

Étude de populations de *Glycymeris* (Bivalvia, Glycymerididae) du Miocène d'Aquitaine, Sud-Ouest de la France

Study of *Glycymeris* (Bivalvia, Glycymerididae) populations from the Aquitaine Miocene, SW France

Bruno Cahuzac¹, Alain Cluzaud², Jean François Lesport³ & Michel Ringeadé⁴

1 - Lab. LARAG, Univ. Bordeaux-I, 351 Cours de la Libération, 33 405-Talence, France

2 - Résid. Formanoir, Bât. 11, n°1197, 33 600-Pessac, France

3 - 14 rue des Ontines, 33 700-Mérignac, France

4 - Départ. de Géologie, Univ. Bordeaux-I, 351 Cours de la Libération, 33 405-Talence, France

RÉSUMÉ

Mots-clés: *Glycymeris*, Bassin d'Aquitaine, Chattien, Miocène, systématique, biométrie.

D'abondantes récoltes de *Glycymeris* ont été effectuées dans les dépôts bioclastiques néritiques d'Aquitaine. Après un aperçu sur les formes du Chattien, 5 lignées sont présentées et différenciées au Miocène inférieur, l'espèce *G. cor* étant nettement prédominante. Les faunes du Miocène moyen sont également détaillées, les formes *G. inflatus* et *G. bimaculatus* étant les plus fréquentes. Un essai d'analyse biométrique est présenté concernant l'espèce *G. cor*.

ABSTRACT

Key-words: *Glycymeris*, Aquitaine Basin, Chattian, Miocene, systematics, biometry.

Abundant crops of *Glycymeris* have been made in the neritic bioclastic deposits of the Aquitaine Basin. After an outline about the Chattian taxa, the 5 Lower Miocene lineages are presented; *G. cor* is plainly predominant. Then, the Middle Miocene faunas are also detailed, *G. inflatus* and *G. bimaculatus* being the most frequent taxa. A test of biometrical analysis about the *G. cor* species is presented.

INTRODUCTION

Les dépôts miocènes néritiques du Bassin d'Aquitaine sont connus depuis longtemps pour leur richesse en macrofaune, en particulier en mollusques, dont l'accumulation forme souvent des faluns. Au sein de la malacofaune, le groupe des *Glycymeris* (Bivalves) est en général bien représenté, constituant localement d'importantes populations. A la suite de la récente découverte de différents affleurements sud-aquitains, tant chattiens que miocènes, d'abondantes récoltes de *Glycymeris* ont pu être réalisées. Par ailleurs, nous avons aussi considéré les faunes échantillonnées dans les gisements classiques du Miocène (dont les niveaux stratotypiques aquitaniens et burdigaliens), complétées par certaines collections historiques d'Aquitaine (coll. Grateloup, Neuville, Reyt, Fallot, Magne,... à l'Université de Bordeaux I; coll. Benoist, Degrange-Touzain, Duvergier, Brochon au Muséum de Bordeaux).

Si dans de nombreux travaux anciens, plusieurs espèces de ce genre sont citées (souvent rapportées au genre synonyme "*Pectunculus*"), aucune étude d'ensemble n'a été consacrée à ce groupe en Aquitaine, et il demeure une

certaine confusion pour quelques taxons. Le présent travail est donc la première étape d'une révision du groupe.

MÉTHODES D'ÉTUDE

1 - Analyse qualitative détaillée

Tous les éléments qualitatifs classiques ont été observés: forme générale, convexité, ornementation, crochet, empreintes musculaires, charnière, aréa ligamentaire..., en tenant compte du fait que les caractères de certains d'entre eux (par exemple des 2 derniers cités) varient notablement au cours du développement ontogénétique.

2 - Analyse quantitative

Une première approche biométrique a été menée, essentiellement sur l'espèce *G. cor*, par l'analyse quantitative de 5 caractères morphologiques sur les individus des différentes populations, afin de rechercher:

- les différences éventuelles entre valves au sein d'une population;

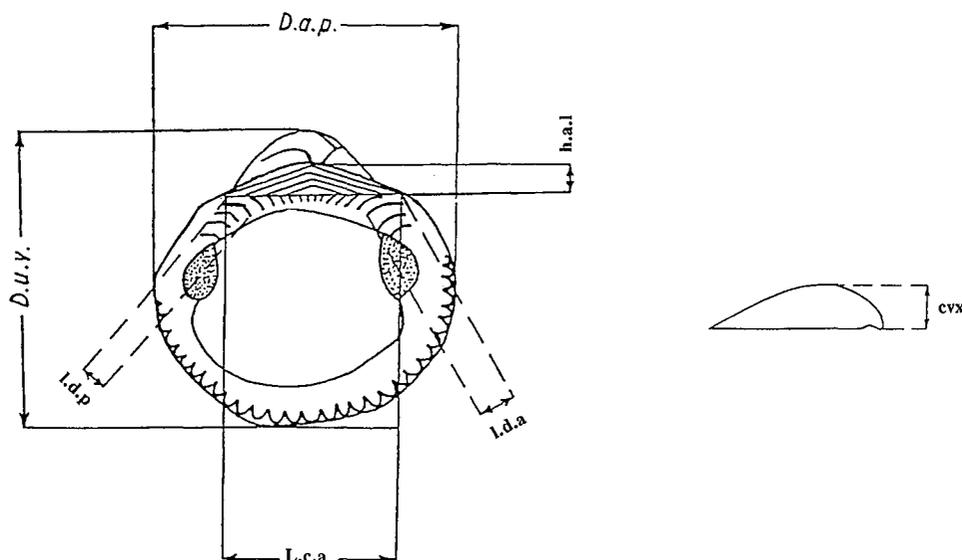


Fig. 1 — Schéma de *Glycymeris* et paramètres mesurés (cf. Baldi, 1962).
Fig. 1— Drawing of a *Glycymeris* shell and measured parameters.

• un polymorphisme au sein d'horizons stratigraphiques comparables;

• une différenciation de stades évolutifs éventuels.

Les paramètres mesurés sont les suivants (cf Baldi, 1962; Fig.1):

Dap = Diamètre antéro-postérieur; Duv = Diamètre umbono-ventral;

Lca = Longueur de la ligne cardinale (ou ligamentaire);

Hal = hauteur de l'aréa ligamentaire; cvx = convexité.

Deux autres paramètres (lda et ldp = largeur maximale de la ligne dentaire, à l'avant et à l'arrière) n'ont pu être exploités, à cause des modifications subies par les dents chez les individus adultes.

APERCU SUR LES GLYCYMERIS DE L'OLIGOCÈNE

1 - Au Stampien

On rencontre 2 espèces présentes à la fois dans le Nord et le Sud du Bassin aquitain:

- *Glycymeris obovatus subterebratularis* (d'Orbigny): nous avons trouvé cette espèce, qui reste très rare, dans la région de Bordeaux (Bruges) et dans les Landes (Gaas, Fig.2), principalement au sein des collections historiques. Elle est très peu citée par les anciens auteurs (Benoist, 1884), et absente des monographies de Cossmann (1921) et Vergneau (1966). Pour Glibert & Van de Poel (1965), c'est cette sous-espèce qui est abondante dans le Stampien du Bassin de Paris.

- *G. lugensis* (Fuchs): cette espèce est nettement plus fréquente et se rencontre sous sa forme typique, ornée de fines costules radiales (Cossmann, 1921; Vergneau, 1966).

2 - A l'Oligocène supérieur

On a pu séparer 5 taxons dans le Chattien littoral de type périrécifal de Saint-Paul-lès-Dax (à Estoti, Abesse; Fig.2), bien daté par la microfaune (Cahuzac, 1984, Cahuzac & Poignant, 1988).

a) Nous rattachons 2 d'entre eux aux 2 lignées stampiennes connues en Aquitaine :

- *G. latiradiatus* (Sandberger in Gümbel), bien représenté à Abesse, semble être le descendant direct de *G. obovatus* (Baldi, 1962).

- *G. cflugensis*, abondant à Estoti (Cahuzac & Saubade, 1978), où il atteint une grande taille ($Dap = 50$ mm), comporte essentiellement une morphe peu ornée.

b) Les 3 autres formes rencontrées sont provisoirement laissées en nomenclature ouverte: *G. sp.1*, *G. sp.2*, *G. sp.3* (Fig.3).

Le *G. sp.1*, le plus fréquent (Abesse), a une ornementation extérieure fine du même type que celle du *G. gr. dispar* (Defr.) de l'Eocène du Bassin de Paris; par sa forme ovale et allongée, c'est l'espèce du Chattien aquitain qui se rapproche le plus du *Glycymeris cor* du Miocène.

LES POPULATIONS DU MIOCÈNE INFÉRIEUR

D'une manière générale, les *Glycymeris* apparaissent nettement moins abondants et de taille inférieure dans les niveaux aquitaniens par rapport aux gisements burdigaliens, tant dans le Nord que dans le Sud du Bassin aquitain. Il semble que l'on puisse distinguer 5 grands ensembles de *Glycymeris*, tous représentés uniquement dans les faciès de plateforme, sur des fonds de sables bioclastiques (Fig.2).

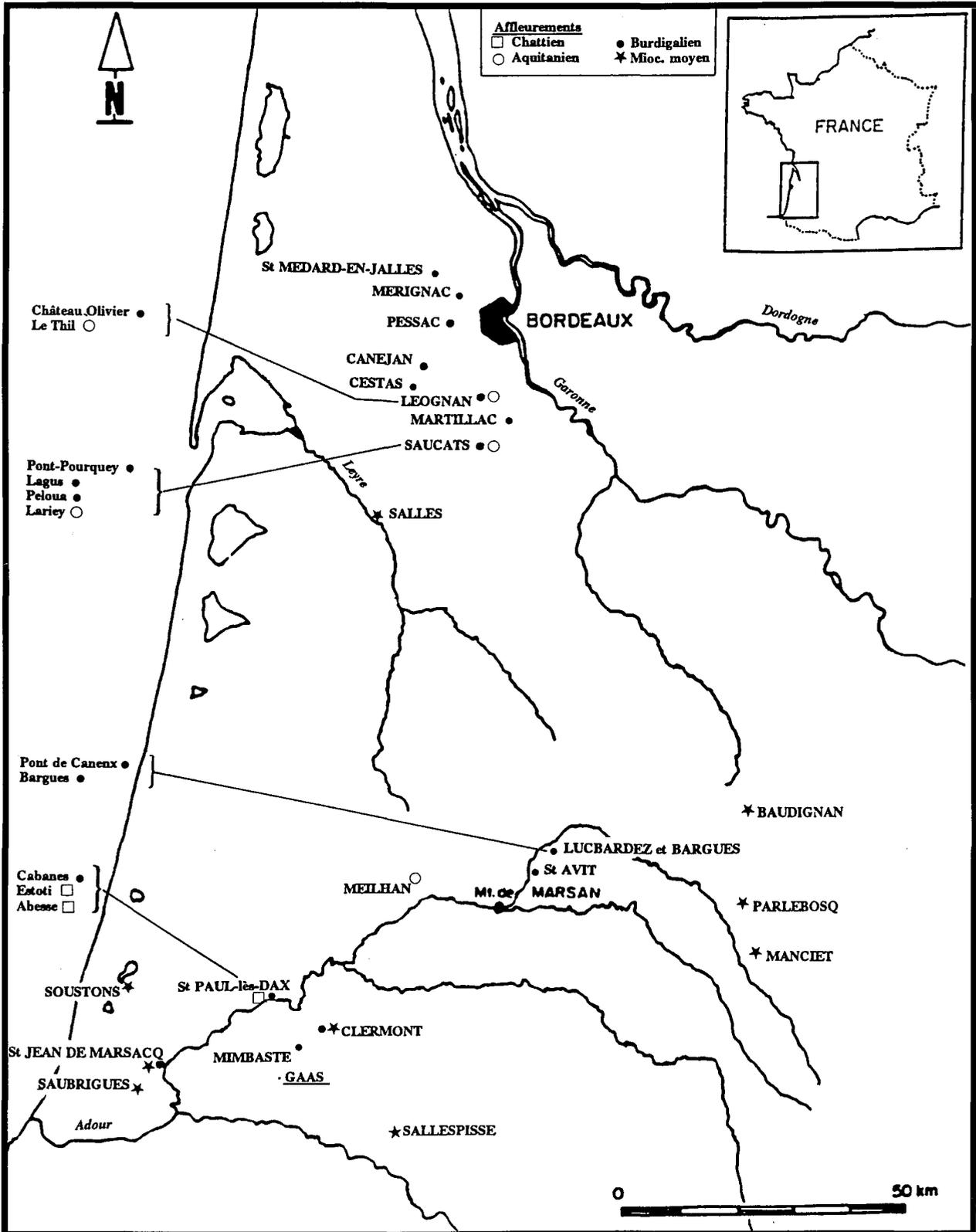


Fig. 2 — Carte de localisation des principaux gisements à *Glycymeris*.

Fig. 2 — Geographical map of the main sections with *Glycymeris*.

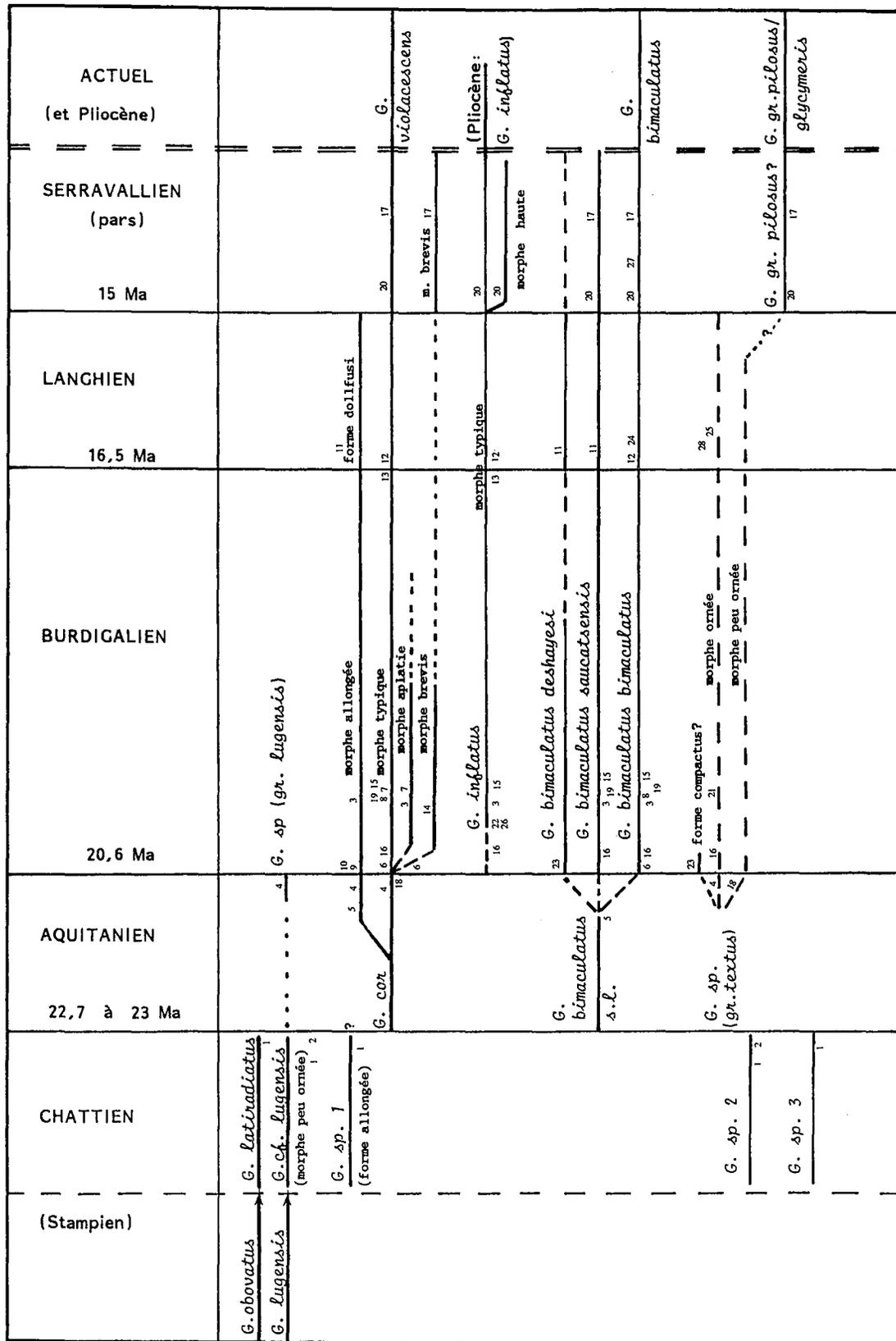


Fig. 3 — Tableau de répartition des *Glycymeris* d'Aquitaine.

Fig. 3 — Distribution table of the Aquitaine *Glycymeris*.

(affleurements échantillonnés / studied sections : [1- Abesse, 2 -Estoti, 3- Cabanes]: St-Paul-lès-Dax, 4- Meilhan/St-Martin-d'Oney inférieur, [5 -Larrey, 6-Péloua, 7-Pont-Pourquey, 8-Lagus]: Saucats, 9-Basta supérieur: St-Avit, 10-Lorient: Pessac, 11-Manciet, 12- Saubrigues, 13-St-Jean-de-Marsacq, 14-Martillac, 15-Cestas, 16-Pontic: Mérignac, 17-Salles, [18-Le Thil, 19-Château Olivier]: Léognan, 20-Clermont (Miocène moyen), 21-Clermont (Burdigalien), 22-Canéjan, 23-Pont de Canenx, Petit Bargues: Lucbardez-&-Bargues, 24-Sallespisse, 25-La Guirande: Parleboscq, 26-St-Médard-en-Jalles, 27-Soustons, 28-Baudignan).

L'écologie du sous-genre *Glycymeris* (auquel se rattachent ces taxons) semble être restée assez constante depuis le Miocène (Gitton *et al.*, 1986); il vit actuellement enfoui dans des biotopes sablo-graveleux agités de la zone néritique, en milieu sténohalin, au sein de biofaciès riches en Pélécy-podes.

1 - *Glycymeris* sp. (*gr. lugensis* Fuchs)

Cette 1^{ère} population, très rare, n'a été récoltée pour le moment que dans un niveau récifal des Landes (Meilhan/St Martin d'Oney), que l'on peut dater de l'Aquitainien supérieur d'après les associations de foraminifères. C'est une espèce plus ou moins ornée présentant sur les individus bien conservés des côtes espacées, étroites et légèrement en relief (pl.I-1); très nombreuses et fines stries radiaires intercalées entre ces côtes; vague carène obsolète du côté postérieur. La forme est arrondie, devenant chez les spécimens âgés plus allongée vers l'arrière.

Par ces caractères, nous rapprochons cette espèce du *G. cf. lugensis* qui est abondant au Chattien sous une morphe peu ornée. Cette forme, qui semble une relique oligocène, était jusqu'à présent inconnue dans le Miocène aquitain.

2 - *G. cor* (Lamarck)

Cette espèce très abondante en Aquitaine a fait l'objet de nombreuses études (par exemple descriptions de Dollfus, 1909, Cossmann & Peyrot, 1912...). Plusieurs variétés ont été anciennement distinguées selon la morphologie des spécimens (Sacco, 1898, Dollfus, 1909...).

a) *G. cor* apparaît à l'Aquitainien où il n'est pas très fréquent. Dans les niveaux supérieurs de cet étage, prédomine la morphe allongée; la forme typique y a également été rencontrée.

b) Au Burdigalien: *G. cor* présente une explosion démographique dans la plupart des gisements du Nord et du Sud du Bassin. Quatre principales morphes, de fréquence inégale, peuvent être distinguées d'après la forme de la coquille, les autres caractères (charnière, ornementation, empreintes musculaires...) restant assez constants (Fig.4)

* **Morphe "allongée"**: Dap très nettement supérieur à Duv, forme ovale, convexité faible; taille faible à moyenne. Fréquence assez faible.

* **Morphe "typique"**: forme subquadrangulaire à côté antérieur arrondi et côté postérieur allongé transversalement, souvent subanguleux sur le bord palléal; convexité forte. Cette morphe peut atteindre de grandes tailles (jusqu'à Dap = 6 cm) et se révèle extrêmement commune.

* **Morphe "aplatie"**: forme régulièrement ovale, aux côtés arrondis, convexité très faible; taille moyenne; test mince. Cette morphe, proche de la variété *depressa* de Dollfus (1909), est très irrégulièrement distribuée,

abondante localement, par exemple à Cabanes (St Paul-lès-Dax).

* **Morphe "brevis"**: distinguée à l'état de variété (à Cestas) par Dollfus (1909), elle est généralement peu commune, présente dans certains niveaux (Martillac, Péloua...). Comprimée antéro-postérieurement (valeurs élevées de Duv), elle a une forme plus ou moins subtrigone avec un test toujours épais, une aréa ligamentaire très développée et des dents peu nombreuses ou atrophiées.

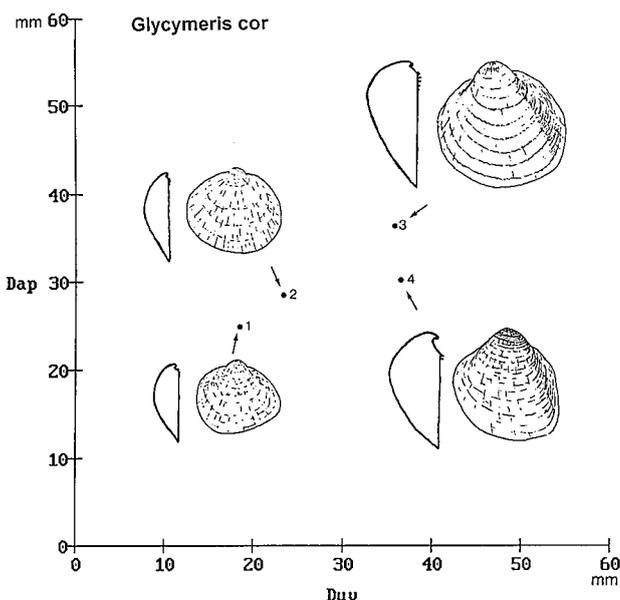


Fig. 4 — Variabilité chez *G. cor* du Miocène aquitain. Schéma d'individus moyens du Burdigalien inférieur (VG) correspondant aux morphes: 1, allongée; 2, aplatie; 3, typique; 4, *brevis*, dans un diagramme Dap/Duv, avec profils des coquilles.

Fig. 4 — Variability in Aquitaine Miocene *G. cor*. Sketch of averaged specimens (Lower Burdigalian; left valves) corresponding to the morphs: 1 elongated; 2 flat; 3 typical; 4 *brevis*, in a Dap/Duv diagram, with shells profiles.

Donc, au Burdigalien, *G. cor* montre une très forte démographie qui s'accompagne d'une grande variabilité génétique et d'une stratégie d'occupation de l'espace.

3 - *G. inflatus* (Brocchi)

Nous avons identifié cette espèce dans plusieurs sites du Burdigalien, alors qu'elle n'était jusqu'ici connue en Aquitaine que du Miocène moyen de la région de Saubrigues. Cette espèce apparaît sous une forme typique dès le Burdigalien inférieur du Nord-Aquitain où elle peut atteindre une grande taille, mais elle reste peu commune (pl.II-1). Dans le Sud du Bassin (Cabanes), elle semble présenter une certaine variabilité (forme moins quadrangulaire avec une convexité toujours très forte). *G. inflatus* devient abondant dans les niveaux sommitaux du Burdigalien (St Jean-de-Marsacq, Landes), en faciès marneux.

Pour certains auteurs (Glibert & Van de Poel, 1965), la forme "*inflatus*" ne serait qu'une variété de "*G. glycymeris pilosus*". Or, la présence de *G. inflatus* dès le Burdigalien permet de penser que cette espèce est valide et ne constitue pas une simple variété du *G. pilosus* apparu bien postérieurement (au Pliocène, pour ces auteurs). Néanmoins, par plusieurs caractères (ornementation, obliquité du crochet chez certains spécimens...), elle se rapproche effectivement des *G. pilosus* actuels.

4 - *G. bimaculatus* s.l. (Poli)

L'ensemble des grands *Glycymeris* fossiles du Miocène a fait l'objet d'une très abondante littérature, les différents auteurs anciens ayant proposé des attributions spécifiques très variables et souvent contradictoires.

Notre détermination de l'espèce *G. bimaculatus* est basée sur l'observation d'abondantes populations actuelles de Méditerranée occidentale. A partir de la diagnose de l'espèce actuelle, nous retenons les critères distinctifs suivants, qui se retrouvent chez les individus fossiles:

- l'ornementation: toute la surface externe des valves porte un très grand nombre de très fines stries radiales; leur juxtaposition très régulière rappelle fortement l'aspect d'un "disque microsillon". Par ailleurs, on distingue aussi sous la surface de nombreuses "côtes" larges totalement aplaties, séparées par des sillons obsolètes. Cette ornementation est un caractère constant sur toutes les populations examinées;

- la forme générale: arrondie et symétrique (chez l'espèce typique actuelle, la forme est un peu plus ovale, allongée dans le sens antéro-postérieur);

- l'orientation du crochet: crochet toujours droit et central.

En Aquitaine, le groupe du *G. bimaculatus* est rare à l'Aquitainien et se développe au Burdigalien. Au sein des populations fossiles examinées, on peut distinguer au Burdigalien 3 sous-ensembles d'après la morphologie des coquilles (Fig.5):

- *G. bimaculatus bimaculatus* (Poli):

Forme typique allongée et régulière, relativement peu convexe; test peu épais. Crochet petit; surface de l'aréa ligamentaire réduite; les 2 séries dentaires sont bien régulières et symétriques (pl.II-2).

Ce taxon est présent dans la plupart des niveaux du Nord Aquitain, où il reste d'une taille modérée (Dap = 7 cm environ); il existe cependant une population ayant une forme plus convexe dans les niveaux inférieurs de Cabanes (St Paul-lès-Dax, Sud Aquitaine).

- *G. bimaculatus saucatsensis* (Mayer) *sensu* Cossmann & Peyrot, 1912:

Caractéristiques générales similaires à celles de la forme précédente, mais allongement notable dans le sens umbono-palléal (Duv fort). Ce taxon est surtout présent dans le Nord du Bassin, avec une fréquence faible.

- *G. bimaculatus deshayesi* (Mayer):

Nous rattachons nos spécimens aquitains à ce taxon à cause de la très grande similitude morphologique existant avec l'espèce du Miocène moyen du Bassin de la Loire; il

semble que seuls Dollfus & Dautzenberg (1913) l'aient signalé en Aquitaine à cette époque. Coquille ovale à subquadrangulaire, massive, à test épais; gros crochet élevé; large aréa ligamentaire; dents épaisses, anastomosées chez les spécimens gérontiques. Empreintes musculaires plus saillantes que dans les 2 formes précédentes.

Cette forme est abondante principalement dans la région de Saint-Avit, Landes (pl.II-3).

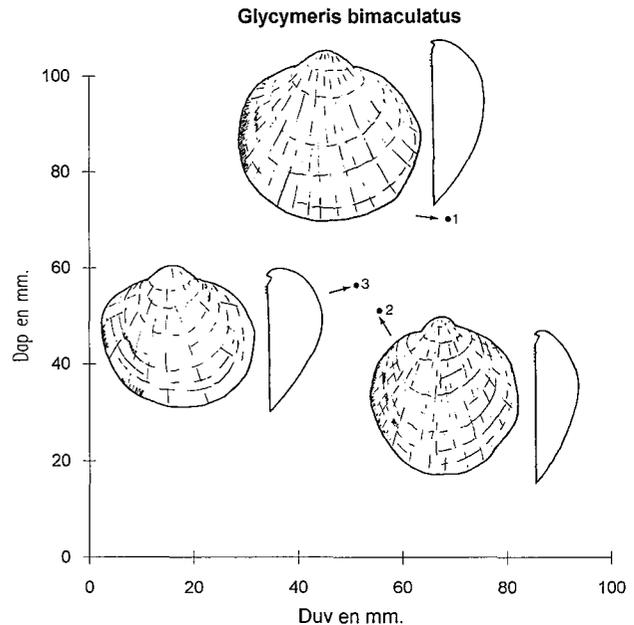


Fig. 5 — Variabilité chez *G. bimaculatus* s.l. du Miocène aquitain. Schéma d'individus moyens (Burdigalien inférieur, VG) des formes: 1 "*bimaculatus*"; 2 "*saucatsensis*"; 3 "*deshayesi*", dans un diagramme Dap/Duv, avec profils des valves.

Fig. 5 — Variability in Aquitaine Miocene *G. bimaculatus* s.l. Sketch of averaged specimens in a Dap/Duv diagram (left valves).

Concernant ce groupe du *G. bimaculatus* s.l., les 3 taxons présentés ci-dessus ne constituent probablement pas 3 vraies sous-espèces au sens systématique du terme, mais nous les avons maintenus provisoirement ici dans l'attente d'une révision taxonomique de la lignée, et à la suite des études de plusieurs auteurs récents qui ont examiné ce groupe (Glibert & Van de Poel, 1965; Lauriat-Rage, 1981; Freneix *et al.*, 1987...). Toutefois, la forme *deshayesi* qui s'individualise morphologiquement plus nettement nous paraîtrait être une sous-espèce valide, présente dans le Sud de l'Aquitaine; par contre la forme *saucatsensis* semblerait plutôt n'être qu'une morphe (connue uniquement en Aquitaine) de l'espèce typique *G. bimaculatus*.

5 - *G. sp. [gr. textus* (Dujardin)]

Nous rapprochons un certain nombre de spécimens aquitains de l'espèce *G. textus*, dont ils pourraient constituer des représentants ancestraux; cette espèce est bien connue du Miocène moyen du golfe ligérien (Dollfus & Dautzenberg, 1913).

Forme orbiculaire, convexité moyenne. Plateau cardinal à contour régulièrement arqué; charnière composée de 2 séries symétriques de 11 à 13 dents chez les spécimens moyens. Crochet petit, incliné, généralement opisthogyre. Surface externe costulée de façon variable: ces côtes sont plus ou moins saillantes, inégales et irrégulières; en surface se distinguent aussi de fines et nombreuses stries radiaires (très proches de celles observées sur les *G. pilosus* actuels).

Ce taxon semble apparaître en Aquitaine dans la partie supérieure de l'Aquitainien; il y reste rare et présente dès cette époque deux morphes, l'une nettement ornée de côtes assez saillantes et serrées, l'autre à côtes moins prononcées (pl.I-2,3). Ces 2 morphes se poursuivent au Burdigalien, également peu fréquentes; d'autre part, on peut signaler quelques échantillons d'une forme beaucoup plus haute (fort Duv), assez peu convexe, que nous rapprochons avec doute du *G. compactus* (Fontannes, 1882), du Pliocène du Roussillon, taxon qui paraît voisin de la morphe peu ornée du *G. gr. textus*.

Il apparaît donc que le Miocène inférieur est marqué par une grande diversité au sein du genre *Glycymeris*, favorisée par l'abondance des faciès de sables bioclastiques de plateforme qui se sont largement développés lors des oscillations transgressives de la mer en Aquitaine. On peut remarquer la prédominance de l'espèce *G. cor*, localement pullulante, notamment au Burdigalien; le biotope de cette forme devait être très proche de celui de *G. violacescens*, qui en est le descendant direct: selon Pérès et Picard (1964), ce dernier colonise actuellement les "sables fins bien calibrés" de Méditerranée dans une biocénose infralittorale de mer franche, pauvre en Métaphytes.

LES POPULATIONS DU MIOCÈNE MOYEN

Le Langhien marin est connu dans le centre et le sud de l'Aquitaine, tandis que les dépôts se rattachant au Serravallien sont présents dans le nord (faciès "Sallomacien") et dans le Bassin de l'Adour (Chalosse) (Fig.2): Alvinerie *et al.*, 1992.

Au Miocène moyen, les *Glycymeris* forment encore d'abondantes populations. On y distingue 5 grandes lignées:

1 - *G. cor*

a) Au Langhien: il est représenté par 2 morphes, localement fréquentes:

- la morphe "allongée", commune à Manciet, où les individus restent de taille moyenne. A cette forme nous assimilons l'ancienne espèce *G. dollfusi* (Cossmann & Peyrot, 1914); l'examen d'une importante population de cette dernière nous permet de la mettre en synonymie avec *G. cor*, dont elle présente toutes les caractéristiques.
- la morphe "typique", connue à Saubrigues.

b) Au Serravallien: la morphe typique est assez abondante (gisements du "Sallomacien" de Gironde) et peut atteindre de grandes tailles; la morphe "*brevis*" est par contre très rare.

L'espèce *G. cor* se poursuit actuellement avec *G. violacescens* (Lamarck), présent surtout en Méditerranée et localement en Atlantique (Pasteur - Humbert, 1962; Parenzan, 1974; Chavanon *et al.*, 1977). Pour Sima (1978), *G. insubricus* (Brocchi) serait le nom valide de cette forme.

2 - *G. inflatus*

Cette espèce devient abondante au Miocène moyen, tant au Langhien (faciès marneux de Saubrigues, Cossmann & Peyrot, 1912), que dans le Serravallien inférieur de Chalosse (dépôts bioclastiques côtiers de Clermont): elle peut y présenter une morphe un peu plus haute. Les spécimens de *G. inflatus* atteignent de grandes tailles (Dap = 7 cm).

L'espèce *G. inflatus* est largement connue dans le Pliocène (Roussillon, Italie...) et beaucoup plus rarement signalée dans le Quaternaire (Fontannes, 1882; Sacco, 1898; Glibert & Van de Poel, 1965).

3 - *G. bimaculatus*

Cette espèce est plus abondante et atteint de plus grandes tailles qu'au Miocène inférieur. Les 3 sous-ensembles précédemment distingués dans ce groupe sont encore présents, mais avec une fréquence inégale:

- au Langhien, les formes *deshayesi* et *saucatsensis* sont communes (par exemple à Manciet), alors que la forme *bimaculatus* typique est connue dans le petit golfe de Sallespisse/Orthez.

- au Serravallien, les populations des formes *bimaculatus* et *saucatsensis* sont très abondantes, notamment à Salles, avec des spécimens de très grande taille (Dap = 11 cm).

L'espèce *G. bimaculatus* est actuellement connue en Méditerranée (Lamy, 1911).

4 - *G. gr. textus*

Les spécimens sont de petite taille et assez peu fréquents. Ils se rencontrent dans le Langhien du centre de l'Aquitaine (Parleboscq, Baudignan...), sous la morphe "ornée": pl.I-4. Tournouer (1873) a déjà cité cette espèce de quelques localités (Gabarret...).

5 - *G. sp. (gr. pilosus)*

Au Serravallien se rencontrent d'abondantes populations d'un *Glycymeris* que nous rapprochons du *G. gr. pilosus* actuel [à ce taxon beaucoup d'auteurs rattachent la forme *G. glycymeris* (Linné): Lamy, 1911]: pl.I-5.

Les *G. pilosus* (auct.) fossiles du Miocène ont fait l'objet de nombreuses citations de la part d'auteurs anciens qui n'ont guère fourni de détermination argumentée, entraînant

une confusion certaine dans la littérature à propos des grandes formes de *Glycymeris* (Baldi, 1962).

Divers caractères permettent cependant de distinguer nettement la population serravallienne d'Aquitaine des 4 autres espèces du Miocène moyen que nous avons présentées précédemment dans ce Bassin:

- forme assez orbiculaire; chez les individus adultes et gérontiques une dissymétrie s'installe dans la coquille qui devient subquadrangulaire avec un côté postérieur plus développé ;

- charnière symétrique, à dents assez peu nombreuses; le bord interne du plateau cardinal est parfois, surtout chez les jeunes, irrégulièrement arqué, anguleux sous le crochet; chevrons bien marqués sur l'aréa ligamentaire;

- ornementation: surface externe toujours lisse, à fines stries radiales souvent obsolètes;

- test assez épais; convexité moyenne.

Nous avons examiné d'importantes séries de spécimens actuels de *G. gr. pilosus/glycymeris s.l.* de Méditerranée et d'Atlantique; ce groupe présente une grande variabilité

morphologique. Certains caractères sont communs entre l'espèce actuelle et les spécimens serravalliens aquitains: dissymétrie de la coquille, ornementation, caractéristiques de la charnière... Par contre, d'autres critères constants chez la forme vivante (obliquité du crochet, dissymétrie de l'aréa ligamentaire) ne se retrouvent pas chez les individus miocènes; ces caractères pourraient s'être différenciés dans une période récente.

Par ailleurs, de nombreux représentants actuels de *G. gr. pilosus*, tant juvéniles qu'adultes, ont une morphologie et une ornementation très proches de celles que nous avons observées sur la morphe peu ornée de *G.gr.textus* du Miocène inférieur; cela conduirait à émettre l'hypothèse que ces 2 groupes appartiendraient à une même grande lignée (Fig.3).

A l'état fossile, les *G. pilosus/glycymeris* sont essentiellement mentionnés, dans les travaux récents, au Néogène supérieur (Messinien du Maroc, Pliocène du NW de la France...) et au Quaternaire (Glibert & Van de Poel, 1965; Lauriat-Rage, 1981...).

Echantillon 1 Château Olivier - V.droites				Echantillon 2 Château Olivier - V.gauches			test de Student	Signification	
param.	\bar{X}_1	s_1^2	N_1	\bar{X}_2	s_2^2	N_2	t	95%	99%
Dap	38,569	19,26	41	38,567	18,86	41	0,003	-	-
Duv	37,204	15,02	41	37,039	15,61	41	0,191	-	-
Cvx	14,001	4,13	41	14,000	3,92	41	0,002	-	-

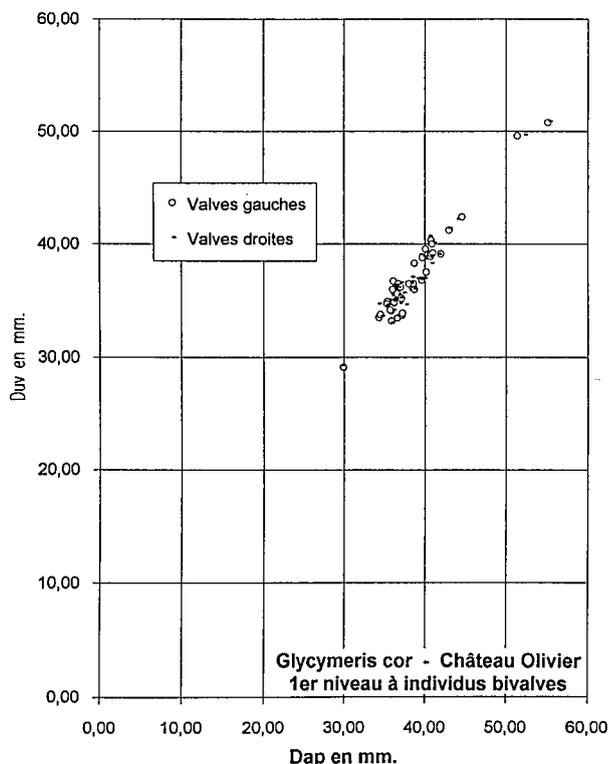


Fig. 6 — Diagramme de dispersion Duv/Dap des VG et des VD de *G. cor* d'un niveau à individus bivalves du gisement de Château Olivier.

Fig. 6 — Duv/Dap dispersion diagram of left and right valves from a bivalve specimens level of Château Olivier section.

ESSAI D'ANALYSE BIOMÉTRIQUE SUR L'ESPÈCE *G. COR*

1) - Comparaison entre valves gauches et droites

Des tests de comparaison de moyenne effectués sur différents paramètres des valves gauches (VG) et des valves droites (VD) d'un même horizon montrent qu'il n'y a pas entre elles de différence significative au sens statistique du terme. L'exemple présenté (Fig.6) concerne le premier niveau, à nombreux spécimens bivalves, du gisement burdigalien de "Château Olivier": aucune différence n'a pu être décelée par le test de Student (cf. tab. ci dessus), les coquilles apparaissant équivalves.

Comme on peut le voir sur le diagramme de dispersion Dap/Duv, il y a superposition des nuages de points des VG et des VD (Fig.6).

On peut donc utiliser indifféremment les VG et les VD dans les analyses présentées ci-après.

2) - Hétérogénéité des distributions en fonction des niveaux étudiés

Les analyses biométriques réalisées sur les populations de différents horizons montrent souvent des différences importantes qui se révèlent dues à une hétérogénéité de

distribution. Prenons l'exemple d'une coupe d'un âge donné, le gisement burdigalien de Château Olivier: tantôt peuvent être présents des individus de petite taille, de taille moyenne et de grande taille -donc individus qui sont de tous âges- (par exemple dans le 2e niveau, supérieur, de ce gisement), tantôt peuvent n'être présents essentiellement

que des individus de grande taille, adultes et gérontiques (niveau 1, sous-jacent, de ce gisement), Fig.7.

Des tests de comparaison de moyenne effectués sur les paramètres des coquilles de *Glycymeris* de ces différents niveaux permettraient de croire à des différences significatives au sens statistique:

Echantillon 1 : Château Olivier - 1er niveau				Echantillon 2 : Château Olivier - 2e niveau			test de Student	Signification	
param.	\bar{x}_1	s_1^2	N ₁	\bar{x}_2	s_2^2	N ₂	t	95%	99%
Dap	38,568	18,82	82	20,172	101,80	68	14,000	+	+
Duv	37,122	15,14	82	19,359	97,51	68	13,961	+	+
Cvx	14,001	3,98	82	6,640	14,57	68	14,015	+	+
Dap/Duv	1,039	0,0008	82	1,045	0,0018	68	1,064	-	-

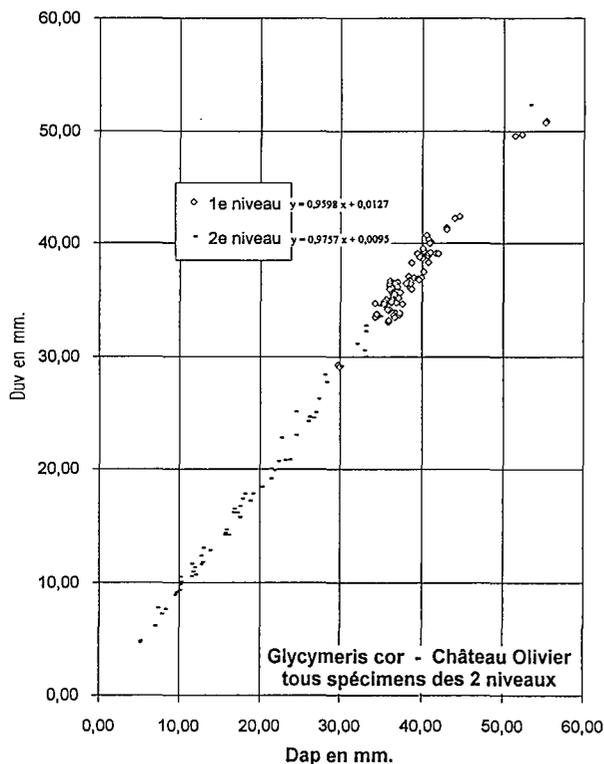


Fig. 7 — Diagramme de dispersion Duv/Dap des populations de *G.cor* de 2 niveaux de Château Olivier (Burdigalien).

Fig. 7 — Duv/Dap dispersion diagram of *G.cor* populations from 2 levels of Château Olivier section (Burdigalian).

Mais les droites de régression réalisées à partir des différents paramètres montrent que tous les individus mesurés sont alignés autour d'une même droite quelle que soit la couche échantillonnée. Par exemple dans le gisement de Château Olivier (Fig.7), les pentes des droites obtenues à partir des populations des niveaux 1 et 2 ne sont pas statistiquement différentes; ces 2 niveaux se succèdent verticalement dans une série continue de même faciès, les 2 prélèvements ayant été effectués à 50 cm l'un de l'autre. On peut donc estimer que la population de *Glycymeris* de ces 2 niveaux est globalement homogène du point de vue morphologique. On constate qu'il y a monomorphisme des *G.cor* de ce gisement, où seule la morphe "typique" se rencontre (Fig.3,4).

Par ailleurs, le test de Student réalisé sur le rapport Dap/Duv pour ces 2 niveaux ne montre pas de différence significative (cf tableau); on peut conclure à l'invariance de ce rapport (appelé "facteur de forme") au cours du développement ontogénétique. Pour différencier éventuellement des populations de différents horizons, on pourra donc faire le test sur ce rapport Dap/Duv.

L'hétérogénéité des échantillons quant aux distributions des tailles est un phénomène assez fréquent chez les Bivalves; ses causes peuvent être très diverses (tri lors du dépôt, taux de mortalité différentiels, modification des édaphotopes, etc.: Babin & Glémarec, 1970). Par exemple, l'échantillon de Château Olivier-2 (Fig.7) nous paraît représenter une symmegie avec accumulation *post-mortem* de spécimens de toutes tailles et à valves toujours séparées; une analyse très fine du paléomilieu de chaque niveau peut contribuer à expliquer les différences observées.

3) - Exemples de types d'évolution des différents paramètres au cours du Miocène inférieur

- L'étude des relations entre Dap et Duv des coquilles issues de différents gisements montre généralement sur les diagrammes une croissance linéaire, ces 2 paramètres évoluant de manière concomitante (Fig.8a).

- L'étude des relations cvx/hal ou Dap/cvx montre au contraire une évolution non linéaire. Le paramètre cvx évolue différemment de hal et de Dap dans les 3 populations et on note des changements dans le taux de croissance, correspondant à plusieurs stades, par exemple pour Dap = 28 mm environ (Fig.8b,c). On sait par ailleurs que chez certains Bivalves, la convexité peut être fonction de l'agitation du milieu et de la nature du substrat (Bongrain 1988).

- Ces observations graphiques vont être précisées par les analyses suivantes.

4) - Comparaison des droites de régression entre différents gisements

On s'est assuré que les distributions de fréquences des différents paramètres sont normales.

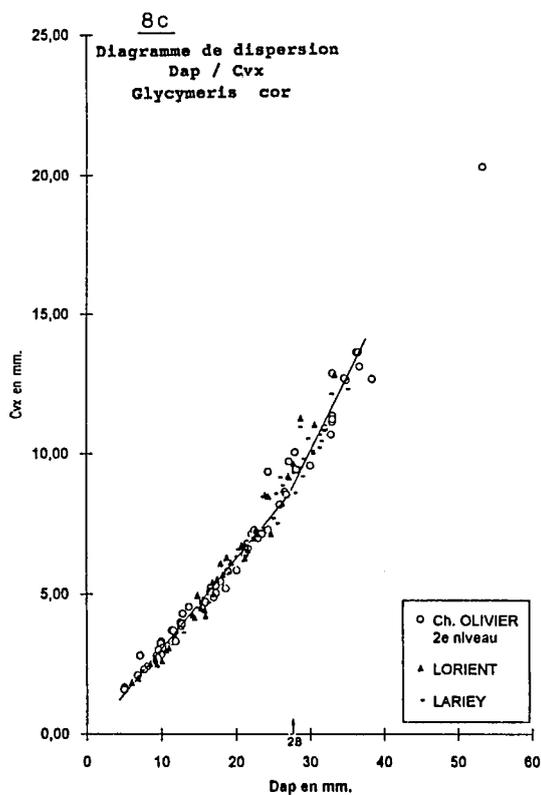
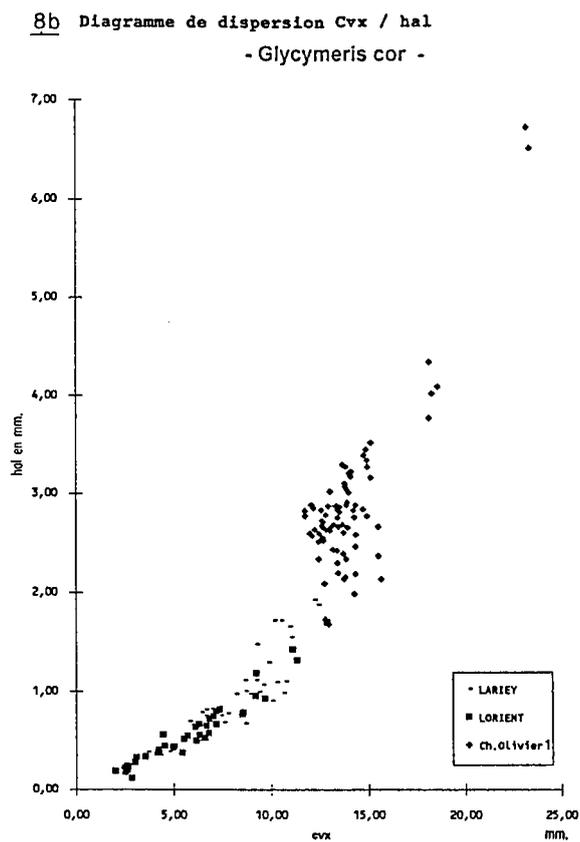
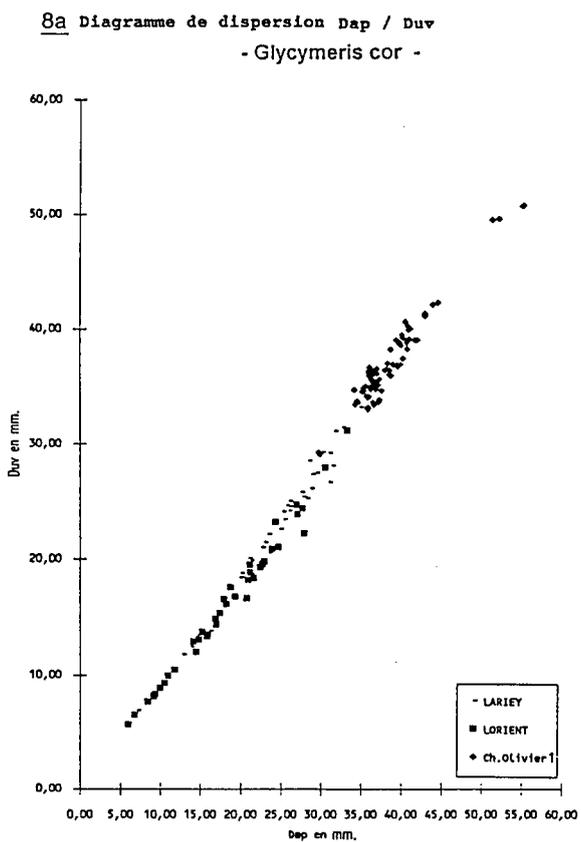


Fig. 8 — Exemples de diagrammes de dispersion (8a: Dap/Duv, 8b: cvx/hal, 8c: Dap/cvx) chez des populations de *G.cor* de divers horizons d'âge différent. (Sur 8c: allure générale schématique des droites de régression pour 2 stades de croissance).

Fig. 8 — Examples of dispersion diagrams in *G.cor* populations from some levels different in age.

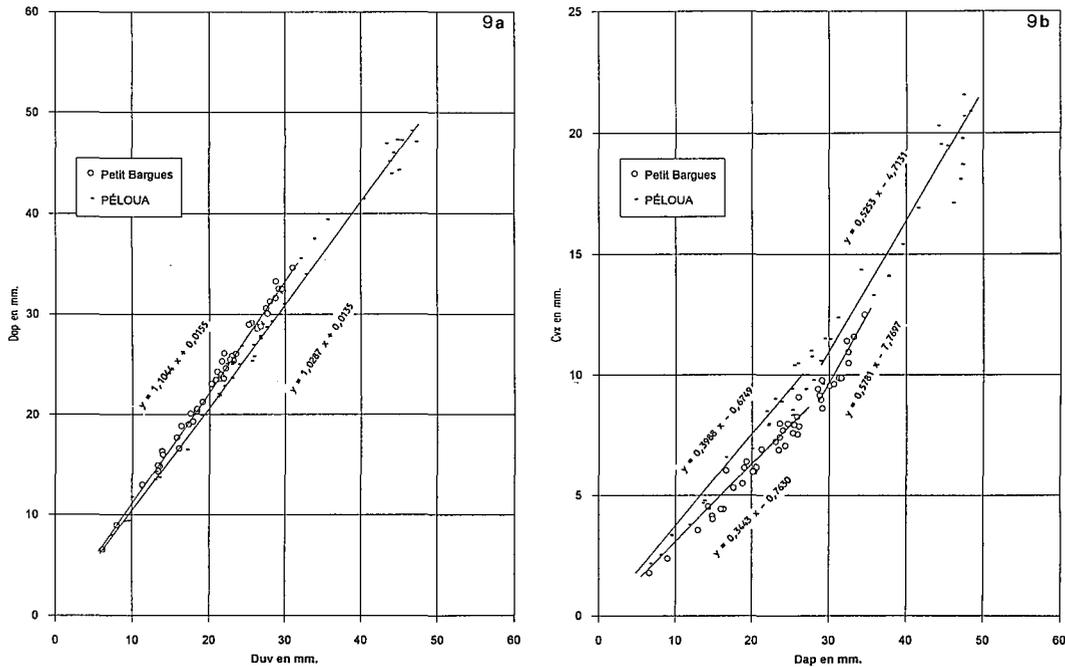


Fig. 9 — Exemples de droites de régression Dap/Duv (9a) et Dap/cvx (9b), chez *G.cor* de 2 gisements.

Fig. 9 — Examples of regression lines in *G.cor* from 2 sections.

a) - Comparaison des droites de régression de Dap en fonction de Duv.

On peut observer graphiquement quelques différences de pentes sur les droites de régression des paramètres Dap et Duv des populations de différents gisements. Des tests de Hollander (tests non paramétriques) réalisés pour comparer les pentes de ces droites montrent en fait qu'il n'y a pas de différence significative aux deux seuils de 5% et de 1%, même entre les niveaux les plus anciens et les niveaux les plus récents qui ont été testés. Exemple: gisements de Petit-Bargues et de Péloua (Fig.9a); la valeur du test de Hollander $T = 90$ est supérieure aux 2 valeurs seuils lues sur la table de Wilcoxon pour $N = 23$, respectivement de 73 à 5% et de 55 à 1%: il n'y a donc pas de différence significative (nombre de spécimens mesurés: 46). Il en est de même par ce test pour l'ensemble des populations étudiées par rapport à la liaison entre Dap et Duv.

b) - Comparaison des droites de régression de Dap en fonction de cvx

La relation entre les 2 paramètres n'étant pas linéaire (Fig.8c, 9b), on ne peut pas comparer les pentes calculées sur l'intégralité de l'intervalle des valeurs.

Au vu de cette comparaison des pentes, il apparaît donc par l'analyse biométrique que les populations étudiées ne présentent en général pas de différences statistiques en ce qui concerne les paramètres testés. Toutefois, on retrouve sur les graphiques les observations relatives aux morphes précédemment signalées: à Petit Bargues domine la morphé

“allongée”, qui a un Dap un peu plus fort et une convexité plus faible que chez la morphé “typique” de Péloua (Fig.9).

5) - Comparaison des pentes des Axes Principaux Réduits (APR); exemples de croissance relative

- Droites d'allométrie globale de Dap et de Duv

Les équations de croissance relative des paramètres Dap et Duv (= grandeur de référence) sont, après transformation logarithmique, des équations linéaires du type: $\log y$ (Dap) = $a \log x$ (Duv) + $\log B$.

L'étude comparée de l'ensemble des populations montre que la croissance relative de Dap et Duv est isométrique, les APR étant monophasiques. Le test d'isométrie

$$Z' = \frac{(a - 1)}{\sigma_a}$$

ne montre pas de différence significative

aux seuils de 5% ($Z' = 1,96$) ou de 1% ($Z' = 2,58$): Fig.10.

Par exemple, considérons les *G.cor* de Pont-Pourquey (Burdigalien), dont la population, complète, comporte des individus de toute taille (fig. 11a): l'APR est monophasique et il y a isométrie (pente ~ 1). Une telle isométrie se retrouve par ailleurs chez de nombreuses espèces de *Glycymeris* (Thomas, 1975).

- Croissance relative de cvx et des diamètres

Au sein d'une population, on peut constater que la relation entre les variables étudiées montre plusieurs phases successives. Sur l'exemple de Pont-Pourquey, l'APR (cvx, Duv) est diphasique (à triphasique); cvx croît différemment

log Dap = a (log Duv) + b		erreur standard sur a			Conclusion			
	N (nombre)	a	σ	b	r (coeff.corr.)	Z'	95%	99%
BASTA	46	0,9875	0,0287	0,0699	0,9804	-0,4363	-	-
P. BARGUES	45	1,0080	0,0171	0,0368	0,9935	0,4676	-	-
CABANES *	36	0,9121	0,0520	0,1617	0,9398	-1,6925	-	-
SAUBRIGUES*	60	0,9799	0,0472	0,0647	0,9278	-0,4247	-	-
MANCIET	40	1,0072	0,0233	0,0497	0,9892	0,3095	-	-
Le THIL	39	1,0100	0,0279	0,0323	0,9850	0,3569	-	-
LARIEY	37	0,9822	0,0249	0,0553	0,9880	-0,7143	-	-
LORIENT	40	1,0116	0,0200	0,0378	0,9921	0,5795	-	-
PONTIC *	24	0,9584	0,0267	0,0934	0,9907	-1,5612	-	-
PÉLOUA	46	0,9867	0,0156	0,0409	0,9942	-0,8540	-	-
Ch. OLIVIER	68	0,9965	0,0132	0,0231	0,9940	-0,2660	-	-
LAGUS	46	0,9947	0,0162	0,0408	0,9939	-0,3280	-	-
Pt POURQUEY	46	0,9994	0,0129	0,0271	0,9962	-0,0505	-	-
CESTAS	50	0,9885	0,0154	0,0423	0,9939	-0,7460	-	-

(* Populations pour lesquelles r ou N sont faibles, donc fiabilité incertaine du test).

Fig. 10 — Tableau du test d'isométrie (Dap/Duv) pour certaines populations de *G. cor*.

Fig. 10 — Isometry test table (Dap/Duv).

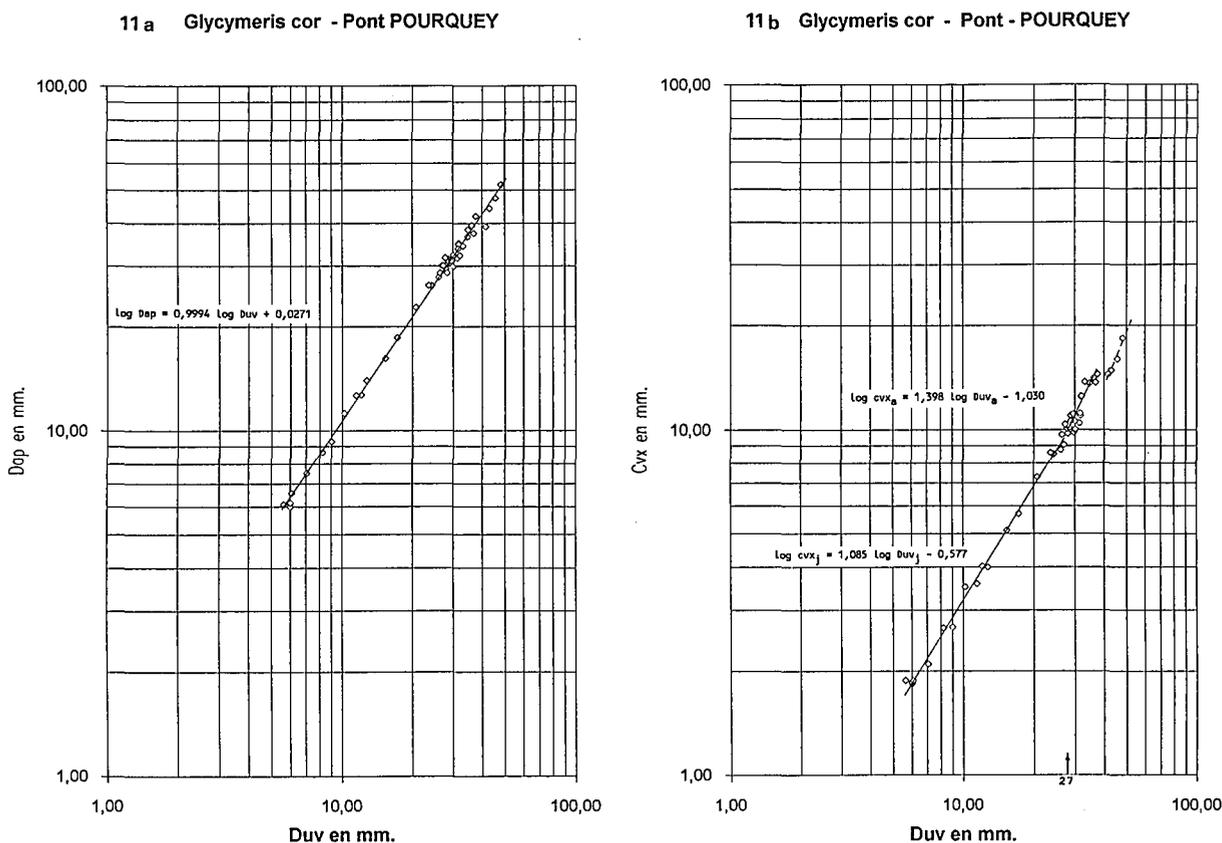


Fig. 11 — Croissance relative de Dap et Duv (11a), et de cvx et Duv (11b).

Fig. 11 — Relative growth of Dap and Duv (11a), and cvx and Duv (11b).

de la grandeur de référence. On remarque le changement du taux d'allométrie à Duv = 27 mm environ, pour le passage du stade juvénile au stade adulte (Fig.11b); un 2e ajustement du coefficient a pourrait exister pour les spécimens âgés (Duv>40 mm).

Remarque - Ces premières données biométriques seront à compléter par l'analyse d'autres paramètres pouvant préciser les modes de croissance et d'évolution de *G. cor*, et par la comparaison avec les données relatives aux autres espèces miocènes reconnues.

CONCLUSIONS

Les *Glycymeris* constituent un groupe diversifié et abondamment représenté dans les faluns miocènes du Bassin Aquitain. Si différentes espèces sont citées, avec plus ou moins de détails, dans plusieurs monographies malacologiques anciennes, ce groupe n'avait pas encore fait l'objet de travaux particuliers en Aquitaine. Cette 1^{ère} révision des formes miocènes, abordée sur la base d'observations de populations, permet de différencier 5

principaux taxons, tant durant le Miocène inférieur que durant le Miocène moyen, et d'ébaucher les relations phylétiques dans certaines lignées. Un essai d'analyse biométrique montre la présence d'un certain polymorphisme chez une espèce très abondante (*G. cor*), qui a été plus spécialement examinée. Les études ultérieures (en cours) permettront d'une part de préciser la systématique des taxons reconnus ainsi que leur répartition géographique régionale, et d'autre part d'étendre les méthodes quantitatives aux autres espèces, de façon à déterminer la variabilité et les modalités d'évolution de chaque forme.

REMERCIEMENTS

Nous remercions P. Maestrati (Muséum Paris; prêt de *Glycymeris* actuels) et M. Bongrain (remarques en biométrie).

Bibliographie

- Alvinerie, J.; Antunes, M.T.; Cahuzac, B.; Lauriat-Rage, A.; Montenat, C. & Pujol, C. (1992) - Synthetic data on the paleogeographic history of Northeastern Atlantic and Betic-Rifian basin, during the Neogene (from Brittany, France, to Morocco). *Palaeogeogr., Palaeoclim., Palaeoecol.*, Amsterdam, 95: 263-286.
- Babin, C. & Glémarec, M. (1971) - Ecologie et paléocéologie des bivalves marins des sédiments meubles. *Haliotis*, 1, 2: 105-125.
- Baldi, T. (1962) - *Glycymeris s.s.* des europäischen Oligozäns und Miozäns. *Ann. Hist. Nat. Mus. Hungarici*, Budapest, LIV: 85-142.
- Benoist, E. (1884) - L'étage oligocène moyen dans la commune de Gaas (Landes). *Bull. Soc. Borda*, Dax, 9^e année (1): 53-61.
- Bongrain, M. (1988) - Les *Gigantopecten* (Pectinidae, Bivalvia) du Miocène français. Croissance, morphogenèse, paléocéologie. *Cahiers Paléont. Paris*, Ed. C.N.R.S., 230 p.
- Cahuzac, B. (1984) - Les faunes de Miogypsinidae d'Aquitaine méridionale (France). *2e Sympos. Intern. Forum. Benthiques (Benthos'83)*, Pau (Avril 1983), H. J. Oertli Ed.: 117-129.
- Cahuzac, B. & Poignant, A. (1988) - Les foraminifères benthiques de l'Oligocène terminal du vallon de Poustagnac (Landes, Bassin d'Aquitaine, SO de la France). Découverte de *Cycloclypeus* et de *Pararotalia* à loges équatoriales supplémentaires. *Rev. Paléobiol. Genève*, vol. sp. 2 (Benthos'86): 633-642.
- Cahuzac, B. & Saubade, A.M. (1978) - Le gisement d'Estoti à St Paul-lès-Dax (Landes). Etude de la malacofaune fossile. *Bull. Soc. Borda*, Dax, 369 (1): 103-118, 370 (2): 237-248.
- Chavanon, S.; Martin, M. & Saubade, A.M. (1977) Le falun de Pont-Pourquey (Saucats: Gironde). Buts et méthodes en paléocéologie. N^o spécial *Cahiers Biol.-Géol. région.*, C.R.D.P. Bordeaux, 457 p.
- Cossmann, M. (1921-1922) - Synopsis illustré des Mollusques de l'Eocène et de l'Oligocène du Bassin d'Aquitaine. *Mém. Soc. Géol. France*, Paris, 55, t.23 (III-IV); t.24 (I-II).
- Cossmann, M. & Peyrot, A. (1909-1932) - Conchologie néogénique de l'Aquitaine. *Actes Soc. Lin.*, Bordeaux, XLV-LXXXV.
- Dollfus, G.F. (1909) - Etude critique sur quelques coquilles fossiles du Bordelais. *Actes Soc. Lin.*, Bordeaux, 62: 335-379.
- Dollfus, G.F. & Dautzenberg, P. (1913) - Conchyliologie du Miocène moyen du Bassin de la Loire. I: Pélécy-podes. *Mém. Soc. Géol. France*, Paléont., 27, 5: 297-378.
- Fontannes, F. (1882) - *Les mollusques pliocènes de la Vallée du Rhône et du Roussillon. II, Acéphales*, p.1-321, Lyon (Georg Ed.) et Paris (Savy Ed.).
- Freneix, S.; Saint-Martin, J.P. & Moissette, P. (1987) - Bivalves Ptériomorphes du Messinien d'Oranie (Algérie occidentale). *Bull. Mus. Nation. Hist. Nat. Paris*, 9, C, 1: 3-61.
- Gitton, J.L.; Lozouet, P. & Maestrati, P. (1986) - Biostratigraphie et paléocéologie des gisements types du Stampien de la région d'Etampes (Essonne). *Géologie de la France*, 1: 3-101.
- Glibert, M. & Van de Poel, L. (1965) - Les Bivalves fossiles du Cénozoïque étranger des collections de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique. *Mém. Institut Royal Sc. Natur. Belgique*, Bruxelles, 2, 77, 112 p.
- Lamy, E. (1911) - Révision des *Pectunculus* vivants du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris. *Journ. Conchyl.*, Paris, 55: 1-111.
- Lauriat-Rage A. (1981) - Les Bivalves du Redonien (Pliocène atlantique de France); signification stratigraphique et paléobiogéographique. *Mém. Mus. Nation. Hist. Nat. Paris*, C, Sc.Terre, XLV, 174 p.
- Parentan, P. (1974) - *Carta d'identità delle conchiglie del Mediterraneo*. Vol.II, 1, Ed. Bios Taras, Taranto, 279 p.
- Pasteur-Humbert, C. (1962) - Les mollusques Testacés du Maroc. II: Lamellibranches et Scaphopodes. *Trav. Inst. Sc. Chérifien*, Rabat, 28, 184 p.

- Peres, J.M. & Picard, J. (1964) - Nouveau manuel de bionomie benthique de la mer Méditerranée. *Rec. Trav. Stat. Mar. Endoume*, 31, 47: 1-137.
- Sacco, F. (1898) - *I molluschi dei terreni terziarii del Piemonte e della Liguria*. Parte XXVI, 93 p., Torino.
- Sirna G. (1978) - Problemi di nomenclatura: la priorita di *Glycymeris insubricus* (Brocchi). *Conchiglie*, Milan, 14 (9-10): 181-184.
- Thomas, R.D.K. (1975) - Functional morphology, ecology and evolutionary conservatism in the Glycymerididae (Bivalvia). *Palaeontology*, London, 18, 2: 217-254.
- Tournouer, R. (1873) - Note sur les terrains miocènes des environs de Sos et de Gabarret (Lot-et-Garonne et Landes). *Actes Soc. Lin. Bordeaux*, XXIX, 9: 119-169.
- Vergneau A.M. (1966) - *Monographie de la faune malacologique des gisements-types de l'Oligocène aquitain*. Thèse Sc.Nat., Univ. Bordeaux, 454 p.

PLANCHES

PLANCHE I

(sauf indication contraire, les spécimens sont déposés à la Faculté des Sciences de Bordeaux)

Fig. 1 — *Glycymeris gr. lugensis* (Dap=31,3 mm), VG. St-Martin-d'Oney, Aquitaniensupérieur. Coll.Lesport. 1a:vue externe, 1b:vue interne, 1c:vue de profil du côté umbonal, 1d:détail de l'ornementation externe, bord palléal antérieur (x 3,6). N°Tyfipal Univ.Bordeaux: 52-1-3.

Fig. 2 — *Glycymeris gr. textus* (Dap=14,5 mm), VD. Léognan-Le Thil, Aquitaniensupérieur. Coll.Neuville. Morphe peu ornée. 1a:vue externe, 1b:vue interne, 1c:vue de profil. N°Tyfipal: 12-1-4.

Fig. 3 — *Glycymeris gr. textus* (Dap=16,7 mm), VD. Clermont, Burdigalien. Coll.Neuville. Morphe ornée. 1a:vue externe, 1b:vue interne, 1c:vue de profil. N°Tyfipal: 54-1-1.

Fig. 4 — *Glycymeris gr. textus* (Dap=18,3 mm), VD. Parleboscq-La Guirande, Langhien. Coll.Brochon, Muséum de Bordeaux. Morphe ornée. 1a:vue externe, 1b:vue interne, 1c:vue de profil.

Fig. 5 — *Glycymeris gr. pilosus* (Dap=57,8 mm), VG. Salles-Debat, Miocène moyen. Coll.Folliot. 5a:vue externe, 5b:vue interne, 5c:vue de profil. N°Tyfipal: 11-1-3.

PLANCHE I

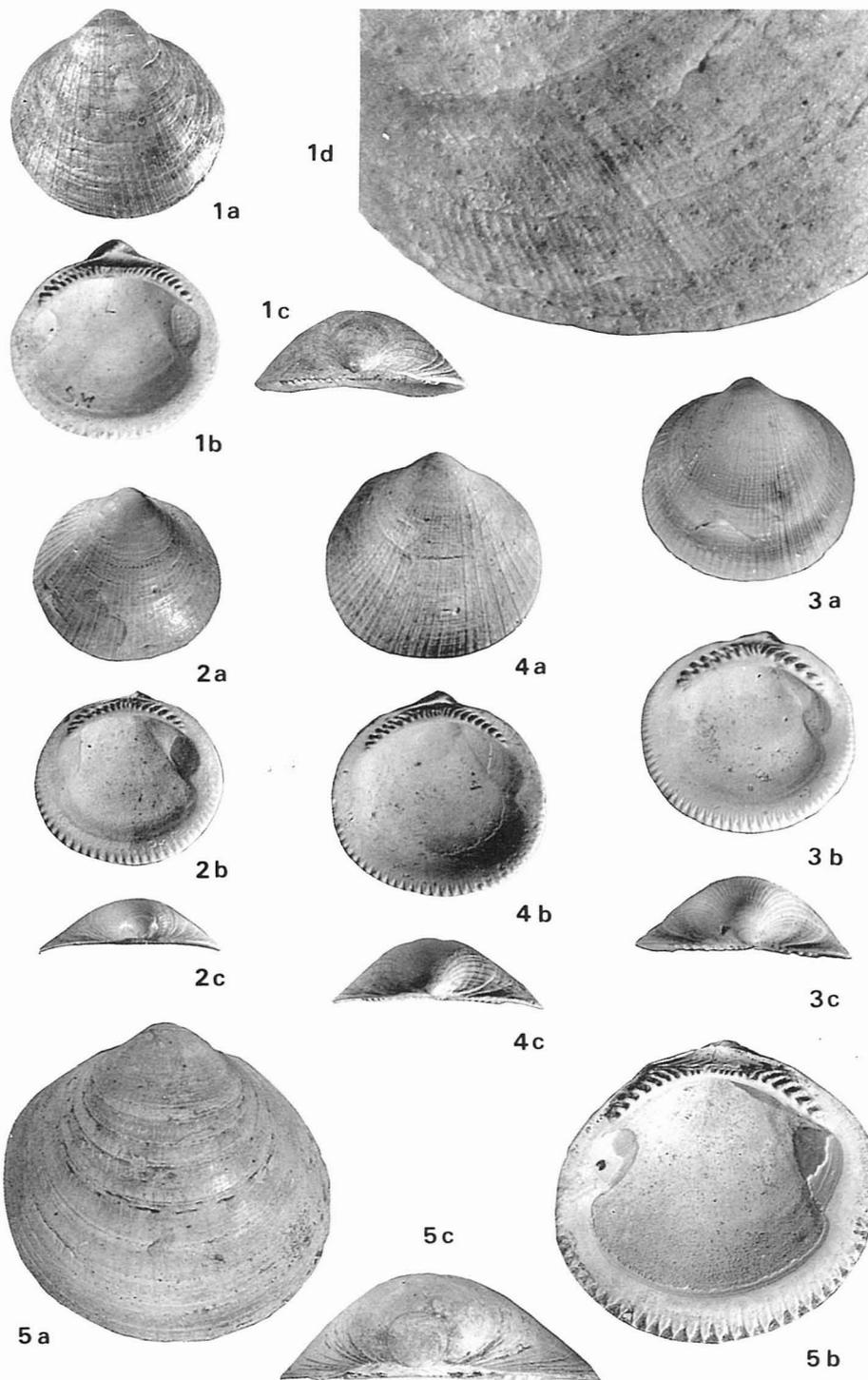


PLANCHE II

(sauf indication contraire, les spécimens sont déposés à la Faculté des Sciences de Bordeaux)

Fig. 1 — *Glycymeris inflatus* (Dap=76,3 mm), VG. Cestas-Fourcq, Burdigalien inférieur. Coll.Grateloup. 1a:vue externe, 1b:vue interne, 1c:vue de profil. N°Tyfipal: 33-1-4.

Fig. 2 — *Glycymeris bimaculatus bimaculatus* (Dap=69 mm), VG. Cestas-Pré Cazeaux, Burdigalien inférieur. Coll.Magne. 2a:vue externe, 2b:vue interne, 2c:vue de profil. N°Tyfipal: 33-1-5.

Fig. 3 — *Glycymeris bimaculatus deshaysi* (Dap=76,5 mm), VG. Lucbardez-Pont de Canenx, Burdigalien basal. Coll.Cluzaud. 3a:vue externe, 3b:vue interne, 3c:vue de profil. N°Tyfipal: 55-1-1.

PLANCHE II

