

DISTINCTION DE DEUX MACTRIDAE DES CÔTES ATLANTIQUES EUROPÉENNES : *SPISULA SOLIDA* (LINNÉ) ET *SPISULA OVALIS* (SOWERBY).

par

Michel Glémarec

Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences de Brest.

Résumé

L'auteur, ayant récolté sur le plateau continental nord-Gascogne d'abondantes populations de *Spisula ovalis*, réhabilite cette espèce oubliée, décrite du Pliocène anglais. A l'aide de critères morphologiques et écologiques, il la sépare de *Spisula solida* avec laquelle elle a été confondue jusqu'à ce jour. Les variétés *constricta* et *truncata* se rattachent respectivement aux espèces *ovalis* et *solida*. Ces quatre formes européennes appartiennent au même groupe *S. solida*.

INTRODUCTION

Sur les côtes européennes, le genre *Spisula* (Gray) 1837 est représenté par trois espèces : *solida* (Linné) 1758, *subtruncata* (da Costa) 1778 et *elliptica* (Brown) 1827 dont les caractères de détermination (Van Urk, 1959 et 1964) peuvent être ainsi résumés : *Spisula elliptica* ne présente pas de sillons concentriques réguliers sur les aires dorsales, contrairement aux deux autres espèces et *Spisula solida* possède sur la valve gauche une dent cardinale bifide courte, qui n'atteint pas le bord du plateau cardinal.

Spisula solida est une espèce assez répandue sur les plages du littoral breton où elle apparaît toujours en populations abondantes. Sa forme est haute, approchant celle d'un triangle équilatéral. De plus, au cours de nos travaux benthiques au sud du massif armoricain, nous avons dragué des peuplements très abondants d'une *Spisula* qui, par sa forme allongée, fait penser à une *Spisula elliptica*. Cependant, la présence de sillons concentriques sur l'aire dorsale et la longueur de la dent cardinale de la valve gauche la font incontestablement rattacher au type « *solida* », tel que le définit Van Urk. L'habitat de

ces deux formes est très différent, si bien qu'elles ne coexistent jamais. De plus, un fait biologique remarquable a attiré notre attention. Alors que dans un même prélèvement en zone intertidale (forme typique) on peut trouver des individus de tous âges, tous les animaux de forme allongée provenant d'un même dragage appartiennent à la même classe d'âge. Tout cela nous a incité à distinguer ces deux formes de *Spisula* « *solida* ».

Nos recherches dans la littérature nous ont tout de suite convaincu de l'identité de nos exemplaires de forme allongée avec la *Spisula ovalis* (Sowerby) 1817. Cette coquille, très bien redécrite et représentée par Wood en 1857, est connue du Pliocène anglais. Pour valider cette forme, nous faisons appel aux caractères morphologiques des coquilles, d'une part, aux données écologiques, d'autre part.

CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES DES COQUILLES.

Les fonds à *Spisula ovalis* étant nombreux et étendus (Glémarec 1965, sous le nom de *Spisula solida*), nous avons pu recueillir un matériel suffisamment abondant — 70 stations environ à raison de plusieurs dizaines d'exemplaires par dragage — pour permettre l'utilisation de méthodes biométriques.

Biométrie.

Pour les *Spisula ovalis*, une dizaine d'exemplaires de chaque prélèvement ont été mesurés. Ils appartiennent ainsi à des régions parfois très éloignées sur ce plateau continental nord-Gascogne. Ces échantillons sont comparés à de nombreux exemplaires de *Spisula solida* récoltés à basse mer :

- sur la plage de Kéremma, sur la plage de Prad ar C'houmm dans l'Aber Benoît, toutes deux sur la côte nord du Finistère (Manche) ;
- sur la plage de Kerpenhir en Locmariaquer (littoral atlantique du Morbihan).

Un premier examen même superficiel permet de constater une différence d'allongement notable entre ces deux formes. Afin de concrétiser ce premier jugement, nous avons tout naturellement choisi d'étudier l'indice d'allongement tel que le définit Babin (1966) : $100 H/L$, où H est la hauteur ou le diamètre maximal umbono-ventral et L la longueur ou le diamètre maximal antéro-postérieur.

Ces mesures sont effectuées, les deux valves jointes. Nous n'avons volontairement considéré que les exemplaires dont la longueur est supérieure à 10 mm ; les coquilles plus petites correspondent à un naissain qui vient de s'installer et dont la forme n'est parfois pas encore définitivement modelée. De plus nous sommes, pour ces petites tailles, à la limite de possibilité de mesures précises. Nous avons néanmoins, pour de très jeunes *Spisula solida* (L = 6,8 et 6,9 mm), obtenu des valeurs du rapport H/L hautement significatives (H/L = 78,2 et

79,7). La figure 1 exprime les valeurs du rapport H/L en fonction de la longueur L. Les périmètres enfermant les valeurs obtenues pour les deux formes s'isolent de façon satisfaisante. Cependant, ces deux périmètres se recoupent. Ce n'est en fait qu'un inconvénient mineur car ces deux formes se présentent toujours en populations et l'individu, dont la valeur du rapport H/L peut apparaître dans cette zone intermédiaire, est aisément rattachable à la population à laquelle il appartient.

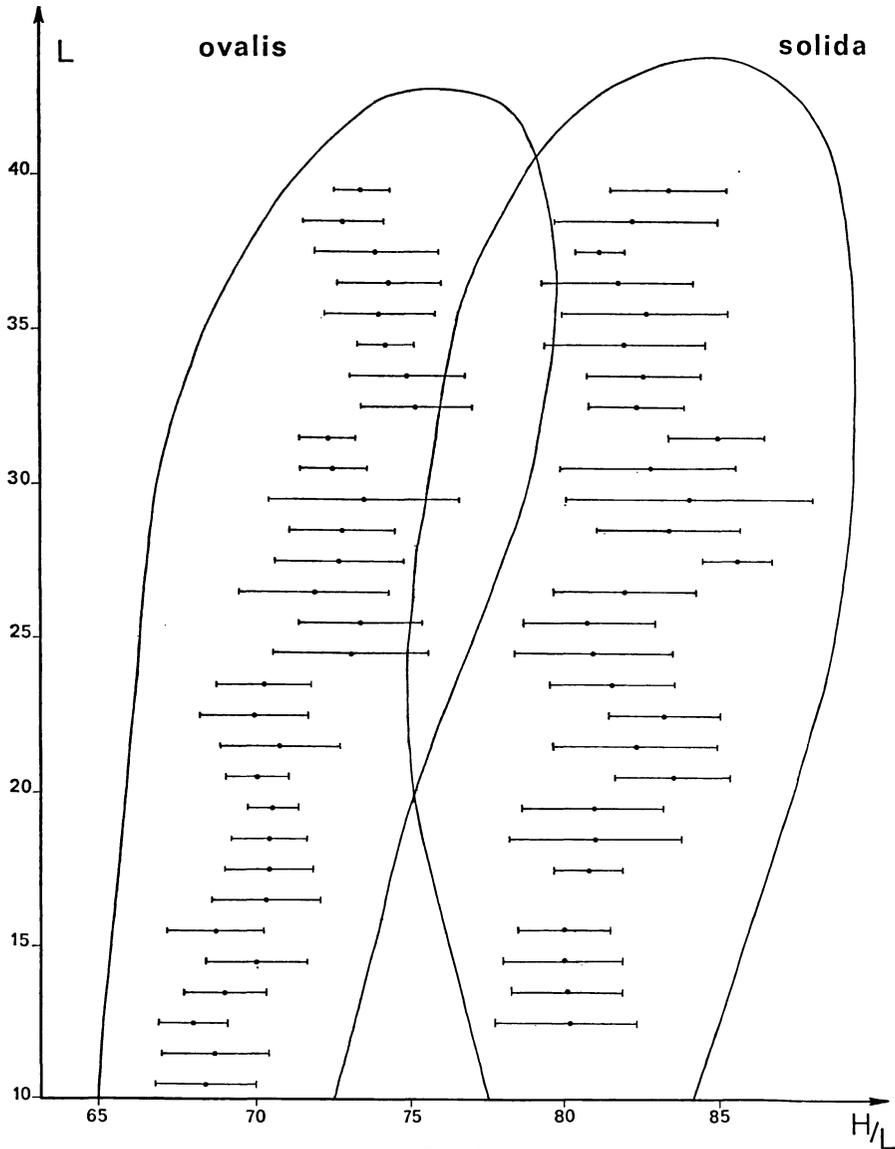


FIG. 1

Les valeurs du rapport H/L (en abscisse) en fonction de la longueur L (en ordonnée) délimitent deux périmètres, à gauche celui des *Spisula ovalis*, à droite celui des *Spisula solida*.

Interprétation statistique.

Nous avons défini, selon la longueur L, des classes d'âge équivalentes (10,0 à 10,9 mm ; 11,0 à 11,9 mm ; 12,0 à 12,9 mm ;...). Pour chacune d'elles et pour chaque forme, la moyenne est représentée sur la figure 1 par un point, de part et d'autre duquel est reporté l'écart moyen. Afin de savoir si l'écart entre les moyennes était significatif pour permettre d'isoler les deux formes, nous appliquons le test t de différence entre les moyennes (Lison, p. 56) : $t = (m_A - m_B) / s_d$, où s_d est l'écart-type estimé, m_A la moyenne des *Spisula solida* et m_B la moyenne des *Spisula ovalis*. t nous est donné par des tables où l'on entre en fonction du nombre de degrés de liberté. Cette brève étude, réalisée sur cinq classes, nous montre que la différence entre les moyennes est significative avec un niveau de probabilité égal à 7 p. 100 pour la classe 18-19, 5 p. 100 pour la classe 21-22, 10 p. 100 pour la classe 29-30, 4 p. 100 pour la classe 33-34, 7 p. 100 pour la classe 35-36.

Autres caractères morphologiques.

Ces deux formes diffèrent donc nettement par leur allongement. Par contre, l'étude de l'indice de convexité : $100 E/L$, où E est l'épaisseur maximale des deux valves jointes, a été négative.

Rien par ailleurs dans la coquille (charnière, sillons concentriques, impression palléale) ne permet de différencier les deux formes. La dent cardinale bifide de la valve gauche est cependant un peu plus longue chez *Spisula ovalis*, ce qui peut d'ailleurs être mis en parallèle avec la forme plus allongée de *Spisula ovalis* par rapport à *Spisula solida*. Par contre, la couleur du périostracum peut être un indice intéressant : roux à brun-clair chez *Spisula solida*, il est gris-sale ou brun-violet chez *Spisula ovalis*.

Biologiquement, une différence importante apparaît. Les *Spisula solida* ont en effet une croissance plus rapide que les *Spisula ovalis* ; chez ces derniers, les raies annuelles d'arrêt de croissance sont beaucoup plus serrées. Cela confère aux deux espèces des aspects différents.

DONNÉES ÉCOLOGIQUES.

Bathymétriquement, les deux formes sont séparées. *Spisula solida*, que l'on rencontre à partir de la limite supérieure de l'infralittoral jusqu'à moins de 5 mètres, est par excellence une espèce infralittorale. Par contre, *Spisula ovalis* vit principalement entre 5 et 25 mètres de profondeur. Cependant, elle peut exceptionnellement remonter jusqu'à la limite supérieure de l'infralittoral lorsque le sédiment lui convient (communication orale de C. Chassé, d'après ses observations au Croisic). Mais, c'est avant tout une forme circalittorale côtière.

Granulométriquement, des différences apparaissent également. En

milieu exondable, *Spisula solida* affectionne des sables moyens (médiane comprise entre 200 et 700 μ) sans trace de pélites ni de graviers. Ces sables sont bien classés. En milieu non exondable, en Baie de Bourgneuf par exemple, il s'ajoute à la fraction sableuse de 2 à 10 pour 100 de pélites et jusqu'à 20 pour 100 de graviers.

Spisula ovalis vit le plus souvent dans des sables grossiers avec graviers (jusqu'à 60 p. 100). La médiane de ces sédiments est toujours supérieure à 800 μ et peut atteindre 5 800 μ ! Ce type de substrat est assez exceptionnel en zone intertidale mais, quand il existe, il peut être peuplé par *Spisula ovalis* et non par *Spisula solida* (cf. observation de C. Chassé au Croisic). De la même façon, *Spisula ovalis* peut occuper le biotope des *Spisula solida* (0 p. 100 de graviers, médiane comprise entre 400 et 600 μ) à plus de 5 mètres de profondeur.

Ces deux facteurs — bathymétrie et granulométrie — sont donc à prendre en considération simultanément pour expliquer la répartition différente des *Spisula solida* et *ovalis*.

Nous pouvons aussi mettre en parallèle la localisation de ces deux formes avec une forte turbidité environnante et un intense hydrodynamisme.

VALIDITÉ DE L'ESPÈCE SPISULA OVALIS

Spisula ovalis est donc une forme plus profonde que *Spisula solida* et si l'on rappelle ici la croissance plus rapide de *Spisula solida*, on peut être tenté de ne voir en *Spisula ovalis* que la variété ou sous-espèce profonde, mais aussi à croissance plus lente et vie plus longue, de l'espèce-type *Spisula solida*.

Il n'est pas possible dans notre brève étude d'approfondir cet aspect biologique et avant de statuer sur la validité de l'espèce *ovalis*, il nous faut revenir au travail paléontologique de Wood. On y trouve en effet d'autres espèces ayant subsisté de nos jours et qui, pour nous, appartiennent au groupe *Spisula solida*, groupe que nous définissons ainsi : coquille à sillons concentriques régulièrement disposés sur les aires dorsales, dent cardinale bifide de la valve gauche courte. Ce sont donc : *Spisula solida* (Linné) 1758, type du genre *Spisula* établi par Gray en 1837, *Spisula ovalis* (Sowerby) 1817 et deux autres espèces : *Spisula truncata* (Montagu) 1808, *Spisula constricta* (Wood) 1857.

Ces deux dernières formes sont très inéquilatérales, contrairement aux *Spisula solida* et *ovalis*, leur partie postérieure étant tronquée. Chez *Spisula truncata*, les valves sont très renflées, les sommets proéminents, la coquille apparaît bossue, la surface des valves est rugueuse, irrégulière. Chez *Spisula constricta*, les bords supérieurs sont anguleux et la partie postérieure se comprime latéralement. Il est bien évident qu'une telle forme inéquilatérale ne peut plus être distinguée de *Spisula solida* par le rapport H/L.

Nous avons eu la chance de pouvoir examiner ces deux formes. La forme *constricta* a été draguée en même temps que *Spisula ovalis* sur le Banc de Taillefer au large du Passage de la Teignouse et déter-

minée par M. Van Urk. De plus, M. Holme a eu l'obligeance de nous faire parvenir de la région de Plymouth de nombreuses coquilles appartenant au groupe *solida*. Les exemplaires vivant en « Great West Bay » appartiennent aux deux formes *ovalis* et *constricta*. L'aspect très inéquilatéral et comprimé n'apparaît ici que chez les très vieux exemplaires (Pl. I, 6 et 7). A l'embouchure de la rivière Yealm, *Spisula truncata* vit dans un sable vaseux médiolittoral, *Spisula ovalis* dans un sable propre n'émergeant qu'à très basse mer et barrant perpendiculairement l'embouchure de la rivière. La forme *truncata* a été signalée en Bretagne par d'anciens auteurs.

Ecologiquement, il n'est pas possible de dissocier les deux formes circolittorales *ovalis* et *constricta* qui habitent le même biotope. Quant à la forme *truncata*, nous n'avons que très peu de données sur son habitat, il est du moins intertidal, comme celui de la forme *solida*.

Morphologiquement, il est logique de ne pas considérer quatre espèces distinctes, car il est aisé de rattacher chaque forme inéquilatérale à une forme équilatérale (Pl. I). C'est ainsi que les formes *truncata* et *constricta* se rapprochent respectivement des formes *solida* et *ovalis*.

Si, au début de ce paragraphe, nous étions tenté de ne considérer que deux sous-espèces appartenant à l'espèce-type *solida*, nous voyons à présent que chacune possède une variété (ce terme étant employé dans le sens d'aberration, de monstruosité) et, ne serait-ce que pour des commodités de taxonomie, il est préférable de séparer nettement les deux espèces *solida* et *ovalis*.

Sur les fonds supérieurs à 100 mètres, nous avons dragué les éléments d'une thanatocœnose quaternaire parmi lesquels des exemplaires de *Spisula ovalis*. Ceux-ci, si leur charnière à dent cardinale bifide courte n'est pas rigoureusement intacte, se confondent avec *Spisula elliptica*. Actuellement et dans notre région du moins, les exemplaires de *Spisula elliptica* sont toujours plus petits, leur longueur ne dépassant jamais 25 mm.

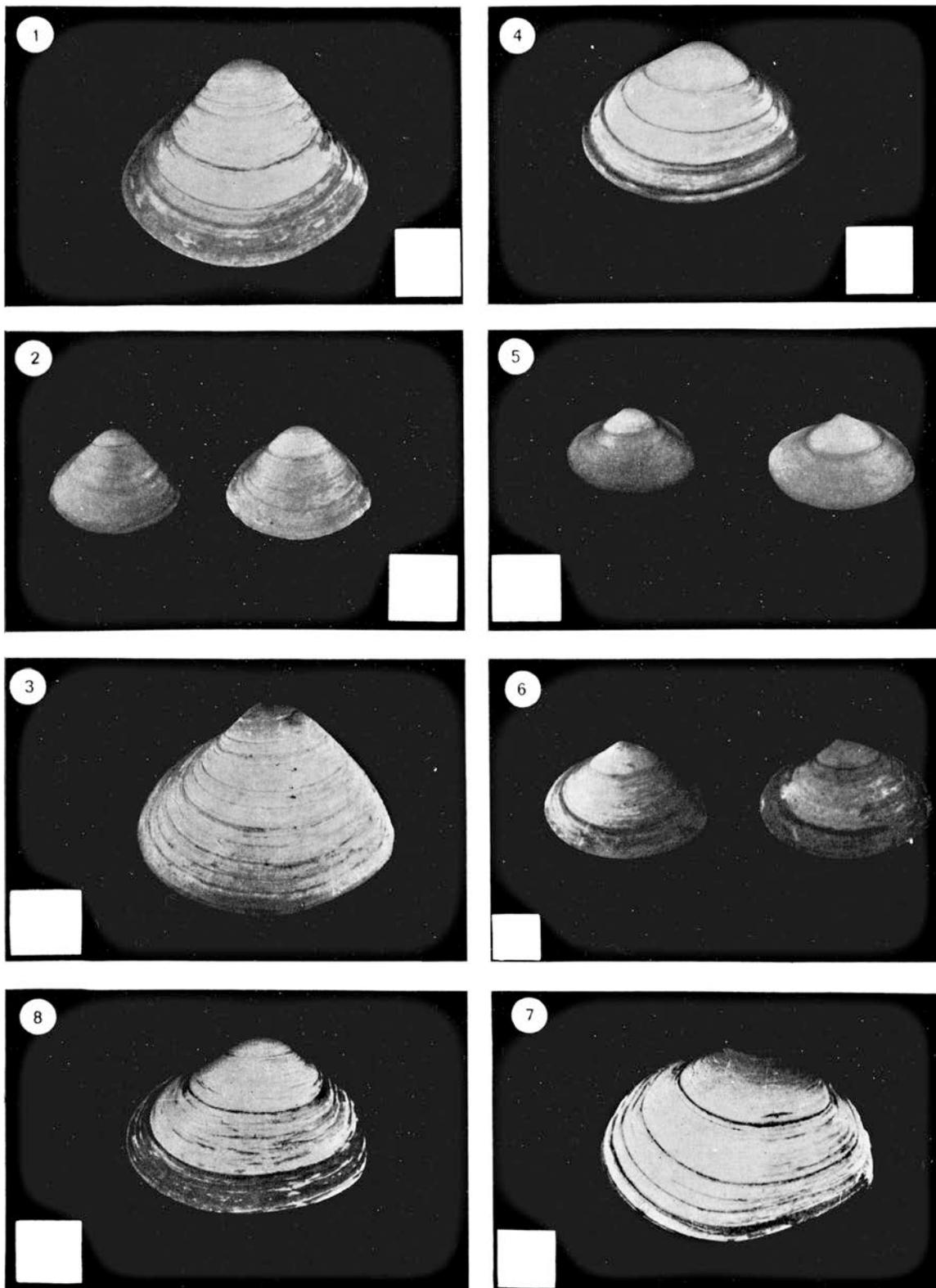
Il y a toujours eu une grande confusion dans la taxonomie de ce genre *Spisula*. L'espèce *ovalis* a donc été confondue avec l'espèce *solida* et assez souvent aussi avec l'espèce *elliptica* dont elle a l'aspect extérieur, mais qui n'appartient pas au groupe *solida* comme il a été défini plus haut. C'est un argument supplémentaire pour éviter toute confusion ultérieure, en séparant nettement la *Spisula ovalis*.

Rappels systématiques concernant les *Spisula* du groupe *solida*

— Forbes et Hanley dans leur travail de 1853 ne distinguent que deux espèces : *solida* et *truncata*.

— Wood, en 1857, en distingue quatre et met à tort en synonymie *Spisula ovalis* et *Spisula elliptica* (Brown).

— Jeffreys en 1863 ne considère qu'une seule espèce *solida* et deux variétés : *truncata* et *elliptica*. Il note cependant qu'en profondeur (Dogger Bank, 20 à 30 mètres de profondeur) la forme typique *solida* s'allonge et ressemble à une grande *elliptica*. Il s'agit là vraisemblablement de la *Spisula ovalis*.



M. GLÉMAREC

PLANCHE I

1 : *Spisula solida* - 2 : *Spisula solida* jeunes - 3 : *Spisula solida* var. *truncata* -
 4 : *Spisula ovalis* - 5 : *Spisula ovalis* jeunes - 6 : *Spisula ovalis* var. *constricta*
 (Angleterre) - 7 : *Spisula ovalis* var. *constricta* (Angleterre) - 8 : *Spisula ovalis*
 var. *constricta* (France). Le carré blanc représente à l'origine un centimètre carré.

— Locard, en 1890, a eu le mérite d'isoler la *Spisula ovalis* sous le nom de *Mactra gallina* (da Costa). Il désigne ainsi les échantillons de *Spisula ovalis* de notre région. Lui aussi met à tort en synonymie *Mactra gallina* (da Costa) et *Spisula elliptica* (Brown), ce qui l'amène d'autre part à créer une nouvelle espèce : *Mactra gracilis* Locard pour les exemplaires correspondant à l'espèce *Spisula elliptica*.

Bien qu'il y ait antériorité entre *Mactra gallina* (da Costa) et *Spisula ovalis* (Sowerby), nous conservons ce dernier binome car Wood, Lamy et d'autres auteurs n'ont jamais mis ces deux binomes en synonymie.

— Lamy, dans sa révision des Mactridae (1917), ne reconnaît qu'une seule espèce : *Spisula solida* et les variétés *truncata* et *ovalis*.

— On doit aux récents travaux de Van Urk (1959 et 1964) d'avoir permis d'isoler de façon parfaite les trois espèces *solida*, *elliptica* et *subtruncata*, sur des critères que nous avons brièvement repris plus haut. Pour cet auteur, *Spisula ovalis* est synonyme de *Spisula solida* ; il note cependant que la plus grande variabilité de l'espèce réside dans le rapport L/H. Il rappelle aussi que beaucoup de coquilles identifiées *Spisula ovalis* appartiennent à *Spisula elliptica*.

— Dans l'ouvrage si bien illustré de Tebble (1966), la figure de *Spisula solida* correspond à une forme très inéquilatérale, *constricta* vraisemblablement.

Synonymie sommaire.

- Spisula solida* (Linné) 1758
 = *Mactra vulgaris* (Chemnitz) 1782
Spisula solida var. *truncata* (Montagu) 1808
 = *Trigonella zonaria* (da Costa) 1778
 = *Mactra crassa* (Turton) 1822
 = *Mactra crassatella* (Deshayes) 1835
Spisula ovalis (Sowerby) 1817
 = *Trigonella gallina* (da Costa) 1778
 = *Mactra dubia* (Sowerby) 1817
Spisula ovalis var. *constricta* (Wood) 1857
 non *Mactra ovalis* (Say), espèce arctique

ZOOGÉOGRAPHIE.

Avec les données actuellement à notre disposition, il est donc très difficile de préciser les aires zoogéographiques de ces deux espèces. Nous nous bornerons à dire que la *Spisula solida* est une espèce atlantique répandue du sud de l'Islande et de la Norvège jusqu'au Maroc et Madère. Ses références méditerranéennes actuelles sont douteuses et nous nous rangeons là à l'opinion d'autres auteurs. Sa variété *truncata* est britannique et française (armoricaine). *Spisula ovalis* est également atlantique britannique, française et portugaise selon une figure de l'ouvrage de Nobre. La variété *constricta* doit suivre la même répartition.

Qu'il me soit possible ici de remercier très sincèrement M. Holme pour l'abondant matériel anglais qu'il m'a confié ; M. Chavan, qui m'a apporté d'intéressants éléments de discussion au regard de la paléontologie ; M. Van Urk, pour la détermination de la variété *constricta* et Mlle Le Liart, pour sa précieuse collaboration dans le cadre d'une convention passée avec le C.N.E.X.O. Une fois de plus ma reconnaissance va à mon ami J.Y. Monnat pour les très nombreux exemplaires récoltés sur les plages de la côte sud de Bretagne.

Zusammenfassung

Der Autor hat auf dem kontinentalen Plateau der nördlichen Gascogne reiche Populationen von *Spisula ovalis* gesammelt, und hat diese vergessene Art, die für das englische Pliocaen beschrieben worden war, rehabilitiert. Auf Grund morphologischer und ökologischer Kriterien trennt er diese Art von *Spisula solida*, mit der sie bis zum heutigen Tage verwechselt wurde. Die Varietäten *constricta* und *truncata* beziehen sich auf die Arten *ovalis* und *solida*. Diese vier europäischen Formen gehören der gleichen Gruppe *S. solida* an.

Summary

The author has collected on the continental plateau of the northern Gascogne rich populations of *Spisula ovalis*. He has reestablished this forgotten species, which had been described for the english pliocene. Supported by morphological and ecological characters he separates the species from *Spisula solida*, with which it had often been confounded until known. The varieties *constricta* and *truncata* have to be attached respectively to the species *ovalis* and *solida*. These four european forms belong to the same *S. solida* group.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BABIN, C., 1966. — Mollusques bivalves et céphalopodes du paléozoïque armoricain. Brest, pp. 1-470.
- GLÉMAREC, M., 1965. — La faune benthique dans la partie méridionale du massif armoricain. Etude préliminaire. *Cah. Biol. Mar.*, 6, pp. 51-66.
- HOLME, N.A., 1950. — The bottom-fauna of Great West Bay. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 29, pp. 163-183.
- HOLME, N.A., 1961. — The bottom fauna of the English Channel. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 41, pp. 397-461.
- HOLME, N.A., 1966. — The bottom fauna of the English Channel. Part II. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 46, pp. 401-493.
- LAMY, E., 1917. — Révision des *Mastridae* vivants du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris. *Journ. de Conchyl.*, 63, pp. 173-275, 291-411.
- LISON, L., 1958. — Statistique appliquée de la Biologie expérimentale. Gauthier-Villars, pp. 1-245.
- NOBRE, A., 1940. — Moluscos marinhos e da agua salobre. *Fauna malacologica de Portugal*, I (Porto).
- TEBBLE, N., 1966. — British bivalve seashells. London, pp. 1-213.
- VAN URK, R.M., 1959. — De *Spisula's* van het Nederlandse strand. *Basteria*, 23, n° 1, pp. 1-32.
- VAN URK, R.M., 1964. — The british species of *Spisula*. *Journ. of Conchol.*, 25, n° 7, pp. 268-275.
- WOOD, S., 1857. — Monograph of Crag mollusca. 2.