

# Un Pectinacea (Bivalvia) très primitif : *Bathypecten vulcani*, du site hydrothermal de 13° N (Pacifique oriental)

Hydrothermalisme  
Pectinacea  
Microstructure  
Croissance  
Évolution

Deep-sea hot springs  
Pectinacea  
Microstructure  
Growth  
Evolution

Élisabeth SCHEIN-FATTON

Laboratoire de Pétrologie sédimentaire et Paléontologie, Bât. 504, Université Paris-Sud,  
91405 Orsay Cedex, France.

## RÉSUMÉ

*Bathypecten vulcani* Schein-Fatton, 1985, récemment découvert sur le site de 13° N sur la dorsale du Pacifique oriental, est une petite espèce comme les autres Pectinacea profonds. Le genre *Bathypecten* n'est pas limité à cette dorsale océanique, et a un autre représentant sur les fonds sédimentaires bathyaux et abyssaux de l'Atlantique Est et Ouest, *Bathypecten eucymatus*. Les principales différences entre ces deux espèces concernent la microstructure et les modalités de croissance. Toutes deux ont leur valve droite couverte de calcite prismatique, mais *Bathypecten vulcani* présente aussi des prismes sur la valve gauche, ce qui est exceptionnel et n'était connu que chez certains Pectinacea paléozoïques. La structure prismatique de la valve droite a aussi des caractères plus archaïques chez *Bathypecten vulcani* et est plus irrégulière que chez *Bathypecten eucymatus*. Cela est probablement lié à leur croissance dans des conditions très différentes, et beaucoup plus stables pour *Bathypecten eucymatus* dans un milieu abyssal classique que pour *Bathypecten vulcani* dans l'environnement hydrothermal. De plus, la larve de *Bathypecten eucymatus* est lécithotrophique, alors que celle de *Bathypecten vulcani* pourrait être planctotrophique. Au sein des Pectinacea, *Bathypecten* a des caractères intermédiaires entre deux familles : celle des Propeamussiidae, réputée plus primitive, et celle des Pectinidae, plus évoluée. Il est plus proche de la première, mais, pour mieux le situer dans cet ensemble, un bilan portant sur six caractères de la coquille et leurs différents états dans douze genres actuels a été réalisé. Ce bilan permet de clarifier les caractéristiques des taxons, surtout pour ceux de milieu profond. La hiérarchisation et la pondération des caractères retenus permettent aussi d'apprécier le degré d'évolution de ces taxons sur le plan ontogénique et historique (paléontologique) d'une part, sur le plan adaptatif d'autre part. Les résultats montrent que *Bathypecten vulcani* est bien l'espèce la plus archaïque de cet ensemble. Le genre le plus proche de *Bathypecten* est *Catillopecten*, qui existe en particulier dans le bassin abyssal de Panama, mais on manque encore d'informations suffisantes sur leur répartition biogéographique. Les affinités paléozoïques de *Bathypecten* peuvent conduire à voir en lui un "fossile vivant" de plus dans l'environnement hydrothermal du Pacifique oriental; cependant il fait clairement partie de la radiation adaptative d'un ensemble de Pectinacea modernes, dans lequel la séparation entre deux familles distinctes ne se justifie pas nécessairement.

*Oceanol. Acta.*, 1988. Actes du Colloque Hydrothermalisme, Biologie et Écologie, Paris, 4-7 novembre 1985, 83-98.

## ABSTRACT

A very primitive Pectinacea (Bivalvia) : *Bathypecten vulcani* from the 13° N hydrothermal site (East Pacific)

*Bathypecten vulcani* Schein-Fatton, 1985, recently discovered in the 13° N hydrothermal area on the East Pacific Rise, is small in size, like other deep-sea Pectinacea. The genus *Bathypecten* is not restricted to this midoceanic ridge, but has another representative on sedimentary abyssal and bathyal bottoms of the East and West Atlantic, *Bathypecten*

*eucymatus*. The main differences between these species concern microstructure and growth patterns. Both have their right valve covered with prismatic calcite, but *Bathypecten vulcani* is exceptional in also having prisms on its left valve. This was hitherto known only in some paleozoic Pectinacea. The right valve prismatic structure also has more archaic characters in *Bathypecten vulcani*, and is more irregular than in *Bathypecten eucymatus*. This is probably related to their growth under very different conditions, which are much more stable for *Bathypecten eucymatus* in a classical abyssal environment than for *Bathypecten vulcani* in a hydrothermal area. Moreover, the larva of *Bathypecten eucymatus* is lecithotrophic, whereas that of *Bathypecten vulcani* displays intermediate characteristics between two families : the Propeamussiidae, considered as more primitive, and the Pectinidae, more evolved. *Bathypecten* is closer to the former, but it was necessary to assign it more precisely in this ensemble. A general account of six shell characters with different states in twelve recent genera has been conducted. It allows these taxa to be distinguished more clearly, especially the deep-sea forms. Hierarchy and balance of characters also permit an evaluation of their evolutionary level, with respect to ontogeny and history (paleontology) on one hand, and to adaptation on the other. The results demonstrate that *Bathypecten vulcani* is really the most archaic species among these taxa. The nearest is *Catillopecten*, which has been collected in particular in the Panama abyssal basin. Information on the biogeographic distribution of both these genera is at present lacking and needs to be more precise. From its paleozoic affinities, *Bathypecten* may be considered as another "living fossil" in the East Pacific hydrothermal environment, but it clearly belongs to the adaptive radiation of a group of modern Pectinacea in which the separation between two distinct families is not necessarily justified.

*Oceanol. Acta*, 1988. Hydrothermalism, Biology and Ecology Symposium, Paris 4-7 November 1985, Proceedings, 83-98.

## INTRODUCTION

Parmi les bivalves des communautés animales associées aux sources hydrothermales océaniques sur la dorsale du Pacifique oriental, seules les deux espèces de grande taille ont d'abord été décrites : *Calypptogena magnifica* de la famille des Vesicomidae (Boss, Turner, 1980) et *Bathymodiolus thermophilus* de la famille des Mytilidae (Kenk, Wilson, 1985). Sur les sites actifs, ces espèces se rencontrent soit ensemble, soit séparément, en populations généralement très denses (Turner, Lutz, 1984). A 13° N, il existe aussi des peuplements variés à l'écart des zones d'émissions hydrothermales proprement dites (Fustec, 1985). C'est là qu'a été découverte une nouvelle espèce, *Bathypecten vulcani*, appartenant à la superfamille des Pectinacea (Schein-Fatton, 1985). C'est une espèce de petite taille comme la plupart des Pectinacea profonds. Le nouveau genre *Bathypecten* n'a pas une répartition limitée à la dorsale du Pacifique oriental, puisqu'on peut y ranger une espèce abyssale de l'Atlantique, *Bathypecten eucymatus* Dall. Il possède des caractères particulièrement archaïques au sein des Pectinacea actuels et qui évoquent ceux de formes fossiles paléozoïques. Il partage des caractères propres à la famille des Pectinidae et d'autres propres à la famille des Propeamussiidae (Waller, 1978).

Une analyse détaillée de *Bathypecten vulcani* et de *Bathypecten eucymatus* nous permettra de mieux cerner les caractères du genre *Bathypecten*, et d'étayer la discussion de sa place au sein des Pectinacea.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les spécimens de *Bathypecten vulcani* ont été récoltés lors de la campagne *Biocyarise* sur le site Pogomort 2 par 12° 48'80" N - 103° 56'60" O, et 2620 m de profondeur, lors

des plongées suivantes de la soucoupe Cyana : Pl. 33, un spécimen bivalve désigné comme holotype, un autre plus petit brisé et incomplet, un sommet de valve gauche et des fragments; Pl. 37, un sommet cassé de valve gauche.

Les spécimens de *Bathypecten eucymatus* proviennent des campagnes du programme Biogas (Laubier, Monniot, 1985) dans le golfe de Gascogne. Les prélèvements s'étagent de 1920 à 4829 m de profondeur.

Ce matériel est déposé dans les collections de Malacologie du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris. Il nous a été confié par le Centre de Tri Océanologique et Biologique (CENTOB) de Brest.

Pour mener la présente étude, des spécimens des collections suivantes ont été examinés : British Museum, Natural History, Zoology, Londres (holotype de *Pecten murrayi* Smith, 1885), Musée de Zoologie de l'Université de Copenhague (holotype de *Cyclopecten graui* Knudsen, 1970), Smithsonian Institution USNM, Washington D.C. (Propeamussiidae actuels et Pectinacea paléozoïques), collections de l'École Nationale Supérieure des Mines de Paris (Pectinacea actuels et fossiles), Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, Malacologie (Pectinacea actuels).

Seuls les caractères de la coquille ont été utilisés dans ce travail. En dehors de l'étude morphologique classique, l'analyse microstructurale a été menée au microscope électronique à balayage (MEB) sur des surfaces naturelles et sur des cassures. Pour *Bathypecten vulcani*, les restes de parties molles ont été détachés du test par dissection préalable. Pour *Bathypecten eucymatus*, la séparation des valves a été effectuée par immersion surveillée de quelques minutes dans une solution d'hypochlorite (12° chlorométriques) diluée aux trois quarts. Sur les spécimens qui n'ont pu être sacrifiés pour l'étude au MEB, la microstructure prismatique a été observée par transparence sous la loupe binoculaire.

LE GENRE *BATHYPECTEN*

## Caractères généraux

Les principaux caractères du genre *Bathypecten* ont été réunis dans sa diagnose (Schein-Fatton, 1985): test mince, translucide, peu renflé, sans ornementation; rides concentriques affectant toute l'épaisseur du test, plus marquées à la valve gauche et près du sommet; valves non baillantes, la gauche plus convexe que la droite; oreille postérieure non délimitée; encoche byssale bien marquée à la base de l'oreille antérieure de la valve droite, sans cténolium; valve droite recouverte entièrement par une couche externe de calcite prismatique, prismes disposés en rangées concentriques et plus ou moins allongés parallèlement à la direction de croissance; calcite foliée prédominante dans le reste du test.

La littérature concernant les Pectinacea abyssaux est relativement confuse, la plupart des genres méritant une redéfinition plus précise. Aussi, un rapide rappel historique est-il nécessaire pour illustrer le cas de *Bathypecten eucymatus* (Dall). Des spécimens appartenant à l'évidence à des espèces différentes ont été décrits sous le nom de *Hyalopecten fragilis* (Jeffreys, Schein-Fatton, en prép.). Ce fut le cas pour ceux récoltés par l'Albatross au large du Cap Hatteras (Verrill, 1897). Réexaminant ce matériel, Dall (1898) leur attribua le nom d'espèce *eucymatus* pour les distinguer clairement des vrais *Hyalopecten fragilis* (Jeffreys), qui tombent en synonymie avec *Hyalopecten undatus* (Verrill et Bush, Knudsen, 1970). Les spécimens du golfe de Gascogne étudiés ici ne sont pas différents de ceux de la série type de l'espèce *eucymatus*. Ils se distinguent très bien des vrais *Hyalopecten* que l'on trouve parfois dans les mêmes stations. En revanche, leurs principaux caractères sont communs avec ceux de *Bathypecten vulcani*, ce qui nous amène à attribuer l'espèce *eucymatus* au genre *Bathypecten*. Ce genre est donc commun aux milieux bathyaux et abyssaux classiques de l'Atlantique et à l'environnement des sources hydrothermales de la dorsale du Pacifique oriental. Une comparaison des deux espèces connues à ce jour s'avère particulièrement intéressante.

Au plan de la morphologie générale, la différence entre les deux espèces, dont la taille se situe entre 10 et 15 mm, est très faible. Néanmoins, tandis que le contour de la coquille de *Bathypecten vulcani* est plus haut que large, celui de *Bathypecten eucymatus* est à l'inverse plus large que haut (pl. 1 : 1-4) et sa hauteur est dans l'ensemble moindre. La valve droite de *Bathypecten eucymatus* est légèrement plus convexe que celle de *Bathypecten vulcani*. Chez les deux espèces, l'oreille antérieure de la valve droite présente à sa base une encoche byssale assez profonde (pl. 2 : 1), en relation avec la présence d'un byssus : *Bathypecten vulcani* a été observé fixé sur le basalte (Tunnicliffe, comm. pers.).

La surface de la coquille n'est ornée que d'ondulations concentriques d'importance très variable. La valve gauche agglutine toujours des particules sédimentaires incluant des tests de microorganismes planctoniques. Chez *Bathypecten eucymatus*, comme chez les autres Pectinacea du Golfe de Gascogne, ces particules sont essentiellement des coccolithes (pl. 1 : 5), que l'on retrouve aussi sur la valve

droite qui repose sur le sédiment. Chez *Bathypecten vulcani*, on distingue des tests de diatomées et de radiolaires ainsi que des granules opaques évoquant des microsphérules de pyrite (pl. 1 : 6-7), tandis que la valve droite qui repose sur le basalte en est dépourvue.

Les caractères de la coquille larvaire observable à la pointe du crochet sont particulièrement intéressants : ils peuvent fournir de précieux indices sur la stratégie de reproduction et de dispersion de l'espèce (Jablonski, Lutz, 1980). Celle de *Bathypecten eucymatus* présente les caractères typiques d'une larve lécithotrophique (pl. 2 : 5). Le diamètre antéro-postérieur, mesuré sur huit spécimens, varie entre 150 et 220 µm, ce qui représente une variabilité relativement large. Le stade PI, caractéristique avec son bord dorsal rectiligne, est entouré d'un étroit replat qui pourrait correspondre à un stade PII de très courte durée. Rappelons que la prédominance d'un développement larvaire de type lécithotrophique et de courte durée est une des caractéristiques des bivalves de milieu profond (Scheltema, 1972). Sur les spécimens de *Bathypecten vulcani* qui ont été récoltés, la coquille larvaire n'est pas conservée. A son emplacement existe un vide dont le diamètre est de l'ordre de 80 à 100 µm. A moins d'envisager l'hypothèse d'une larve lécithotrophique à réserves vitellines très réduites, une telle taille pourrait correspondre à celle de la PI d'une larve planctotrophique suivie d'un stade PII de courte durée comme celui de *Bathypecten eucymatus*.

## Microstructure de la coquille

Les caractères microstructuraux de la coquille prennent une place de plus en plus importante dans les études taxonomiques et écologiques de bivalves (Taylor *et al.*, 1969; Rhoads, Lutz, 1980). Ils sont indissociables des modalités de croissance (Fatton, Roux, 1981 b).

Trois types microstructuraux se rencontrent chez les Pectinacea : la calcite prismatique, toujours externe, la calcite foliée et l'aragonite lamellaire croisée. Seule la calcite foliée, qui constitue la majeure partie du test, est toujours présente. Il était admis que la couche prismatique, lorsqu'elle est présente, est localisée sur la valve droite. La présence et l'extension de la couche aragonitique paraissent très variables selon les taxons (Waller, 1978). Elle a été recherchée ici à l'aide du MEB et de la technique de Feigl qui colore sélectivement l'aragonite en gris foncé, tandis que la calcite reste blanche (Philippon, 1974). Ceci permet de vérifier la présence d'aragonite en dehors du myostracum des empreintes musculaires. Il n'en a pas été trouvé sur *Bathypecten vulcani*. Chez *Bathypecten eucymatus*, la coloration de Feigl fait apparaître une couche d'aragonite d'extension réduite, vraisemblablement très mince, et qui n'a pas pu être identifiée au MEB par une microstructure distincte.

*Bathypecten vulcani* se distingue de tous les autres Pectinacea actuels par la présence de calcite prismatique sur les deux valves. Elle est évidente et bien développée sur la valve droite, mais plus délicate à observer sur la valve gauche. Les prismes n'y apparaissent clairement que lorsqu'on observe par transparence la coquille mouillée. En effet, en lumière réfléchie, ils ne sont guère décelables en raison de la couche de particules agglutinées qui recouvre cette valve, et qui est gênante aussi lors de l'examen au

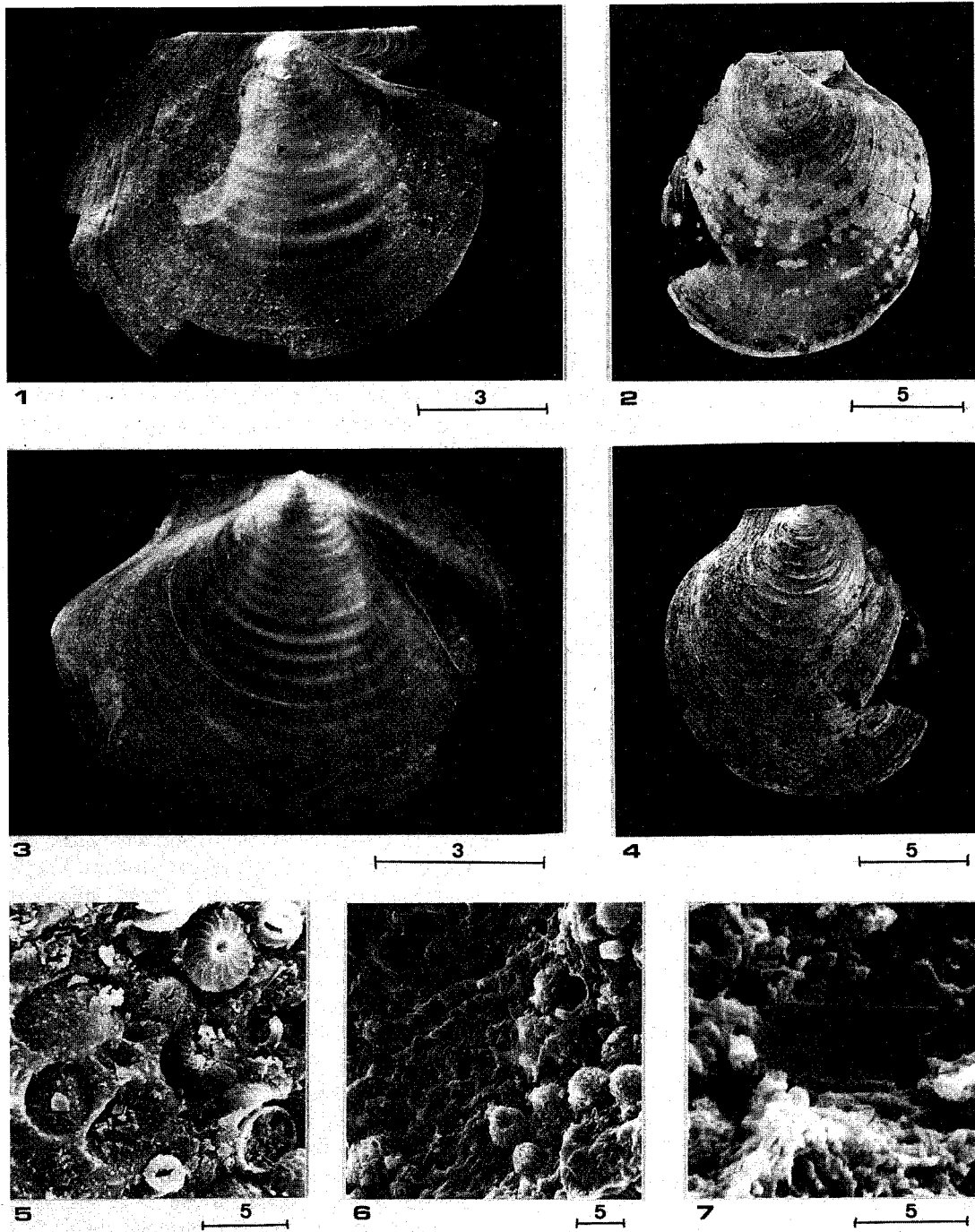


Planche 1

1,3 : *Bathypecten eucymatus* (golfe de Gascogne), valves droite (1) et gauche (3). 2,4 : *B. vulcani*, holotype, valves droite (2) et gauche (4).

5 : *B. eucymatus* (golfe de Gascogne), coccolithes agglutinées à la surface de la valve droite. 6,7 : *B. vulcani*: (Pl. 33), particules agglutinées à la surface de la valve gauche : microsphérules de pyrite (6) et un test de diatomée (7). Échelle : en mm pour 1-4; en μm pour 5-7.

1,3 : *B. eucymatus* (Bay of Biscay), right (1) and left (3) valves.

2,4 : *B. vulcani*, holotype, right (2) and left (4) valves.

5 : *B. eucymatus* (Bay of Biscay), coccoliths agglutinated on right valve surface.

6,7 : *B. vulcani* (Pl. 33), particles agglutinated on left valve surface : framboid pyrite (6) and a Diatom test (7). Scale bar : in mm 1-4, in μm 5-7.

MEB. Chez *Bathypecten eucymatus*, aucune trace de structure prismatique n'a été observée sur la valve gauche. La valve droite des deux espèces est entièrement recouverte de calcite prismatique, à l'exception du bord dorsal des oreilles. Les prismes sont d'abord polygonaux et leur disposition est quelconque, mais très vite ils s'agencent en rangées concentriques, leur forme devenant rectangulaire et allongée selon la direction de croissance (pl. 2 : 4-5, 7). Chez *Bathypecten eucymatus*, cette disposition se maintient, avec un allongement progressif des prismes. Leur longueur, de 15 à 20  $\mu\text{m}$  près du sommet, peut atteindre et dépasser 200  $\mu\text{m}$  à partir d'un diamètre umbo-palléal de l'ordre de 3 à 5 mm. Dans certains cas, l'allongement est beaucoup plus fort et les prismes constituent des lattes de plus d'un millimètre de long (pl. 2 : 8). Par contre, la disposition des prismes de *Bathypecten vulcani* est plus irrégulière. Leur taille et leur forme varient d'une rangée à l'autre, de façon à constituer des séquences d'allongement successives. La plus grande longueur des prismes est le plus souvent de l'ordre de 100 à 200  $\mu\text{m}$ . Mais sur l'holotype, elle atteint 400  $\mu\text{m}$  dans une bande située à 5 mm du sommet selon l'axe umbo-palléal. Leur largeur peut passer du simple au double, par exemple de 20 à 40  $\mu\text{m}$  pour une longueur d'environ 100  $\mu\text{m}$  (pl. 3 : 1). Des mesures précises effectuées selon l'axe umbo-palléal montrent une alternance de séquences aboutissant à des prismes larges ou à des prismes étroits. Chaque couple de séquences semble encadré par des arrêts majeurs de croissance (fig. 2). Néanmoins, des stries de croissance d'importance variable traversent les prismes sans perturber leur organisation (pl. 3 : 2,4; fig. 1). Les prismes de la valve gauche de *Bathypecten vulcani* ont au contraire une extension limitée.

On ne les trouve qu'à la périphérie de cette valve, dans une bande assez étroite : sur l'holotype, elle commence à environ 2,7 mm du bord ventral au niveau de l'axe umbo-palléal. Ils semblent plus petits que sur la valve droite et surtout plus désordonnés, ne constituant pas de bandes concentriques continues. Ils ont été observés aussi sur les autres spécimens de valves gauches avec les mêmes caractères. Malgré leur couverture de particules agglutinées, ils ont pu être mis en évidence au MEB sur celui de la plongée 37 à la faveur de plages de corrosion. Quand la couche externe est complètement décapée, une zone de transition apparaît, où le contour des prismes vient se superposer sur un fond de microstructure foliée (pl. 3 : 7-9).

La délimitation des prismes est connue pour correspondre à la gaine organique qui les entoure (Taylor *et al.*, 1969). A l'intérieur, l'organisation cristalline est différente chez les deux espèces. A la partie proximale des prismes de *Bathypecten vulcani*, une zone de contour arrondi et de 10 à 20  $\mu\text{m}$  de diamètre présente une organisation rayonnante. Elle est séparée du reste par un sillon plus ou moins marqué (pl. 3 : 3). Dans la partie correspondant à la phase d'allongement, des directions entrecroisées apparaissent, les unes obliques par rapport à l'axe d'allongement, les autres parallèles ou perpendiculaires aux stries de croissance. Cette disposition est particulièrement évidente lorsque la surface des prismes est corrodée (pl. 3 : 5). Le sommet rayonnant des prismes ainsi que les séquences d'allongement décrites plus haut (fig. 1) illustrent très

exactement le modèle de croissance cristalline de type sphérolitique qui rend compte du développement des prismes chez de nombreux bivalves (Taylor *et al.*, 1969). Mais ici, les prismes ont un axe parallèle à la surface du test et à sa direction de croissance, et gardent une épaisseur constante, tandis que chez les autres bivalves, ils se développent le plus souvent perpendiculairement à la surface de la coquille et contribuent à son épaissement. La croissance de type sphérolitique ne se retrouve pas aussi clairement sur les prismes de *Bathypecten eucymatus*. Seuls ceux proches du sommet de la coquille présentent

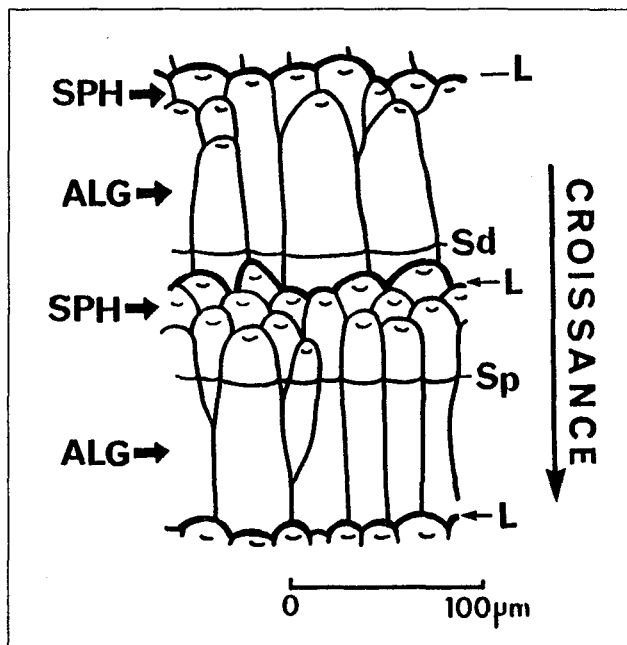


Figure 1  
Séquences d'allongement des prismes sur la valve droite de *Bathypecten vulcani*. SPH : phase sphérolitique; ALG : phase d'allongement; L : limite entre deux séquences; Sd : strie de croissance distale; Sp : strie de croissance proximale.  
Elongation sequences of prisms on *Bathypecten vulcani* right valve. SPH : spherulitic phase; ALG : elongation phase; L : limit between two sequences; Sd : distal growth line; Sp : proximal growth line.

dans leur partie proximale un léger relief pyramidal pouvant correspondre à un témoin d'une phase de ce type (pl. 3 : 6). Mais ce caractère disparaît complètement ensuite (pl. 2 : 9). Les seules structures internes constantes sont des couches régulières de croissance qui se suivent latéralement d'un prisme à l'autre (pl. 3 : 6). Il n'apparaît pas de structure entrecroisée.

#### Croissance de la coquille

La détermination de l'âge et de la vitesse de croissance des deux grandes espèces de bivalves des sites hydrothermaux de la dorsale du Pacifique oriental est une question délicate à résoudre, pour laquelle les résultats restent relativement imprécis malgré le concours de diverses méthodes directes et indirectes (Lutz *et al.*, 1985; Roux *et al.*, 1985). Il est donc intéressant de chercher quelles informations peut nous fournir la croissance de *Bathypecten*, d'autant que nous disposons d'une espèce de l'environnement hydrothermal

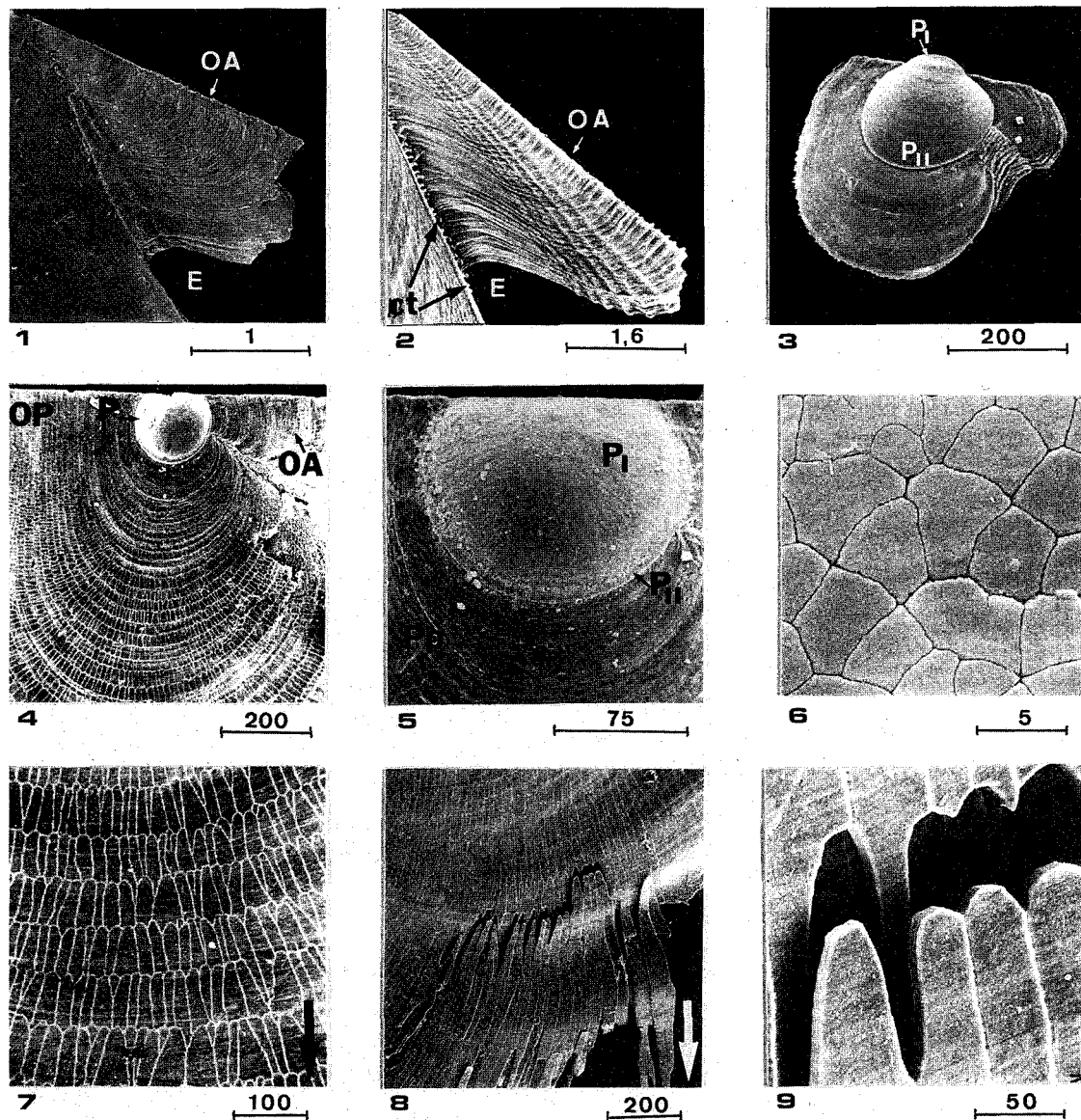


Planche 2

- 1 : *Bathypecten vulcani* (Pl. 33), oreille antérieure (OA) de la valve droite et encoche byssale (E) sans cténolium. 2 : *Hyalopecten undatus* (Atlantique Est), oreille antérieure (OA) de la valve droite et encoche byssale (E) pourvue d'un cténolium (ct) avec de nombreux denticules.  
 3 : *Pecten maximus*, postlarve (voir Fatton, Bongrain, 1980), valve droite avec la prodissoconque planctotrophique (stades PI et PII).  
 4 : *Bathypecten eucymatus* (golfe de Gascogne), sommet de valve droite avec la prodissoconque lécithotrophique (P), les premiers stades des oreilles antérieure (OA) et postérieure (OP) proches de ceux de la fig. 3 ci-dessus, et la structure prismatique concentrique.  
 5 : *Idem*, autre spécimen montrant la prodissoconque agrandie avec les stades PI et PII et la structure prismatique pavimenteuse (Pp) au tout début de la dissoconque.  
 6 : *P. maximus*, même spécimen que 3, montrant la structure prismatique pavimenteuse agrandie.  
 7 : *B. eucymatus*, même spécimen que 4, montrant la structure prismatique concentrique régulière agrandie. Croissance vers le bas (flèche).  
 8 : *Idem*, autre spécimen avec des prismes extrêmement allongés formant des lattes étroites. Croissance vers le bas (flèche).  
 9 : *Idem*, détail de la précédente.  
 Échelle : en mm pour 1-2, en µm pour 3-9.

- 1 : *B. vulcani* (Pl. 33), right valve anterior auricle (OA) and byssal notch (E) without ctenolium.  
 2 : *H. undatus* (East Atlantic), right valve anterior auricle (OA) and byssal notch (E) with the many denticles of ctenolium (ct).  
 3 : *P. maximus*, postlarval shell (see Fatton, Bongrain, 1980), right valve with the planktrophic prodissoconch (PI and PII stages).  
 4 : *B. eucymatus* (Bay of Biscay), right valve top with the lecithotrophic prodissoconch (P), the first stages of the anterior (OA) and posterior (OP) auricles, very near those of 3 above, and the prismatic concentric structure.  
 5 : *Idem*, another specimen, showing the enlarged prodissoconch with the PI and PII stages and the pavimental prismatic structure (Pp) on the early dissoconch.  
 6 : *P. maximus*, same specimen as 3, showing the enlarged pavimental prismatic structure.  
 7 : *B. eucymatus*, same specimen as 4, showing the enlarged regular concentric prismatic structure. Growth downwards (arrow).  
 8 : *Idem*, another specimen with extremely elongated lathic prisms. Growth downwards (arrow).  
 9 : *Idem*, the same enlarged. Scale bar : in mm 1-2, in µm 3-9.



qu'il est possible de comparer avec une espèce du milieu abyssal classique.

Chez *Bathypecten eucymatus*, dans la partie post-juvénile de la coquille, apparaissent des anneaux de croissance très réguliers, séparés soit par des stries majeures, soit par des zones de resserrement de stries. Sur des spécimens de 6 à 8 mm de diamètre umbo-palléal, on peut dénombrer 12 à 15 anneaux en répétant les mesures à la fois sur la valve gauche et sur la valve droite. Vers le sommet, dans la partie juvénile, il n'est plus possible de distinguer ces anneaux. Mais les zones de resserrement de stries du disque peuvent se suivre jusque sur les oreilles. A ce niveau, elles apparaissent clairement dans la partie juvénile, et l'on peut en dénombrer au total un maximum de 17. L'hypothèse d'une rythmicité de croissance liée aux apports trophiques annuels d'origine planctonique que des études récentes ont mis en évidence (Deuser, Ross, 1980; Billet *et al.*, 1983) paraît envisageable. Dans ce cas, l'âge maximum de *Bathypecten eucymatus* serait d'environ 18 ans. Une analyse de même type a été menée sur des spécimens de *Hyalopecten* provenant des mêmes stations Biogas, golfe de Gascogne, et de l'Atlantique central (*Hyalopecten undatus*), et de la mer de Norvège (*Hyalopecten frigidus*). Elle indique un âge maximum qui serait d'environ 15 ans, non comprise la période correspondant à la zone distale de resserrement des stries (bourrelet gérontique) qui risque d'être supérieure à 3 ans. On aboutit donc pour ces Pectinacea abyssaux à des estimations d'âge très voisines. Elles sont indépendantes de la bathymétrie des stations comprise entre 2000 et 5000 m.

Les spécimens de *Bathypecten vulcani* récoltés à 13° N ne présentent pas d'anneaux de croissance réguliers. Comme chez *Calyptogena magnifica* (Fatton, Roux, 1981 a), la plupart des stries sont irrégulières et difficiles à suivre sur toute leur longueur. Seules quelques stries accidentelles se retrouvent sur les deux valves et sont corrélables. Une analyse précise de la croissance n'a pu être menée que sur la valve droite, en utilisant les séquences d'allongement de prismes et les phases sphérolitiques susceptibles de succéder à des arrêts de croissance majeurs. Les observations et les mesures effectuées au MEB sur un fragment mesurant 2,9 mm selon la direction correspondant à l'écartement maximum des stries ont été reportées sur la figure 2. Les points de départ des phases sphérolitiques ont été repérés sur l'axe des abscisses par un trait vertical. Entre deux traits successifs, la flèche indique donc la progression de la phase sphérolitique à la phase d'allongement (*cf.* fig. 1). Ces traits sont d'autant plus hauts que la mise en place de la nouvelle phase sphérolitique est soulignée par une rupture marquée dans le déroulement de la croissance. En effet, différents cas peuvent se présenter :

- Une phase d'allongement s'interrompt et une phase sphérolitique lui succède sans qu'aucune strie n'apparaisse. Tout se passe comme si c'était la phase sphérolitique elle-même qui exprimait une reprise de croissance après un arrêt, son point de départ étant donc l'équivalent d'une strie (pl. 3 : 1).
- Une phase sphérolitique débute de façon régulière comme ci-dessus, mais elle succède à une strie majeure marquée dans la partie distale des prismes longs qui la précèdent (pl. 3 : 2).
- Une phase sphérolitique débute de façon désordonnée et

est liée à une perturbation locale, peut-être un traumatisme au bord de la coquille dû à un prédateur (pl. 3 : 4). Au niveau du traumatisme, la croissance des prismes reprend sous la couche précédente, les limites latérales étant décalées, le tout colmatant le bord ébréché.

- Des stries d'importance secondaire s'observent à n'importe quel niveau des prismes en dehors de la phase sphérolitique.

En superposant les différents types d'information : nature des phases sphérolitiques, longueur et largeur des prismes, importance relative des stries de croissance hors des phases

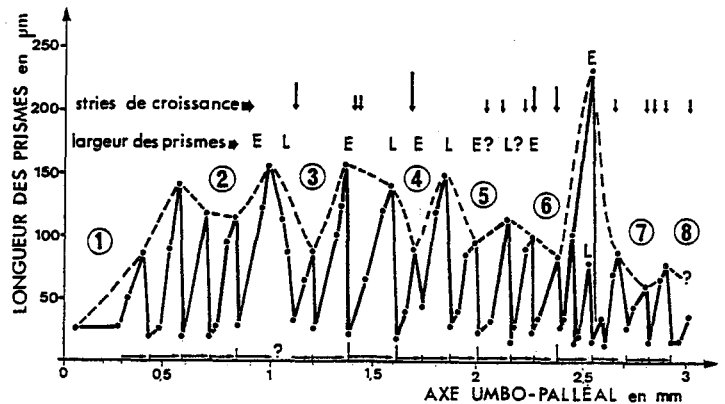


Figure 2

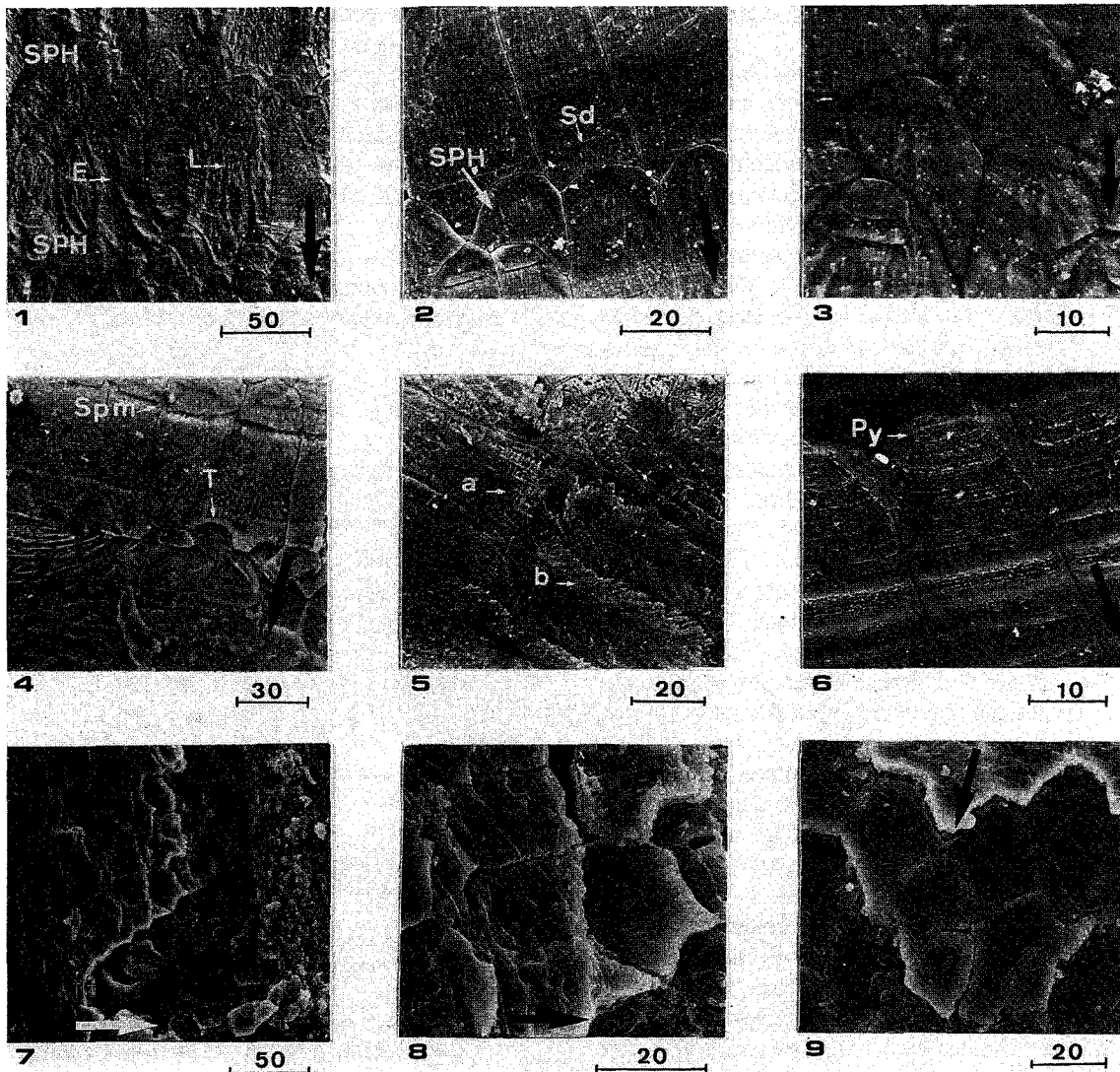
Analyse de la croissance sur un fragment de valve droite de *Bathypecten vulcani* (voir texte). E : prismes étroits; L : prismes larges.

Growth analysis on a right valve fragment of *Bathypecten vulcani* (see text). E : narrow prisms; L : broad prisms.

sphérolitiques, il apparaît des phases de croissance regroupant deux à trois séquences d'allongement de prismes. Leur délimitation par des manifestations d'arrêt de croissance reste assez confuse, et incite à la prudence quant aux interprétations. Il serait nécessaire de multiplier ce type d'observations pour recouper les résultats. Néanmoins, l'irrégularité des phases de croissance évoque une liaison étroite avec l'instabilité de l'environnement hydrothermal. Ceci contraste avec la croissance relativement régulière des Pectinacea dans un milieu abyssal classique plus stable.

## Conclusion

Malgré une morphologie générale très semblable, les deux espèces de *Bathypecten* diffèrent très nettement par les caractères de la couche prismatique et de la croissance de la coquille. De plus, elles paraissent avoir des stratégies de reproduction différentes. Du point de vue microstructural, par niveau d'organisation croissant de la couche prismatique, on peut ordonner nos observations en une séquence allant de la valve gauche à la valve droite de *Bathypecten vulcani*, et aboutissant à la valve droite de *Bathypecten eucymatus*. Ceci, ainsi que l'importance des croissances cristallines de type sphérolitique chez *Bathypecten vulcani*, incite à penser que cette espèce présente des caractères nettement plus archaïques que *Bathypecten eucymatus*. Chacune correspond probablement à un type différent de stratégie adaptative au sein du groupe *Bathypecten*.



## Planche 3

1 : *Bathypecten vulcani* (Pl. 33), valve droite. Une rangée de prismes allongés étroits (E) et larges (L) entre deux rangées de petits prismes sphérulitiques (SPH).

2 : *Idem*. Phase sphérulitique (SPH) débutant après une interruption de croissance marquée par une strie distale (Sd) dans la rangée de prismes allongés qui la précède.

3 : *Idem*. Petits prismes agrandis montrant à leur sommet le stade sphérulitique avec des directions cristallines rayonnantes.

4 : *Idem*. Arrêt de croissance dû à un traumatisme (T). A gauche une nouvelle phase sphérulitique lui succède normalement, à droite la croissance reprend par dessous et il y a un décalage. Voir aussi la strie majeure (Spm) au sommet des grands prismes.

5 : *Idem*. Prismes corrodés présentant des directions cristallines entrecroisées, parallèles et perpendiculaires à la direction de croissance (a), ou obliques (b).

6 : *Bathypecten eucymatus* (golfe de Gascogne), valve droite. Prismes avec sommet de forme pyramidale (Py) et stries de croissance serrées et régulières.

7-9 : *Bathypecten vulcani* (Pl. 37), prismes de la valve gauche. Sous la couche externe corrodée (7 et détail 8), leur contour apparaît aussi dans la couche foliée (9).

Sur toutes les figures la flèche indique la direction de croissance, et l'échelle est en  $\mu\text{m}$ .

1 : *B. vulcani* (Pl. 33), right valve. A row of narrow (E) and broad (L) elongated prisms between two rows of small spherulitic prisms (SPH).

2 : *Idem*. Spherulitic phase (SPH) starting after a distal growth line (Sd) in the preceding row of elongated prisms.

3 : *Idem*. Enlarged small prisms showing the upper spherulitic stage, with radiating crystalline directions.

4 : *Idem*. Growth interruption due to a traumatism (T). On the left a new spherulitic growth phase follows in normal fashion; on the right this phase has begun underneath and there is a shift in prisms array. See also the proximal main growth line (Spm) at the top of the elongated prisms.

5 : *Idem*. Corroded prisms showing crossed crystalline directions, parallel and perpendicular (a) to growth direction, or oblique (b).

6 : *B. eucymatus* (Bay of Biscay), right valve. Prisms with pyramid-shaped top and close and regular growth lines.

7-9 : *B. vulcani* (Pl. 37), left valve prisms. Under the corroded outer layer (7 and enlarged 8) their outlines appear also in the foliated layer (9).

On all figures arrow indicates growth direction, and scale bar is in  $\mu\text{m}$ .



## BATHYPECTEN AU SEIN DES PECTINACEA ACTUELS

## Problèmes généraux

Il existe actuellement dans le milieu abyssal deux familles de Pectinacea telles que la place de *Bathypecten* au sein de l'une ou de l'autre n'est pas d'emblée évidente : celle des Propeamussiidae et celle des Pectinidae. La première rassemble des espèces pour la plupart profondes et présentant toute une série de caractères considérés par Waller (1971) comme archaïques. La seconde a des représentants nombreux dans le domaine littoral mais aussi dans le domaine profond, et présente des caractères plus évolués. La reconnaissance de ces deux familles a fait l'objet de plusieurs travaux de Waller (1972; 1978; 1984). Une analyse cladistique faisant intervenir un grand nombre de caractères concernant la coquille, les parties molles et le mode de vie, a d'abord conduit cet auteur à les distinguer de la façon suivante : les Pectinidae avec un cténolium, la calcite prismatique de la valve droite limitée à un stade juvénile, l'aragonite lamellaire croisée réduite ou absente sur la face interne ; et les Propeamussiidae sans cténolium, avec de la calcite prismatique jusqu'au bord de la valve droite, et un large revêtement d'aragonite lamellaire croisée sur la face interne (Waller, 1978).

Par la suite (Waller, 1984), seuls le cténolium et l'extension de la calcite prismatique ont été retenus. En effet, la répartition de l'aragonite lamellaire croisée varie de façon à faire apparaître des cas d'ambiguïté. Par exemple, des Pectinacea mésozoïques possédant un cténolium comme les Pectinidae ont une couche interne d'aragonite lamellaire croisée s'étendant bien au-delà de la ligne palléale comme les Propeamussiidae. *Bathypecten* illustre une situation intermédiaire inverse : absence de cténolium et réduction de l'aragonite lamellaire-croisée. Cependant, le choix du cténolium et de la calcite prismatique comme caractères discriminants ne résoud pas non plus tous les problèmes posés par les diverses combinaisons possibles. Ainsi, il existe une espèce des côtes d'Afrique occidentale tropicale, *Lissochlamis exotica* (Dillwyn), qui possède un cténolium, mais dont la valve droite est couverte jusqu'au bord de calcite prismatique. L'existence de plusieurs cas intermédiaires entre les deux familles soulève donc plusieurs questions : celle du choix et de la signification des caractères utilisés, mais aussi celle du bien-fondé d'une séparation au niveau familial. Par ailleurs, il s'avère que la discussion porte surtout sur les caractères du test, bien que les parties molles puissent fournir des caractères discriminants (Waller, 1971). Mais elles ne sont pas toujours connues, notamment chez les formes profondes et, bien sûr, chez les fossiles.

Il semble donc intéressant de reprendre, pour les coquilles, un bilan des principaux caractères indépendamment de la distinction entre Propeamussiidae et Pectinidae, afin de mieux situer *Bathypecten* par rapport aux autres genres. Pour éviter d'entrer dans le détail des formes littorales, très diversifiées, les plus fréquentes ont été rassemblées en deux groupes de genres, le groupe *Pecten* et le groupe *Chlamys*. Outre ces deux groupes, dix genres ont été retenus. Dans l'état actuel des connaissances, ils représentent les principaux taxons pour lesquels nous disposons de suffisamment d'informations. Sans entrer

dans un historique complexe traité dans le cadre d'un travail en cours (Schein-Fatton, en prép.), il a été considéré arbitrairement que chacun des taxons du tableau 1 illustrant les différentes combinaisons de caractères connues était de rang générique. Des espèces actuelles de tous ces taxons ont été examinées pour la présente étude. Pour *Lissochlamis*, nous avons suivi le point de vue de Waller (1984) qui y range l'espèce actuelle, *Lissochlamis exotica* (Dillwyn), alors que ce genre n'était connu que du Néogène (Hertlein, 1969).

L'objet du présent bilan sera non seulement de clarifier les problèmes taxonomiques, mais surtout d'apprécier, à partir des données réunies, le degré d'évolution des différents taxons.

## Hiérarchie des caractères comparés et évolution

Le tableau 1 regroupe six catégories de caractères présentant au moins deux états différents et dont nous ferons une analyse, auxquelles ont été ajoutées des informations concernant la taille moyenne de la coquille et la profondeur du milieu de vie. L'interprétation des caractères en termes d'évolution s'appuiera sur des arguments ontogéniques et historiques (successions paléontologiques), et sur une hiérarchisation en termes de niveaux d'organisation, surtout lorsqu'ils ont une signification morphofonctionnelle claire.

Pour la microstructure, la présence et l'extension de la calcite prismatique et/ou foliée dans la couche externe du test a seule été prise en compte (fig. 3). Au cours de l'ontogénèse, on constate que la naissance de la structure foliée apparaît comme la conséquence d'une modification progressive de la structure prismatique par disparition des limites de prismes (Waller, 1976; Fatton, Bongrain, 1980).

L'imbrication des lattes de la structure foliée donne évidemment une meilleure résistance mécanique à une coquille fine par rapport à la structure prismatique dont les unités ne sont que juxtaposées. A partir de la structure prismatique pavimenteuse (pl. 2 : 6) existent deux processus ontogéniques : l'un conduisant à une structure foliée, par exemple chez *Chlamys* et *Pecten*; l'autre conduisant à une organisation concentrique des prismes, par exemple chez *Bathypecten*. La structure foliée apparaît en premier le long du bord dorsal des oreilles (stade *Bathypecten*), puis s'étend sur les oreilles et les bords latéraux du disque (stade *Propeamussium*), et envahit enfin la totalité du disque (stade *Pecten*). L'organisation concentrique des prismes a été reconnue sur des Pectinacea du Carbonifère (Newell, 1937). De la calcite foliée a été signalée sur un Pterinopectinidae dévonien (Waller, 1978). Ces deux types microstructuraux sont donc très anciens. Notons que la présence de calcite prismatique sur les deux valves a été signalée par Newell (1937) sur un Pterinopectinidae et un Aviculopectinidae du Carbonifère supérieur ; cette particularité, qui existe aussi chez *Bathypecten*, paraît exceptionnelle dans l'histoire des Pectinacea.

Les principaux éléments d'ornementation du disque contribuent au renforcement de sa résistance mécanique. On peut donc les hiérarchiser en fonction d'une efficacité croissante : 1) disque totalement lisse ; 2) structures concentriques (côtes et ondulations) ; 3)

Taxons	Valve	Microstructure couche externe	Ornementation	Convexité	Oreille postérieure	Encoche byssale	Œnolium	Histoire Ontogénie	Adaptation	Milieu de vie	Taille de l'adulte (mm)
<i>Bathypecten</i>	D	Pc	OND	A	nd	E <sub>2</sub>	absent	8 à 10	7 à 8	bathyal-abyssal	5 à 15
	G	Fp ou F	OND			O	absent				
<i>Catillopecten</i>	D	Pc	OND + CC	A	nd	E <sub>2</sub>	absent	10	9,5 à 10	bathyal-abyssal	15 à 18
	G	F	CC à OND + CC			O	absent				
<i>Similipecten</i>	D	P	lisse	B <sup>-</sup>	pd à bd	E <sub>1</sub>	absent	10 à 12	4 à 5	littoral-bathyal	4 à 32
	G	F	lisse			O	absent				
<i>Cyclopecten</i>	D	Pc	CC	B <sup>-</sup>	pd à bd	E <sub>1</sub> à E <sub>2</sub>	absent ou pseudo	11 à 13	7 à 11	littoral-abyssal	2 à 22
	G	F	lisse à CC + CR			O	absent				
<i>Parvamussium</i>	D	Pc	CC + lirae	B <sup>-</sup>	pd à bd	E <sub>1</sub> à E <sub>2</sub>	absent ou pseudo	11 à 13	9 à 13,5	littoral-abyssal	7 à 20
	G	F	lisse à CC + CR + lirae			O	absent				
<i>Propeamussium</i>	D	Pc	lisse à CC + lirae	B <sup>-</sup>	bd	E <sub>1</sub> + E <sub>3</sub>	absent	13 à 15	10 à 12,5	bathyal-abyssal	14 à 80
	G	F	lisse à CR + lirae			O	absent				
<i>Lissochlamis</i>	D	F	lisse	B	bd	E <sub>2</sub>	vrai	13	8	littoral	20 à 30
	G	F	lisse			O	absent				
<i>Delectopecten</i>	D	F	lisse à CC + CR	B	nd	E <sub>2</sub>	vrai	14	10 à 15	littoral-abyssal	7 à 30
	G	F	lisse à CC + CR			O	absent				
<i>Hyalopecten</i>	D	F	OND + CR ou	B	pd	E <sub>2</sub>	vrai	15	14 à 16	bathyal-abyssal	15 à 30
	G	F	OND + CC + CR			O	absent				
<i>Amusium</i>	D	F	lisse + lirae	B <sup>+</sup>	bd	E <sub>1</sub> + E <sub>3</sub>	vrai	17	14	littoral-bathyal	50 à 110
	G	F	lisse + lirae			O	absent				
Groupe <i>Chlamys</i>	D	F	PR à	B <sup>-</sup> à B <sup>+</sup>	bd	E <sub>1</sub> à E <sub>2</sub>	vrai	14 à 17	14 à 18	littoral	25 à 100
	G	F	PR + CR + OND			O	vrai ou absent				
Groupe <i>Pecten</i>	D	F	PR à	B <sup>+</sup> à C	bd	+E <sub>1</sub> + E <sub>3</sub>	vrai	17 à 18	16 à 19	littoral	40 à 130
	G	F	PR + CR			O	absent				

Tableau 1

Hiérarchie et pondération des principaux caractères de la coquille adulte des Pectinidae et Propeamussiidae actuels. Dans les colonnes Histoire-Ontogénie et Adaptation figure le total des points de chaque genre pour l'ensemble des six caractères, d'après les valeurs indiquées sur le tableau 2. Pour la microstructure et l'ornementation, valve droite et valve gauche ont été additionnées. Les données proviennent d'observations personnelles sur tous les genres et groupes figurant sur ce tableau, et de la bibliographie (pour les formes profondes voir Clarke (1962), Grau (1959), Iredale (1939), Jensen (1912), Knudsen (1970), Locard (1898), Ockelmann (1958), Smith (1885), Verrill (1897), Waller (1972; 1978, 1984), principalement).

Valve, D : droite, G : gauche ; microstructure (fig. 3), P : prismatique pavimenteuse, Pc : prismatique concentrique, F : foliée, Fp : foliée puis prismatique; ornementation (fig. 4), OND : ondulations, CC : côtes concentriques, CR : côtes radiales PR : plis radiaux, convexité, A : valve droite plate et valve gauche convexe, B : équivalente, C : valve droite convexe et valve gauche plate, les indices + et - indiquent les formes intermédiaires; oreille postérieure (fig. 6), nd : non délimitée, pd : peu délimitée, bd : bien délimitée; encoche byssale (fig. 6), E<sub>1</sub> : peu profonde, E<sub>2</sub> : profonde, E<sub>3</sub> : comblée, O : absente.

*Hierarchy and balance of the main characters of adult shell in recent Pectinidae and Propeamussiidae.*

*The columns headed History-Ontogeny and Adaptation contain the total number of points obtained by each genus for the six characters, from values indicated on Table 2. For microstructure and ornamentation, values for the right and left valves have been cumulated. Data reported are from personal observations on every genus and genus group in this table, and from bibliography (for deep-sea forms see Clarke (1962), etc., as above, principally).*

*Valve, D : right, G : left; microstructure (Fig. 3), P : pavimental prismatic, Pc : concentric prismatic, F : foliated, Fp : foliated then prismatic ; ornamentation (Fig. 4), OND : undulations, CC : concentric costae, CR : radial costae, PR : radial plicae ; convexity, A : flat right valve and convex left valve, B : equivalent, C : convex right valve and flat left valve, indexes + and - for intermediate forms ; posterior auricle (Fig. 6), nd : not delimited, pd : partially delimited, bd : well delimited ; byssal notch (Fig. 6), E<sub>1</sub> : shallow, E<sub>2</sub> : deep, E<sub>3</sub> : filled, O : absent.*

structures radiales (côtes, lirae et plis; fig. 4). Les ondulations et les plis affectent toute l'épaisseur du disque, les côtes n'affectent que sa surface externe, et les lirae sa surface interne. Ces éléments de base peuvent se superposer et fournir ainsi un éventail très large au plan de la résistance mécanique. Néanmoins, on constate certaines

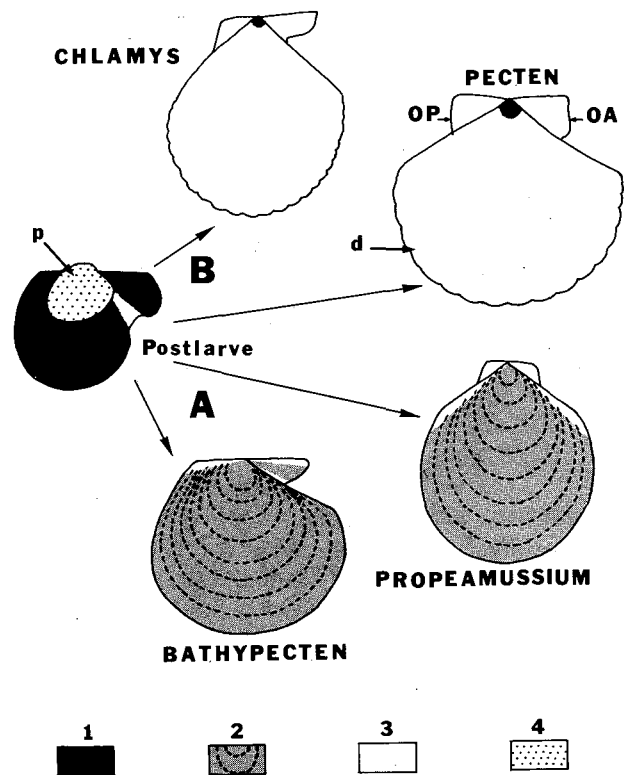


Figure 3  
Microstructure de la couche externe de la valve droite. Deux processus ontogéniques principaux (A et B) conduisent de la structure prismatique pavimenteuse (1) de la postlarve à une structure prismatique concentrique (2) ou foliée (3) chez l'adulte. d : disque; OA et OP : oreilles antérieure et postérieure; p : prodissoconch (4). Échelle des tailles modifiée pour les besoins du schéma.

Microstructure of the right valve outer layer. Two main ontogenetic processes derive from the pavimental prismatic structure (1) of the postlarval shell to a concentric prismatic structure (2) or a foliated structure (3) on the adult. d : disk; OA and OP : anterior and posterior auricles; p : prodissoconch (4). Size scale modified for schema purposes.

incompatibilités : lirae et ondulations, plis radiales et côtes concentriques. Les lamelles de croissance n'ont pas été considérées comme de véritables ornements. Les formes qui cumulent des structures renforçant la résistance du disque colonisent les milieux littoraux agités, tandis que les formes faiblement ornementées et dont le disque est fin sont cantonnées aux milieux abrités, et notamment à l'environnement profond.

Les coquilles de Pectinacea peuvent être équivalves ou inéquivalves. La postlarve de *Pecten maximus* possède une valve droite presque plate et une valve gauche convexe, tandis que la coquille adulte, à l'inverse, présente une valve droite très convexe et une valve gauche plate ou même légèrement concave. Chez *Chlamys*, la postlarve a la

même forme que celle de *Pecten*, mais la coquille adulte est soit équivalve, soit inéquivalve, avec l'une des deux valves nettement plus convexe que l'autre. Les plus anciens Pectinacea, par exemple les Pterinopectinidae du Dévonien (fig. 5), ont pour ce caractère une morphologie proche de celle des postlarves de *Chlamys* et *Pecten*. Les formes du Paléozoïque supérieur ont toujours aussi une valve droite moins convexe que la valve gauche (Newell, 1937).

L'existence d'une valve gauche plate ou plano-concave n'apparaît qu'au Jurassique avec les premiers représentants du groupe des *Neithea*, tandis que les vrais *Pecten* n'apparaissent qu'à la fin de l'Éocène (Hertlein, 1969). Schématiquement, on peut donc considérer que l'évolution de la forme de la coquille débute à partir d'une valve droite

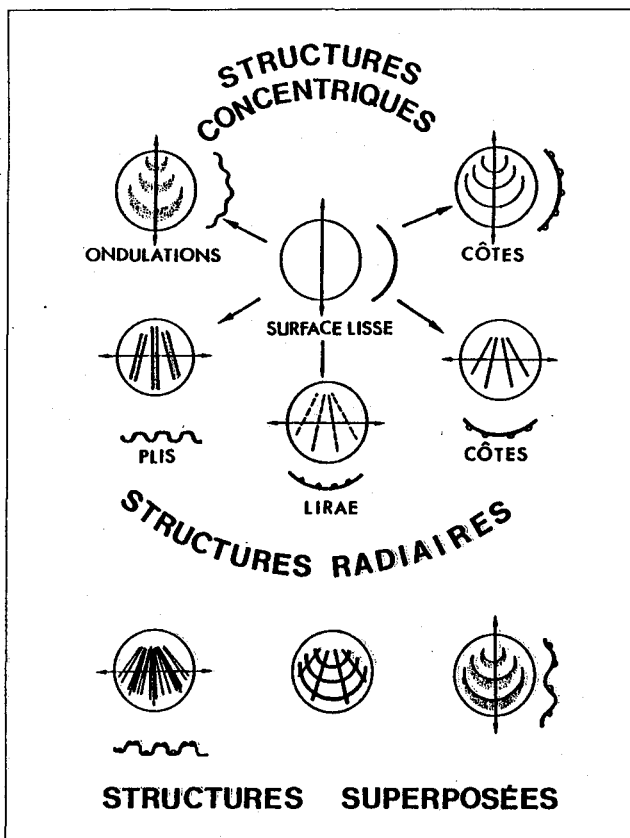


Figure 4  
Ornementation du disque : les structures de base (radiales et concentriques) et trois exemples de structures superposées.  
Disk ornamentation : basic structures (radial and concentric) and three examples of superimposed structures.

plate et d'une valve gauche convexe, avec la réalisation ensuite d'une morphologie plus ou moins équivalve, et tend vers le développement d'une valve gauche plane. Mais la forme initiale avec la valve droite plus plate semble la mieux adaptée pour une coquille pleurothétique plaquée contre le substratum par son byssus.

Une tendance comparable à la récapitulation de l'histoire du groupe se retrouve, encore plus clairement exprimée, dans l'évolution de la forme des oreilles au cours de l'ontogénèse (fig. 6). Au début, l'oreille postérieure n'est pas délimitée, son bord postérieur est rectiligne, et sa surface passe en continuité à celle du disque (pl. 3 : 3-4). Puis un étranglement marque le bord postérieur, avant que n'apparaisse un sillon séparant nettement la surface de

l'oreille de celle du disque. Or, l'absence de délimitation de l'oreille postérieure est aussi une caractéristique des Pterinopectinidae (Newell, 1937; 1969). Une mention particulière doit être faite pour l'oreille antérieure de la valve droite, creusée à sa base par l'encoche byssale, caractère directement lié à la fixation permanente ou temporaire. Au cours de l'ontogénèse, l'encoche byssale s'approfondit plus ou moins. La fixation est rendue plus efficace chez les Pectinidae s.s. par l'apparition d'un cténolium (Waller, 1984). Que ce dernier existe ou non, l'encoche byssale peut être ensuite comblée. Ce comblement est lié à l'acquisition de la vie libre, par

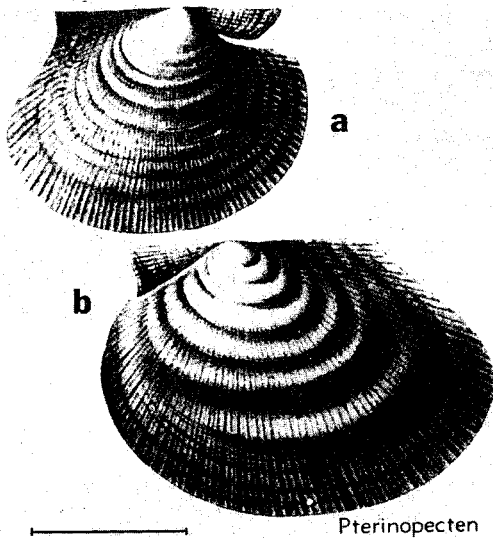


Figure 5  
*Pterinopecten undosus* (Hall). Dévonien moyen, Hamilton, N.Y., U.S.A. Figure originale, d'après Newell (1969). a : valve droite; b : valve gauche. Échelle : 2 cm.  
*Pterinopecten undosus* (Hall). Middle Devonian, Hamilton, N.Y., U.S.A. Original figure, from Newell (1969). a : right valve; b : left valve. Scale bar : 2 cm.

exemple dans le cas classique de *Pecten*.

Le cténolium, avec ses denticules caractéristiques (pl. 2 : 2), n'apparaît qu'au Trias. Des structures appelées pseudocténolium ont été décrites par Waller (1984). Elles peuvent être présentes en même temps qu'un vrai cténolium. Sur le tableau 1, nous avons considéré que la fonction adaptative du pseudocténolium n'était importante que lorsqu'il était seul présent.

**Pondération des caractères**

Il est toujours délicat de quantifier la valeur relative des caractères du point de vue évolutif. Toutefois, une tentative en ce sens permettra de mieux cerner les problèmes. Des valeurs différentes ont été attribuées à deux grandes catégories de caractères. D'une part, les caractères ayant une signification adaptative dominante, appréciée selon le niveau d'organisation et l'efficacité fonctionnelle, sans référence à une composante temporelle. D'autre part, les caractères pour lesquels on peut constater que le développement des stades morphologiques au cours de l'ontogénèse correspond à leur apparition successive au cours des temps géologiques. Cet effet de "récapitulation"

n'est utilisé ici que pour situer le niveau d'évolution des taxons les uns par rapport aux autres. La filiation directe ou indirecte entre les genres (Phylogénèse) est une question complexe dont l'analyse et la discussion sortent du cadre du présent article. Le tableau 2 indique la pondération adoptée en fonction de l'état de développement des principaux caractères discutés précédemment et résumés dans le tableau 1. Si certains d'entre eux peuvent appartenir sans ambiguïté à une seule catégorie de pondération, par

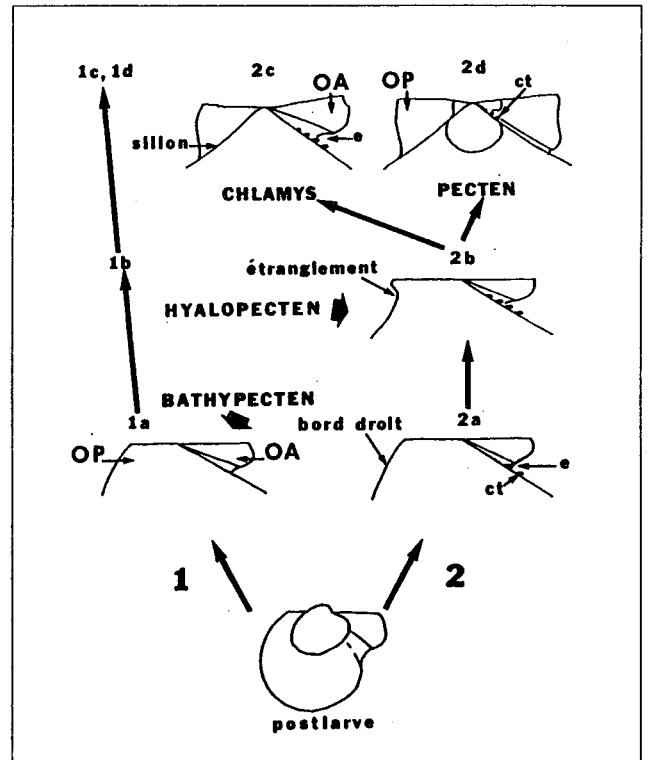


Figure 6  
Morphogénèse des oreilles de la valve droite. Deux processus ontogénétiques (flèches) : 1) sans cténolium (ct), 2) avec cténolium. Sauf pour ce caractère, les étapes successives sont les mêmes dans (1) et (2) (a et b : juvéniles, c et d : adultes). *Bathypecten* et *Hyalopecten* sont des exemples de genres présentant une morphologie de type juvénile pour l'oreille postérieure. ct : cténolium; e : encoche byssale, de plus en plus creuse en a, b, c, comblée en d; OA : oreille antérieure; OP : oreille postérieure, non délimitée en a, peu délimitée en b, bien délimitée en c et d; p : prodissoconch.  
*Morphogenesis of right valve auricles. Two ontogenetic processes (arrows) : 1) without ctenolium (ct), 2) with ctenolium. With the exception of this feature, the successive stages are the same in (1) and (2) (a and b : juveniles, c and d : adults). Bathypecten and Hyalopecten illustrate a posterior auricle juvenile morphology in the adult. ct : ctenolium; e : byssal notch, shallow-to-deep in a,b,c, filled in d; OA : anterior auricle; OP : posterior auricle, not delimited in (a), partially delimited in (b), well delimited in (c) and (d); p : prodissoconch.*

exemple pour l'ornementation la catégorie adaptation, d'autres ont une double signification qui amène à leur donner un poids différent dans l'une et l'autre catégorie, par exemple la convexité. Le cténolium étant présent ou absent, et aucune relation ontogénique apparente n'existant entre un pseudocténolium et un cténolium vrai, nous ne lui avons donné qu'une signification adaptative, bien que l'apparition du cténolium vrai ait une place précise dans l'histoire du groupe. La profondeur de l'encoche byssale

étant liée elle aussi à la même adaptation (fixation par un byssus), mais se modifiant progressivement au cours de l'ontogénèse, seule une valeur historique et ontogénique lui a été arbitrairement attribuée afin de ne pas surévaluer cet aspect adaptatif.

Diverses variantes de la pondération ont été tentées. Elles aboutissent toutes à un résultat similaire dans ses grandes lignes, aussi celle qui permet l'expression graphique la plus claire sur la figure 7 a été seule retenue.

### Résultats

La comparaison entre les différents genres de Pectinacea actuels (fig. 7) montre que *Bathypecten*, *Similipecten* et *Catillopecten* sont ceux dont le niveau d'évolution est le plus faible. Il faut préciser quelles sont les espèces placées ici dans les deux derniers, qui ne sont pas classiquement utilisés. *Similipecten* (Winckworth, 1932) comprend, outre l'espèce-type *Similipecten similis* (Laskey), *Similipecten groenlandicus* (Sowerby) et l'espèce considérée par Locard (1898) et Jensen (1912) comme la variété *minor* de *Similipecten groenlandicus* (Schein-Fatton, en prép.). Pour *Catillopecten* (Iredale, 1939), seule l'espèce-type *Catillopecten murrayi* (Smith) était jusqu'ici connue. Nous lui attribuons aussi l'espèce décrite par Knudsen (1970) sous le nom de *Cyclopecten graui*, après avoir réexaminé les holotypes.

Dans cet ensemble, *Bathypecten* est manifestement l'espèce la plus archaïque, tandis que *Similipecten* a le degré d'adaptation le plus bas. *Bathypecten eucymatus* cumule moins de caractères archaïques que *Bathypecten vulcani*. La forme de sa coquille, plus large que haute, s'ajoute à d'autres caractères très proches de ceux du genre *Catillopecten* (tab. 1). *Bathypecten eucymatus* semble avoir autant d'affinités avec lui qu'avec *Bathypecten vulcani*. Elle ne se distingue de *Catillopecten* que par un niveau d'adaptation légèrement plus faible, mais dépendant d'une ornementation relativement fruste.

La répartition géographique actuellement connue des trois genres les moins évolués a été reportée sur la figure 8. *Similipecten* a une large distribution dans l'hémisphère Nord, *Similipecten groenlandicus* étant panarctique (Ockelmann, 1958). En dehors du domaine arctique, ce genre paraît limité à l'Atlantique Nord et à la Méditerranée, du milieu littoral au milieu bathyal. *Catillopecten* et *Bathypecten*, qui ne colonisent que les fonds bathyaux et abyssaux, semblent avoir aussi une large répartition, mais les récoltes restent encore exceptionnelles. A ce jour, *Catillopecten* n'est pas connu dans l'Atlantique. *Bathypecten* et *Similipecten* se trouvent tous deux dans le golfe de Gascogne.

Dans le Pacifique Est, *Bathypecten* colonise la dorsale et *Catillopecten* le bassin abyssal de Panama.

*Propeamussium* apparaît comme le genre de Propeamussiidae le plus évolué. Par comparaison avec les Pectinidae, il avait été qualifié de "living relict of the past" (Waller, 1971). Que dire alors de *Bathypecten vulcani*, dont l'archaïsme des caractères est encore plus marqué ? Chez les Pectinidae s.s., les formes du groupe *Pecten* apparaissent comme les plus évoluées, tandis que *Lissochlamis* serait le genre le plus primitif. En fait, l'opposition entre la famille des Propeamussiidae, aux caractères relativement archaïques, et celle des Pectinidae,

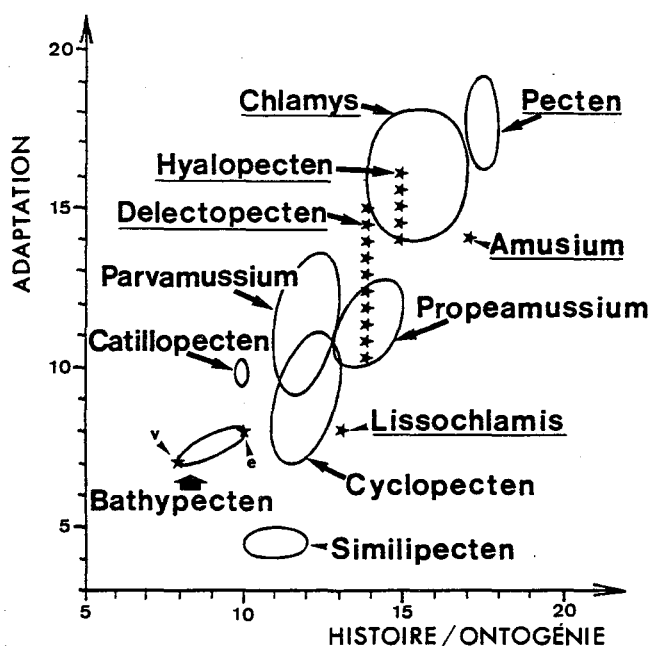


Figure 7

Évolution et adaptation : résultats du tableau 1. Les genres présentant un ctenolium vrai sont soulignés (Pectinidae sensu Waller, 1984). Les étoiles représentent des espèces pour *Bathypecten* (e = *B. eucymatus*, v = *B. vulcani*) et *Lissochlamis* (*L. exotica*), et l'ensemble du genre pour *Amusium*, *Delectopecten* et *Hyalopecten*.

Evolution and adaptation : Table 1 results. Genus with a true ctenolium are underlined (Pectinidae sensu Waller, 1984). Stars symbolize species for *Bathypecten* (e = *B. eucymatus*, v = *B. vulcani*) and *Lissochlamis* (*L. exotica*), and the whole genus for *Amusium*, *Delectopecten* and *Hyalopecten*.

aux caractères réputés nettement plus évolués, ne se trouve pas confirmée par la figure 7 et le tableau 1. Ces deux groupes constituent au sein des Pectinacea un ensemble assez homogène, bien que couvrant un large éventail évolutif et adaptatif qui leur permet la colonisation des fonds marins durs et meubles du milieu littoral aux grandes fosses océaniques.

### CONCLUSION

L'étude détaillée de *Bathypecten vulcani* et sa comparaison avec les autres formes actuelles nous a permis de confirmer qu'il s'agit de l'espèce dont le degré d'évolution est le plus bas. Parmi les caractères archaïques, le plus exceptionnel est probablement la présence de prismes calcitiques sur les deux valves, ce qui n'était jusqu'alors connu que chez deux Pectinacea du Carbonifère supérieur (Newell, 1937). On est donc tenté de faire de *Bathypecten vulcani* une forme relictuelle du Paléozoïque qui serait le plus remarquable "fossile vivant" préservé dans l'écosystème hydrothermal de la dorsale du Pacifique oriental (Schein-Fatton, 1985). Néanmoins, il n'est pas fondamentalement différent des autres taxons actuels, et il s'intègre parfaitement au sein de la radiation adaptative moderne, même s'il se situe à une extrémité du gradient évolutif. Son ligament est aussi de type alivinculaire, ce qui le distingue en particulier des Pterinopectinidae paléozoïques, dont le ligament est de type duplivinculaire. De ce point de vue, ils paraissent donc au premier abord très éloignés de *Bathypecten vulcani*. Cependant, il est possible de concevoir une origine du ligament alivinculaire des Pectinacea à partir

Caractères retenus		Histoire Ontogénie	Adaptation	
Microstructure	P	1	1	
	Pc	2	2	
	F	4	3	
	Fp	2	2	
Ornementation	lisse	0	0	
	OND	0	0,5	
	CC	0	1	
	CR	0	1,5	
	lirae	0	1,5	
	PR	0	2	
Convexité	A	1	2	
	B	3	0	
	C	5	2	
Oreille postérieure	nd	1	0	
	pd	2	0	
	bd	3	0	
Encoche byssale	Cten.	ps	0	2
		vrai	0	4
	Prof.	E <sub>1</sub>	1	0
		E <sub>2</sub>	2	0
	Comb.	E <sub>3</sub>	1	0

Tableau 2  
Pondération des différents caractères recensés dans le tableau 1 (mêmes abréviations).  
*Balance of the different states of characters compiled in Table 1 (same abbreviations).*



d'un système duplivinculaire par modification de l'ontogénèse (Waller, 1986).

Il est intéressant de remarquer qu'en dehors de *Pecten* qui n'apparaît qu'à l'Éocène supérieur, les genres les plus genre (*Chlamys* s.s.) ainsi que ceux des Propeamussiidae (*Propeamussium* et *Parvamussium*) sont connus depuis le début du Mésozoïque (Hertlein, 1969; Johnson, 1984). Logiquement, les taxons actuels les moins évolués ont au minimum cette ancienneté. L'apparition du cténolium vrai se situant au Trias, on peut envisager qu'une forme comme *Lissochlamis* n'est pas antérieure à cette époque. Pour *Bathypecten*, deux solutions sont possibles, en fonction d'une origine monophylétique ou polyphylétique de l'ensemble Propeamussiidae + Pectinidae. Dans l'hypothèse suggérée par Waller (1978; 1984) où ces deux familles correspondraient à deux phylums, leur divergence serait nécessairement antérieure au Trias, et *Bathypecten* pourrait être très proche de leur ancêtre commun, étant

dépourvu de cténolium comme les Propeamussiidae et présentant une réduction de l'aragonite tapissant la face interne comme les Pectinidae. Dans l'hypothèse d'un monophylétisme, les deux familles n'ont pas lieu d'être distinguées, et la date d'apparition du cténolium n'est plus une référence fondamentale pour situer l'ancienneté des taxons.

Du point de vue biogéographique, deux hypothèses restent envisageables, et dépendent du statut de *Bathypecten eucymatus*. Si cette espèce reste placée dans le genre *Bathypecten*, ce dernier n'est pas isolé géographiquement au niveau des dorsales. Si elle est attribuée au genre *Catillopecten*, l'isolement géographique de *Bathypecten* sur la dorsale du Pacifique oriental peut être envisagé. Dans le cas où des découvertes ultérieures confirmeraient la première hypothèse, le caractère de "fossile vivant" de *Bathypecten* ne pourrait être présenté comme une particularité de la faune de l'écosystème hydrothermal.

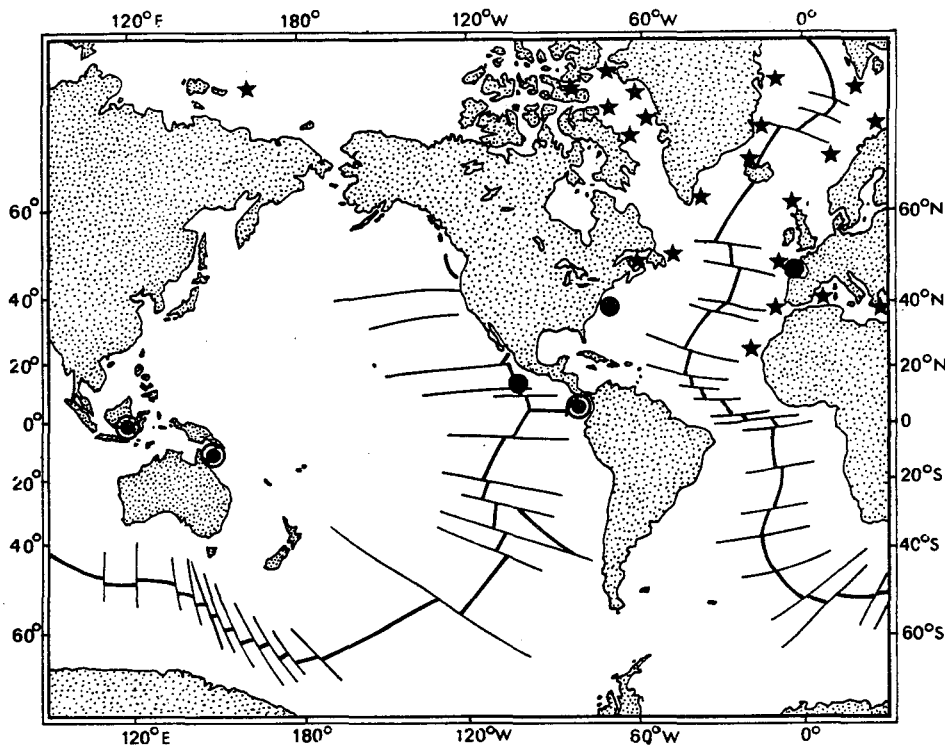


Figure 8  
Répartition biogéographique actuelle de *Bathypecten* (cercles noirs pleins), *Catillopecten* (cercles noirs entourés) et *Similipecten* (étoiles).  
Present biogeographic distribution of *Bathypecten* (full black circles), *Catillopecten* (solide circles in open circles) and *Similipecten* (stars).

Pour les autres bivalves connus des sources hydrothermales de la dorsale du Pacifique oriental, le problème est susceptible de se poser dans les mêmes termes. *Bathymodiolus thermophilus* appartient à un groupe de Mytilidae, les modioles, dont on connaît des représentants depuis le Dévonien. Une forme très proche, *Modiolus abyssicola*, est présente dans le bassin de Panama (Kenk, Wilson, 1985) dans la même station de *Catillopecten graui*, une des formes les plus proches de *Bathypecten*. Cette coïncidence n'est peut-être pas fortuite. La famille des Vesi-comyidae n'est connue que depuis le Néogène, et paraît posséder cependant des caractères

très archaïques par rapport aux autres Hétéro-dontes (Roux et al., 1985). Mais le genre *Calypptogena* n'est pas limité aux dorsales.

L'intérêt majeur de *Bathypecten vulcani* est d'appartenir à un groupe de bivalves pour lequel les principaux caractères utilisés au plan taxonomique et au plan évolutif se trouvent sur la coquille, et restent observables sur des représentants fossiles nombreux depuis le Dévonien. Une meilleure connaissance de la phylogénie et de la biogéographie historique des Pectinacea fournira peut-être des éléments d'interprétation sur l'origine de l'archaïsme d'une part importante de la faune d'invertébrés associée au système hydrothermal sur la dorsale du Pacifique oriental (Newman, 1985).

## RÉFÉRENCES

- Billet D.S.M., Lampitt R.S., Rice A.L., Mantoura R.F.C., 1983. Seasonal sedimentation of phytoplankton to the deep-sea benthos, *Nature*, 302, 520-522.
- Boss K.J., Turner R.D., 1980. The giant white clam from the Galapagos Rift, *Calyptogena magnifica* sp. nov., *Malacologia*, 20, 1, 161-194.
- Clarke A.H., 1962. Annotated list and bibliography of the abyssal marine molluscs of the world, *Bull. Nat. Mus. Can.*, 181, 1-114.
- Dall W.H., 1898. Contributions to the Tertiary Fauna of Florida, *Trans. Wagner Free Inst. Sci. Philadelphia*, 3, 4, 571-947.
- Deuser W.G., Ross E.H., 1980. Seasonal change in the flux of organic carbon to the deep Sargasso Sea, *Nature*, 238, 364-365.
- Fatton E., Bongrain M., 1980. Stades juvéniles de coquilles de Pectinidés (bivalves) : observations au M.E.B., *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. Sér. IV*, 2C, 4, 291-319.
- Fatton E., Roux M., 1981 a. Modalités de croissance et microstructure de la coquille de *Calyptogena* (Vesicomidae, Lamellibranches), en relation avec les sources hydrothermales océaniques, *C.R. Acad. Sci. Paris, Sér. III*, 292, 55-60.
- Fatton E., Roux M., 1981 b. Étapes de l'organisation microstructurale chez *Calyptogena magnifica* Boss, Turner, bivalve à croissance rapide des sources hydrothermales océaniques, *C.R. Acad. Sci. Paris, Sér. III*, 293, 63-68.
- Fustec A., 1985. Microdistribution et variations temporelles de la faune hydrothermale des sites de la zone "13° N" sur la ride du Pacifique Est, *Thèse, École Nationale Supérieure d'Agronomie, Rennes, France*, n° 85/6, sér. H, 65 p.
- Grau G., 1959. Pectinidae of the Eastern Pacific, *Allan Hancock Pacific Expedition*, 23, 308 p.
- Hertlein L.G., 1969. Family Pectinidae Rafinesque, 1815, in : *Treatise on Invertebrate Paleontology*, edited by R.C. Moore, Mollusca 6, Bivalvia, 1, N, 348-373.
- Iredale T., 1939. Mollusca, pt. I, in : *Great Barrier Reef Expedition 1928-29, Scientific Reports, British Museum (Nat. Hist.)*, 209-425.
- Jablonski D., Lutz R.A., 1980. Molluscan Larval Shell Growth of *Aquatic Organisms*, edited by D.C. Rhoads and R.A. Lutz, Plenum Publishing Corporation, 323-377.
- Jensen A.S., 1912. Lamellibranchiata, part. I, in : *The Danish Ingolf Expedition*, 2, 5, 119 p.
- Johnson A.L.A., 1984. The palaeobiology of the bivalve families Pectinidae and Propeamussiidae in the Jurassic of Europe, *Zitteliana*, 11, 235 p.
- Kenk C., Wilson B.R., 1985. A new mussel (Bivalvia, Mytilidae) from hydrothermal vents in the Galapagos Rift zone, *Malacologia*, 26, 1-2, 253-271.
- Knudsen J., 1970. The systematics and biology of abyssal and hadal Bivalvia, *Galathea Report*, Danish Sci. Press, Copenhagen, 11, 241 p.
- Laubier L., Monniot C., 1985. Peuplements profonds du Golfe de Gascogne, in: *Campagnes BIOGAS, IFREMER, Centre de Brest*, 629 p.
- Locard A., 1898. Mollusques testacés II, *Expédition Scientifique Travailleur et Talisman 1880-1883*, Masson, Paris, 515 p.
- Lutz R.A., Fritz L.W., Rhoads D.C., 1985. Molluscan growth at deep-sea hydrothermal vents, in: *The hydrothermal Vents of the Eastern Pacific : an overview*, edited by M.L. Jones, *Bull. Biol. Soc. Wash.*, 6, 199-210.
- Newell N.D., 1937. Late Paleozoic Pelecypods : Pectinacea, *State Geol. Surv. Kansas*, 10, 123 p.
- Newell N.D., 1969. Families Pterinopectinidae Newell 1938, Entoliidae Korobkov, 1960, in : *Treatise on Invertebrate Paleontology*, edited by R.C. Moore, Mollusca 6, Bivalvia, 332-347.
- Newman W.A., 1985. The abyssal hydrothermal vent Invertebrate fauna : a glimpse of antiquity, in: *The hydrothermal Vents of the Eastern Pacific : an overview*, edited by M.L. Jones, *Bull. Biol. Soc. Wash.*, 6, 231-242.
- Ockelmann W.K., 1958. Marine Lamellibranchiata. The Zoology of East Greenland, *Medd. Groenl.*, 122, 4, 1-256.
- Philippon J., 1974. Structure et composition minéralogique de la coquille des Gastropodes actuels et fossiles, *Notes et Contributions, Centre d'Etudes et de Recherches en Paléontologie et Biostratigraphie, Morphology, Ecological and Paleontological Applications*, in : *Skeletal Orsay*, 7, 87 p.
- Rhoads D.C., Lutz R.A., 1980. *Skeletal growth of aquatic organisms*, Topics in Geobiology, 1, Plenum Press, 750 p.
- Roux M., Rio M., Fatton E., 1985. Clam growth and thermal vent activity recorded by shells at 21° N, in : *The hydrothermal vents of the Eastern Pacific : an overview*, edited by Jones M.L., *Bull. Biol. Soc. Wash.*, 6, 211-221.
- Schein-Fatton E., 1985. Découverte sur la ride du Pacifique oriental à 13° N d'un Pectinidae (Bivalvia, Pteriomorpha) d'affinités paléozoïques, *C.R. Acad. Sci. Paris, Sér. III*, 301, 491-496.
- Scheltema R.S., 1972. Reproduction and dispersal of bottom dwelling deep-sea invertebrates : a speculative summary, in : *Barobiology and the Experimental Biology of the Deep Sea*, edited by R.W. Braver, Chapel Hill, 58-66.
- Smith E.A., 1885. Report on the Lamellibranchiata, in : *Challenger 1873-1876, Zoology*, Edinburgh, 13, 35, 341 p.
- Taylor J.D., Kennedy W.J., Hall A., 1969. The shell structure and mineralogy of the Bivalvia. Introduction. Nuculacea-Trigoniacea, *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Zool., Suppl.* 3, 125 p.
- Turner R.D., Lutz R.A., 1984. Growth and distribution of Mollusks at deep sea vents and seeps, *Oceanus*, 27, 3, 54-62.
- Verrill A.E., 1897. A study of the family Pectinidae, with a revision of the genera and subgenera, *Conn. Acad. Arts Sci. Trans.*, 10, 41-95.
- Waller T.R., 1971. The glass scallop *Propeamussium*, a living relict of the past, *Am. Malacol. Union Inc. Bull.*, 1970, 5-7.
- Waller T.R., 1972. The functional significance of some shell microstructures in the Pectinacea (Mollusca : Bivalvia), *International Geological Congress, 24th session, Montréal, Canada*, 7 (Paleontology), 48-56.
- Waller T.R., 1976. The origin of foliated calcite shell microstructure in the subclass Pteriomorpha (Mollusca : Bivalvia), *Am. Malacol. Union Inc. Bull.*, 1975, 57-58.
- Waller T.R., 1978. Morphology, morphoclines and a new classification of Pteriomorpha (Mollusca : Bivalvia), *Philos. Trans. R. Soc. London, Sér. B*, 284, 1001, 345-365.
- Waller T.R., 1984. The ttenolium of scallop shells : functional morphology and evolution of a key family-level character in the Pectinacea (Mollusca : Bivalvia), *Malacologia*, 25, 1, 203-219.
- Waller T.R., 1986. The evolution of ligament systems in the Bivalvia, *Am. Malacol. Bull.*, 4, 111-112.
- Winckworth R., 1932. The British marine Molluscs, *J. Conchol.*, 19, 211-252.