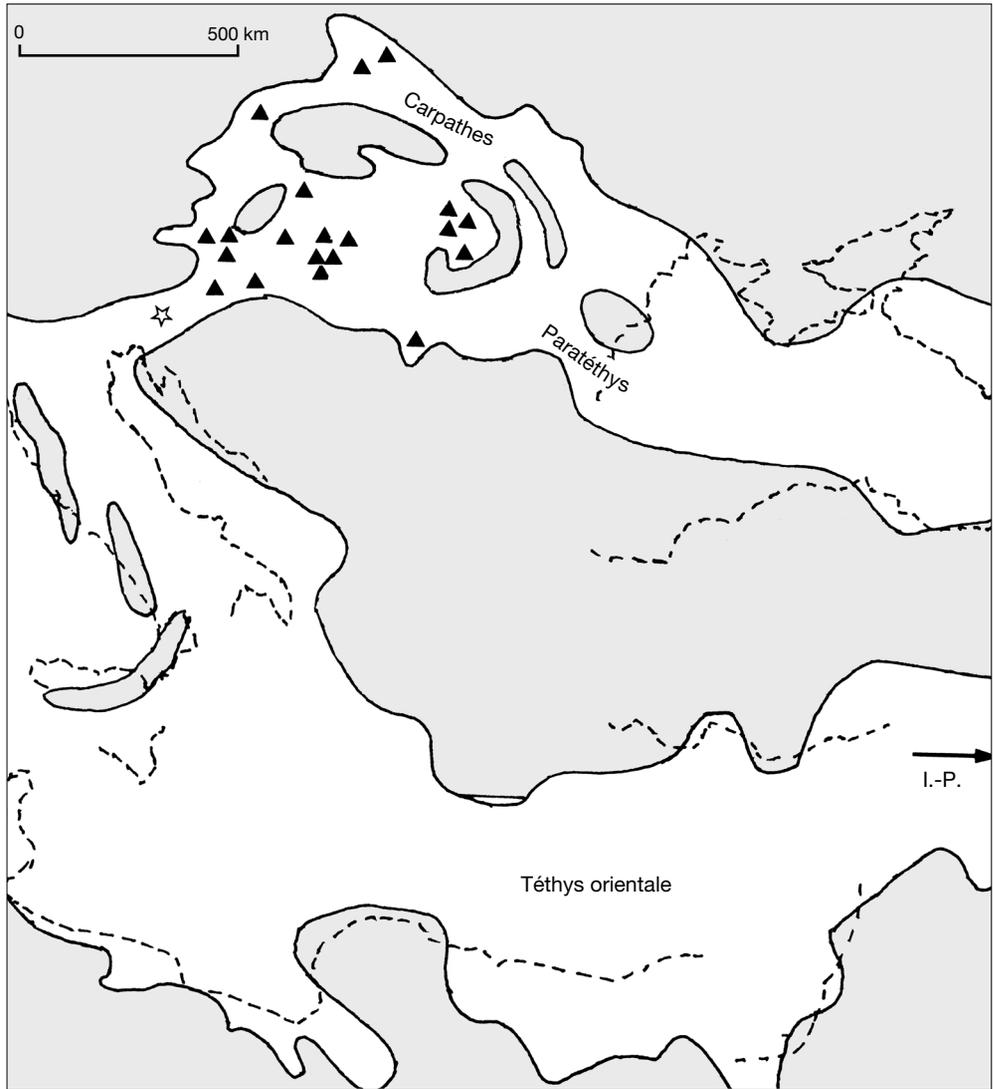


FIG. 7. — Carte de répartition paléogéographique de *Flabellipecten solarium* (Lamarck, 1819) (▲) dans la Paratéthys au Badénien inférieur à moyen (contours d'après Rögl & Steininger 1983). → I.-P., vers l'Indo-Pacifique ; ☆, Ljubljana.

cantone) du Serravallien du sud de la Sardaigne (collines de Cagliari : Bonaria et Is Mirionis). Notons enfin qu'Imbesi Smedile (1960) l'a récoltée dans des sables « helvétiques » de plusieurs gisements de Calabre ;

– en France : cette espèce ne semble pas avoir atteint la mer serravallienne du sud-est du pays, en particulier le couloir rhodanien. La citation dans le calcaire molassique fin des environs du Caire

(Var) faite par Ginsburg (1960) paraît erronée : le spécimen appelé *Chlamys solarium* par cet auteur me semble devoir être rapporté à *Flabellipecten planosulcatus* (Matheron, 1842) présent dans ce gisement. Quant à la citation de Locard (1877) de *Pecten solarium* à Bonifacio (Corse), d'après un spécimen de la coll. Péron qui n'a pas été retrouvé, elle n'est pas crédible pour deux raisons : 1) d'abord, l'auteur donne 10 côtes pour la valve supérieure et

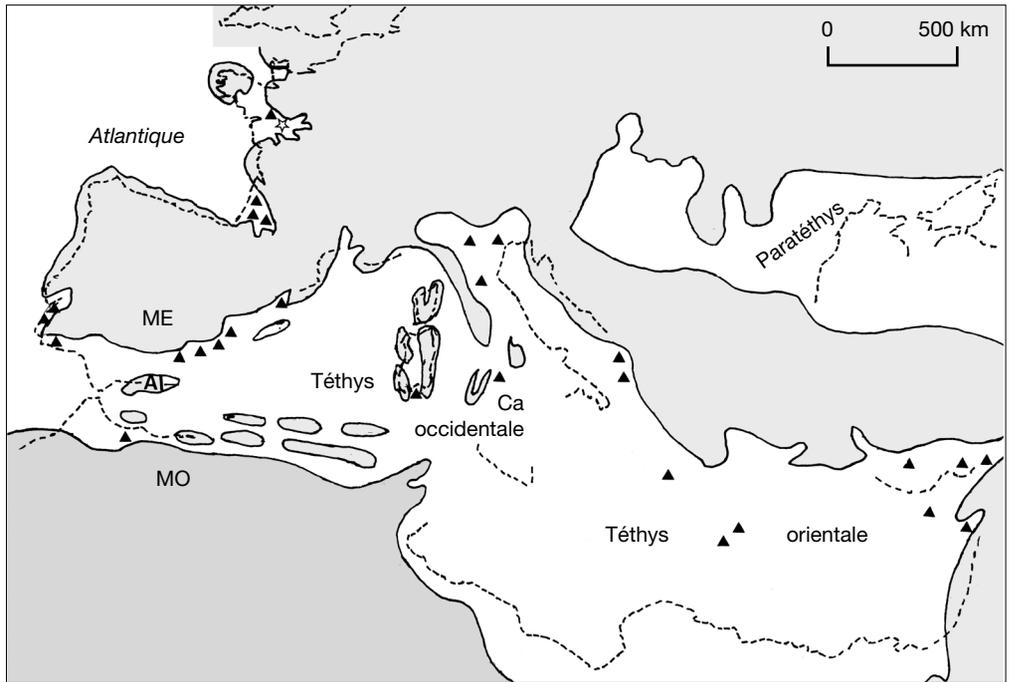


FIG. 8. — Carte de répartition paléogéographique de *Flabellipecten solarium* (Lamarck, 1819) (▲) dans la Téthys (contours d'après Dercourt *et al.* 1985) et sur la façade atlantique (contours d'après Cahuzac *et al.* 1992) au Serravallien-Tortonien. Abréviations : **Al**, Alboran ; **Ca**, Calabre ; **ME**, meseta espagnole ; **MO**, meseta oranaise ; ☆, Doué-la-Fontaine.

de 10 à 14 pour la valve inférieure, ce qui ne correspond pas aux nombres caractérisant *F. solarium* mais qui pourrait très bien s'appliquer à un *Gigantopecten* ; et 2) page 133, il reprend les erreurs courantes depuis Tournouër et les auteurs de la fin du XIX^e siècle concernant les grands pectinidés néogènes, notamment les *Flabellipecten* et les *Gigantopecten*. À mon avis, ce spécimen des calcaires serravalliens des falaises de Bonifacio correspond à *Gigantopecten albinus* (von Teppner, 1918) dont certains spécimens du Tortonien de Cucuron (Vaucluse) figurent en collection sous le nom de *Pecten solarium* (coll. Deydier, Muséum Requier, Avignon) ;

– en Algérie : marnes messiniennes du Cap Figalo et de Aïn ed Dehanne, d'après Moissette (1988) et coll. ENSM ;

– au Maroc : conglomérats tortoniens de Boudinar ; sables biodétritiques messiniens de Telat-Ezlef, de Kert, de Melilla et des Kbdana, d'après Ben Moussa (1992) ;

– en Espagne : Tortonien de Monjuich (Barcelone), d'après Depéret & Roman (1910) et du bassin d'Archena (coll. paléontologiques du Grand Séminaire de Barcelone) ; grès du Tortonien supérieur-Messinien de la « Nijar Formation » du bassin d'Almeria d'après Addicott *et al.* (1978).

Elle est passée dans l'Atlantique et on la trouve :
– au Portugal : dans le Serravallien de Praia da Rocha (Algarve) ; dans le Serravallien-Tortonien du bassin du Tage et de la sierra de Arrabida : Penedo, Mutela, Foz de Rego, Adiça, selon Veiga-Ferreira (1951, 1961) et coll. des Services géologiques du Portugal à Lisbonne ;

– en Aquitaine : où elle est donnée comme rare par Cossmann & Peyrot (1914) ce qui paraît inexact vu le grand nombre d'exemplaires conservés dans les collections paléontologiques : MNHN, UCBL1, MHN de Bordeaux, UB1, Musée Dubalen de Mont-de-Marsan. Cette espèce caractérise le Serravallien aquitain (biozones

NN6-7 de Martini et N13-14 de Blow, d'après Cahuzac *et al.* 1995) et se trouve en majorité dans les Landes : faluns gris-bleu, plus ou moins indurés, de la Chalosse (Narrosse, Clermont, Sort, Mimbaste, etc.) et faluns roux de Gabarret ; en Gironde : faluns jaunes de Martignas et de Lassime à Saucats ; elle a été récoltée récemment dans le falun marno-sableux de l'unité supérieure de Pessac (Chaix *et al.* 1999).

NB : nous ne connaissons pas cette espèce dans le Miocène inférieur d'Aquitaine. Sa mention dans les faluns burdigaliens de Léognan (Depéret & Roman 1910 : 125, pl. 15, fig. 2), reprise par de nombreux auteurs, me semble erronée. En effet l'exemplaire figuré, une valve gauche, qui se trouve dans les coll. de l'UCBL1 sous le n° FSL 29414, porte des traces d'un sédiment gris-bleu qui rappelle étrangement celui des gisements serravalliens de la région de Narrosse. De plus, une seconde valve gauche donnée aussi de Léognan (n° FSL 42186) est tout à fait semblable à la valve gauche (n° 2358, coll. Cossmann, MNHN) figurée par Cossmann & Peyrot (1914 : pl. 16, figs 9, 10) sous le nom de *Pecten (Amussiopecten) incrasatus* et provenant aussi des faluns de Narrosse : outre sa couleur gris-bleu, elle porte les mêmes empreintes de Capulidae étudiées par Bongrain (1995). Il existe bien, cependant, un *Flabellipecten* dans les faluns burdigaliens de Léognan. Il s'agit de *F. burdigalensis* (Lamarck, 1806) qui peut atteindre, au stade adulte, une taille proche de celle de *F. solarium* mais dont le nombre de côtes radiaires est inférieur, la ligne cardinale relativement plus courte et le rapport des deux diamètres, en moyenne, plus faible. De plus, sa valve gauche n'est pas costulée.

– dans les faluns serravalliens de type savignéen de l'ouest de la France où elle est, par contre, extrêmement rare. Dans le bassin de Doué-la-Fontaine (Maine-et-Loire, rive gauche de la Loire) on connaît donc l'exemplaire bivalve décrit par Lamarck. Il existe aussi dans la coll. Couffon du MHN d'Angers, six valves gauches juvéniles provenant d'Aubigné (Maine-et-Loire), à l'ouest de Doué-la-Fontaine. Dans cette même collection se trouvent deux valves gauches adultes de Noellet (Segréen, Maine-et-Loire, rive droite de

la Loire), l'une en bon état, figurée par Dollfus & Dautzenberg (1920 : pl. 41, figs 1, 2) et prise comme néotype de l'espèce *solarium* par Svagrovsky (1981), l'autre assez abîmée.

CONCLUSION

Comme on a pu s'en rendre compte tout au long de cet article, la classification des pectinidés néogènes, qui a été établie au cours du XIX^e siècle et au début du XX^e, est parsemée d'erreurs et de confusions. À cette époque les règles de nomenclature n'étaient pas encore fixées et la notion de type en tant que spécimen de référence n'existait pas. Sacco (1897) semble avoir été le premier à désigner des types pour les genres et sous-genres qu'il a étudiés. Mais comme la plupart des auteurs de l'époque, il a fait des rapprochements plus ou moins judicieux entre les espèces. En outre, ces auteurs bien souvent ignoraient les travaux de leurs collègues. S'ils en avaient connaissance, il leur arrivait de répéter, sans vérification, les erreurs qui s'y trouvaient. Celles-ci se sont alors transmises d'ouvrage en ouvrage pendant des décennies jusqu'à récemment (Moisescu 1994).

Les références fournies dans le présent article devraient, en partie, mettre fin à toutes ces contradictions et permettre une meilleure interprétation des données anciennes concernant les trois espèces étudiées :

– en ce qui concerne les spécimens eux-mêmes, qu'ils proviennent de récoltes récentes ou soient conservés dans les collections anciennes, les confusions me semblent impossibles ;

– par contre le problème semble plus compliqué en ce qui concerne les citations non accompagnées de figures qui se trouvent dans la littérature paléontologique. *G. gigas* apparaît comme une forme propre à l'Éggenburgien de la Paratéthys et ses citations dans les gisements du Miocène moyen de la Téthys demandent donc à être interprétées. Quant à la distinction de *G. ligerianus* et de *F. solarium* dans les gisements de la façade atlantique française, elle apparaît plus délicate car les deux espèces ont pu coexister dans les thanato-

cénoses du Serravallien. Pour les faluns ligériens, les erreurs me semblent maintenant évitables, d'autant plus que *F. solarium* y est extrêmement rare alors que *G. ligerianus* occupe une position dominante. Mais pour l'Aquitaine, l'article de Tournouër (1874) est trop imprécis pour que l'on puisse trancher avec certitude, ceci d'autant plus que les exemplaires déterminés par ce dernier n'ont jamais été figurés et qu'ils sont absents des collections paléontologiques consultées (IGAL, MHN de Bordeaux et MHN de Bâle) et dans lesquelles ils auraient dû se trouver.

Remerciements

Je remercie vivement P. Lozouet et B. Métivier du MNHN pour l'aide efficace qu'ils m'ont apportée. Le premier a, entre autre, réalisé la plupart des clichés de l'exemplaire de *F. solarium* de la coll. Lamarck ; le second m'a fourni de précieux renseignements sur J.-B. de Lamarck. Ma gratitude va aussi à A. Dhondt du Département de paléontologie du MRHN, à A. Lauriat-Rage du MNHN, à A. Prieur, conservateur des collections paléontologiques de l'UCBL1, et à R. Julien alors conservateur du MHN d'Angers. Tous quatre m'ont amicalement facilité l'accès aux collections qu'ils gèrent. Mes sincères remerciements s'adressent aussi à B. Marinescu, pour son si sympathique accueil dans les SGB et pour la réalisation des clichés de *G. gigas* de Corus conservés dans les collections de cet établissement. J'exprime aussi mes vifs remerciements à E. Schein et au Dr T. R. Waller pour les critiques constructives qu'ils ont émises en tant que rapporteurs de cet article.

RÉFÉRENCES

- ADDICOTT W. O., SNAVELY P. D., BURKY D. & POORE R. Z. 1978. — Neogene stratigraphy and paleontology of southern Almeria Province, Spain: an overview. *US Geological Survey Bulletin* 145: 1-49.
- ANDRZEJOWSKI A. 1830. — Notice sur quelques coquilles fossiles de Volhynie-Podolie. *Bulletin de la Société impériale des Naturalistes de Moscou* 2: 90-104.
- BEN MOUSSA A. 1992. — Les bivalves néogènes du Maroc septentrional (façades atlantique et méditerranéenne). Biostratigraphie, paléobiogéographie et paléocéologie. *Documents du Laboratoire de Géologie de Lyon* 132: 1-281.
- BONGRAIN M. 1988a. — Les *Gigantopecten* (Pectinidae : Bivalvia) du Miocène français. Croissance, morphogénèse, paléocéologie et évolution du groupe. *Cahiers de Paléontologie*, 325 p.
- BONGRAIN M. 1988b. — À propos des *Gigantopecten* du Muséum Requier d'Avignon: les relations morphologie-milieu chez les Pectinidae, in Mélanges Requier. *Bulletin de la Société d'Études de Sciences naturelles du Vaucluse* n° spécial: 99-109.
- BONGRAIN M. 1995. — Traces de bioérosion sur un Pectinidae (Bivalvia) du Miocène d'Aquitaine (SO France) : un cas possible de commensalisme entre Pectinidae et Capulidae. *Geobios* 28 (3): 347-358.
- BONI A. & SACCHI VIALI G. 1962. — Studi biostratigrafici sui pettinidi di località neogeniche e quaternarie dell'Italia nord-occidentale. *Atti dell'Istituto geologico della Università di Pavia* 13: 65-119.
- CAHUZAC B., ALVINERIE J., LAURIAT-RAGE A., MONTENAT C. & PUJOL C. 1992. — Palaeogeographic maps of the Northeastern Atlantic Neogene and relation with the Mediterranean sea. *Paleontologia i Evolució* 24-25: 279-293.
- CAHUZAC B., JANIN M. C. & STEURBAUT E. 1995. — Biostratigraphie de l'Oligo-Miocène du bassin d'Aquitaine fondée sur les nannofossiles calcaires. Implications paléogéographiques. *Géologie de la France* 2: 57-82.
- CHAIX C., CAHUZAC B. & CLUZAUD A. 1999. — Les Scelératinières du Serravallien de Pessac (Nord-Aquitaine, France) ; approche paléocéologique. *Geobios* 32 (1): 33-62.
- COMASCHI CARIA I. 1972. — *I Pettinidi del Neogene della Sardegna*. Stabilimento Tipografico Editoriale Fossatoro, Cagliari, 82 p.
- COSSMANN M. & PEYROT A. 1914. — Conchologie néogénique de l'Aquitaine. *Actes de la Société linnéenne de Bordeaux* 68, 74 p.
- CSEPREGHY-MEZNERICS I. 1960. — Pectinidés du Néogène de la Hongrie et leur importance stratigraphique. *Mémoire de la Société géologique de France* 35: 5-58.
- DEPÉRET CH. & ROMAN F. 1902-1928. — Monographie des pectinidés néogènes de l'Europe et des régions voisines : 2- Genre *Flabellipecten* (1910). *Mémoire de la Société géologique de France* 26, 194 p.
- DERCOURT J. ET AL. 1985. — Présentation de 9 cartes paléogéographiques au 1/20.000.000^e s'étendant de l'Atlantique au Pamir pour la période du Lias à l'Actuel. *Bulletin de la Société géologique de France* 8^e sér., 1, 5: 637-652; supplément: atlas des 9 cartes.
- DESHAYES G. P. 1833. — *Encyclopédie méthodique ; histoire naturelle des vers, des mollusques, des coquilles et des zoophytes*. Agasse, Paris, vol. 3: 595-1152.

- DERMITZAKIS M. & GEORGIADES DIKEOULIA E. 1987. — Biozonation of the Neogene invertebrate megafauna of the Hellenic area. Proceedings of the VIIIth RCMNS congress (Budapest, 1985). *Annales Instituti Geologici Publici Hungarici* 70: 125-136.
- DOLLFUS G. & DAUTZENBERG P. 1902. — Conchyliologie du Miocène moyen du Bassin de la Loire. Description des gisements fossilifères. *Mémoire de la Société géologique de France* 27, 53 p.
- DOLLFUS G. & DAUTZENBERG P. 1906. — *Pecten solarium* Lmk, in *Paleontologia Universalis*. CEDP, Paris: fiche 97.
- DOLLFUS G. & DAUTZENBERG P. 1920. — Conchyliologie du Miocène moyen du bassin de la Loire. 1^{ère} partie : Pélécyfodes. *Mémoire de la Société géologique de France* 27, 498 p.
- ERÜNAL-ERENTÖZ L. 1958. — Mollusques du Néogène des bassins de Karaman, Adana et Hatay (Turquie). *Publications de l'Institut d'Études et de Recherches minières de Turquie sér. C*, 4, 212 p.
- FRIEDBERG W. 1936. — *Mollusca miocenica Poloniae*. Pars 2: *Lamellibranchiata*. Société géologique de Pologne, Cracovie, 274 p.
- GINSBURG L. 1960. — Étude géologique de la bordure subalpine à l'ouest de la basse vallée du Var. *Bulletin de la Carte géologique de la France* 57, 259: 1-38.
- GOLDFUSS A. 1836. — *Petrefacta Germaniae*, 2. *Molluscorum acephalicorum reliquae*. Arnz et comp., Düsseldorf, 128 p.
- HOERNES M. 1848. — Verzeichnis der Fossil-Reste aus 135 Fundorten des Tertiär-Beckens von Wien, in CZJZEK J. (ed.), *Erläuterungen zur geognostischen Karte der Umgebungen Wiens*. Wien: 28, n° 506.
- HOERNES M. 1870. — Die Fossilen Mollusken des Tertiärbeckens von Wien. *Abhandlungen der kaiserlich-königlichen geologischen Reichsanstalt* 4, 479 p.
- IMBESI SMEDILE M. 1960. — Su alcuni peccinidi neogenici e quaternari della Calabria. *Atti della Società toscana di Scienze naturali* Memorie Ser. A, 66 (1): 28-49.
- ICZN 1999. — *International Code of Zoological Nomenclature*. 4th ed. International Trust for Zoological Nomenclature, Londres, 306 p.
- KAUTSKY F. 1928. — Die biostratigraphische Bedeutung der Pectiniden des niederösterreichischen Miozäns. *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien* 42: 245-273.
- KOJUMDIEVA E. 1960. — *Les fossiles de Bulgarie*. Académie des Sciences de Bulgarie, Sofia, 317 p.
- KRACH W. 1979. — Pectinids in Badenian of Poland and western Ukraine. Proceedings of the 7th RCMNS congress (Athens, 1979). *Annales de Géologie des Pays helléniques* tome hors série, 2: 663-671.
- LAMARCK J.-B. DE 1819. — *Histoire naturelle des animaux sans vertèbres*. Belin, Paris, vol. 6, 343 p.
- LOCARD A. 1877. — *Description de la faune des terrains tertiaires moyens de la Corse*. F. Savy, Paris, 374 p.
- MAZZEI R., PASINI M., SALVATORINI G. & SANDRELLI F. 1980. — L'età dell'"arenaria di Ponsano" della zona di Castellina Scalo (Siena). *Memorie della Società geologica italiana* 21: 63-72.
- MOISESCU V. 1994. — Observations taxonomiques sur deux formes de pectinidés néogènes des couches de Corus et de Salatruc, in NICORICI E. (ed.), *The Miocene from the Transylvanian Basin, Romania. Geological Formations of Transylvania, Romania* 4: 65-70.
- MOISSETTE P. 1988. — Faunes de bryozoaires du Messinien d'Algérie occidentale. *Documents du Laboratoire de Géologie de Lyon* 102, 351 p.
- NELLI B. 1904. — Il Miocene medio di Dulcino e Piscituj nel Montenegro. *Bolletino della Società geologica italiana* 23: 149-157.
- NICORICI E. 1977. — Les pectinidés badéniens de Roumanie. *Mémoire de l'Institut de Géologie et de Géophysique de Bucarest* 26, 42 p.
- OPPENHEIM P. 1900. — Il Miocene di Verona ed il *Pecten bessi* degli autori. *Rivista italiana di Paleontologia* anno 6, 2: 92-95.
- ROGER J. 1939. — Le genre *Chlamys* dans les formations néogènes de l'Europe. *Mémoire de la Société géologique de France* 40, 294 p.
- RÖGL F. & STEININGER F. 1983. — Vom Zerfall der Tethys zu Mediterran und Paratethys. *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien* 85/A: 135-163.
- RÖGL F. & STEININGER F. 1984. — Neogene Paratethys, Mediterranean and Indo-pacific seaways, in BRENCHELY P. (ed.), *Fossils and Climate*. John Wiley & Sons Ltd, New York: 171-200.
- SACCO F. 1897. — *I Molluschi dei terrini terziarii del Piemonte e della Liguria*. Parte 24 (Pectinidae). Clausen, Torino, 73 p.
- SCHAFFER F. X. 1910. — Das Miocän von Eggenburg. 1- Die Bivalven der Miocänbildungen von Eggenburg. *Abhandlungen der kaiserlich-königlichen geologischen Reichsanstalt* 22 (1), 112 p.
- SCHLOTHEIM V. 1813. — Beiträge zur Naturgeschichte der Versteinerungen. *Leonhards Jahrbuch für Mineralogie* 7, 72 p.
- STEININGER F. 1978. — Pectinidae, in BRESTENSKA E. (ed.), *Badenien. Chronostratigraphie und Neostatotypen Miozän der zentralen Paratethys* 4: 340-347.
- STUDENCKA B. & STUDENCKI W. 1988. — Middle Miocene (Badenian) bivalves from the carbonate deposits of the Wojcza-Pinczow Range (southern slopes of the Holy Cross Mountains, Central Poland). *Acta Geologica Polonica* 38 (1-4): 1-44.
- SVAGROVSKY J. 1978. — Faziostratotypus: Devinska Nová Ves-Sanberg bei Bratislava, in BRESTENSKA E. (ed.), *Badenien. Chronostratigraphie und Neostatotypen Miozän der zentralen Paratethys* 4: 188-194.
- SVAGROVSKY J. 1981. — Lithofazielle Entwicklung und Molluskenfauna des oberen Badenien

- (Miozän M4d) in dem Gebiet Bratislava-Devinska Nová Ves. *Zadpadné Karpaty* seria paleontologia 7, 203 p.
- TAVANI G. & TONGIORGI M. 1963. — La fauna miocenica delle “Arenarie di Ponsano” (Volterra, Provincia di Pisa). 1a parte: Lamellibranchiata. *Palaeontographica italica* 58 (1): 1-41.
- THIOULOUSE J. 1989. — Statistical analysis and graphical display of multivariate data on the MacIntosh. *Computer Applications in the Biosciences* 5 (4): 287-292.
- TOURNOUËR M. R. 1874. — Notes sur les terrains miocènes des environs de Sos et de Gabarret. *Actes de la Société linnéenne de Bordeaux* 29 (9): 119-169.
- UGOLINI R. 1906. — Monografia dei Pettinidi della Sardegna. Parte prima: generi *Chlamys*, *Hinnites*, *Inaequipecten*. *Paleontographica italica* 12: 155-207.
- UGOLINI R. 1908. — Monografia dei Pettinidi della Sardegna. Parte terza: generi *Amussiopecten*, *Flabellipecten*, *Pecten*. *Paleontographica italica* 14: 191-224.
- VEIGA FERREIRA O. 1951. — Os Pectinideos do Miocénico do Algarve. *Comunicações dos Serviços geológicos de Portugal* 32: 5-28.
- VEIGA FERREIRA O. 1961. — Pectinideos do Miocénico da Bacia do Tejo. *Comunicações dos Serviços geológicos de Portugal* 45: 419-465.
- WALCH J. E. I. & KNORR 1768. — *Die Naturgeschichte der Versteinerungen zur Erläuterung der Knorr'schen Sammlung von Merkwürdigkeiten der Natur*. G.N. Raspe, Nürnberg, 2 (1), 108 p.

Soumis le 1^{er} juillet 2002 ;
accepté le 4 février 2003.