Redescription et rapports taxonomiques de *Vasconiella jeffreysiana* (P. Fischer, 1873) (Mollusca, Bivalvia, Leptonacea)

J. Bonnin, M. Cornet et C. Rodriguez Babio

Dpt. Biología Animal, Fac. Ciencias Biológicas, Univ. de Valencia Lab. d'océanographie biologique. Univ. Bordeaux I. Talence

Résumé: Des données concernant *Vasconiella jeffreysiana* ont été rassemblées pour permettre de retracer l'historique de la description des deux valves de cette espèce et pour faire le point sur sa distribution géographique actuellement connue. Sur la base d'une étude biométrique, la coquille est redécrite minutieusement en insistant sur son caractère inéquivalve très marqué. Les particularités conchyliologiques et anatomiques sont comparées à celles d'espèces voisines de Leptonacea pour tenter d'établir les rapports taxonomiques de ce bivalve commensal qui demeure peu connu.

Abstract: Data collected on *Vasconiella jeffreysiana* form the basis for a historical reconstruction of previous descriptions of its two valves and a review of the geographical distribution of the species. Based upon a biometric study, the shell is thoroughly redescribed with an emphasis on its remarkably inequivalve condition. Conchyological and anatomical features of *V. jeffreysiana* are compared to those of related species of Leptonacea in order to clarify the taxonomic relationships of this little known commensal bivalve.

INTRODUCTION

Au cours de dragages effectués par de Folin en 1872 dans la fosse de Capbreton, profond canyon sous-marin qui entaille la partie sud du plateau continental du Golfe de Gascogne (France), plusieurs petites valves isolées appartenant à différents mollusques bivalves inconnus furent recueillies. L'année suivante, P. Fischer en fit la description dans une note intitulée "Exploration de la fosse de Capbreton en 1872" (in de Folin et Périer, 1875). L'une de ces coquilles, presque parfaitement circulaire, fut nommée *Scintilla crispata* et une autre, très remarquable par son bord ventral profondément échancré, apparaît sous le nom de *Vasconia (Hindsia) jeffreysiana*.

En avril 1957, sur la plage d'Hendaye (France), Kisch recueille deux coquilles vides dont les valves, très dissemblables, sont encore unies par le ligament. L'une d'elles correspond à la valve bilobée décrite par Fischer en 1873 alors que l'autre est plate et arrondie (Kisch, 1958). Cette récolte lui permet d'établir que le *Vasconia (Hindsia) jeffreysiana* de Fischer - rebaptisé *Vasconiella* par Dall (1899) - est en réalité la valve droite d'un bivalve remarquablement inéquivalve mais il ne fait pas le rapprochement entre la valve gauche de ce bivalve et le *Scintilla crispata* décrit par Fischer. Ce n'est qu'en 1982, à la suite de la capture d'individus vivants, que Cornet put établir que *Scintilla crispata* n'est autre que la valve gauche de *Vasconiella jeffreysiana* et décrire pour la première fois l'anatomie de l'animal. Depuis, quelques précisions concernant la synonymie (Van Aartsen, 1982) et la distribution géographique (Bruschi *et al.*, 1985) ont été apportées. Cet article a pour but de

faire le point sur les données relatives à cette espèce qui demeure peu connue, en particulier en fournissant de nouveaux éléments sur la morphologie de sa coquille.

RAPPELS HISTORIQUES

De façon en apparence paradoxale, l'histoire de cette espèce débute une vingtaine d'années avant sa découverte, lorsque fut créé par deux fois le genre *Hindsia*, une première fois en 1850 par H. et A. Adams (*in* Fischer, 1887) pour des gastropodes fossiles et récents, puis une seconde fois par Deshayes en 1858 pour un bivalve fossile de l'éocène parisien, caractérisé par une profonde dépression du bord ventral. Ce double emploi fut signalé en 1871 par Stoliczka qui proposa de remplacer l'*Hindsia* de Deshayes par *Hindsiella*.

En 1873, lorsque P. Fischer décrit la coquille à bord ventral échancré trouvée dans la fosse de Capbreton, il l'identifie à l'espèce fossile de Deshayes. Connaissant l'antériorité de la description de H. et A. Adams mais ignorant, semble-t-il, la mise au point de Stoliczka, il crée le genre *Vasconia*. Ce n'est qu'en 1887, dans son "Manuel de Conchyliologie et de Paléontologie Conchyliologique", qu'il remplace le genre *Vasconia* par *Hindsiella*.

Douze ans plus tard, dans une révision des Leptonacea, Dall (1899) ne conserva pas le genre *Hindsiella* pour cette espèce mais ne repris pas non plus celui de *Vasconia* proposé par P. Fischer. En comparant la charnière de l'espèce fossile et celle de l'espèce récente, il constata d'importantes différences qui le conduisirent à créer un nouveau genre pour l'espèce de Capbreton, le genre *Vasconiella* qui sera conservé par la suite (Dall, 1900). Cependant, l'histoire ne s'arrête pas là puisque toutes ces étapes ne concernent que la valve droite.

La première description de la valve gauche apparaît à deux reprises et de façon indépendante dans les travaux de malacologie. C'est en effet la même "espèce" qui a été décrite par P. Fischer en 1873 (in de Folin & Périer, 1875) sous le nom de Scintilla crispata pour l'une des valves en provenance de la fosse de Capbreton et par Monterosato (1878) sous le nom de Lepton lepisma pour une coquille trouvée en Méditerranée. Il est probable que Jeffreys remarqua cette identité, mais il faut attendre 1980 pour que Waren s'en assure. En 1975, Van Aartsen avait suggéré que Lepton lepisma pouvait être la valve gauche de Vasconiella jeffreysiana, connue depuis la découverte de Kisch en 1958. Cette hypothèse fut confirmée indirectement par Cornet (1982) qui compara la valve gauche d'individus recueillis vivants et des syntypes de Scintilla crispata de la collection Jeffreys déposée au United States National Museum (Smithsonian Institution, Washington), et montra qu'il s'agissait bien de la valve gauche d'une seule et même espèce. La même année, Van Aartsen confirma la synonymie entre Lepton lepisma et Scintilla crispata et leur identité avec la valve gauche de Vasconiella jeffreysiana.

A la suite de la proposition de Cornet (1982), cette espèce est maintenant désignée sous le nom de *Vasconiella jeffreysiana* (P. Fischer, 1873).

DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE

Les données bibliographiques connues pour cette espèce sont rassemblées sur la figure 1. La distribution géographique de *Vasconiella jeffreysiana* est essentiellement concentrée sur le littoral du Golfe de Gascogne, de la Bretagne à l'Espagne, mais on l'a signalée jusqu'aux côtes atlantiques du Maroc (Agadir) au sud et en Méditerranée (Algérie). La majorité de ces observations concerne des valves vides. Les individus vivants ne sont connus que dans deux stations des côtes françaises situées au large de la Gironde. L'explication de cette rareté réside dans l'emploi d'une benne aspiratrice par Cornet (1982), les méthodes habituelles de prélèvement étant inadaptées pour la capture de cette espèce, comme nous le verrons plus loin.

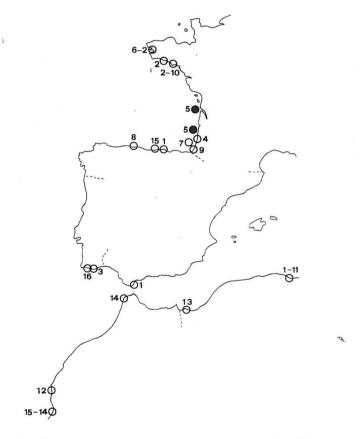


Fig. 1 : Distribution géographique de Vasconiella jeffreysiana. (cercles blancs : valves vides ; cercles noirs : individus vivants).

Van Aartsen (1975), 2. Van Aartsen (1982), 3. Van Aartsen (1984), 4. Bruggeman-Nannenga (1975),
Cornet (1982), 6. Dekker, (1975), 7. Fischer (1873), 8. Fischer (1874), 9. Kisch (1958), 10. Mienis (1976), 11. Monterosato (1878), 12. Nordsieck (1969), 13. Pallary (1900), 14. Pasteur-Humbert (1962),
Verduin (1975), 16. Zorn (non publié).

ÉLÉMENTS DESCRIPTIFS

Les individus employés pour la réalisation des photographies et pour l'étude biométrique sont ceux recueillis vivants sur le plateau continental du Golfe de Gascogne (*cf.* Cornet, 1982). Rappelons qu'ils proviennent de prélèvements effectués dans des sables fins gris situés entre 20 et 25 mètres de profondeur au sud des passes d'entrée dans le bassin d'Arcachon (côte française). Les éléments descriptifs qui vont être apportés ne concernent pas l'anatomie des parties molles décrite par Cornet (1982) mais seulement les valves.

Biométrie. Forme de la coquille

Les mesures (Fig. 2) ont été réalisées sur 12 individus de taille voisine (3,50 à 4,35 mm de longueur), à l'aide d'un stéréomicroscope équipé d'un micromètre oculaire. En raison de leur forme très différente, les deux valves ont été traitées séparément. Sur la valve gauche, nous avons mesuré la plus grande longueur (LG), la plus grande hauteur (HG) et l'épaisseur maximum (EG). Des mesures correspondantes ont été faites sur la valve droite (LD, HD et ED), complétées par la longueur des deux lobes déterminés par l'échancrure ventrale (11 et 12) et par la hauteur de la valve au-dessus de l'échancrure (h). Les moyennes et les écarts types correspondants de toutes ces mesures sont rassemblés dans le tableau 1, ainsi que des rapports et des différences, calculés à partir des valeurs obtenues. Ces données biométriques apportent des précisions sur la forme de la coquille, complétant ainsi les descriptions de Fischer (1873, 1887) et de Kisch (1958) qui sont reprises et développées cidessous.

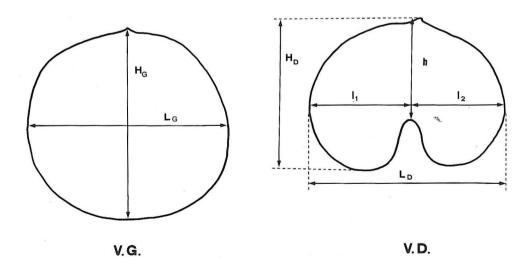


Fig. 2 : Mesures effectuées pour l'étude biométrique.

TABLEAU I

Résultats des mesures effectuées sur les deux valves de 12 individus de Vasconiella jeffreysiana

(m = moyenne, s = écart type).

LG = longueur de la valve gauche

HG = hauteur de la valve gauche

EG = épaisseur de la valve gauche

11 = longueur du lobe postérieur de la valve droite

12 = longueur du lobe antérieur de la valve droiteLD = 11 + 12 : longueur de la valve droite

HD = hauteur de la valve droite

h = hauteur de la valve droite au niveau de l'échancrure ventrale

h' = HD - h = hauteur de l'échancrure ventrale de la valve droite

ED = épaisseur de la valve droite

E = EG + ED =épaisseur totale de la coquille.

	LG	HG	EG	11	12	LD	HD	h	h'	ED	E
m	3,85	, 3,37	0,58	1,78	1,79	3,57	2,70	1,90	0,80	0,96	1,54
S	0,22	0,18	0,07	0,13	0,11	0,23	0,18	0,11	0,10	0,04	0,09
	HG/LG	EG/LG	HD/LD	ED/LD	11/12	h'/HD					
m	0,87	0,15	0,76	0,27	1,00	0,30					
s	0,02	0,02	0,01	0,02	0,04	0,02					
	LG-LD	HG-HD	ED-EG								
m	0,29	0,68	0,38								
S	0,18	0,10	0,07								

La coquille est très inéquivalve (Fig. 3). La valve gauche est beaucoup plus arrondie et plus grande que la valve droite (les moyennes du rapport H/L sont, respectivement, 0,87 et 0,76; les différences LG-LD et HG-HD sont toujours positives). La valve droite est réniforme, divisée en deux lobes par une échancrure du bord ventral qui représente en moyenne un peu moins du tiers de la hauteur de cette valve. Par contre, la valve droite est nettement plus bombée que la gauche (la différence ED-EG est toujours positive) et son épaisseur représente, en moyenne, plus de 60 % de l'épaisseur totale. Les sommets sont prosogyres et légèrement antérieurs, l'apex étant plus recourbé et un peu plus haut sur la valve droite que sur la valve gauche. La coquille dans son ensemble est comprimée et fragile.

Ornementation

Le périostracum n'a pas été observé mais, dans la majorité des cas, un dépôt ferrugineux est présent au niveau de la région dorsale. Sous celui-ci, la coquille est brillante, blanche, presque transparente. L'ornementation des deux valves diffère légèrement en raison de la présence, sur la valve droite, de deux côtes divergentes, très rapprochées, qui partent du sommet et s'unissent au bord ventral de chaque côté de l'échancrure. De nombreuses

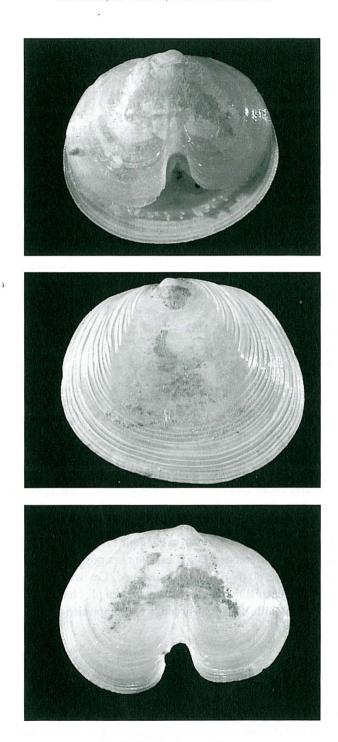


Fig. 3: Planche photographique.

petites côtes concentriques et de fines lignes rayonnantes forment un quadrillage qui occupe le tiers externe de chaque valve ; la partie centrale de la valve gauche et le centre de chaque lobe de la valve droite sont lisses et brillants sous le dépôt ferrugineux. On retrouve la même chose à l'intérieur des valves, la sculpture étant généralement plus accusée que sur l'extérieur. Les stries d'arrêt de croissance sont nettes et les bords internes présentent des protubérances très petites qui correspondent aux points d'intersection entre les côtes concentriques et rayonnantes.

Les empreintes d'insertion des muscles adducteurs sont très peu marquées et pratiquement de taille égale (isomyaire). La ligne palléale, à peine visible, est continue (intégripalliée).

Charnière (Fig. 4)

Le ligament est formé d'un résilium interne logé dans une dépression située en arrière des dents cardinales et d'une partie externe principalement opisthodétique.

Le plateau cardinal est peu développé. Sur la valve droite, son bord ventral présente une forte dépression située derrière la dent cardinale, alors que ce bord est ininterrompu sur la valve gauche. La valve droite possède une unique dent cardinale proéminente ; la valve gauche montre deux dents cardinales, unies à leur extrémité supérieure, entre lesquelles vient s'articuler la dent cardinale de l'autre valve. Il n'y a pas de véritables dents latérales mais un système de blocage latéral formé par un emboîtement des deux bordures dorsales des valves gauche et droite, respectivement convexe et concave.

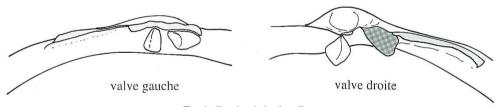


Fig. 4 : Dessins de la charnière.

DISCUSSION

L'un des problèmes posés par *V. jeffreysiana* concerne sa position systématique ou, au moins, la recherche d'affinités avec les autres espèces de Leptonacea. P. Fischer (1887) rattacha les deux valves décrites sous leurs deux noms différents aux Erycinacea et, plus précisément, aux Galeommidae, devenus respectivement dans la classification actuelle la superfamille des Leptonacea Gray, 1847 et la famille des Galeommatidae Gray, 1840. Par la suite, le statut taxonomique fondé sur la morphologie de la coquille demeura inchangé. Selon Chavan (*in* Moore, 1969), l'espèce la plus proche de *V. jeffreysiana* serait *Divariscintilla maoria* Powell, 1932 de Nouvelle-Zélande. L'auteur divise d'ailleurs le

genre Vasconiella en deux sous-genres: Vasconiella (Vasconiella), type V. (V.) jeffreysiana (P. Fischer, 1873), et Vasconiella (Divariscintilla), type V. (D.) maoria (Powell, 1932). Toutefois, ces deux espèces diffèrent profondément car seule la valve droite est échancrée chez V. jeffreysiana alors que les deux le sont chez D. maoria. Cette particularité fait de V. jeffreysiana un cas unique chez les Leptonacea connus, alors que la dépression bilatérale du bord ventral est une tendance que développent les Galeommatidae (Morton, 1957) et que l'on retrouve également chez certains Laseaidae (Rosewater, 1984).

Les éléments nouveaux apportés par la description de l'anatomie de l'animal (Cornet, 1982) confirment dans une certaine mesure le classement de cette espèce dans la famille des Galeommatidae, suivant la revue des familles de Leptonacea faite par Boss (1982) : manteau soudé ventralement pour former une grande ouverture antérieure destinée au passage du pied et au courant inhalant et une petite ouverture postérieure exhalante ; demibranchies internes et externes des deux côtés du corps. En revanche, d'autres éléments comme la grande taille des palpes labiaux ou le développement de la glande du byssus l'en éloignent. Toutefois, les individus n'ayant pas été observés vivants mais après fixation, certaines caractéristiques telles que le degré de recouvrement de la coquille par le manteau, la position relative des deux valves, l'extension des tentacules et appendices ou le détail des courants ciliaires, éléments de diagnose importants, n'ont pu être précisés pour le moment. La structure anatomique fait apparaître également des ressemblances et des divergences entre les deux sous-genres proposés par Chavan. On retrouve en effet chez V. jeffreysiana un certain nombre des particularités signalées par Judd (1971) chez D. maoria, comme la présence d'une papille impaire mamelonnée sur la face supérieure du pied, mais on note aussi la grande différence de structure du pied qui fait penser à un mode de vie différent. Finalement, il paraît encore prématuré de tenter d'assigner une position systématique précise à cette espèce tant que les relations phylogénétiques entre les nombreux genres que renferme la superfamille ne seront connues avec plus de précision.

L'obtention des individus à l'état fixé a aussi pour conséquence de laisser planer une incertitude sur le mode de vie de l'animal. L'association avec le crustacé stomatopode Lysiosquilla eusebia semble bien établie (Cornet, 1982) et explique pourquoi l'espèce n'avait jamais été rencontrée vivante auparavant. En effet, cette squille vit dans un terrier profond (jusqu'à un mètre de profondeur selon Fage, 1927); dans ces conditions, les bennes et les dragues habituelles qui ne font qu'"écrémer" le sédiment ne peuvent les capturer. Or, les prélèvements dans lesquels les Vasconiella vivants sont présents ont été faits exclusivement avec une benne aspiratrice BSA 200 (Bouchet, 1971) fonctionnant grâce à une dépression suffisante pour aspirer le contenu des terriers. En revanche, les relations existant entre le bivalve et le crustacé demeurent inconnues. La présence d'un byssus ne signifie pas obligatoirement que l'animal est fixé sur son hôte comme le sont Parabornia squillina (Boss, 1965) ou Pseudopythina subsinuata (Morton, 1972) sur d'autres espèces de squilles. Les observations de Judd (1971) montrent que Divariscintilla maoria utilise son filament byssal pour se fixer à la paroi du terrier du stomatopode Heterosquilla tricarinata. D'autres Leptonacea à vie libre possèdent des filaments byssaux utilisés lors des déplacements pour l'ancrage sur les particules sédimentaires (Morton, 1973).

Reste le problème de la signification adaptative du sinus ventral de la valve droite. La dépression ventrale bilatérale est une tendance que développent les Galeommatidae (Morton, 1957) et que l'on rencontre également chez les Lasaeidae (Rosewater, 1984). Elle paraît liée au commensalisme mais nous pensons que deux lignées évolutives doivent être distinguées. En effet, il existe une grande différence - déjà signalée par Dall (1900) - entre la simple dépression ventrale qui apparaît chez la majorité des espèces de Leptonacea présentant cette caractéristique et le profond sinus divisant la coquille en deux lobes dans le genre Vasconiella. Cette différence pourrait être liée au mode de vie de l'espèce. Dans le premier cas, la concavité du bord ventral s'ajuste à la convexité du corps de l'hôte sur lequel est fixé le bivalve. C'est le cas de Pseudopythina rugifera sur l'abdomen de Upogebia pugetensis (Narchi, 1969) ou de P. subsinuata dans la même position sur différentes espèces de squilles (Morton, 1972); Rosewater (1984) avance une hypothèse analogue pour expliquer la forme en croissant des adultes de Pseudopythina muris qui vit dans la cavité respiratoire de l'annélide Aphrodita japonica. Toutefois, on connaît aussi des espèces fixées sur leur(s) hôte(s) qui n'ont pas de dépression ventrale, comme Parabornia squillina sur le crustacé stomatopode Lysiosquilla scabricauda (Boss, 1965) ou Lepton nitidum sur le crustacé Upogebia deltaura (Pelseneer, 1925). Dans le cas du genre Vasconiella, les observations de Judd (1971) montrent que l'espèce néo-zélandaise est fixée à la paroi de la galerie de la squille-hôte où elle vit normalement en position retournée, se laissant pendre par son pied et son byssus. En cas de danger, la contraction du pied la plaque contre la paroi et lui évite ainsi d'être arrachée lors du passage du crustacé. Dans ces conditions, on peut supposer que la fente verticale de la coquille permet un contact plus étroit avec la paroi, le bivalve se trouvant en position quasiment parallèle et non pas perpendiculaire à cette dernière. Il pourrait en être de même pour l'espèce européenne à la différence près que, devant le même problème posé, à savoir assurer le placage le plus étroit possible contre la paroi de la galerie du crustacé, la sélection naturelle a pu être à l'origine d'une légère variante qui correspond à l'échancrure d'une seule des deux valves.

INDEX BIBLIOGRAPHIOUE

Boss, K.J., 1965. A new mollusk (Bivalvia, Erycinidae) commensal on the Stomatopod Crustacean *Lysiosquilla*. *Amer. Mus. Novit.*, 2215: 1-11.

Boss, K.J., 1982. Mollusca. *In Synopsis and classification of living organisms*. 1: 945-1166. S.P. Parker Ed. McGraw-Hill Book Company, New York.

BOUCHET, J.M., 1971. Réunion du groupe benthos sur les engins de prélèvement. Bull. Liaison U.O.F., 5: 10-13.

Bruschi, A., I. Серроdomo, C. Galli & P. Piani, 1985. Catalogo dei molluschi conchiferi viventi nel Mediterraneo. ENEA, 111 p.

CORNET, M., 1982. Anatomical description of *Vasconiella jeffreysiana* (P. Fischer, 1873) (Mollusca, Bivalvia, Leptonacea). *J. moll. Stud.*, 48: 36-43.

Dall, W.H., 1899. Synopsis of the recent and tertiary Leptonacea of North America and the West Indies. *Proc. U. S. Nat. Mus.*, 21, 11777: 873-897.

Dall, W.H., 1900. Contribution to the tertiary fauna of Florida. *Trans. Wagner Free Inst. Sci. Philadelphia*, 3, 5: 949-1218.

DE FOLIN, L. & L. PÉRIER, 1875. Les Fonds de la Mer. 2, Savy Ed., Paris.

Deshayes, G.P., 1858. Description des animaux sans vertèbres découverts dans le Bassin de Paris. J.B. Baillière et fils Ed., Paris.

FAGE, L., 1927. Sur la présence du *Lysiosquilla eusebia* Risso (Crust. Stomatop.) sur la côte S. de Bretagne. *Ass. Franc. Ayanc. Sci.*. Constantine, 51° Session, 529-532.

FISCHER, P., 1887. Manuel de Conchyliologie et de Paléontologie conchyliologique. F. Savy Ed., Paris.

JUDD, W., 1971. The structure and habits of *Divariscintilla maoria* Powell (Bivalvia: Galeonmatidae). *Proc. malac. Soc. Lond.*, 39: 343-353.

Kisch, B.S., 1958. Vasconiella jeffreysiana (P. Fischer). Proc. malac. Soc. Lond., 33: 21-24.

Monterosato, T.A., 1878. Note sur quelques coquilles provenant des côtes d'Algérie (Supplément). J. Conchyl., 26:313-321.

MOORE, R.C., 1969. Treatise on Invertebrate Paleontology. Part N, Vol. 2 Mollusca, 6 Bivalvia. The Geological Society of America.

MORTON, B., 1957. The habits of *Scintillona zelandica* (Odhner) 1924 (Lamellibranchia: Galeommatidae). *Proc. malac. Soc. Lond.*, 32: 185-188.

MORTON, B., 1972. Some aspects of the functional morphology and biology of *Pseudopythina subsinuata* (Bivalvia: Leptonacea) commensal on stomatopod crustaceans. *J. Zool Lond.*,166: 79-96.

MORTON, B., 1973. The biology and functional morphology of *Galeomma (Paralepida) takii* (Bivalvia: Leptonacea). *J. Zool. Lond.*, 169: 133-150.

Narchi, W., 1969. On Pseudopythina rugifera (Carpenter, 1864) (Bivalvia). Veliger, 12: 43-52.

Pelseneer, P., 1925. Un lamellibranche commensal de lamellibranche et quelques autres lamellibranches commensaux. *Trav. Stat. Zool. Wimereux*, 9: 164-182.

Rosewater, J., 1984. A new species of leptonacean bivalve from off Northwestern Peru (Heterodonta: Veneroida: Lasaeidae). *Veliger*, 27: 81-89.

STOLICZKA, F., 1871. Cretaceous fauna of southern India. The Pelecypoda, with a review of all known genera of this class, fossil and recent. *Geol. Survey India, Paleont. Indica.*, ser 6, vol 3, 537 p.

Van Aartsen, J.J., 1975. Nogmaals *Vasconiella jeffreysiana* (P. Fischer) (uit Bretagne, Algeciras en Algerije). *Corr. Bl. Ned. Malac. Veren*, 167 : 466-467.

Van Aartsen, J.J., 1982. European mollusca: notes on less well-known species. IV. Vasconiella jeffreysiana (P. Fischer). Basteria, 46: 125-126.

Waren, A., 1980. Marine mollusca described by John Gwyn Jeffreys, with the localisation of the type material. Conch. Soc. G.B. Irel. Special Publication, 60 p.