

Un nouveau genre de Pholadidae (Mollusca, Bivalvia) du Paléogène inférieur du nord de l'Atlantique

Jean-Michel PACAUD

5, Avenue Pablo Picasso - F - 94120 Fontenay-sous-Bois, France

MOTS CLES. Pholadidae, Paléogène inférieur, Atlantique, Europe, Etats Unis, Systématique.

KEYWORDS. Pholadidae, Early Paleogene, Atlantic Ocean, Europe, United States, Systematics.

RESUME. La position systématique de toutes les espèces de la sous-famille des Pholadinae du Paléogène inférieur est revue. Les caractères morphologiques propres à ces espèces permettent de les séparer du genre *Barnea* où elles étaient jusqu'ici classées. La comparaison avec les autres genres de Pholadinae conduit à proposer un nouveau genre, *Cyrtopleuropsis*. Ces espèces sont seulement connues en Atlantique et sont les suivantes: pour l'Europe, *Cyrtopleuropsis orbignyana* (Lévesque in Graves, 1847); *C. freyreti* (Plaziat, 1970); *C. lescailloni* nov. sp. et pour les Etats-Unis, *C. alatoidea* (Aldrich, 1886). Une distribution stratigraphique de l'ensemble des Pholadinae cénozoïques est donnée.

ABSTRACT. The aim of this work is a review of the systematics of all Pholadinae from the Lower Paleogene. Except *Cyrtopleuropsis lescailloni* which is new, these species are currently assigned in the genus *Barnea*. However comparisons with *Barnea* and other genera of Pholadinae show distinctive morphological characters which permit to propose a new genus, *Cyrtopleuropsis*. Paleogene species are only known in an Atlantic Ocean: for the Europe, *Cyrtopleuropsis orbignyana* (Lévesque in Graves, 1847); *C. freyreti* (Plaziat, 1970); *C. lescailloni* nov. sp. and for the United States, *C. alatoidea* (Aldrich, 1886). Stratigraphic distribution is given for all caenozoic Pholadinae.

INTRODUCTION

L'Examen des Pholadinae du Paléogène inférieur du Nord de l'Atlantique m'avait conduit à rapporter *Pholas orbignyana* (Lévesque in Graves, 1847), de l'Eocène du Bassin Anglo-parisien, dans le genre *Cyrtopleura* Tryon, 1862 (LE RENARD & PACAUD, 1995). De nouvelles récoltes de ce matériel rare et généralement mal conservé permettent des observations supplémentaires pour préciser la position systématique de ce groupe de Pholadidae, aboutissant à proposer un nouveau genre: *Cyrtopleuropsis*.

Abbreviations utilisées

MNHN-LP: Laboratoire de Paléontologie. Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris.

MNHN-BIMM: Laboratoire de Biologie des Invertébrés Marins et Malacologie. Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris.

UPMC: Service de la collection de Paléontologie, Université Pierre et Marie Curie, Paris VI.

BMNH: The Natural History Museum, Londres.

USNM: National Museum of Washington.

PRI: Paleontological Research Institution, Ithaca, New York.

ETUDE SYSTEMATIQUE

Famille: **PHOLADIDAE** Lamarck, 1809

Sous-Famille: **Pholadinae** Lamarck, 1809

Genre: *Cyrtopleuropsis* nov. gen.

Espèce-type: *Pholas orbignyana* Lévesque in Graves, 1847 (= *Pholas levesquei* Watelet, 1851)

Derivatio nominis. Forme fossile rappelant par sa morphologie le genre *Cyrtopleura*. Genre grammatical: féminin.

Diagnose. Coquille allongée. Bord antérieur acuminé. Bord postérieur atténué. Bord antéro-ventral échancré et sinueux. Bord cardinal retourné sur le crochet. Réflexion umbonale non cloisonnée. Charnière pourvue d'un chondrophore. Apophyse large et arrondie. Surface dorsale présentant une sculpture

radiaire s'interrompant à mi-longueur de la valve, découpant en festons le bord antérieur. Région dorso-postérieure marquée par de nombreuses granulations.

Distribution. La présence de Pholades dans le Bassin de Paris fut relevée pour la première fois dans le Cuisien par Lévesque (1847) avec *Pholas orbignyana*. L'espèce fut découverte plus tard par l'abbé LAMBERT dans les sables sparnaciens de Sinceny (Aisne). D'après un moule interne provenant de la collection Armand BAZIN, DESHAYES (1857, p. 135) signale *P. orbignyana* du Thanétien de Gannes (Oise). PERREAU (WYNS & al., 1981, p. 50) cite avec doute cette espèce du Thanétien de Bachivillers (Oise) d'après une valve incomplète (matériel non conservé, comm. Perreau). DESHAYES (1857, p. 135) signale aussi *P. orbignyana* au Lutétien d'après des fragments provenant de Grignon (Yvelines) et un exemplaire récolté par DUTEMPLE à Damery (Marne). L'espèce est également signalée par de nombreux auteurs dans l'Eocène d'Angleterre. Au Paléocène des Etats-Unis, une autre espèce est décrite par ALDRICH (1886) de Gregg's Landing (Alabama), *Pholas alatoidea*. PLAZIAT (1970) a décrit une espèce du Sparnacien des Corbières septentrionales, *Barnea freyetti*, proche de *Pholas orbignyana*.

Discussion générique. La fragilité du test des Pholades rend très rare la conservation complète à l'état fossile de leurs valves et de leurs plaques accessoires (protoplax, mesoplax et metaplax). Après la mort de l'animal, ces plaques accessoires sont dispersées et généralement détruites. Leurs formes énigmatiques furent à l'origine de méprises de la part de divers auteurs. COSSMANN (1907, p. 201-202) décrit l'apophyse de *Cyrtopleuropsis orbignyana* comme *Avicula moloti* du Sparnacien de Pourcy (Marne). Des protoplax ou des apophyses furent aussi déterminés comme *Scutum*, *Crepidula*, *Acmaea* ou *Patella* (TURNER, 1954). Ces plaques accessoires permettent une distinction générique. Les protoplax de *Barnea* Leach in Risso, 1826 à sillon médian prononcé et de *Anchomasa* Leach, 1852 sans sillon médian se distinguent de celui de *Monothyr*a Tryon, 1862 plus triangulaire et de celui de *Cyrtopleura* Tryon, 1862, en forme de T. LAURIAT-RAGE & MAKINSKY (1983) ont signalé la présence de plusieurs protoplax d'une pholade dans le Miocène moyen de Thenay (Indre-et-Loire) et ont ainsi pu rapporter au sous-genre *Monothyr*a, l'espèce *Pholas dujardini* Mayer, 1859. GLIBERT & VAN DE POEL (1966, p. 14-15) plaçaient alors cette dernière dans le sous-genre *Thovana* Gray, 1947.

Aucune de ces plaques n'a été retrouvée dans le Bassin de Paris. De ce fait l'interprétation générique fondée sur le protoplax ne peut être établie et repose donc sur la forme de la coquille, de l'apophyse et sur la présence à la charnière d'un chondrophore, modification de la charnière servant de surface d'insertion au résilium.

Les genres *Pholas* (s. str.) Linné, 1758 (espèce-type *P. (s. str.) dactylus* Linné, 1758), *Pholas (Thovana)* Gray, 1847 (espèce-type *P. (Thovana) campechiensis* Gmelin, 1791), et *Pholas (Monothyr*a) Tryon, 1862 (espèce-type *P. (Monothyr*a) *orientalis* Gmelin, 1791) (Figs. 23-28) se caractérisent par le cloisonnement alvéolaire de la réflexion umbonale et diffèrent donc des coquilles paléogènes. Chez l'espèce-type de *Barnea* (s. str.) Leach in Risso, 1826, *B. (s. str.) candida* (Linné, 1758), l'ornementation radiaire atteint l'extrémité postérieure, l'échancrure antéro-ventrale est à peine indiquée et l'extrémité antérieure est arrondie, non baillante, l'apophyse est d'une forme étroite et courbe. Un chondrophore est présent chez *B. candida*, cependant il est nettement plus faible et moins projeté que celui des coquilles paléogènes (Figs. 29-30). L'échancrure antéro-ventrale des coquilles paléogènes rappelle celle de *Zirfaea* Leach in Gray, 1847 (espèce-type *Zirfaea crispata* (Linné, 1758) (Figs. 33-34), mais la région médiane des valves de *Zirfaea* montre un sulcus umbono-ventral, correspondant à la clavicule de la face interne, ce qui exclut tout rapprochement. L'espèce-type du sous-genre *Barnea (Anchomasa)* Leach, 1852, *B. (Anchomasa) parva* (Pennant, 1777) est plus proche par son échancrure antéro-ventrale sinueuse, par son extrémité antérieure en forme de rostre ainsi que par ses côtes radiaires s'interrompant à mi-longueur de la valve (Figs. 31-32). Toutefois la forme des valves, tordue, courte et large, souvent tronquée dans la région postérieure, l'échancrure ventrale plus longue (elle atteint la moitié de la longueur totale), la forme de son apophyse, étroite et fortement courbée, écartent tout autre rapprochement avec les coquilles paléogènes.

C'est finalement avec les coquilles de *Cyrtopleura* (s. str.) Tryon, 1862 et *Cyrtopleura (Scobinopholas)* Grant & Gale, 1931 que *Cyrtopleuropsis* s'apparente le plus (tableau 1). L'ornementation des coquilles paléogènes concorde assez bien avec celle de l'espèce-type de *Cyrtopleura* (s. str.), *C. (s. str.) cruciger* (Sowerby, 1834). Toutefois les valves de cette dernière présentent une sculpture radiaire se poursuivant au-delà de la région médiane, s'atténuant progressivement au lieu de cesser brusquement vers le milieu de la longueur (Figs. 19-20). L'apophyse est d'une forme étroite, fortement courbée et creusée, alors que celles observées encore en place sur les charnières de *Cyrtopleuropsis orbignyana* (Lévesque in Graves, 1847), de *C. alatoidea* (Aldrich, 1886) et de *C. lescailloni* sont plus petites, plus larges et plus arrondies. Les fortes côtes radiaires de la région antérieure de *Cyrtopleuropsis* rappellent celles que l'on observe chez l'espèce-type du sous-genre *Scobinopholas* Grant & Gale, 1931, *Cyrtopleura (Scobinopholas) costata* (Linné, 1758); toutefois chez *Scobinopholas* la sculpture radiaire persiste sur toute la surface dorsale des valves et le bord antérieur est nettement arrondi (Figs. 21-22), l'apophyse est large et arrondie. Les empreintes musculaires nettes ainsi que le sinus palléal large et profond de *Cyrtopleura* (s. str.) rappelle assez celui de

Cyrtopleuropsis. Chez *Scobinopholas* le sinus palléal est invisible et certaines coquilles de *Cyrtopleura* (*Scobinopholas*) *costata* montrent, en dessous de l'empreinte de l'adducteur postérieur, une saillie donnant plus d'assise pour l'attache du muscle. La présence chez *Cyrtopleuropsis* d'un chondrophore, visible seulement chez quelques Pholades, notamment chez *Cyrtopleura* (*s. str.*), la rapproche du groupe *Cyrtopleura-Scobinopholas*. Il faut cependant remarquer l'absence de granulations sur la surface dorso-postérieure et d'échancrure ventrale chez *Cyrtopleura* et *Scobinopholas*. L'extrémité antérieure, arrondie et à peine baillante, contraste avec les coquilles paléogènes. TRACEY (communication personnelle) observe que *C. orbignyana* ne se récolte que dans des gisements à substrat non induré. *C.*

orbignyana se rencontre dans des gisements tels que Abbecourt, Bachivillers, Cuise-la-Motte, Pierrefonds, Trosly-Breuil, Liancourt-Saint-Pierre, Le Rocquet et Sinceny où le substrat semble avoir été sableux ou sablo-vaseux. Ceci va dans le sens de notre rapprochement générique car les *Cyrtopleura* actuelles sont inféodées aux substrats meubles, tandis que *Barnea*, genre dans lequel les auteurs classaient jusqu'ici les diverses espèces discutées ici, creuse des niches dans la roche. Une morphologie et une écologie comparable suggèrent des relations étroites entre *Cyrtopleuropsis* et les genres *Cyrtopleura* et *Scobinopholas* qui en dérivent probablement (d'où le rapprochement fait par TRACEY (1986), LE RENARD & PACAUD (1995) et JEFFERY & TRACEY (1997) pour *Pholas orbignyana*).

	<i>Cyrtopleuropsis</i>	<i>Cyrtopleura</i>	<i>Scobinopholas</i>	<i>Pholas</i>	<i>Monothyra</i>	<i>Thovana</i>	<i>Barnea</i>	<i>Anchomas</i>	<i>Zirfaea</i>
Présence de granulations sur la face dorsale	•	-	-	-	-	-	-	-	-
Plaques accessoires	inconnues	•	•	•	•	•	•	•	•
Présence d'un chondrophore	•	•	•	-	-	-	•	-	-
Réflexion umbonale simple	•	•	•	-	-	-	•	•	•
Réflexion umbonale cloisonnée	-	-	-	•	•	•	-	-	-
Apophyse large (Fig. 7)	•	-	•	-	•	-	-	-	-
Apophyse étroite (Fig. 30)	-	•	-	•	-	•	•	•	•
Sinus palléal large et profond	•	•	invisible	•	invisible	•	invisible	•	•
Empreintes musculaires bien marquées	•	•	•	•	faibles	•	faibles	faibles	•
Présence d'une échancrure antéro-ventrale	•	-	-	•	-	-	-	•	•
Présence d'un sulcus umbono-ventral	-	-	-	-	-	-	-	-	•
Ornementation radiaire s'interrompant à mi-longueur de la valve	•	-	-	-	-	-	-	•	•
Ornementation radiaire couvrant la totalité de la surface dorsale	-	-	•	-	-	-	•	-	-
Ornementation radiaire s'atténuant au-delà de la mi-longueur de la valve	-	•	-	•	•	•	-	-	-

Tableau 1.

Cyrtopleuropsis orbignyana
(Lévesque in Graves, 1847) nov. comb.
(Figs. 1-9 et 13)

1847 *Pholas Orbignyana* Lévesque in Graves : 643.

Synonymie:

1851 *Pholas Levesquei* Watelet : 11, pl. I, fig. 1-5.

1906 *Avicula? Moloti* Cossmann & Pissarro : pl. XLV, fig. 121-14.

1907 *Avicula Moloti* Cossmann & Pissarro : 201-202, pl. VII, fig. 121-14.

1963 *Barnea cf. levesquei* (Watelet) - Stinton : 68-69, pl. 8, fig. 1-5; pl. 9, fig. 1-2.

1963 *Barnea cingulata* Stinton : 69, pl. 8, fig. 6a-b.

1981 *Barnea* sp. Perreau in Wyns & al. : 50.

Autres références:

1850 *Pholas orbignyana* Lévesque in Graves - d'Orbigny : 321, n° 439.

1856 *Pholas Levesquei* Watelet - Deshayes : pl. VI, fig. 10-12; p. 135-136 (1857).

1882 *Pholas Levesquei* Watelet - Zittel : 138, fig. 197a-b.

1885 *Pholas Orbignyi* Lévesque in Graves - Chelot : 192.

1886 *Pholas Levesquei* Watelet - Fritel : pl. II, fig. 9.

1886 *Barnea Levesquei* (Watelet) - Cossmann : 13.

1891 *Dactylina Levesquei* (Watelet) - Newton : 94.

1930 *Barnea levesquei* (Watelet) - Wrigley : 378.

1986 *Cyrtopleura levesquei* (Watelet) - Tracey : 118.

1995 *Cyrtopleura orbignyana* (Lévesque in Graves) - Le Renard & Pacaud : 67.

1996 *Cyrtopleura orbignyana* (Lévesque in Graves) - Pacaud & Le Renard : 184.

1996 *Cyrtopleura levesquei* (Watelet) - Tracey, Todd, Le Renard, King & Goodchild : 136-137.

1997 *Cyrtopleura levesquei* (Watelet) - Jeffery & Tracey : 89-90, pl. 6, fig. 15.

Localité-type. Cuise-la-Motte (Oise), Cuisien.

Distribution de l'espèce. Thanétien - Yprésien (Paléocène - Eocène).

Matériel-type. Non retrouvé.

Matériel thanétien. Sables de Bracheux, Bachivillers, lieu-dit " Remise Madame " (Oise): 1 valve gauche, Fig. 5 (coll. Pons); 1 fragment, valve droite (coll. Pacaud, lot n° P25359); 1 fragment, valve droite (coll. Lescaillon); Abbecourt, lieu-dit " Bois des Godins " (Oise): 1 fragment (coll. Pacaud, lot n° P24889).

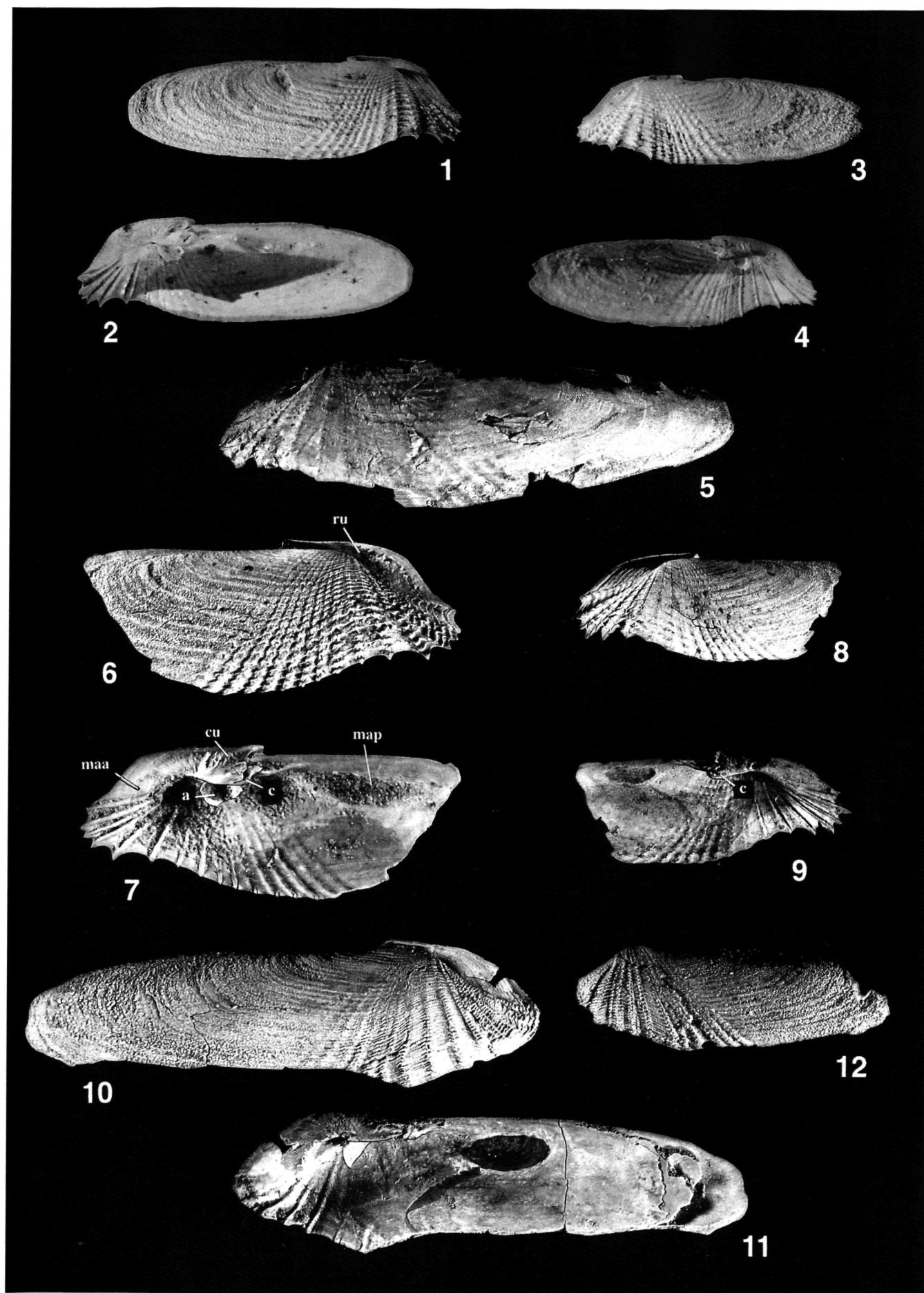
Autre matériel examiné. Cuisien: Cuise-la-Motte (Oise), 1 valve droite, longueur: 32 mm., Figs. 1-2 (coll. Lhomme, MNHN-LP, lot n° B50646), 1 valve gauche, longueur: 27 mm., Figs. 3-4 (coll. Lhomme, MNHN-LP, lot n° B50646); 1 valve droite mutilée, Figs. 6-7 (coll. Pacaud, lot n° P32275), 1 valve gauche incomplète, Figs. 8-9 (coll. Pacaud, lot n° P32275); 20 valves (coll. Marceaux, MNHN-LP); Pierrefonds (Oise): 23 exemplaires en connection (coll. Munier-Chalmas, UPMC); Trosly-Breuil (Oise): 1 valve droite (coll. Pacaud, lot n° P36113); Le Roquet (Oise): 2 valves gauches et 1 valve droite incomplètes (coll. Pacaud, lot n° P36304). Sparnacien: Sinceny (Aisne): 2 valves droites incomplètes (coll. Pacaud, lot n° P45360).

Description du matériel thanétien. Coquille de 97 mm. de long et de 29 mm. de large, fortement inéquilatérale. Bord antérieur acuminé, terminé par un rostre. Bord postérieur long et atténué. Bord antéro-ventral échancré et sinueux. Bord cardinal fortement

retourné, enveloppant le crochet. Réflexion umbonale sinueuse et non cloisonnée. Chondrophore bilobé, lame inférieure courte. Apophyse large et arrondie. Surface dorsale présentant toujours, dans la région antérieure, une sculpture radiaire composée de 16 côtes fortement marquées dans le test s'interrompant à mi-longueur de la valve. Les huit premières sont puissantes, largement espacées, gravant profondément leurs empreintes dans la face interne de la valve; se comportant comme des carènes lisses sur la face interne de la valve, se projetant en pointes aiguës sur le bord antéro-ventral, le découpant en festons plus ou moins profonds. Sur la face externe, les côtes sont en revanche puissamment sculptées de chevrons épineux imbriqués les uns dans les autres. La sculpture radiaire qui suit est constituée de 8 autres côtes plus rapprochées et cesse brusquement vers le milieu de la longueur. Leur ornementation est plus faible. La surface interne des valves conserve également leurs traces sous la forme de lignes martelées par les petites écailles externes. Elles sont bien moins gravées dans le test que les huit premières et leur inclinaison umbono-antéro-ventrale est à l'opposé de ces dernières. La région postérieure est parcourue de lignes de croissance sublamelleuses, régulières, faiblement marquées et de très nombreuses granulations rappelant celles qui peuvent s'observer à la surface de *Panopea* Ménard ou de *Poromya* Forbes. L'impression du muscle adducteur postérieur est ovale, étroite et allongée. Le sinus palléal est large, aigu en sa partie palléo-ventrale, remontant très haut vers l'impression, petite et ovulaire, du muscle adducteur antérieur.

Comparaison avec le matériel cuisien. La sculpture de la face dorsale et l'inclinaison umbono-antéro-ventrale des costules rayonnantes sont identiques lorsque l'on compare la valve de la Figure 5 du Thanétien et celles des Figures 1-4 du Cuisien de Cuise-la-Motte. D'autre part, l'identité des valves du Cuisien et de celles du Thanétien se retrouve sur les traces musculaires, le chondrophore et l'apophyse. Le test moins convexe des coquilles de Bachivillers est dû à une déformation par compaction post-sédimentaire. L'attribution du matériel thanétien à *Cyrtopleuropsis orbignyana* ne fait aucun doute.

Figs. 1-2. *Cyrtopleuropsis orbignyana* (Lévesque in Graves, 1847), valve droite de Cuise-la-Motte (Oise), Eocène inférieur (Cuisien), collection Lhomme, MNHN-LP, lot n° B50646. (Photo L. Merlette). x 2. **Figs. 3-4.** *Cyrtopleuropsis orbignyana* (Lévesque in Graves, 1847), valve gauche de Cuise-la-Motte (Oise). Eocène inférieur (Cuisien), collection Lhomme, MNHN-LP, lot n° B50646. (Photo L. Merlette). x 2. **Fig. 5.** *Cyrtopleuropsis orbignyana* (Lévesque in Graves, 1847), valve gauche de Bachivillers (Oise). Paléocène (Thanétien supérieur), collection Pons. (Photo P. Lozouet). grandeur nature, longueur: 97 mm., largeur: 29 mm. **Figs. 6-7.** *Cyrtopleuropsis orbignyana* (Lévesque in Graves, 1847), valve droite de Cuise-la-Motte (Oise). Eocène inférieur (Cuisien), collection Pacaud. ru: réflexion umbonale; cu: callosité umbonale; maa: empreinte du muscle adducteur antérieur; map: empreinte du muscle adducteur postérieur; a: apophyse; c: chondrophore. (Photo P. Lozouet). x 2. **Figs. 8-9.** *Cyrtopleuropsis orbignyana* (Lévesque in Graves, 1847), valve gauche de Cuise-la-Motte (Oise). Eocène inférieur (Cuisien), collection Pacaud. c: chondrophore. (Photo P. Lozouet). grandeur nature. **Figs. 10-11.** *Cyrtopleuropsis lescailloni* nov. sp., valve droite de Chamery (Marne). Eocène moyen (Lutétien moyen), holotype, MNHN-LP, lot n° R11583. (Photo P. Lozouet). x 1,5. **Fig. 12.** *Cyrtopleuropsis lescailloni* nov. sp., valve gauche de Chamery (Marne). Eocène moyen (Lutétien moyen), collection Pons. (Photo P. Lozouet). grandeur nature.



Barnea cingulata Stinton, 1962, (Figs. 13) fondée sur un unique exemplaire (BMNH, lot n° LL14708) du Lutétien de Selsey (*Balanophyllia* Bed, Sussex, Angleterre) ne diffère de *C. orbignyana* que par un contour palléo-ventral nettement arrondi avant de se prolonger par un bord postérieur atténué. Les dernières côtes radiaires sont plus espacées dans la région médiane, cependant, l'échancrure antéro-ventrale ainsi que la sculpture radiaire sont analogues. JEFFERY & TRACEY (1997) considèrent *Barnea cingulata* comme synonyme de *C. orbignyana*, ce que je soutiens également. Le contour particulier du bord palléo-ventral n'est qu'un caractère individuel de l'holotype. J'ajouterai que *C. orbignyana* est signalé au Paléocène et à l'Eocène en Angleterre par NEWTON (1891), WRIGLEY (1930), STINTON (1962), TRACEY (1986) ainsi que TRACEY & al. (1996).

***Cyrtopleuropsis lescailloni* nov. sp.**

(Fig. 10-12)

Synonymie: 1857 *Pholas Levesquei* Deshayes *partim*, non Watelet : 135 (non pl. 6, fig. 10-12).

Etage-type. Lutétien moyen (Eocène moyen).

Localité-type. Chamery, lieu-dit "Les Beurges" (Marne).

Derivatio nominis. Espèce dédiée à Michel Lescaillon.

Matériel-type. Holotype, Figs. 10-11 (MNHN-LP, lot n° R11583, récolte Lescaillon), valve droite.

Dimensions de l'holotype. Longueur: 75 mm., largeur: 18 mm.

Autre matériel. Chamery, lieu-dit "Les Beurges" (Marne): une valve droite (coll. Lescaillon); une valve gauche, Fig. 12 (coll. Pons); une valve gauche (coll. Boucher); Damery (Oise) *fide* DESHAYES; Grignon (Yvelines) *fide* DESHAYES.

Diagnose. Coquille allongée, fortement inéquilatérale.

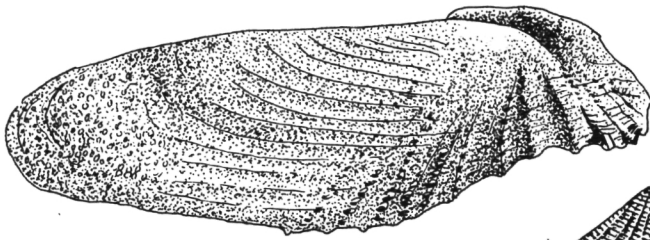
Bord antérieur court, acuminé. Bord postérieur long et atténué. Valve épaisse et convexe. Bord antéro-ventral échancré et sinueux. Région antérieure de la surface dorsale ornée d'une sculpture radiaire composée de 15 à 17 côtes, bien marquées dans le test, s'interrompant au premier tiers de la longueur de la valve. Dans sa partie extrême, les 9 ou 10 premières côtes sont puissamment sculptées de chevrons imbriqués les uns dans les autres. Leur courbure importante applique une très nette convexité au bord antérieur. Elles sont largement espacées. Ces espaces sont ornés par de nombreuses lignes de croissance fines et serrées. Les côtes gravent leurs empreintes dans la surface interne sous forme de carènes lisses. Dans sa partie médiane, la sculpture radiaire de la surface dorsale est constituée de 6 à 7 côtes dont l'espacement est moindre et dont l'ornementation est plus faible que sur les côtes antérieures; leur inclinaison est plus importante et elles sont festonnées de petites écailles allongées. La surface interne est à peine marquée par ces côtes. Région postérieure de la surface dorsale parcourue par de nombreuses lignes de croissance sublamelleuses, régulières et bien marquées. De très nombreuses granulations couvrent cette surface, essentiellement dans la partie postérieure de la coquille.

L'impression du muscle adducteur postérieur, ovale, étroite et allongée est située très haut. Le sinus palléal est large, aigu en sa partie palléo-ventrale, il remonte très haut vers l'impression, petite et ovale, du muscle adducteur antérieur. Le bord cardinal est fortement retourné et enveloppe le crochet. La réflexion umbonale est non cloisonnée. La charnière est pourvue d'un solide chondrophore, aigu à son extrémité. L'apophyse est large et arrondie.

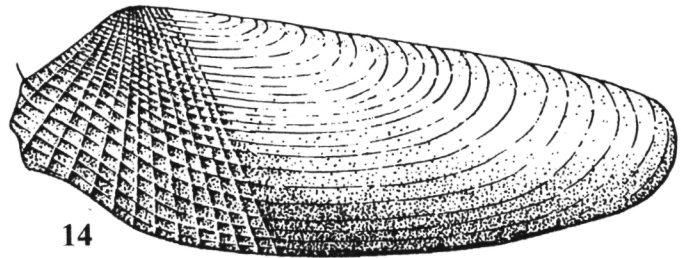
Comparaison. *C. lescailloni* se distingue de *C. orbignyana* par:

- une sculpture radiaire moins vigoureuse. Les espaces entre les costules sont nettement mieux festonnés par les lignes de croissance. Les côtes les plus proches du bord antérieur rejoignent la sinuosité de l'échancrure antéro-ventrale, donnant une nette convexité au bord antérieur (Fig. 12), tandis qu'elles sont fuyantes chez *C. orbignyana*, où pratiquement toutes les costules rejoignent le rostre antérieur (Fig. 8). L'ornementation rayonnante occupe chez *C. lescailloni* le tiers de la longueur totale, contre la moitié de la longueur chez *C. orbignyana*.

Fig. 13. *Barnea cingulata*, valve droite de Selsey (Sussex, Angleterre). Eocène moyen (Lutétien), holotype, BMNH, lot n° LL 14708. (d'après Stinton, 1963). x 2. **Fig. 14.** *Cyrtopleuropsis freyteti* (Plaziat, 1970), valve gauche de Montlaur (Aude). Sparnacien. (d'après Plaziat, 1970). x 2,5. **Fig. 15.** *Pholas aldrichi*, fragment de valve gauche de Bell's Landing (Alabama, Etats-Unis). Paléocène (Thanétien), holotype, USNM, lot n° 643735. (d'après de Gregorio, 1890). x 2. **Figs. 16-17.** *Cyrtopleuropsis alatoidea* (Aldrich, 1886), valve gauche de Gregg's Landing (Alabama, Etats-Unis). Paléocène (Thanétien), syntypes, USNM, lot n° 638792. (d'après de Gregorio, 1890). x 2. **Fig. 18.** *Cyrtopleuropsis alatoidea* (Aldrich, 1886), valve gauche de Gregg's Landing (Alabama, Etats-Unis), Paléocène (Thanétien), syntype, PRI, lot n° 183. (d'après Harris, 1897). x 2. **Figs. 19-20.** Espèce-type du sous-genre *Cyrtopleura* (*s.str.*), *C. (s.str.) cruciger* (Sowerby, 1834). (d'après Turner, 1954). x 2. **Figs. 21-22.** Espèce-type du sous-genre *Cyrtopleura* (*Scobinopholas*), *C. (S.) costata* (Linné, 1758). (d'après Turner, 1954). x 0,7.



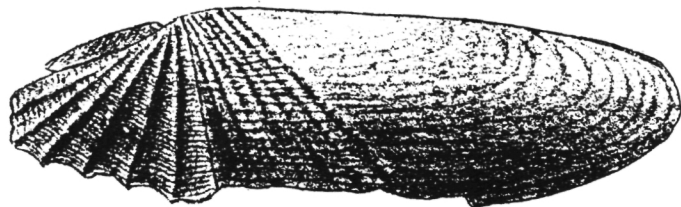
13



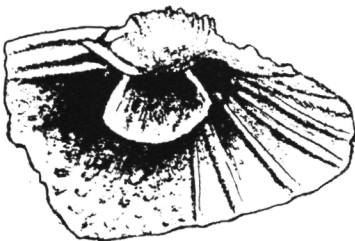
14



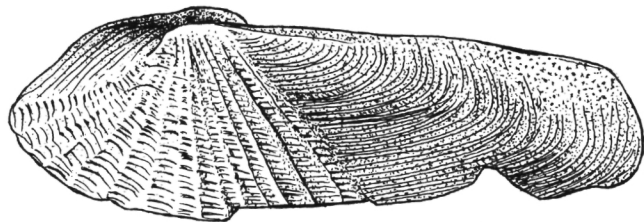
15



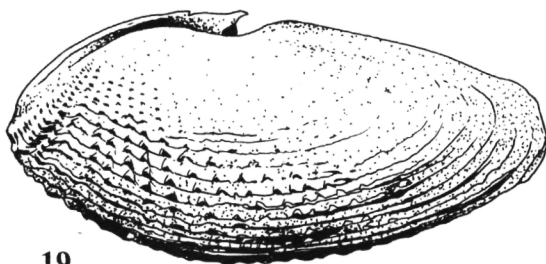
16



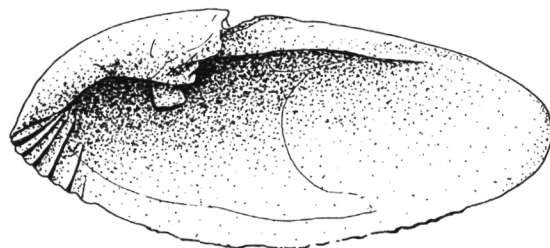
17



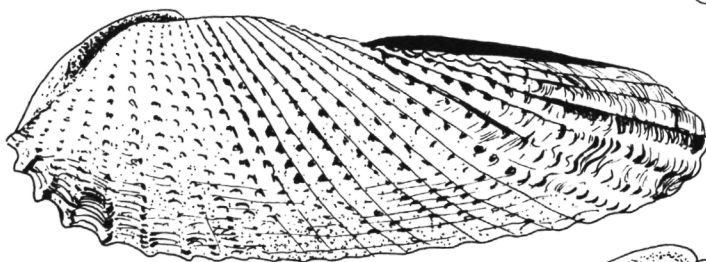
18



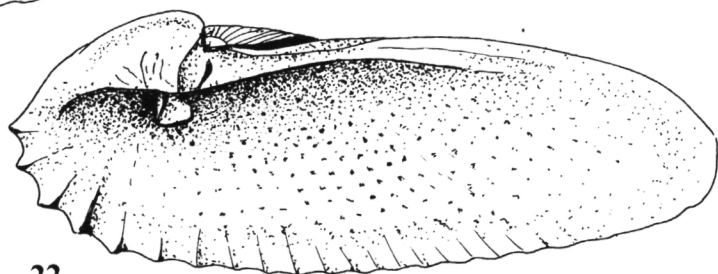
19



20



21



22

- une surface dorsale parcourue par de plus nombreuses lignes de croissance. Elles festonnent les côtes antérieures de chevrons moins importants et nettement plus imbriqués les uns dans les autres. Le contour de l'échancrure antéro-ventrale est de ce fait nettement moins découpé que celui de *C. orbignyana*.

- un bord antérieur plus nettement arrondi, moins acuminé. Le contour de la réflexion umbonale enveloppant le crochet est arrondi tandis qu'il est sinueux chez *C. orbignyana*.

- un chondrophore plus fort, plus nettement bilobé sur la valve gauche. La lame inférieure est plus longue, plus aigüe.

- une face interne moins marquée par la sculpture radiaire où seules les côtes les plus proches du bord antérieur sont visibles. Les stries de croissance sublamelleuses ne se distinguent absolument pas à l'intérieur de la coquille comme on peut le voir chez *C. orbignyana*.

- une position plus haute et plus étroitement allongée de l'impression du muscle adducteur postérieur, placée pratiquement contre le bord palléal. La pointe aiguë du sinus palléal est plus étroite.

Cyrtoleuropsis freyteti
(Plaziat, 1970) nov. comb.
(Fig. 15)

1970 *Barnea freyteti* Plaziat : 61-62, fig. 41; pl. IX, fig. 15a-b.

Matériel-type. Syntypes, SE de Montlaur, Aude (coll. Plaziat, lots n° 1836 et n° 1838); SW de Montlaur, Aude (coll. Plaziat, lot n° 1839); NW de Villemagne, Aude (coll. Plaziat, lot n° 1840).

Distribution. Yprésien (Sparnacien, Eocène inférieur).

Dimensions de l'exemplaire figuré (Syntype). Longueur: 34 mm.; largeur: 11 mm.

Observations. Cette espèce, contemporaine de *Cyrtoleuropsis orbignyana* (Sables sparnaciens de Sinceny, Aisne) s'en écarte toutefois par un allongement moins important, par un nombre de côtes moindre (12), et par l'inclinaison plus faible des côtes postérieures. L'ornementation rayonnante n'occupe seulement que le tiers de la longueur totale. Les coquilles ne sont pas isolées mais soudées à des plaquettes de calcaires bioclastiques et ne montrent pour la plupart que leur face externe. Les lots n° 1839

et 1840 montrent cependant leur face interne mais la charnière nous est inconnue et je ne peux donc discuter ni du chondrophore ni de l'apophyse; cependant les caractères morphologiques de la face dorsale de cette espèce, la sinuosité du bord antéro-ventral ainsi que la projection du bord antérieur, confirment l'appartenance de *Barnea freyteti* au genre *Cyrtoleuropsis*.

Cyrtoleuropsis alatoidea
(Aldrich, 1886) nov. comb.
(Fig. 15-18)

1886 *Pholas alatoidea* Aldrich : 36, pl. 4, fig. 9a-c.

Synonymie.

1848 *Pholas Roperiana* Tuomey : 153. *nomen nudum*.

1890 *Pholas Aldrichi* de Gregorio : 237, pl. 38, fig. 17.

1893 *Barnea alatoidea Aldrichi* (de Gregorio) - Cossmann : 5.

1965 *Pholas sp.* Palmer & Brann : 266.

Autres références.

1890 *Pholas alatoidea* Aldrich - de Gregorio : 237, pl. 38, fig. 15-16.

1893 *Barnea alatoidea* (Aldrich) - Cossmann : 5.

1897 *Pholas alatoidea* Aldrich - Harris : 69, pl. 13, fig. 15-15a.

1899 *Pholas alatoideus* Aldrich - Harris & Veatch : 304, pl. 53, fig. 12.

1960 *Pholas alatoidea* Aldrich - Brann & Kent : 686.

1965 *Pholas alatoidea* Aldrich - Palmer & Brann : 265.

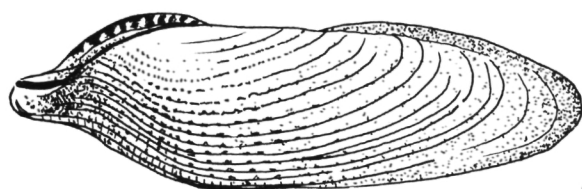
Matériel-type. Syntypes, Gregg's Landing, Alabama (Etats Unis): 2 valves gauches, dont une incomplète (USNM, lot n° 638792); Bell's Landing, Alabama (Etats Unis): 1 valve gauche incomplète (holotype du *Pholas aldrichi*, USNM, lot n° 643735).

Autre matériel. Gregg's Landing, Alabama (Etats Unis): 1 valve gauche et 1 valve droite incomplète (PRI, lots n° 183 et 184); Sabinetown, Texas (Etats Unis): " *Pholas sp.* " matériel perdu.

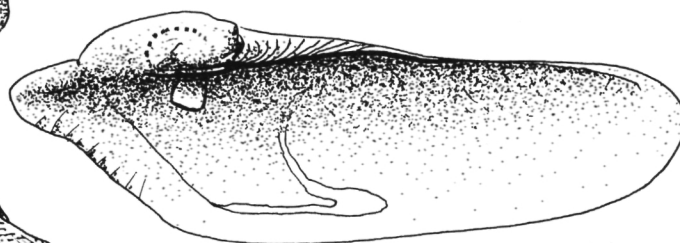
Distribution. Thanétien (Tusahoma Formation et Sabinetown Formation, Paléocène).

Dimensions. Valve gauche syntype (Fig. 16) : Longueur: 50 mm.; largeur: 14 mm.

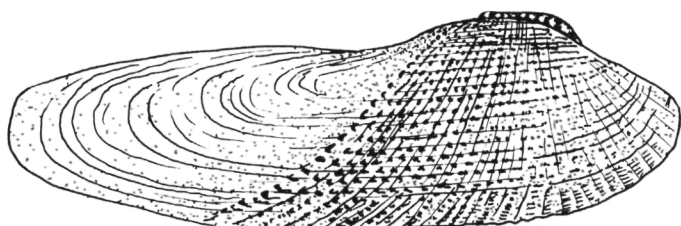
Figs. 23-24. Espèce-type du sous-genre *Pholas* (*s.str.*), *P. (s.str.) dactylus* Linné, 1758. Port-la-Nouvelle, Aude (coll. Pacaud). grandeur nature. **Figs. 25-26.** Espèce-type du sous-genre *Pholas* (*Monothyr*), *P. (M.) orientalis* Gmelin, 1791. (d'après Turner in Moore, 1969). x 1. **Figs. 27-28.** Espèce-type du sous-genre *Pholas* (*Thovana*), *P. (T.) campechiensis* Gmelin, 1791. (d'après Turner, 1954). x 0,5. **Figs. 29-30.** Espèce-type du sous-genre *Barnea* (*s.str.*), *B. (s.str.) candida* (Linné, 1758). Port-la-Nouvelle, Aude (coll. Pacaud). x 2. **Figs. 31-32.** Espèce-type du sous-genre *Barnea* (*Anchomasa*), *B. (A.) parva* (Pennant, 1777). (d'après Turner, 1954). x 1. **Figs. 33-34.** Espèce-type du genre *Zirfaea*, *Z. crispata* (Linné, 1758). (d'après Turner, 1954). x 1,5.



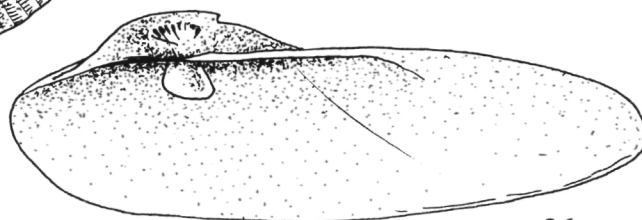
23



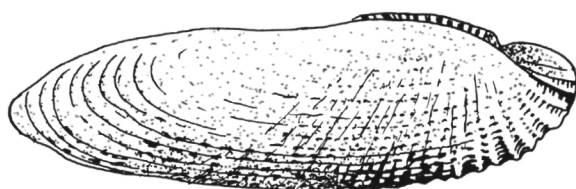
24



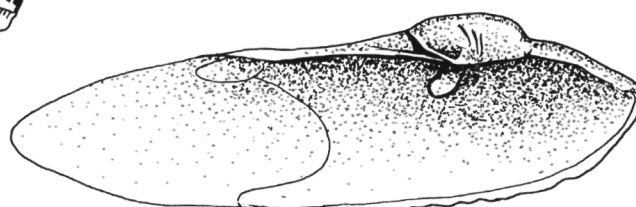
25



26



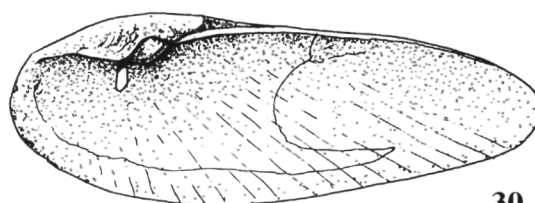
27



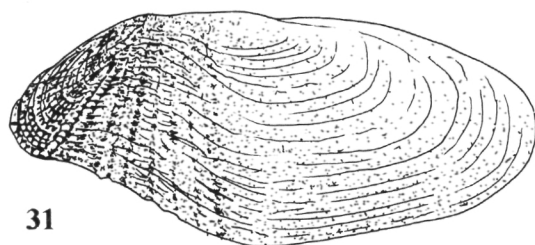
28



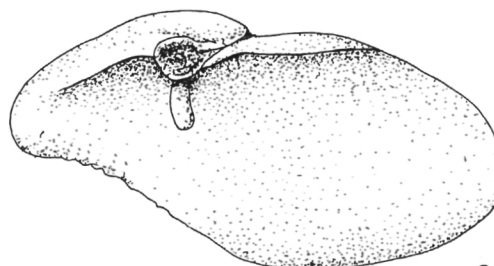
29



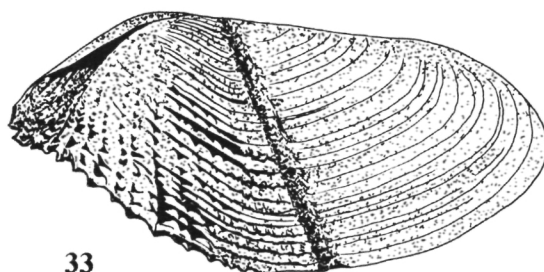
30



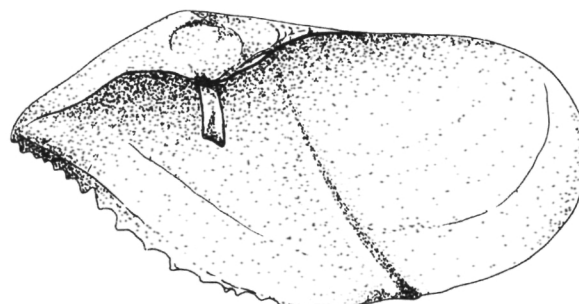
31



32



33



34

Observations. *Pholas alatoidea* Aldrich, 1886 du Thanétien de Gregg's Landing (Alabama, Etats Unis) appartient comme *C. orbignyana*, *C. freyreti* et *C. lescailloni*, au genre *Cyrtopleuropsis* par ses caractères morphologiques, par la forme de son apophyse et par la présence à la charnière d'un chondrophore. En outre, HARRIS (1897) figure une autre valve gauche (Fig. 18) provenant de la même localité, et sur laquelle on distingue nettement de nombreuses granulations couvrant la partie postérieure de la coquille. *Cyrtopleuropsis alatoidea* diffère de *C. orbignyana* par son bord antérieur moins acuminé, sans échancrure antéro-ventrale nette. Les lignes de croissance festonnent les côtes antérieures de petites écailles, le contour antéro-ventral est de ce fait nettement moins découpé que celui de *C. orbignyana*. L'espèce américaine se rapproche bien plus de *C. lescailloni* par son extrémité antérieure non rostrée, par son échancrure antéro-ventrale peu marquée. Mais l'orientation des côtes les plus proches du bord antérieur est différente: projetées vers l'extrémité antérieure chez *C. alatoidea*, les côtes rejoignent la sinuosité de l'échancrure antéro-ventrale chez *C. lescailloni*. L'ornementation rayonnante occupe seulement le tiers de la longueur totale chez *C. lescailloni* et la moitié chez *C. alatoidea*. Une des figures de DE GREGORIO (1890) montre un chondrophore étroit remontant vers la callosité umbonale (Fig. 17), alors qu'il est projeté vers l'intérieur de la coquille chez *C. orbignyana* et chez *C. lescailloni*. *Pholas aldrichi* de Gregorio, 1890 (Fig. 15) du Thanétien de Bell's Landing (Alabama, Etats-Unis), fondé sur un fragment de la région antérieure, est tout à fait semblable à *C. alatoidea*.

Pour toutes ces raisons, je considère *C. alatoidea* comme une espèce distincte des espèces du Bassin Anglo-parisien. Elle est toutefois contemporaine de *C. orbignyana*; les unités lithostratigraphiques américaines "Bells Landing Marl Member" et "Greggs Landing Marl Member", de la Tusahoma Formation, sont actuellement attribuées au Thanétien (SIESSER & al., 1985).

CONCLUSIONS

Cyrtopleuropsis orbignyana, *C. freyreti*, *C. lescailloni* et *C. alatoidea* ne sont connues qu'au Paléogène inférieur du Nord de l'Atlantique. Elles ont en commun un bord antérieur fortement ornementé, un rostre antérieur bien individualisé, une sculpture radiaire s'interrompant dans la région médiane des valves, des granulations sur la surface dorso-postérieure, une apophyse arrondie et surtout une échancrure antéro-ventrale sinueuse. Les espèces actuelles et fossiles de *Cyrtopleura* et de *Scobinopholas* appartiennent à un groupe très voisin qui diffère par l'absence d'une échancrure antéro-ventrale nette, par une atténuation progressive de l'ornementation rayonnante qui se poursuit au-delà du milieu de la longueur et par la forme de l'apophyse, plus étirée chez *Cyrtopleura* (voir

tableau 1).

D'après mes observations, l'existence de *Barnea* et de *Pholas* (*Monothyra*) dès le Crétacé (TURNER, 1954; TURNER in MOORE, 1969) doit être remise en question. Je n'ai pas en effet pu observer la présence de ces deux genres dès le Mésozoïque.

STEPHENSON (1952) a décrit une espèce du Cénomanién (Crétacé sup.) de Cook County et de Grayson County de la "Woodbine Formation" (Texas, Etats Unis), *Pholas? scaphoides*. Je ne connais cette espèce que d'après les figures des faces externes qu'en donna l'auteur, ainsi que la figure reproduisant l'holotype donnée par KENNEDY (1993). On ne peut en préciser le statut générique, ne distinguant ni un éventuel cloisonnement alvéolaire de la réflexion umbonale (brisée?) ni l'intérieur des valves. KENNEDY (1993, p. 398) classe *Pholas scaphoides*, ainsi qu'une nouvelle espèce du Coniacien et du Santonien (Crétacé sup.) du Nord de la Californie, dans le genre *Barnea* (*Anchomasa*). Son choix est motivé uniquement sur l'apparente absence de cloisonnement alvéolaire de la réflexion umbonale. KELLY (1988), dans son inventaire des Pholades mésozoïques, considère *P. scaphoides* comme le plus ancien Pholadinae et rapporte cette espèce au genre *Pholas* (*Monothyra*). Les faces externes de *Pholas scaphoides* et de *Barnea* (*Anchomasa*) *saulei* Kennedy, 1993 montrent une ornementation radiaire dépassant la mi-longueur des valves ainsi qu'une très nette échancrure antéro-ventrale. DARTEVELLE & FREINEX (1957) rapportèrent à *Pholas scaphoides* un moule externe de petite dimension et un fragment plus grand de moule interne provenant des niveaux crétacés du Congo (Afrique). Ces deux espèces, dont les caractères morphologiques des faces externes sont assez comparables à ceux de *Pholas* (*s. str.*) et de *Cyrtopleuropsis*, restent de classement douteux. Elles appartiennent vraisemblablement au même genre, toutefois le rattachement au genre *Barnea* (*Anchomasa*) n'est pas convaincant.

Pholas pectorosa Conrad, 1852, espèce-type du genre *Clavipholas* Conrad, 1868, a été décrit du Crétacé supérieur des Etats Unis (STEPHENSON, 1941). Toutefois, la possible fermeture du bord antérieur par un callum (TURNER in MOORE, 1969) chez *Clavipholas pectorosa* semble jeter un doute sur l'assimilation de ce genre à la sous-famille des Pholadinae et sera probablement plus à sa place parmi les Martesiinae. On pourra ainsi noter les affinités de cette espèce avec *Pholas petrosa* Conrad, 1842. L'exemplaire figuré par CLARK (1896) de l'Eocène du Maryland (Etats Unis) montre un galbe et une ornementation tout à fait semblable à *Clavipholas pectorosa*. PALMER & BRANN (1965) rapportent *Pholas petrosa* au genre *Phenacomya* Dall, 1898. Ce genre est actuellement considéré comme synonyme du Martesiinae *Eutylus* Vincent, 1891. Ceci me conduit, dans l'ignorance des caractères internes des valves de l'espèce du Crétacé, au vu de sa morphologie et de ses affinités, à envisager de rattacher cette dernière plutôt aux Martesiinae.

Il ressort donc que *Cyrtoleuropsis* est le plus ancien Pholadinae décrit du Cénozoïque (tableau 2). *Pholas scaphoides* Stephenson, 1953 et *Barnea (Anchomasa) saulae* Kennedy, 1993 sont les seules Pholadinae mésozoïques connus. A ma connaissance, hormis *Zirlona increnata* (Marwick, 1929) du "Duntroonian" (Oligocène supérieur, voir BEU & MAXWELL, 1990) de Nouvelle Zélande, aucun autre Pholadinae n'a été décrit de l'Oligocène. La présence de *Cyrtoleuropsis alatoidea* (Aldrich, 1886) dans le Paléocène de l'Alabama et du Texas marque ainsi le premier jalon d'un groupe qui, sur les côtes américaines, évoluera vers celui de *Cyrtoleura-Scobinopholas*. Au Miocène, *Cyrtoleura (Scobinopholas) arcuata* (Conrad, 1841) est décrite de Nansemond River près de Suffolk en Virginie. CAMPBELL (1993) la signale également dans les sédiments miocènes de Yorktown, de Smithfield et de Chuckatuck en Virginie. DALL (1898) et HANNA (1926) signalent la présence de *C. (Scobinopholas) costata* (Linné, 1758) au Pliocène de Caloosahatchie marls en Floride et à Coyote Mountain en Californie. DALL (1898) signale *C. (S.) costata* au Pléistocène dans le Massachusetts, dans le Maryland et en Floride.

Actuellement, l'aire de distribution de *Cyrtoleura (s. str.)* est restreinte aux côtes du Mexique, du Costa Rica et du Panama. Celle de *C. (Scobinopholas)* est plus étendue; elle comprend, sans discontinuité, les côtes du Massachusetts jusqu'aux côtes du Texas. *C. (Scobinopholas)* est également signalé sur les côtes brésilienne, uruguayenne et argentine.

Le tableau 2 montre donc la répartition stratigraphique des genres de la sous-famille des Pholadinae, l'échelle chronostratigraphique utilisées est celle proposée par ODIN & ODIN (1990).

REMERCIEMENTS. Je tiens à remercier Steve Tracey et Jean-Claude Plaziat pour les informations qu'ils m'ont apportées durant l'élaboration de cette note; Michel Lescaillon, Jacques Pons et Pascal Boucher pour le prêt de leur matériel; Didier Merle et le Pr. Agnès Lauriat-Rage pour la relecture du manuscrit. Je remercie également le Pr. Lauriat-Rage qui m'a permis de consulter les collections du Laboratoire de Paléontologie (MNHN-LP), Mme Denise Pajaud pour m'avoir laissé consulter la collection Munier-Chalmas (UPMC), ainsi que Mme Suzanne Freneix (MNHN-LP) pour les informations sur les faunes crétacées qu'elle m'a apportées. Je remercie aussi Pierre Lozouet (MNHN-BIMM) ainsi que Lionel Merlette (MNHN-LP) pour les clichés photographiques.

REFERENCES

ALDRICH, T.H. 1886. Preliminary report on the Tertiary fossils of Alabama and Mississippi, Part. 1. *Geology Survey of Alabama* 1: 15-60.
 BEU, A.G. & P.A. MAXWELL. 1990. Cenozoic Mollusca of New Zealand. *New Zealand Geological Survey Paleontological Bulletin* 58: 1-518.

BRANN, D.C. & L.S. KENT. 1960. Catalogue of the type and figured specimens in the Paleontological Research Institution. *Bulletins of American Paleontology* 40(184): 5-995.
 CAMPBELL, L.D. 1993. Pliocene molluscs from the Yorktown and Choman river formations in Virginia. *Virginia Division of Mineral Resources* 127: 1-173.
 CHELOT, M. 1885. Rectifications pour servir à l'étude de la faune éocène du Bassin de Paris. *Bulletin de la Société Géologique de France* (3^{ème} série) 13: 191-203.
 CLARK, B.L. 1896. The eocene deposits of the middle Atlantic Slope in Delaware, Maryland and Virginia. *Bulletin of United States Geological Survey* 25(141): 1-167.
 CONRAD, T.A. 1841. *Fossil of the medial Tertiary of the United States*: 33-56, pl. 18-29.
 CONRAD, T.A. 1842. Observations on a portion of the Atlantic Tertiary, with a description of new species of organic remains. Descriptions of new Tertiary fossils, lower Tertiary or Eocene fossils. *Proceedings of the National Institution for the Promotion of Science* (Washington) 2: 171-194.
 CONRAD, T.A. 1852. Notes on Shells, with descriptions of new species. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 6: 199-200.
 CONRAD, T.A. 1868. Geology of New Jersey. *New Jersey Geological Survey* 728: 1-900.
 COSSMANN, M. 1886. Catalogue illustré des coquilles fossiles de l'Eocène des environs de Paris. (1^{er} fascicule). *Annales de la Société Royale Malacologique de Belgique* 21: 1-174.
 COSSMANN, M. 1893. Notes complémentaires sur la faune éocénique de l'Alabama. *Annales de Géologie et de Paléontologie*, Livraison 12: 1-51.
 COSSMANN, M. 1907. Catalogue illustré des coquilles fossiles de l'Eocène des environs de Paris. (Appendice n°4). *Annales de la Société Royale Zoologique et Malacologique de Belgique* 41: 182-286.
 COSSMANN, M. & G. PISSARRO. 1904. *Iconographie complète des coquilles fossiles de l'Eocène des environs de Paris*. Tome I: Pélécypodes - in 4°. Hermann, Paris, pls. I-XVI.
 COSSMANN, M. & G. PISSARRO. 1906. *Iconographie complète des coquilles fossiles de l'Eocène des environs de Paris*. Tome I: Pélécypodes - in 4°, Hermann, Paris, pls. XXXIX-XLV.
 COSSMANN, M. & G. PISSARRO. 1913. *Iconographie complète des coquilles fossiles de l'Eocène des environs de Paris*. Tome II, pars - in 4°. Hermann, Paris, pls. XLVI-LXV.
 DALL, W.H. 1898. Contributions to the fauna of Tertiary of Florida, part.III. *Transactions of the Wagner Free Institution of Sciences* (Philadelphia) 3(4): 571-916.

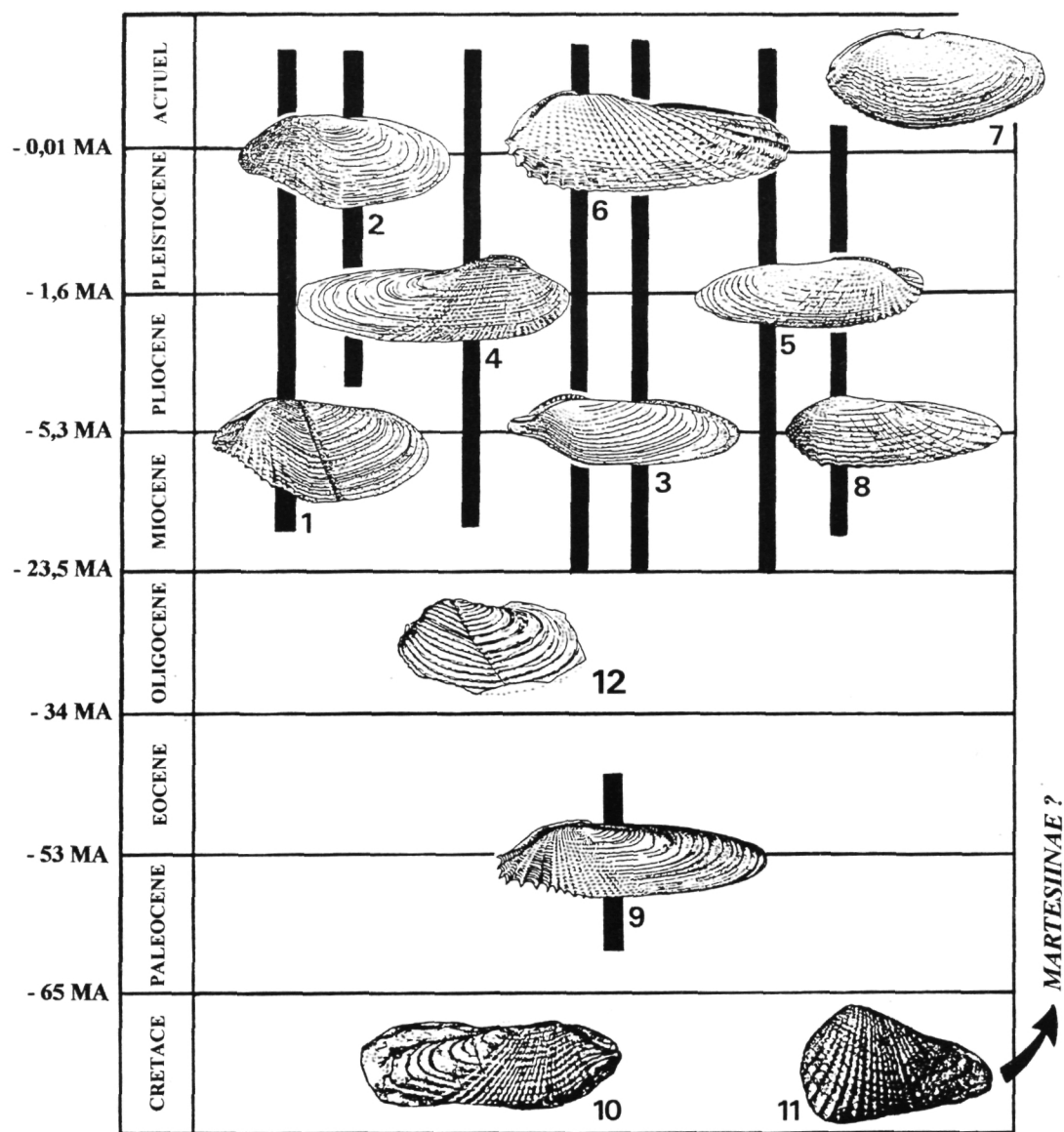


Tableau 2. Distribution stratigraphique de *Cyrtopleuropsis* et des genres voisins de Pholadinae: 1, *Zirfaea* Leach in Gray, 1842; 2, *Barnea* (*Anchomasa*) Leach, 1852; 3, *Pholas* (s.str.) Linné, 1758; 4, *Pholas* (*Thovana*) Gray, 1847; 5, *Pholas* (*Monothyra*) Tryon, 1862; 6, *Cyrtopleura* (*Scobinopholas*) Grant & Gale, 1931; 7, *Cyrtopleura* (s.str.) Tryon, 1862; 8, *Barnea* (s.str.) Leach in Risso, 1826; 9, *Cyrtopleuropsis* nov. gen.; 10, *Pholas* an *Cyrtopleuropsis* ? (?*Pholas* *scaphoides* Stephenson, 1952); 11, *Clavipholas* Conrad, 1868; 12, *Zirlona* Finlay, 1930.

- DARTEVELLE, E. & S. FRENEIX. 1957. Mollusques fossiles du Crétacé de la Côte occidentale d'Afrique du Cameroun à l'Angola. *Annales du Musée Royal du Congo belge* 20: 1-271.
- DESHAYES, G.P. 1856. *Description des Animaux sans vertèbres découverts dans le bassin de Paris*. Tome I. Livraisons 1-2 - in 4°. Baillière, Paris: 1-80; Atlas I, pls. 1-10.
- DESHAYES, G.P. 1857. *Description des Animaux sans vertèbres découverts dans le bassin de Paris*. Tome I. Livraisons 3-10 - in 4°. Baillière, Paris: 81-392; Atlas I, pls. 11-49.
- FRITEL, P. 1886. *Fossiles caractéristiques des Terrains tertiaires sédimentaires dessinés sous la direction de M. A. DE LAPPARENT d'après la collection de l'Institut Catholique de Paris*. Savy, Paris: pls. I-VI.
- GLIBERT, M. & L. VAN DE POEL. 1966. Les Bivalvia fossiles du Cénozoïque étranger des collections de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique. III: Heterochonchia. 1ère partie: Laternulidae à Chamidae. *Mémoire de l'Institut Royal des Sciences naturelles de Belgique* (2ème série) 81: 1-82.
- GMELIN, J.F. 1791. *Caroli a LINNE Systema Naturae per regna tria naturae*. Editio XIII, aucta reformata. Classis VI, Vermes - Lipsiae 1(6): 3021-3910.
- GRANT, U.S. & H.R. GALE. 1931. Catalogue of the marine Pliocene and Pleistocene Mollusca of California. *Memoirs of the San Diego Society of Natural History* 1: 1-1036.
- GREGORIO DE, A. 1890. Monographie de la faune éocène de l'Alabama et surtout de celle de Claiborne de l'étage parisien (Horizon à *Venericardia planicosta* Lamarck). *Annales de Géologie et de Paléontologie*, Livraisons 7 et 8: 1-316.
- HANNA, G.D. 1926. Paleontology of Coyote Mountain, Imperial County, California. *Proceedings of the California Academy of Sciences*, San Francisco 4(14): 427-502.
- HARRIS, G.D. 1897. The Lignitic Stage. Part. I: Stratigraphy and Pelecypoda. *Bulletins of American Paleontology* 2(9): 1-74.
- HARRIS, G.D. & A.C. VEATCH. 1899. *The Geology of Louisiana. A preliminary report*. Part. V, Baton Rouge (Louisiana): 354 pp.
- JEFFERY, P. & S. TRACEY. 1997. The Early Eocene London Clay Formation mollusc fauna of the former Bursledon Brickworks, Lower Swanwick, Hampshire. *Tertiary Research* 17(3-4): 75-137.
- KELLY, S.R.A. 1988. Cretaceous wood-boring bivalves from western Antarctica with a review of the Mesozoic Pholadidae. *Paleontology* 31: 341-372.
- KENNEDY, G.L. 1993. New Cretaceous and Tertiary Pholadidae (Mollusca: Bivalvia) from California. *Journal of Paleontology* 67(3): 397-404.
- LAURIAT-RAGE, A. & M. MAKINSKY. 1983. Mise en évidence du sous-genre *Monothyra* (Pholadidae, Bivalvia) dans le Miocène européen. Le problème des plaques accessoires chez les Pholades. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 296: 1745-1747.
- LEACH, W.E. in RISSO, J.A. 1826. *Histoire naturelle des principales productions de l'Europe méridionale et principalement de celles des environs de Nice et des Alpes-Maritimes*. Levrault, Paris, 4: i-viii, 439pp., pls. 1-12.
- LEACH, W.E. in GRAY, J.E. 1847. A list of the genera of Recent Mollusca, their synonyms and types. *Proceedings of the Zoological Society of London* 15: 129-219.
- LEACH, W.E. 1852. *A synopsis of the Mollusca of Great Britain - Arranged according to their natural affinities and anatomical structure*. John van Voorst, Paternoster Row, London: i - xvi, 376 pp., pls. I-XIII.
- LEVESQUE (Abbé) in GRAVES, L. 1847. *Essai de Topographie géognostique du département de l'Oise* - in 8°. Desjardins, Beauvais: 595-669.
- LE RENARD, J. & J-M PACAUD. 1995. Révision des Mollusques Paléogènes du bassin de Paris, II: Liste des références primaires des espèces. *Cossmanniana* 3(3): 65-132.
- LINNE, C. 1758. *Systema Naturae per Regne tria naturae, secundum Classes, Ordines, Genera, Species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. Tomus I - Holminae, Editio Decima, reformata. 789 pp.
- MARWICK, J. 1929. Tertiary molluscan fauna of Chatton, Southland. *Transactions of New Zealand Institute* 59: 903-926.
- NEWTON, R.B. 1891. *Systematic list of the F.E. EDWARDS collection of the British Oligocene and Eocene Mollusca in the British Museum (Natural History)* - in 8°, London: I-XXVIII: 365 pp.
- ODIN, G.S. & C. ODIN. 1990. Echelle numérique des temps géologiques: mise à jour. *Géochronique* 35: 12-19.
- D'ORBIGNY, A. 1850. *Prodrome de Paléontologie stratigraphique universelle des animaux mollusques et rayonnés*. T.II - in 12°. Victor Masson, Paris, 1847 (publ. 1850): 427 pp.
- PACAUD, J-M. & J. LE RENARD. 1995. Révision des Mollusques Paléogènes du bassin de Paris, IV: Liste systématique actualisée. *Cossmanniana* 3(4): 151-186.
- PALMER, K.V.W. & D.C. BRANN. 1965. Catalogue of the Paleocene and Eocene Mollusca of the Southern and Eastern United States. Part. I: Pelecypoda, Amphineura, Pteropoda, Scaphopoda and Cephalopoda. *Bulletins of American Paleontology* 48(218): 1-466.
- PERREAU, M. in WYNS, R., Y. LE CALVEZ, R. DAMOTTE & P. GENOT. 1981. Le Thanétien supérieur de Bachivillers (Oise). Paléoécologie et environnement paléogéographique. *Bulletin d'Information des Géologues du bassin de Paris* 18(4): 47-52.

- PLAZIAT, J.C. 1970. Contribution à l'étude de la faune et de la flore du Sparnacien des Corbières septentrionales. *Cahiers de Paléontologie* (CNRS éd., Paris): 1-121.
- SIESSER, W.G., B.G. FITZGERALD & D.J. KRONMAND. 1985. Correlation of Gulf Coast provincial Paleogene stages with European standard stages. *Geological Society of America Bulletin* 96: 827-831.
- SOWERBY, G.B. 1834. Genus *Pholas*. *Proceedings of the Zoological Society of London* 2: 68-72.
- STEPHENSON, L.W. 1941. The larger Invertebrate fossils of the Navarro group of Texas (Exclusive of Corals and Crustaceans and Exclusive of the fauna of the Escondido Formation). *The University of Texas Publications* 4101: 1-641.
- STEPHENSON, L.W. 1952. Larger Invertebrate Fossils of the Woodbine Formation (Cenomanian) of Texas. *Geological Survey Professional paper* 242: 1-226.
- STINTON, F.C. 1963. On the occurrence of the genus *Barnea* in the english Eocene. *Proceedings of the Malacological Society of London* 35(2-3): 67-70.
- TRACEY, S. 1986. Lower Tertiary strata exposed in a temporary excavation at Well Hall, Eltham, South east London. *Tertiary Research* 7(4): 107-123.
- TRACEY, S., J.A. TODD, J. LE RENARD, C. KING & M. GOODCHILD. 1996. Distribution of Mollusca in units S1 to S9 of the Selsey Formation (middle Lutetian), Selsey Peninsula, West Sussex. *Tertiary Research* 16(1-4): 97-139.
- TRYON, G.W. 1862. On the classification and synonymy of the recent species of Pholadidae. *Proceedings of the Academy Natural Sciences of Philadelphia* 14: 191-221.
- TUOMEY, M. 1848. *Report on the Geology of south Carolina*, in 4°, Columbia : 293 pp.
- TURNER, R.D. 1954. The family Pholadidae in the Western Atlantic and Eastern Pacific. I: Pholadinae. *Johnsonia* 3(33): 1-64.
- TURNER, R.D. in MOORE, R.C. 1969. *Treatise on Invertebrate Paleontology*, Part. N, Mollusca 6, Bivalvia, Pholadacea. The Geological Society of America, Inc., The University of Texas : pp. N702-N741, figs. E162-E213.
- VINCENT, E.G. 1891. Contribution à la paléontologie de l'Eocène Belge. Pholadidae. *Annales de la Société royale Malacologique de Belgique* 26: 164-168.
- WATELET, A. 1851. Recherches faites dans les sables tertiaires inférieurs des environs de Soissons. *Bulletin de la Société Archéologique, Historique et Scientifique de Soissons* 5: 113-126.
- WRIGLEY, A. 1930. Notes on English Eocene boring Mollusca, with descriptions of new species. *Proceedings of the Geologists' Association of London* 40(4): 376-383.
- ZITTEL K.A. 1882. *Handbuch der Palaeontologie. Palaeozoologie. II. Mollusca und Arthropoda*. R. Oldenbourg, München und Leipzig : 1109 pp.