

LES PREMIERS MOLLUSQUES ET LEUR ÉVOLUTION: OÙ EN EST L'ENQUÊTE?

Claude BABIN

Centre des Sciences de la Terre. Université Claude Bernard, Lyon I et URA 11 du
CNRS - 27-43, Bd du 11 Novembre. 69622 Villeurbanne cedex - France.

ABSTRACT

It remains a difficult and unfinished enterprise about the phylum Mollusca to define and to classify it. Nevertheless, since about twenty years palaeontology yielded numerous novelties with regard to the beginning of the phylum during the Cambrian and to its diversification during the Ordovician. Therefore new phyletic patterns could be proposed but with diverse interpretations, in particular regarding the significance of monoplacophorans. The scarcity of material from the Cambrian and the small size of these first shells remain a serious handicap for study. Were there original groups of molluscs or even close phyla? Were all the described taxa ancestral representatives of the living classes of Mollusca? These questions remain unanswered up to now. During the Ordovician the evolutionary trends among the major mollusc groups are better known because of their rapid diversification; for example, the first steps of the radiation of the bivalves took place on the Gondwanan shelves during the Lower Ordovician before a large dispersal with new radiations since the Caradoc. Despite their incomplete fossil record as a conclusion it is stressed that the palaeontological data are the most important ones to shed light on the beginning of the history of the biological groups.

Keywords: Mollusca, Bivalvia, Phylogeny, Diversification, Cambrian, Ordovician.

RÉSUMÉ

Le phylum Mollusca demeure de définition malaisée et la classification en est encore discutée. Cependant, la paléontologie a fourni, au cours des vingt dernières années, une abondante documentation sur les débuts de ce grand groupe au Cambrien. L'interprétation de ces données, qui correspondent à de minuscules coquilles, varie selon les auteurs et différents schémas des relations phylétiques ont été proposés, en particulier quant à la signification des monoplacophores. À l'Ordovicien, intervient une rapide diversification des diverses classes; le cas des bivalves est pris en exemple pour illustrer ce phénomène. Cet ensemble de faits souligne l'importance fondamentale de la contribution de la paléontologie pour avoir accès aux débuts des grands ensembles biologiques.

Mots-clés: Mollusques, Bivalves, Phylogénie, Diversification, Cambrien, Ordovicien.

RESUMEN

El filo Mollusca tiene aún una definición deficiente y su clasificación es todavía discutida. Sin embargo, la paleontología ha dado, durante los veinte últimos años, una rica documentación acerca de los orígenes de este importante grupo del Cámbrico. La interpretación de los datos que corresponden a minúsculas conchitas, cambia según los autores y así tenemos varios esquemas de las relaciones filéticas, en particular en lo referente a los monoplacóforos. Durante el Ordovícico ocurrió una rápida diversificación de las distintas clases; el fenómeno se ilustra con el ejemplo de los bivalvos. Por último, se puede así subrayar la importancia fundamental de la contribución paleontológica para comprender los comienzos de los grandes conjuntos biológicos.

Palabras clave: Moluscos, Bivalvos, Filogenia, Diversificación, Cámbrico, Ordovícico.

INTRODUCTION

Les récents développements et les continuel progrès de la paléontologie ont ouvert, au cours des deux dernières décennies, de nouveaux débats, méthodologiques autour de la cladistique par exemple, ou conceptuels sur les modalités évolutives avec l'hypothèse des équilibres ponctués entre autres. Ces aspects induisent une abondante littérature et cela occulte, peut-être abusivement, d'autres démarches d'une recherche paléon-

tologique plus classique mais active et féconde, indispensable en outre pour nourrir de données les débats généralistes. Des études récentes de groupes d'organismes modestement placés dans la hiérarchie systématique ont souvent largement renouvelé nos idées sur certains itinéraires évolutifs. Il en est ainsi pour les relations et les premières radiations des mollusques primitifs pour lesquels nous disposons actuellement de divers modèles grâce aux nombreux progrès faits par la paléontologie du Paléozoïque inférieur. Même le plus

anthropocentrique d'entre nous ne peut s'en désintéresser; Lovtrup (1977) n'a-t-il pas souligné, en effet, de curieuses affinités biochimiques entre les craniates et les mollusques tandis que Tillier et Cuif (1986) envisageaient de placer parmi les aplacophores les conodontes considérés par d'autres auteurs (Briggs *et al.*, 1987) comme des cordés? Toutes ces comparaisons insolites sur des relations ou des confusions possibles entre cordés et mollusques devraient nous inciter à regarder ces derniers avec les yeux de Chimène...

QU'EST-CE QU'UN MOLLUSQUE?

Le phylum Mollusca est, dans la nature actuelle, très diversifié et très éclectique dans sa répartition comme dans ses adaptations. Un livre de zoologie classique (Beaumont et Cassier, 1981, par exemple) nous enseignera qu'ils sont des métazoaires coelomates, prostomiens, hyponeuriens, à corps non segmenté; il devra pourtant ajouter que de nouvelles conceptions préfèrent les rattacher aux acoelomates. La paléontologie, pour sa part, nous enseigne que ce phylum est très ancien et qu'il a surmonté avec succès, durant le Phanérozoïque, ces grandes crises biologiques dites d'extinction en masse. Certes, des groupes de mollusques ont disparu, tel celui des céphalopodes ammonoïdes à la fin du Crétacé mais il demeure toujours, néanmoins, de nombreux représentants de la classe des céphalopodes. On sait même que les monoplacophores furent considérés comme disparus depuis le Dévonien jusqu'à la première découverte de *Neopilina* en 1952. Ce grand phylum reste donc très diversifié et cela rend sa définition problématique. Ces animaux offrent des dimensions variant de quelques millimètres (certains aplacophores) à près de vingt mètres (certains céphalopodes teuthoïdes). Le corps peut présenter une tête, portant quelquefois des yeux complexes, ou il peut être acéphale. La coquille

est externe (univalve, bivalve ou formée de plaques) ou interne ou absente; son ultrastructure elle-même est variable (prismatique, lamellaire, nacré, foliée ou combinaison de ces types). Les formes aquatiques possèdent des branchies ou en sont dépourvues (scaphopodes) tandis que les gastéropodes pulmonés se sont adaptés à utiliser l'oxygène de l'air. L'ontogenèse comporte des stades larvaires ou montre un développement direct à partir de l'oeuf. Bref, aucun caractère morphologique, anatomique ou biologique ne semble commun à l'ensemble du phylum. On pourrait donc admettre avec Pojeta (1985), auquel j'emprunte l'essentiel de ces remarques préliminaires classiques, que le concept de mollusque est finalement plutôt phylogénétique et que pour justifier le placement d'un taxon au sein de ce phylum, il convient de montrer qu'il présente des relations phylétiques avec les autres taxons qui y sont rapportés. Conception qui se prête, on s'en doute, aux interprétations et entraîne donc des voies d'application semées d'embûches. Aussi Yochelson (1985) a-t-il préféré, pour sa part, tenter de définir les classes éteintes sur les quelques caractères morphologiques disponibles plutôt que sur d'hypothétiques relations phylogénétiques; cet auteur justifie ainsi les propositions qu'il fit à plusieurs reprises de classes particulières pour des formes problématiques, arguant que d'autres phylums (arthropodes, échinodermes) ont aussi présenté, lors de leur émergence, des représentants de plusieurs classes rapidement disparues. Le bilan de ces discussions montre que la définition du phylum des mollusques demeure imprécise et que le concept en sera plus ou moins extensible selon les auteurs.

CLASSIFICATION DES MOLLUSQUES

On comprend que la classification d'un ensemble de composition si variée ne peut être aisée et que les

Pelseneer, 1906	Classification zoologique classique	Salvini-Plawen, 1972	Runnegar & Pojeta, 1974	Peel, 1991
Classe AMPHINEURA Ordres APLACOPHORA POLYPLACOPHORA Classes GASTROPODA SCAPHOPODA LAMELLIBRANCHIATA CEPHALOPODA	Classes APLACOPHORA POLYPLACOPHORA MONOPLACOPHORA GASTROPODA BIVALVIA SCAPHOPODA CEPHALOPODA	Sous-phylum ACULIFERA Classes CAUDOFOVEATA SOLENOGASTRES POLYPLACOPHORA Sous-phylum CONCHIFERA Classes TRYBLIDIIDAE GASTROPODA PELECYPODA SCAPHOPODA CEPHALOPODA	Classes APLACOPHORA POLYPLACOPHORA Sous-phylum CYRTOSOMA Classes MONOPLACOPHORA GASTROPODA CEPHALOPODA Sous-phylum DIASOMA Classes ROSTROCONCHIA SCAPHOPODA BIVALVIA	— — Classes HELCIONELLOIDA ROSTROCONCHIA SCAPHOPODA CEPHALOPODA TERGOMYA GASTROPODA BIVALVIA

Tableau 1. Divers essais de classification des mollusques

“relations phylétiques” justement entre les différents groupes vont rester l’objet de controverses. Une tentative d’approche cladistique se heurtera à l’extrême indigence des caractères disponibles sur les formes primitives fossiles, caractères qui font eux-mêmes l’objet d’interprétations diverses comme nous le verrons. Le Tableau 1 présente de tels essais de classification. Jusqu’à la découverte de *Neopilina*, les mollusques actuels étaient divisés en 5 classes suivant le schéma de Pelseener (1906); la classe des monoplacophores fut alors ajoutée. D’autres essais systématiques plus récents, reposant sur des caractères autres que coquilliers, ne concernent guère les paléontologistes. Ces derniers, en revanche, ont été amenés à proposer des classes particulières pour des groupes entièrement fossiles; ce fut le cas pour *Matheva* (Yochelson, 1966), *Stenothecoida* (Yochelson, 1969) = *Probivalvia* (Aksarina, 1968), *Rostroconchia* (Pojeta *et al.*, 1972), *Paragastropoda* (Linsley et Kier, 1984), *Merismoconchida* (Yü, 1984) par exemple. Bien que ces propositions n’aient pas toujours été retenues, il est indéniable que les documents récemment acquis et les hypothèses élaborées à leur propos contribuent à éclairer de nouvelles lueurs les débuts du phylum ou, à tout le moins, à poser des problèmes de systématique; ces documents permettent de préciser aussi quelques modalités de diversification; je m’attacherai plus particulièrement, pour illustrer ce dernier point, à l’exemple des bivalves après avoir procédé à un état des lieux pour l’ensemble du phylum.

L’ORIGINE DES MOLLUSQUES

Deux démarches permettent d’aborder ce problème. La zoobiologie tente de localiser dans le règne animal l’émergence du phylum par la comparaison morphostructurale avec les représentants vivants d’autres phylums qui semblent plus primitifs que les mollusques. Quant à l’approche paléontologique, elle recense les formes les plus anciennes disponibles attribuables, quelquefois non sans réserves, aux mollusques.

Les zoologistes cherchent d’abord des affinités

du côté d’organismes parenchymateux comme les plathelminthes parce que les mollusques ont un coelome très réduit (il n’en subsiste guère que des vestiges comme le péricarde). Puis les travaux d’embryologie, notamment ceux de Kowalevsky à la fin du 19^e siècle, montrèrent que la larve trochophore des mollusques est très semblable à celle des polychètes. Dès lors, on considéra que l’ancêtre hypothétique, l’archétype, devait avoir été un organisme métamérisé à l’instar des vers annelés. La découverte du monoplacophore vivant, *Neopilina*, parut d’abord favoriser cette interprétation avant qu’il ne soit démontré que cet animal n’est que pseudométamérisé et que son organisation suggère plutôt celle d’un turbellarié comme la planaire. Nombre de zoologistes pensent désormais que les similitudes larvaires pourraient refléter l’existence d’un lointain ancêtre commun, pseudosegmenté, aux mollusques et aux annélides mais que les premiers ne dérivent pas des seconds. Stasek (1972) a exposé comment un animal de ce type pourrait se transformer en un mollusque en sécrétant une cuticule mucoïde dorsale qui constituerait une sorte de manteau primitif (Fig. 1); la sécrétion ultérieure de spicules d’aragonite dans ce manteau conduirait à la structure des aplacophores. Yochelson (1985) a posé, néanmoins, la question de savoir si la structure spiculaire des aplacophores représente un stade antérieur à la coquille ou si ces organismes n’ont pas perdu secondairement une coquille ancestrale. Quoi qu’il en soit, des données de biologie moléculaire confirmeraient des affinités entre plathelminthes et mollusques.

Qu’apporte la documentation paléontologique pour ce problème de l’origine du phylum? Cette question revêt un double aspect, celui de la conservation des premières faunules de mollusques qui étaient peut-être peu minéralisés et celui de l’interprétation même des formes primitives aux faibles dimensions et aux caractères indigents. L’apparition simultanée, lors de l’explosion biologique du Cambrien basal, de formes attribuées à divers ensembles, monoplacophores, gastéropodes et rostroconches suggère l’existence d’un stock ancestral dès le Précambrien terminal. Ces précurseurs demeurèrent inconnus peut-être à cause de leur rareté, de leur petite taille et/ou de leur faible minéralisation (Runnegar, 1985a). Le matériel disponible dans le Cambrien

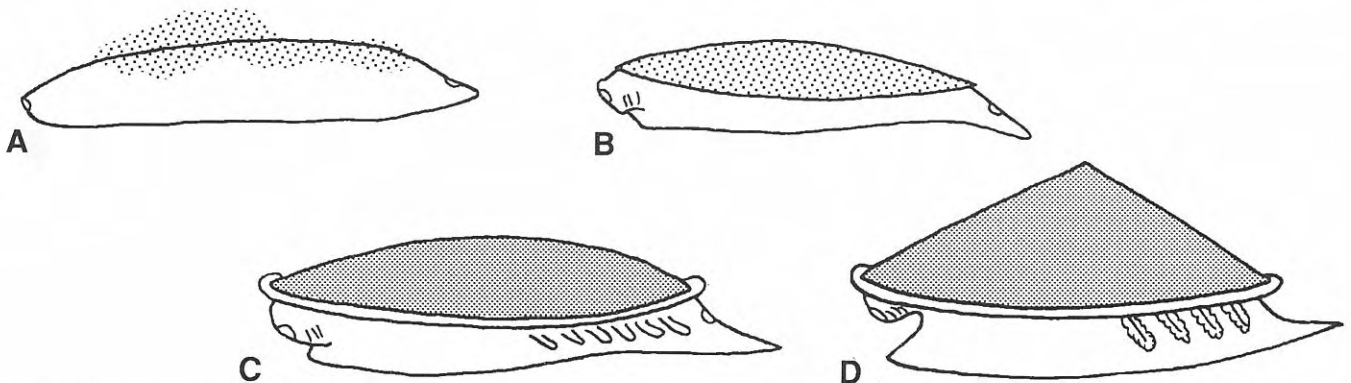


Figure 1. Réalisation hypothétique d’un mollusque primitif univalve à partir d’un ver plat du type turbellarié. A. forme ancestrale secrétant un capuchon dorsal muqueux; les orifices figurés correspondent à la bouche à gauche et à l’anus à droite. B. Une forme transitoire acquiert une radula et une cuticule (spiculaire ?). C. Des branchies se développent dans une cavité palléale primitive se constituant sous le rebord du manteau. D. La coquille se calcifie et les branchies se plissent (inspiré de Stasek, 1972).

basal (Tommotien) en Sibérie et en Chine, et dans le Cambrien inférieur d'Australie, d'Amérique du Nord, d'Europe est souvent siliceux ou sous forme de moules phosphatés; malgré sa pauvreté, ce matériel est parfois exploitable de façon remarquable; Runnegar (1985b) a montré, par exemple, que les moules phosphatés peuvent fournir des renseignements sur les parties minéralisées et sur leur ultrastructure. Convenons pourtant que reconnaître sans ambiguïté les mollusques parmi ces petites faunes primitives reste parfois conjectural car d'autres organismes, vers par exemple, peuvent présenter un tube calcaire droit, incurvé ou spiralé; cela explique que des spécialistes comme Yochelson demeurent quelquefois réticents à l'égard de certaines interprétations. L'apport de la paléontologie peut, néanmoins, réellement contribuer à une compréhension de ce que furent les premières faunes de mollusques.

LA DIVERSIFICATION DU CAMBRIEN INFÉRIEUR

L'apparition presque simultanée de petites coquilles aux morphologies variées (Fig. 2) dans le Cambrien inférieur pose un certain nombre de problèmes quant à l'attribution qui peut en être faite à diverses classes de

mollusques. Des désaccords subsistent sur les affinités d'un certain nombre de ces petites coquilles; une illustration peut en être donnée en se référant au schéma proposé par Runnegar et Pojeta (1974) (Fig. 3) et que ces auteurs ont repris souvent depuis (Pojeta et Runnegar, 1976; Pojeta, 1980; Runnegar, 1983; Pojeta et Runnegar, 1985). A propos de ce modèle d'enchaînement des différentes classes, on peut noter:

— Le rôle fondamental accordé aux monoplacophores desquels dériveraient les autres classes de mollusques; or, le concept de monoplacophores est maintenant contesté. Peel (1991) se trouve conduit à abandonner cette classe polymorphe; il la scinde en deux ensembles qui acquièrent le statut de classes: les *Helcionelloida* (*Latouchella*, *Yochelcionella*, etc.; Fig. 4) à enroulement endogastrique (vers l'arrière du corps) et les *Tergomya* qui correspondent aux *Tryblidiida* et sont à enroulement exogastrique (vers l'avant du corps; Fig. 4).

— La signification d'*Heraultipegma* (Fig. 2), considéré comme le plus ancien rostroconche connu par Runnegar et Pojeta (1974); or, cette interprétation est débattue. Contestant la présence d'un véritable *pegma* chez *Heraultipegma*, McKinnon (1985) exclut ce genre des rostroconches; Landing (1989), au contraire, qui a considéré la dénomination *Heraultipegma* comme un junior synonyme de *Watsonella* Grabau 1900, a maintenu le genre parmi les rostroconches. D'autres auteurs, en revanche, depuis Cobbold (1935), ont classé cette forme

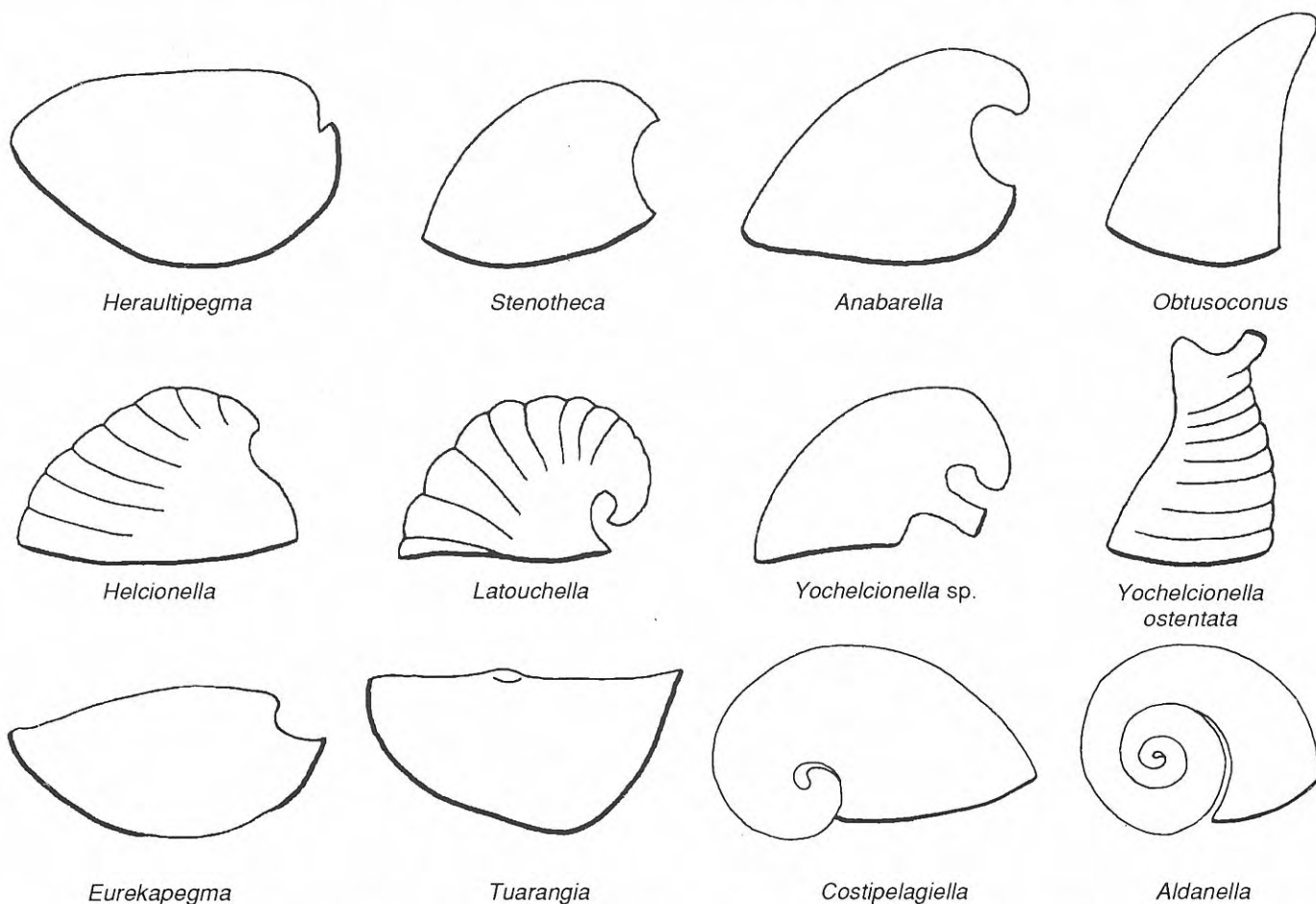


Figure 2. Silhouette de diverses coquilles de mollusques primitifs du Cambrien inférieur et moyen; le trait épais marque l'ouverture des coquilles.

parmi les crustacés branchiopodes; telle fut l'opinion de Müller (1975) et, récemment, celle de Kerber (1988).

— L'origine présumée des rostroconches chez les helcionelloïdes qui reste généralement admise malgré les incertitudes entourant le statut de *Heraultipegma*; mais, dans l'hypothèse de Peel, cette relation avec les Helcionelloïdes confère aux rostroconches un enroulement endogastrique et il en sera donc de même pour les scaphopodes considérés comme de probables descendants des rostroconches.

— L'origine attribuée aux gastéropodes à partir de formes comme *Latouchella* (Fig. 4) qui est, en revanche, l'objet de controverses. Peel (1991) a interprété ce genre comme un helcionelloïde endogastrique qui ne peut donc se placer dans l'ascendance des gastéropodes exogastriques; ces derniers trouveraient leur origine parmi les Tergomya.

— Le problème des céphalopodes, connus depuis le Cambrien supérieur avec *Plectronoceras* (Fig. 5), qui comporte également des incertitudes. La conception ancienne considérant *Volborthella* du Cambrien basal comme un nautiloïde (Prantl, 1948) fut rapidement récu-

sée et Yochelson (1977) créa pour ces petites formes le phylum Agmata, sans descendance. Selon Signor et Ryan (1993), ces fossiles représenteraient des éléments scléritiques dispersés d'un métazoaire, ver ou mollusque (?), inconnu. Le statut de *Knighthoconus*, du Cambrien supérieur (Franconien), qui fut considéré par Yochelson *et al.* (1973) comme une forme ancestrale pour les céphalopodes (Fig. 5), demeure discuté (Harper & Rollins, 1982; Chen et Teichert, 1983). Le schéma de Dzik (1981), qui tenta de faire dériver la classe de monoplacophores pélagiques, n'a pas été retenu. Pojeta (1980, 1987a) a suggéré une origine des céphalopodes à partir de *Yochelsonella* (Fig. 2) dont le tube se serait transformé en siphon. Peel (1991) préfère considérer qu'ils proviendraient d'helcionelloïdes endogastriques tandis qu'il place *Knighthoconus* parmi les tergomyens. Au total, le problème de l'origine des céphalopodes nautiloïdes, qui se diversifieront brutalement à l'Ordovicien, demeure obscur.

— Le cas des bivalves qui ne peut être davantage considéré comme définitivement éclairci. Outre les discussions signalées sur le statut d'*Heraultipegma*, l'attri-

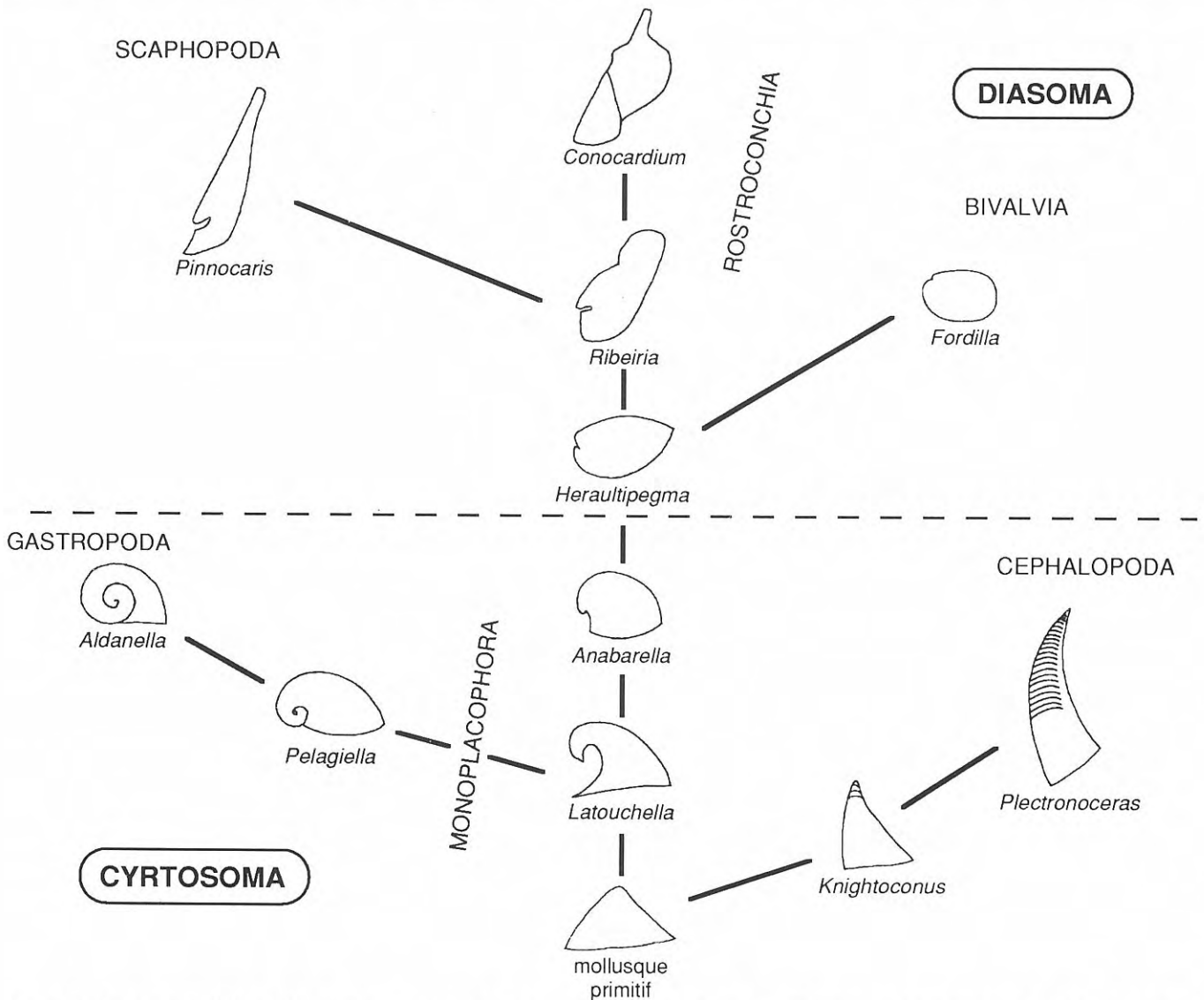


Figure 3. Schéma phylétique des mollusques avec deux sous-phylums Diasoma et Cyrtosoma, proposé par Runnegar et Pojeta (1974), (d'après diverses sources).

bution de *Fordilla* aux bivalves a été parfois contestée (Yochelson, 1981). Si un certain consensus est réalisé néanmoins pour considérer *Fordilla* et *Pojetaia*, tous deux du Cambrien inférieur, comme des bivalves, certains auteurs (Vogel et Gutmann, 1980) ne croient pas qu'un rostroconche puisse se transformer en un bivalve. Peel (1991), pour sa part, interprète les premiers bivalves comme issus de tergomyens exogastriques.

— En définitive, les deux subphylums *Diasoma* (rostroconches, scaphopodes, bivalves) et *Cyrtosoma* (monoplacophores, gastéropodes, céphalopodes), distingués chez les mollusques par Runnegar et Pojeta (1974), apparaissent, dans la conception de Peel (1991), comme polyphylétiques.

Ces simples commentaires préliminaires sur le séduisant schéma élaboré par Runnegar et Pojeta montrent que les nombreux progrès réalisés au cours des deux dernières décennies dans la connaissance des faunes cambriennes n'ont pas permis de lever toutes les ambiguïtés sur les relations phylétiques des diverses classes de mollusques. Ainsi malgré l'excellente synthèse de Runnegar (1983) qui pouvait sembler offrir un certain caractère définitif, il apparaît que les débats restent ouverts et qu'il est justifié de faire le point sur l'état actuel de l'enquête.

La diversification cambrienne du phylum Mollusca elle-même mérite un rapide état des lieux. Cette radiation fut-elle explosive ou fut-elle relativement progressive? Ici encore, la réponse apportée aux interprétations des fossiles disponibles induit des conceptions différentes. Un nombre sans cesse croissant de taxons rapportés aux mollusques a été décrit dans le Cambrien avec, en particulier, les investigations réalisées dans des territoires jusqu'alors peu explorés comme le Cambrien de Chine. Il en est résulté que Runnegar (1983) pouvait remarquer que plus de la moitié des genres et espèces de mollusques cambriens avaient alors été décrits depuis 1970; d'autres taxons ont été proposés, de nouveau, depuis la date de cette publication. Beaucoup de ces taxons, il est vrai, ont été invalidés ou déplacés dans leur attribution lors d'examen complémentaires.

Les difficultés d'interprétation résultent du caractère discret de ces faunules cambriennes aux petites dimensions et des nombreuses lacunes les concernant dans le registre paléontologique; ces importantes discontinuités, Cambrien moyen et supérieur pour les bivalves par exemple, rendent malaisé l'établissement de lignées phylétiques indiscutables. Runnegar (1983) a fait la liste des diverses raisons qui entravent de telles études. Ce caractè-

re fragmentaire des archives aboutit à deux types antagonistes d'interprétations des relations phylétiques de ces premiers mollusques (Fig. 6). Certains auteurs, comme Yochelson (1978, 1979, 1985) en particulier, qui restent dubitatifs à l'égard de la signification de nombreux petits fossiles du Cambrien, sont sceptiques sur leur intégration à l'origine des classes actuelles et préfèrent suggérer que certains d'entre eux ont dû représenter des ébauches de classes sans descendants connus; il en serait ainsi des "classes" *Stenothecoida* (monoplacophores pour Runnegar, 1983) et *Matthevia* [le genre *Matthevia* (Fig. 7) serait une forme ancestrale des polyplacophores selon Runnegar *et al.*, 1979]. Un tel schéma de la diversification initiale correspond largement au modèle de la disparité avec décimation proposé par Gould (1989) à propos de l'explosion cambrienne des métazoaires. Notons, qu'en revanche, Yochelson (1979) place les hyolithes, connus aussi dès le Cambrien inférieur, parmi les mollusques (Marek et Yochelson, 1976) alors que pour d'autres auteurs (Runnegar *et al.*, 1975; Runnegar, 1980; Pojeta, 1987c), ils représentent un phylum indépendant.

La diversité et l'ampleur des premières classes de mollusques sont donc l'objet de controverses. Ainsi, la classe des monoplacophores comporte, dans l'acception de Runnegar et Pojeta, une grande variété de mollusques (Fig. 2) puisqu'elle inclut des coquilles patelliformes (*Scenella*), comprimées latéralement (*Stenotheca*), cyrtocônes (*Latouchella*) et parfois munies d'une expansion tubulaire (*Yochelcionella*), mais aussi des coquilles enroulées, asymétriques (*Pelagiella*), planispiralées (bellerophontides) et même des coquilles bivalves (*Tuarangia*). Cette conception qui rend évidemment compte, sans difficultés, d'un monophylétisme des mollusques, correspond au schéma phylogénétique donné par ces auteurs (Fig. 3). Malgré son caractère attrayant, ce modèle ne fait pas l'objet d'un accord unanime parce que l'attribution de certains taxons aux monoplacophores est parfois contestée.

Ainsi, Yochelson (1979) réfuta le placement des bellérophontides parmi les monoplacophores proposé par Runnegar et Jell (1976); l'analyse des empreintes musculaires et de la torsion incitèrent Peel (1980, 1987), contre l'avis réaffirmé par Runnegar (1981), à considérer que les bellérophontides doivent être, pour partie, attribués aux monoplacophores et, pour partie, aux gastéropodes. Au total, l'origine des gastéropodes reste pour certains auteurs comme Peel (1987) une question

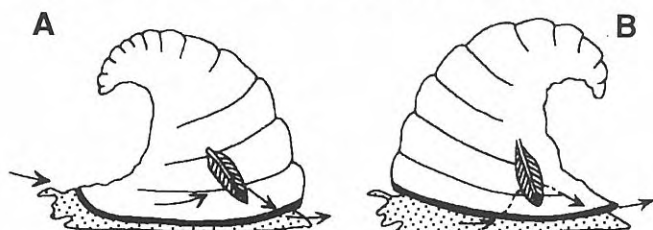


Figure 4. Deux interprétations du helcionelloïde *Latouchella* avec enroulement exogastrique (A) (conception de Runnegar et Pojeta) et enroulement endogastrique (B) (conception de Peel) Les flèches indiquent le parcours du courant dans la coquille (d'après Peel, 1991, modifié).

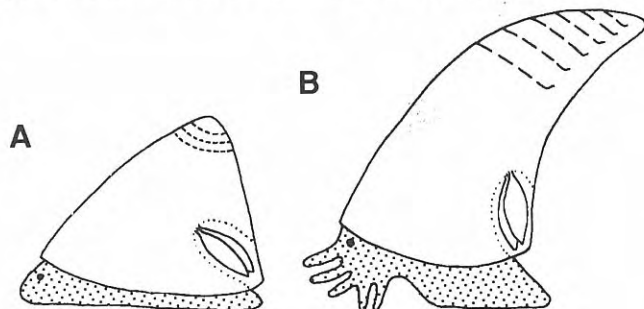


Figure 5. Reconstitutions de *Knightoconus* (A), monoplacophore à coquille cloisonnée, et de *Plectronoceras* (B), céphalopode nautiloïde primitif (d'après Yochelson *et al.*, 1973, simplifié).

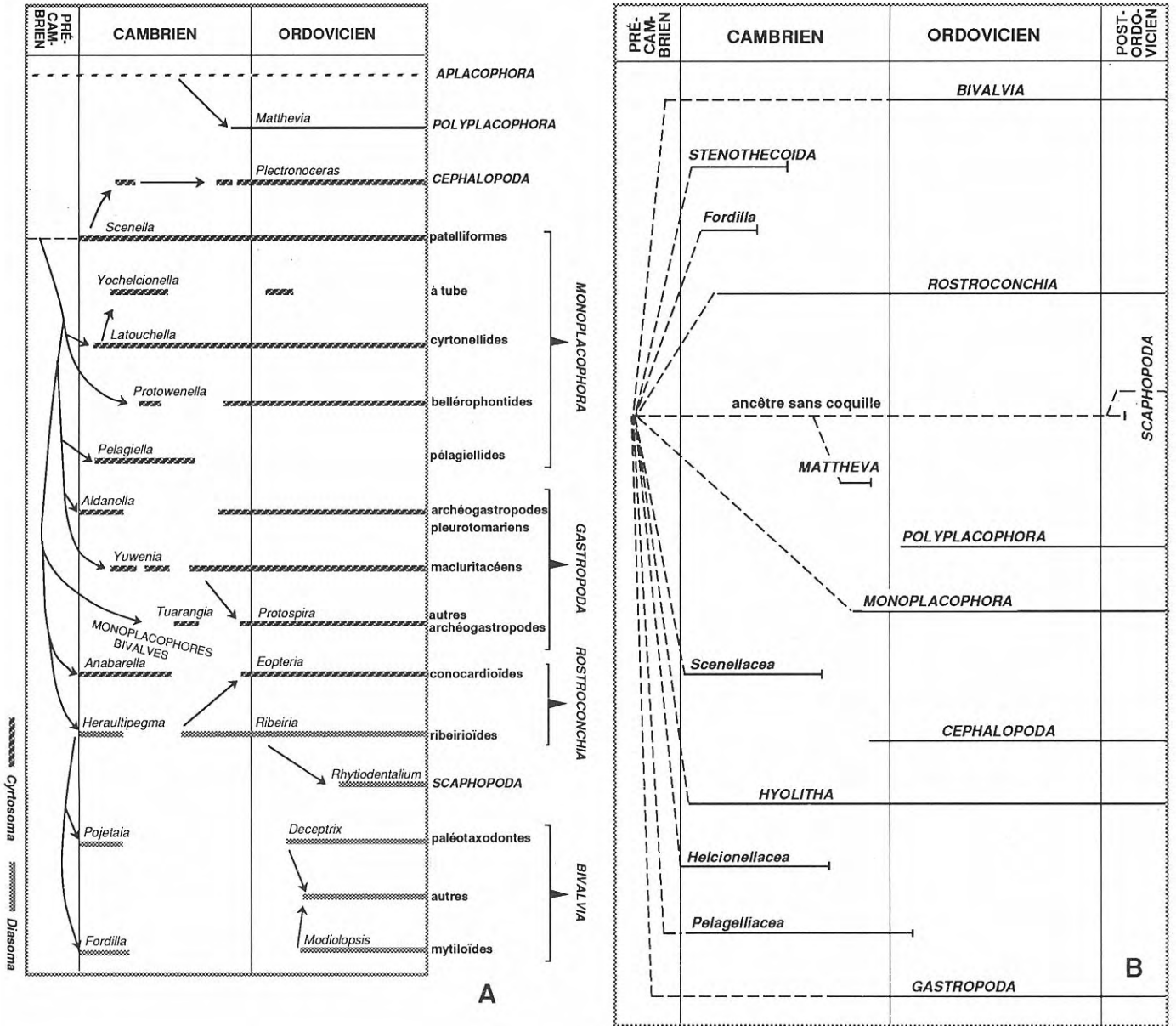


Figure 6. Deux conceptions de la phylogénie des premiers mollusques. A. Schéma de Pojeta et Runnegar (1976) modifié in Runnegar (1983). B. Schéma de Yochelson (1979) d'après lequel la diversification cambrienne fournit de nombreuses classes de mollusques (d'après Runnegar, 1985, simplifié, et Yochelson, 1979, modifié).

ouverte; *Aldanella* (Fig. 2), du Cambrien inférieur, en particulier, interprété comme un gastéropode primitif par Runnegar (1983, 1985a), demeure mal connu; pour Yochelson (1978), ce n'est pas un mollusque; pour Linsley et Kier (1984), ce n'est pas un gastéropode.

Le statut de *Tuarangia* (Fig. 2) reste également discuté; inventeur du genre en 1982, McKinnon (1985) réfuta les arguments de Runnegar (1983) qui en avait fait un monoplacophore et il maintint ce taxon parmi les bivalves comme il l'avait initialement proposé; depuis, Runnegar et Pojeta (1992) ont paru plus dubitatifs sur la signification de ce taxon.

Enfin, nous l'avons vu précédemment, le concept même de monoplacophores s'est trouvé critiqué par Peel (1991) qui en a proposé le remplacement par deux classes, celle des Helcionelloida à coquilles à enroulement endogastrique et celle des Tergomya à coquilles à enroulement exogastrique.



Figure 7. Deux interprétations de *Mathevia*, fossile énigmatique du Cambrien supérieur connu par des plaques isolées. A. Interprétation de Yochelson (1966) comme représentant d'une classe particulière de mollusques, dite Mathevia. Le schéma, inspiré de celui de Yochelson, est sensiblement à la taille originelle. B. Interprétation de Runnegar et Pojeta (1974) et de Runnegar *et al.* (1979) comme représentant de la classe des polyplacophores. Le schéma, inspiré de ceux de ces auteurs, est environ à $\times 0,75$.

En définitive, de ce rapide survol de la documentation cambrienne, nous retiendrons que quelque soit le modèle adopté à propos de leurs significations phylétiques, les premières formes montrent une brusque diversité dès le Cambrien inférieur. Cela suggère évidemment, nous l'avons dit, une histoire précambrienne pour le phylum, mais de celle-là nous ne disposons jusqu'alors d'aucune archive. L'histoire cambrienne est caractérisée, par la suite, par une relative pauvreté des documents; pourtant, à la fin du Cambrien, toutes les classes de mollusques, à l'exception de celle des aplacophores, non documentée parce que peu fossilisable, et de celle des scaphopodes, issus des monoplacophores à l'Ordovicien, ont leurs premiers représentants reconnus. Les monoplacophores (ou helcionelloïdes et tergomyens), qui survivront jusqu'à l'actuel avec *Neopilina* et *Vema*, sont présents dès le Cambrien basal. Les polyplacophores sont peut-être représentés par *Matthevia*. Les rostroconches, qui disparaîtront à la fin du Permien avec les derniers conocardoïdes, sont largement connus. Les gastéropodes, malgré les problèmes évoqués les concernant pour les éventuelles formes ancestrales du Cambrien inférieur, sont présents de façon certaine dès le début du Cambrien supérieur (Peel, 1987). Les céphalopodes sont connus au Cambrien supérieur avec *Plectroceras* (Fig. 5) dans le Franconien de Chine (Chen et Teichert, 1983) et plusieurs autres genres dans le Trempealéauien (Teichert, 1988). Quant aux bivalves dont nous examinerons, à titre d'exemple, la diversification ordovicienne, ils ont été présents aussi dès le Cambrien inférieur.

Il est intéressant de constater, pour en finir avec leurs débuts, que les mollusques sont restés, durant tout le Cambrien, un ensemble aux faibles potentialités de radiations adaptatives au moment même où d'autres groupes comme les archéocyathes ou les trilobites se diversifiaient de façon extrêmement importante; c'est l'Ordovicien qui sera le moment décisif de leur explosion.

ENQUÊTE SUR LA DIVERSIFICATION ORDOVICIENNE DES BIVALVES

Nous avons pu assister durant les trois dernières décennies à une multiplication rapide et accélérée des travaux, études analytiques et synthèses, relatifs aux bivalves du Cambrien et de l'Ordovicien. Citons, sans

prétendre à l'exhaustivité, Babin (1966, 1982a, 1982b, 1987, 1993a, 1993b), Babin et Branisa (1987), Babin et Destombes (1992), Babin et Gutiérrez Marco (1985, 1991), Berg-Madsen (1987), Bradshaw (1970), Carter (1971), Chen et Wang (1985), Frey (1987, 1988), Havlíček et Kříž (1978), He et Pei (1985), Jell (1980), Jermak (1986, 1988), Krasilova (1977, 1979, 1981), McKinnon (1982, 1985), Miller (1988, 1990), Morris (1978, 1979, 1980, 1990), Morris et Fortey (1976), Pojeta (1971, 1975, 1978, 1980, 1985, 1987b, 1988), Pojeta et Gilbert-Tomlinson (1977), Pojeta et Palmer (1976), Pojeta et Runnegar (1974, 1985), Pojeta, Runnegar et Kříž (1973), Runnegar (1983), Runnegar et Bentley (1983), Runnegar et Pojeta (1974, 1992), Sánchez (1987, 1991), Sánchez et Babin (1993, 1994), Shu De-gen (1986), Soot-Ryen (1969), Termier et Termier (1971), Tevesz et McCall (1976, 1985), Toni (1975), Tunnicliff (1982, 1987), Vogel et Gutmann (1980), Waller (1990), Yochelson (1981), Yu (1985), Zhang (1980).

En l'état actuel des résultats compilés, le registre paléontologique exploré nous informe de la présence de bivalves dès le Cambrien inférieur. Runnegar et Pojeta (1992) admettent que *Fordilla* (Fig. 8), reconnu dans le Tommotien et l'Atdabanien de Sibérie ainsi que dans le Cambrien inférieur d'Amérique du Nord et du Danemark, et *Pojetaia* (Fig. 8) de l'Atdabanien et du Botomien de Nouvelle-Zélande et de Chine, ont été des genres probablement contemporains. La présence de *Fordilla* a aussi été indiquée par Doré (1984) dans la Formation des Schistes du Pont-de-la-Mousse du Cambrien de Normandie; les deux petits moules internes disponibles laissent très dubitatif sur cette attribution générique. La documentation relative aux bivalves demeure pratiquement absente pour le Cambrien moyen et supérieur puisqu'elle est limitée jusqu'alors au genre *Tuarangia* (Fig. 9) décrit en Nouvelle Zélande (McKinnon 1982, 1985) et retrouvé au Danemark (Berg-Madsen, 1987). Un modiolopside fut autrefois décrit par Fraipont (1910) dans le Cambrien moyen de Belgique; il s'agit, en réalité, d'un pseudofossile (Babin, 1994).

Au total, le matériel cambrien est peu abondant, constitué de minuscules fossiles d'interprétation malaisée dont le statut de bivalves a parfois été récusé (Yochelson, 1981) et il comporte d'importantes lacunes de la documentation qui rendent difficile l'établissement de filiations précises avec les bivalves ultérieurs. Des hypothèses ont pourtant été élaborées sur les relations entre les fossiles du Cambrien et ceux de l'Ordovicien qui

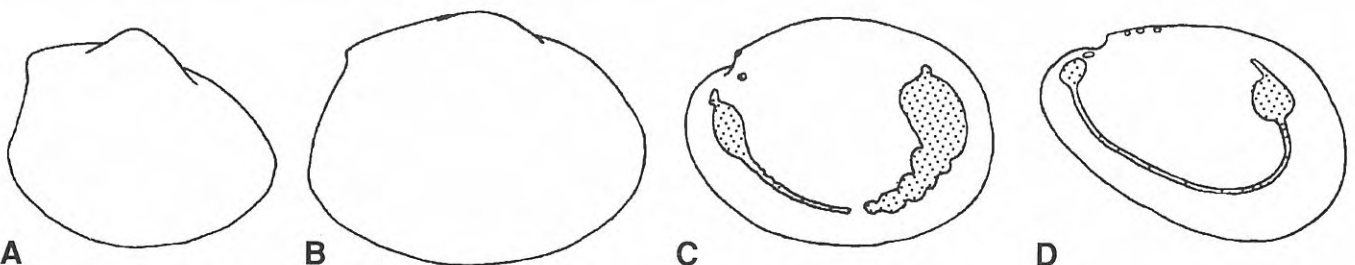


Figure 8. Bivalves cambriens et leurs descendants ordoviciens supposés d'après Pojeta et Runnegar (1985); cette hypothèse est fondée sur les similitudes des contours des coquilles de *Pojetaia* (A) avec le paléotaxodonte *Deceptrix* (B) et de *Fordilla* (C) avec le modiomorphide *Modiolodon* (D); le contour des empreintes musculaires est indiqué pour ces deux genres (d'après Runnegar & Bentley, 1983, modifié).

marquent une diversification des mollusques bivalves. Jell (1980), en décrivant *Pojetaia*, plaça ce genre avec *Fordilla* dans un ordre Fordilloidea; Runnegar et Bentley (1983), tout en considérant que les deux genres doivent provenir d'un stock ancestral commun, ont privilégié le caractère des contours des coquilles et préféré placer *Pojetaia* parmi les paléotaxodontes nuculacées et *Fordilla* parmi les isofilibranches mytilacées (Fig. 8). Cette hypothèse, qui se fonde sur les ressemblances morphologiques de *Pojetaia* avec le paléotaxodonte ordovicien *Deceptrix* soulignées par Jell (1980) et celles de *Fordilla* avec le modiomorphide ordovicien *Modiolodon*, a été reprise depuis (Pojeta et Runnegar, 1985; Pojeta, 1985; Runnegar et Pojeta, 1992) (Fig. 8). Les dimensions sensiblement différentes atteintes par les individus adultes (0,5 à 5 mm pour les formes cambriennes, jusqu'à quelques centimètres pour les formes ordoviciennes) peuvent rendre apparemment fragiles ces comparaisons de silhouettes convergentes, mais la morphologie définitive est, il est vrai, acquise très précocement chez des espèces ordoviciennes comme *Deceptrix* (fig. 3A de Jell, 1980). Il demeure que cette hypothèse de filiations accorde un conservatisme extrême aux morphologies des coquilles des bivalves puisque ce sont quelque 50 millions d'années qui séparent les ancêtres cambriens connus de leurs descendants ordoviciens supposés, ces derniers ne représentant alors que quelques cas particuliers au sein de la diversification morphologique intervenue à ce moment. Dans l'arbre phylogénétique qu'il a proposé, Waller (1990) n'a pas retenu de telles filiations directes à partir de *Pojetaia* et de *Fordilla*.

Les formes primitives d'un autre grand ensemble de bivalves, celui des ptériomorphes, seraient également reconnaissables dès le Cambrien moyen. C'est

l'hypothèse formulée par McKinnon (1982, 1985) et adoptée par Berg-Madsen (1987) à propos de *Tuarangia* (Fig. 2) mais qui reste contestée par Runnegar (1983) et par Runnegar et Pojeta (1992); ces derniers auteurs se fondent, en particulier, sur la microstructure de la coquille [mais on sait combien les convergences microstructurales sont communes (Carter et Clark, 1985)] et sur le caractère monomyaire de *Pseudomonya* considéré comme une forme proche de *Tuarangia*. Une fois encore, ce débat, établi sur un matériel assez indigent et d'interprétation difficile, montre combien les questions relatives aux diversifications cambriennes des mollusques demeurent ouvertes. Il est intéressant, néanmoins, d'en retenir que peut être suggérée, dès le Cambrien, l'amorce des trois grandes sous-classes que représentent paléotaxodontes, isofilibranches et ptériomorphes.

Les premières radiations adaptatives se produisent à l'Ordovicien inférieur et de façon progressive (Babin, 1993a, 1993b). Afin de commenter brièvement ces diversifications, nous adopterons la classification des bivalves utilisée par Pojeta et Runnegar (1985) et qui comporte cinq sous-classes désignées Palaeotaxodonta, Isofilibranchia, Heteroconchia, Pteriomorphia et Anomalodesmata. Le registre paléontologique ne renseigne guère sur les relations phylétiques des premiers ensembles ordoviciens. Des paléotaxodontes pourraient être présents dès le Trémadoc inférieur avec un problème *Ctenodonta* (Fig. 9) en Argentine (Harrington, 1938); les isofilibranches pourraient simultanément y être représentés par *Cosmogoniophorina*. Au Trémadoc supérieur, la Montagne Noire (Babin, 1982b) livre le curieux genre *Babinka* (Fig. 9) qui pourrait représenter un hétéroconche primitif et à partir duquel Horny (1960) élaborait une hypothèse pour l'origine des bivalves fondée sur un

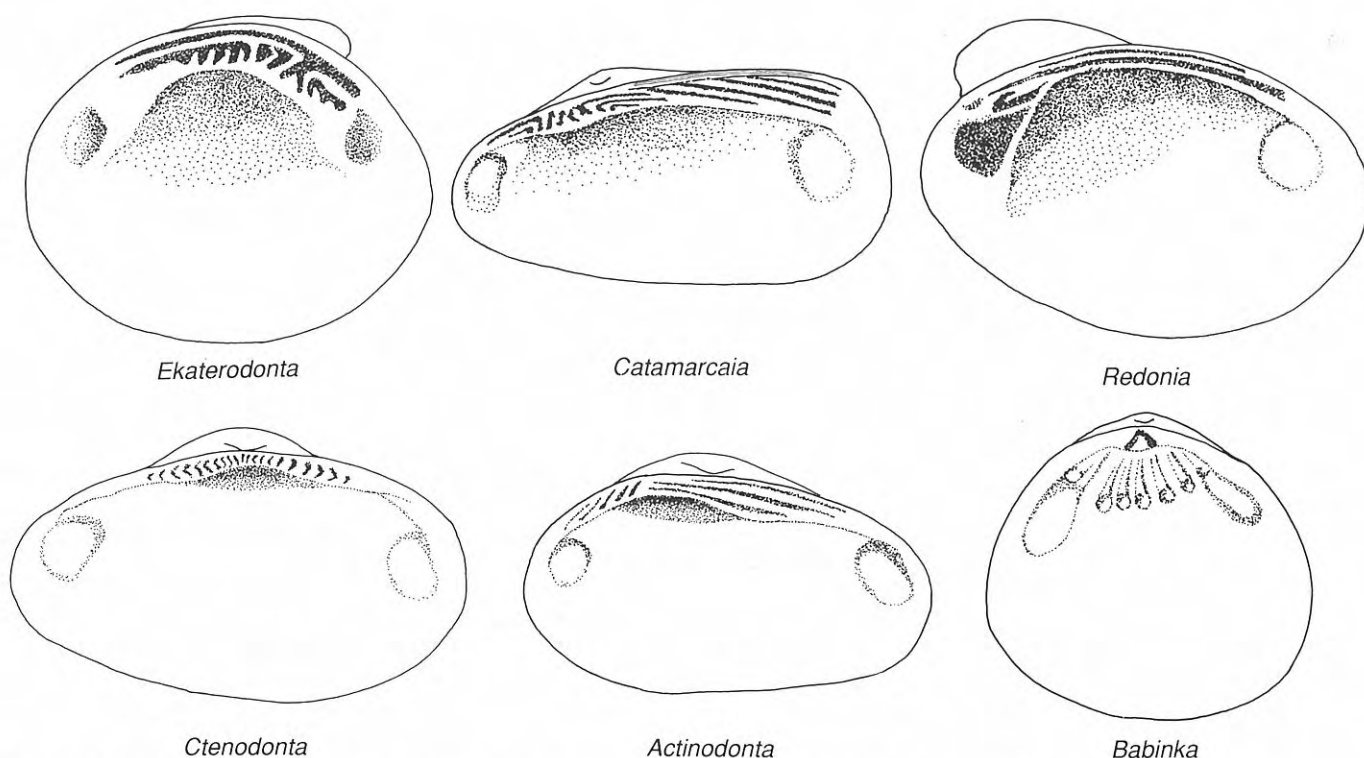


Figure 9. Quelques genres de paléotaxodontes et d'hétéroconches de l'Ordovicien inférieur et moyen.

“diplacophore” théorique, schéma que McAlester (1964, 1965, 1966) exploita en le basant sur un ancêtre monoplacophore. Quoi qu’il en soit de ces modèles désormais caducs, il reste que les données stratigraphiques n’apportent guère d’arguments déterminants sur les antériorités relatives des paléotaxodontes et des hétéroconches; il est le plus souvent admis que les premiers seraient les ancêtres des seconds (Waller, 1990; Runnegar et Pojeta, 1992) mais il a été rappelé (Babin et Gutiérrez-Marco, 1991) combien ce problème demeure obscur. Il est intéressant, en revanche, de constater que, dans l’état actuel des investigations, ces premières formes du Trémadoc puis de l’Arenig durant lequel paléotaxodontes et hétéroconches cycloconchides (Fig. 9) se multiplièrent, ont été des hôtes des plates-formes gondwaniennes couvertes d’eaux fraîches. Le caractère endobenthique de ces faunes s’accorde avec de tels environnements et ce sont ces mêmes groupes qui ont poursuivi une importante diversification à l’Ordovicien moyen (Llanvirn et Llandeilo). Dans une autre ambiance, eaux probablement tempérées ou chaudes de plates-formes gondwaniennes situées à plus basses latitudes, apparentent dès l’Arenig des formes semi-endobenthiques ou épibenthiques avec des isofilibranches et des ptériomorphes cyrtodontides comme le montrent les faunes australiennes (Pojeta et Gilbert-Tomlinson, 1977). A l’Ordovicien moyen, ces ensembles d’Australie s’enrichirent d’autres ptériomorphes et d’anomalodesmates. Les formes les plus éclectiques de tels groupes, *Modiolopsis*, *Cyrtodontula*, par exemple, s’installèrent aussi à latitude plus élevée au Llanvirn (domaine ibéro-armoricain, Maroc, Argentine) mais les communautés de bivalves de ces régions restèrent dominées par des paléotaxodontes et des hétéroconches. Les plates-formes gondwaniennes ont donc constitué des milieux particulièrement propices à la diversification des bivalves durant quelque 40 Ma (Babin, 1993b) puisque des représentants des cinq classes y ont été présents dès le Llanvirn. Dans cet ensemble de formes, le mode de vie endobenthique paraît avoir été prépondérant et probablement le premier apparu; Tevesz et McCall (1976, 1985), suivis en cela par Vogel et Gutmann (1980), ont relié cette adaptation à l’enfouissement avec une rapide augmentation des tailles des formes ordoviciennes par rapport à leurs ancêtres du Cambrien que ces divers auteurs ont interprétés comme ayant été épibenthiques en opposition avec les assertions de Stanley (1975) ou de Runnegar et Bentley (1983). Dans ces diversifications ordoviciennes, il reste difficile d’établir les relations phylétiques entre les divers ensembles mais les innovations fondamentales paraissent s’être réalisées sur ces plates-formes périgondwaniennes. L’un des plus récents apports fournit, par exemple, avec la description dans l’Arenig d’Argentine (Sánchez et Babin, 1993) du genre *Catamarcaia* (Fig. 9), un éclairage nouveau sur l’émergence des Pteriormorphia Arcoïda (= Prionodonta *pro parte* d’autres auteurs) avec l’apparition du ligament duplivinculaire (caractère 3 du cladogramme de Johnston, 1991). C’est sur le clavier, dès lors réalisé, de ces principaux types structuraux que joueront par la suite les multiples variations des bivalves. L’Ordovicien supérieur marquera une nouvelle étape de ces radiations adaptatives qui s’accompliront alors surtout dans d’autres provinces paléo-

géographiques telles que la Laurentia et la Baltica (Babin, 1993b).

En guise de conclusion, on constatera, à l’issue de cet aperçu des données acquises depuis deux décennies sur les premiers mollusques, quelle importance revêt la documentation paléontologique pour la connaissance des étapes initiales de l’évolution des grands ensembles biologiques. Aucune étude des seules faunes récentes ou actuelles des mollusques, aucune analyse cladistique ou de biologie moléculaire, par exemple, n’aurait pu permettre d’établir la diversité des monoplacophores, de connaître l’existence des rostroconches ou de reconstituer les premiers moments des diversifications des bivalves. Malgré ses insuffisances et les difficultés d’interprétations inhérentes à sa nature, ce que se plaisent à souligner ses contempteurs, le registre paléontologique demeure l’une des bases fondamentales pour notre compréhension de l’évolution du monde vivant.

REMERCIEMENTS

Au Centre des Sciences de la Terre de l’Université Claude Bernard, L. Thevenod a assuré la mise au net du manuscrit et A. Armand la scanérisation des illustrations; je les en remercie vivement.

BIBLIOGRAPHIE

- Aksarina, N. A. 1968. Données nouvelles sur la géologie et les fossiles-guides de la Sibérie occidentale. (en russe). *Géologie*, Université de Tomsk, 3, 77-86.
- Babin, C. 1966. *Mollusques bivalves et céphalopodes du Paléozoïque armoricain*. Imprimerie Commerciale Administrative, Brest, 470 pp.
- Babin, C. 1982a. *Tromelinodonta* nov. gen., Bivalve Lyrodesmatide (Mollusca) de l’Arenigien (Ordovicien inférieur). *Geobios*, 15, 423-427.
- Babin, C. 1982b. Bivalves et Rostroconches. In: *Brachiopodes (Articulés) et Mollusques (Bivalves, Rostroconches, Monoplacophores, Gastropodes) de l’Ordovicien inférieur (Trémadocien-Arenigien) de la Montagne Noire (France méridionale)* (C. Babin, R. Courtessole, M. Melou, J. Pillet, D. Vizcaino et E. L. Yochelson). *Mémoire Société Études Scientifiques de l’Aude*, Carcassonne, 37-49.
- Babin, C. 1987. *Pseudarca*, Mollusque bivalve singulier de l’Ordovicien supérieur du Massif armoricain. *Annales Société géologique Nord*, 105, 253-258.
- Babin, C. 1993a. La répartition géographique des mollusques bivalves du Paléozoïque (Cambrien à Dévonien): une revue. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 100, 7-20.
- Babin, C. 1993b. Rôle des plates-formes gondwaniennes dans les diversifications des mollusques bivalves durant l’Ordovicien. *Bulletin Société géologique de France*, 164, 141-153.
- Babin, C. 1994. A propos d’un prétendu mollusque bivalve du Cambrien de Belgique. *Annales de la Société géologique de Belgique*, 116, 13-14.
- Babin, C. y Branisa, L. 1987. *Ribeiria, Peelerophon* y otros moluscos del Ordovícico de Bolivia. 4.º Congreso Latinoamericano Paleontología, Santa Cruz, I, 119-129.

- Babin, C. et Destombes, J. 1992. Les mollusques Bivalves et Rostroconches ordoviciens de l'Anti-Atlas marocain: Intérêt paléogéographique de leur inventaire. *Géologie méditerranéenne*, **17** (1990), 243-261.
- Babin, C. et Gutiérrez Marco, J. C. 1985. Un nouveau cycloconchide (Mollusca Bivalvia) du Llanvirn inférieur (Ordovicien) des Monts de Tolède (Espagne). *Geobios*, **18**, 609-616.
- Babin, C. and Gutiérrez Marco, J. C. 1991. Middle Ordovician bivalves from Spain and their phyletic and palaeogeographic significance. *Palaeontology*, **34**, 109-147.
- Beaumont, A. et Cassier, P. 1981. *Biologie animale. Des Protozoaires aux Métazoaires épithélieniens*. Tome 1, Dunod éd., Paris, 3 édit., 459 pp.
- Berg-Madsen, V. 1987. *Tuarangia* from Bornholm (Denmark) and similarities in Baltoscandian and Australasian late Middle Cambrian faunas. *Alcheringa*, **11**, 245-259.
- Bradshaw, M. A. 1970. The dentition and musculature of some middle Ordovician (Llandeilo) bivalves from Finistère, France. *Palaeontology*, **13**, 623-645.
- Briggs, D. E. G., Aldridge, R. J. and Smith, M. P. 1987. Conodonts are not aplacophoran molluscs. *Lethaia*, **20**, 381-382.
- Carter, R. M. 1971. Revision of *Arenig Bivalvia* from Ramsey Island, Pembrokeshire. *Palaeontology*, **14**, 250-261.
- Carter, J. G. and Clark, G. R., II. 1985. Classification and phylogenetic significance of molluscan shell microstructure. In: *Mollusks. Notes for a short course* (T. W. Broadhead, ed.). University of Tennessee, Department of Geological Sciences. *Studies in Geology*, **13**, 50-71.
- Chen, Jun-Yan and Teichert, C. 1983. Cambrian cephalopods. *Geology*, **11**, 647-650.
- Chen, Y. and Wang, Z. 1985. A bivalve of the lower Cambrian Xinji Formation in western Henan Province. *Earth Science. Journal of the Wuhan College of Geology*, **10** (2), 27-29.
- Cobbold, E. S. 1935. Cambrian faunas from Hérault, France. *Annals and Magazine of Natural History*, **16**, 25-49.
- Doré, F. 1987. The problem of the Precambrian-Cambrian boundary in the Armorican Massif. *Bulletin de liaison et d'informations du P.I.C.G.* 196, **2**, 39-43.
- Dzik, J. 1981. Origin of the Cephalopoda. *Acta palaeontologica polonica*, **26** (2), 161-189.
- Fraipont, C. 1910. *Modiolopsis ? Malaisii*, Ch. Fraip., Lamellibranche nouveau du Revinien belge (Cambrien moyen). *Annales Société géologique de Belgique*, **37**, Mém., M15-M18.
- Frey, R. C. 1987. The occurrence of Pelecypods in Early Paleozoic Epeiric-Sea Environments, Late Ordovician of the Cincinnati, Ohio Area. *Palaios*, **2**, 3-23.
- Frey, R. C. 1988. Occurrence of filter-feeding pelecypods in a Middle Ordovician (Blackriveran) intra-cratonic basin, Criner Hills, Oklahoma. *Oklahoma Geology Notes*, **48**, (3), 136-137.
- Gould, S. J. 1989. *Wonderful life*. W. W. Norton and Company, New-York.
- Harper, J. A. and Rollins, H. B. 1982. Recognition of Monoplacophora and Gastropoda in the fossil record: a functional morphological look at the bellerophonitid controversy. *Proceedings of third North American Paleontological Convention*, **1**, 227-232.
- Harrington, H. J. 1938. Sobre las faunas del Ordoviciano inferior del Norte Argentino. *Revista del Museo de la Plata*, ser. 1, Paleontología n.º 4, 109-289.
- Havlicek, V. and Kříž, J. 1978. Middle Cambrian *Lamellodonta simplex* Vogel: "Bivalve" turned brachiopod *Trematobolus simplex* (Vogel). *Journal of Paleontology*, **52**, 972-975.
- He, T. and Pei, F. 1985. The discovery of bivalves from the lower Cambrian Xinji Formation in Fangcheng County, Henan province. *Journal of the Chengdu College of Geology*, **1**, 61-66.
- Horny, R. 1960. On the phylogeny of the earliest Pelecypods (Mollusca). *Vestník Ustredniho Ustavu Geologie, Praha*, **35**, 6, 479-482.
- Jell, P. A. 1980. Earliest known pelecypod on Earth - a new Early Cambrian genus from south Australia. *Alcheringa*, **4**, 233-239.
- Jermak, V. V. 1986. Fordillidae (Bivalvia) du Cambrien inférieur de la plate-forme sibérienne septentrionale (en russe). *Trudy Sibirskoe Otdelenie Institut Geologgii i Geophysiki Akademiya Nauk SSSR*, **669**, 183-188.
- Jermak, V. V. 1988. Structure de la charnière, microstructure de la coquille et mode de vie des fordillids (Bivalvia) du Cambrien inférieur. *Trudy Sibirskoe Otdelenie Institut Geologgii i Geophysiki Akademiya Nauk SSSR*, **720**, 179-184.
- Johnston, P. A. 1991. Systematics and ontogeny of a new bivalve, *Umburra cinefacta*, from the Silurian of Australia: implications for pteriomorphian evolution. *Alcheringa*, **15**, 293-319.
- Krasilova, I. N. 1977. Fordillidae fam. nov. (Bivalvia) from Lower Palaeozoic of the Siberian platform. *Paleontological Journal*, **2**, 42-48.
- Krasilova, I. N. 1979. Mollusques bivalves des horizons Mangazeisky, Dolborsky et Ketsky (en russe). In: Ordovician fauna of Middle Siberia (Kh. S. Rozman, G. A. Stukalina, I. N. Krasilova and V. A. Sytova). *Academy of Sciences of the USSR, Transactions*, **330**, 79-130.
- Krasilova, I. N. 1981. The first record of Ordovician bivalves molluscs from Mongolia and a revision of the diagnosis of the genus *Tancrediopsis*. *Paleontological Journal*, **15**, 3, 37-41.
- Kerber, M. 1988. Mikrofossilien aus Unterkambrischen Gesteinen der Montagne Noire, Frankreich. *Palaeontographica*, **A 202**, 127-203.
- Landing, E. 1989. Paleocology and distribution of the early Cambrian rostroconch *Watsonella crosbyi* Grabau. *Journal of Paleontology*, **63**, 566-573.
- Linsley, R. M. and Kier, W. M. 1984. The Paragastropoda: a proposal for a new class of Paleozoic Mollusca. *Malacologia*, **25**, 241-254.
- Lovtrup, S. 1977. *The Phylogeny of Vertebrates*. J. Wiley & Sons, New-York.
- McAlester, A. L. 1964. Transitional Ordovician bivalve with both monoplacophoran and lucinacean affinities. *Science*, **146**, 1293-1294.
- McAlester, A. L. 1965. Systematics, affinities and life habits of *Babinka*, a transitional Ordovician lucinoid bivalve. *Palaeontology*, **8**, 235-246.
- McAlester, A. L. 1966. Evolutionary and systematic implications of a transitional Ordovician lucinoid bivalve. *Malacologia*, **3**, 433-439.
- MacKinnon, D. I. 1982. *Tuarangia paparia* n. gen. and n. sp., a late Middle Cambrian pelecypod from New Zealand. *Journal of Paleontology*, **56**, 589-598.
- MacKinnon, D. I. 1985. New Zealand late Middle Cambrian molluscs and the origin of Rostroconchia and Bivalvia. *Alcheringa*, **9**, 65-81.
- Marek, L. and Yochelson, E. L. 1976. Aspects of the biology of the Hyolitha (Mollusca). *Lethaia*, **9**, 65-82.
- Miller, A. I. 1988. Spatio-temporal transitions in Paleozoic

- Bivalvia: an analysis of North American fossil assemblages. *Historical Biology*, **1**, 251-273.
- Miller, A. I. 1990. The relationship between global diversification and spatio-temporal transitions in Paleozoic Bivalvia. In: Paleocommunity temporal dynamics: the long-term development of multispecies assemblages. (W. Miller, III, ed.) *The Paleontological Society*, Spec. public. n.º 5, 85-98.
- Morris, N. J. 1978. The infaunal descendants of the Cycloconchidae, an outline of the evolutionary and taxonomy of the Heteroconchia, superfamilies Cycloconchacea to Chamaecia. *Philosophical Transactions Royal Society London*, B **284**, 259-274.
- Morris, N. J. 1979. On the origin of the Bivalvia. In: *The Origin of Major Invertebrate Groups*, (M. R. House, ed.), Academic Press, London, 381-413.
- Morris, N. J. 1980. A new Lower Ordovician bivalve family, the Thoraliidae (? Nuculoida), interpreted as actinodont deposit feeders. *Bulletin British Museum Natural History (Geology)*, **34**, 4, 265-272.
- Morris, N. J. 1990. Early radiation of the Mollusca. In: *Major evolutionary radiations* (P. D. Taylor and G. P. Larwood, Eds). Clarendon Press, Oxford, 73-90.
- Morris, N. J. and Fortey, R. A. 1976. The significance of *Tironucula* gen. nov. to the study of bivalve evolution. *Journal of Paleontology*, **50**, 701-709.
- Müller, K. J. 1975. "Heraultia" varenalensis Cobbold (Crustacea) aus dem unteren Kambrium, der älteste Fall von Geschlechtsdimorphismus. *Paläontologisches Zeitschrift*, **49**, 168-180.
- Peel, J. S. 1980. A new Silurian retractile monoplacophoran and the origin of the gastropods. *Proceedings Geological Association*, **91**, 91-97.
- Peel, J. S. 1987. Class Gastropoda. In: *Fossil Invertebrates*, (R. S. Boardman, A. H. Cheetham and A. J. Rowell, Eds), Blackwell Scientific Publications, Oxford, 304-329.
- Peel, J. S. 1991. Functional morphology of the class Helcionelloida nov., and the early evolution of the Mollusca. In: *The early evolution of Metazoa and the significance of problematic taxa* (A. M. Simoneta and S. Conway, Eds), Cambridge University Press, 157-174.
- Pelseneer, P. 1906. Mollusca. In: *A Treatise on Zoology*, (E. R. Lankester, ed.), Blackwell, London.
- Pojeta, J. Jr. 1971. Review of Ordovician Pelecypods. *Geological Survey Professional Paper*, **695**, Washington, 46 pp.
- Pojeta, J. Jr. 1975. *Fordilla troyensis* Barrande and early pelecypod phylogeny. *Bulletin of American Paleontology*, **67** (287), 363-384.
- Pojeta, J. Jr. 1978. The origin and early taxonomic diversification of pelecypods. *Philosophical Transactions Royal Society London*, B **284**, 225-246.
- Pojeta, J. Jr. 1980. Molluscan phylogeny. *Tulane studies in Geology and Paleontology*, New-Orleans, **16**, 2, 55-80.
- Pojeta, J. Jr. 1985. Early Evolutionary History of diasome Mollusks. In: *Mollusks. Notes for a short course*. (Broadhead T. W., ed.), University Tennessee. Department of Geological Sciences. Studies in Geology, **13**, 102-130.
- Pojeta, J. Jr. 1987a. Phylum Mollusca. Part. I. Phylum overview. In: *Fossil Invertebrates* (R. S. Boardman, A. H. Cheetham and A. J. Rowell, eds), Blackwell Scientific Publications, Oxford, 270-293.
- Pojeta, J. Jr. 1987b. Class Pelecypoda. In: *Fossil Invertebrates* (R. S. Boardman, A. H. Cheetham and A. J. Rowell, eds), Blackwell Scientific Publications, Oxford, 386-435.
- Pojeta, J. Jr. 1987c. Phylum Hyolitha. In: *Fossil Invertebrates* (R. S. Boardman, A. H. Cheetham and A. J. Rowell, eds), Blackwell Scientific Publications, Oxford, 436-444.
- Pojeta, J. Jr. 1988. The origin and Paleozoic diversification of Solemyoid pelecypods. *New Mexico Bureau Mines & Mineral Resources. Memoir* **44**, 201-271.
- Pojeta, J. Jr. and Gilbert-Tomlinson, J. 1977. Australian Ordovician Pelecypod Molluscs. *Dpt. of National Resources, Bureau of Mineral Resources, Geology and Geophysics, Bulletin* **174**, 64 pp.
- Pojeta, J. Jr. and Palmer, T. J. 1976. The origin of rocks boring in mytilacean pelecypods. *Alcheringa*, **1**, 8-4, 167-179.
- Pojeta, J. Jr. and Runnegar, B. 1974. *Fordilla troyensis* and the early history of pelecypod mollusks. *American Scientist*, **62**, 706-711.
- Pojeta, J. Jr. and Runnegar, B. 1976. The paleontology of rostroconch mollusks and the early history of the phylum Mollusca. *U. S. Geological Survey Professional Paper*, **968**, 88 pp.
- Pojeta, J. Jr. and Runnegar, B. 1985. The Early Evolution of Diasome Molluscs. In: *The Mollusca* (E. R. Trueman and M. R. Clarke, eds), **10**, Evolution, Academic Press, New-York, 295-336.
- Pojeta, J. Jr., Runnegar, B. and Kříž, J. 1973. *Fordilla troyensis* Barrande: The oldest known pelecypod. *Science*, **180**, 866-888.
- Pojeta, J. Jr., Runnegar, B., Morris, N. J. and Newell, N. D. 1972. Rostroconchia: A new class of bivalved mollusks. *Science*, **177**, 264-267.
- Prantl, F. 1948. On the occurrence of the genus *Volborthella* Schmidt in Bohemia (Nautiloidea). *Sbornik Narodniho Musea v Praze*, **4B**, 5, 3-13.
- Runnegar, B. 1980. Hyolitha: status of the phylum. *Lethaia*, **13**, 21-25.
- Runnegar, B. 1981. Muscle scars, shell form and torsion in Cambrian and Ordovician univalved molluscs. *Lethaia*, **14**, 311-322.
- Runnegar, B. 1983. Molluscan phylogeny revisited. *Memoir Association Australasian Palaeontologists*, **1**, 121-144.
- Runnegar, B. 1985a. Origin and early history of mollusks. In: *Mollusks Notes for a short course*. (T. W. Broadhead, ed.). University of Tennessee - Department of Geological Sciences, Studies in Geology, **13**, 17-32.
- Runnegar, B. 1985b. Shell microstructures of Cambrian molluscs replicated by phosphate. *Alcheringa*, **9**, 245-257.
- Runnegar, B. and Bentley, C. 1983. Anatomy, ecology and affinities of the Australian Early Cambrian bivalve *Pojetaia runnegari* Jell. *Journal of Paleontology*, **57**, 73-92.
- Runnegar, B. and Jell, P. A. 1976. Australian Middle Cambrian molluscs and their bearing on early molluscan evolution. *Alcheringa*, **1**, 109-138.
- Runnegar, B. and Pojeta, J. Jr. 1974. Molluscan phylogeny: the paleontological viewpoint. *Science*, **186**, 311-317.
- Runnegar, B. and Pojeta, J. Jr. 1992. The earliest bivalves and their Ordovician descendants. *American Malacological Bulletin*, **9**, 117-122.
- Runnegar, B., Pojeta, J. Jr., Morris, N. J., Taylor, J. D., Taylor, M. E. and McClung, G. 1975. Biology of the Hyolitha. *Lethaia*, **8**, 181-191.
- Runnegar, B., Pojeta, J. Jr., Taylor, M. E. and Collins, D. 1979. New species of the Cambrian and Ordovician chitons *Matthevia* and *Chelodes* from Wisconsin and Queensland; evidence for the early history of polyplacophoran molluscs. *Journal of Paleontology*, **53**, 1374-1394.
- Salvini-Plawen, L. von 1972. Zur Morphologie und Phylogene-

- nie der Mollusken. *Zeitschrift für Wissenschaftliche Zoologie*, **184**, 205-394.
- Sánchez, T. M. 1987. Una fauna de Bivalvos en la Formación Santa Gertrudis (Ordovícico) de la Provincia de Salta (Argentina). *Ameghiniana*, **23**, 3-4 (1986), 131-139, 1 pl.
- Sánchez, T. M. 1991. Bivalvos del Ordovícico medio-tardío de la precordillera de San Juan (Argentina). *Ameghiniana*, **27**, (1990), 251-261.
- Sánchez, T. M. et Babin, C. 1993. Un insolite mollusque bivalve, *Catamarcaia* n. g., de l'Arenig (Ordovicien inférieur) d'Argentine. *Comptes Rendus Académie des Sciences Paris*, **316**, 265-271.
- Sánchez, T. M. y Babin, C. 1994. Los géneros *Redonia* y *Catamarcaia* (Mollusca, Bivalvia) de la Formación Suri (Ordovícico temprano, Oeste de Argentina) y su interés paleobiogeográfico. *Revista española de Paleontología*, **9**, 81-90.
- Shu, De-Gen. 1986. Notes on the oldest fossil bivalves from the Niutitang Formation of Fuquan, Guizhou. *Acta Palaeontologica Sinica*, **25**, 222.
- Signor, P. W. and Ryan, D. A. 1993. Lower Cambrian fossil *Volborthella*: The whole truth or just a piece of the beast? *Geology*, **21**, 805-808.
- Soot-Ryen, H. 1969. A new species of *Babinka* (Bivalvia) from the Lower Ordovician of Öland, Sweden. *Palaeontology*, **12**, 174-177.
- Stanley, S. M. 1975. Adaptive themes in the evolution of the Bivalvia (Mollusca). *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, **3**, 361-385.
- Stasek, C. R. 1972. The molluscan framework. In: *Chemical Zoology* (M. Florkin and B. T. Scheer, eds.), **7**, Mollusca, Academic Press, New-York, 1-43.
- Teichert, C. 1988. Main features of Cephalopod evolution. In: *The Mollusca* (E. R. Trueman and M. R. Clarks, eds), **12**, Paleontology and Neontology of Cephalopods, Academic Press, New-York, 11-79.
- Termier, G. et Termier, H. 1971. Description. In: Desparmet R., Termier G. et Termier H. Sur un bivalve protobranché antéarenigien trouvé au Nord de Wardak (Afghanistan), *Geobios*, **4**, 143-150.
- Tevesz, M. J. S. and McCall, P. L. 1976. Primitive life habits and adaptive significance of the pelecypod form. *Paleobiology*, **2**, 183-190.
- Tevesz, M. J. S. and McCall, P. L. 1985. Primitive life habits of Bivalvia reconsidered. *Journal of Paleontology*, **59**, 1326-1330.
- Tillier, S. et Cuif, J.-P. 1986. L'animal conodont est-il un mollusque aplacophore? *Comptes Rendus Académie des Sciences, Paris*, **II**, **7**, 627-632.
- Toni, R. T. 1975. Upper Ordovician bivalves from the Oslo region, Norway. *Norsk Geologisk Tidsskrift*, **55**, 135-156.
- Tunnicliff, S. P. 1982. A revision of late Ordovician bivalves from Pomeroy. Co. Tyrone, Ireland. *Palaeontology*, **25**, 43-88.
- Tunnicliff, S. P. 1987. Caradocian bivalve molluscs from Wales. *Palaeontology*, **30**, 677-690.
- Vogel, K. and Gutmann, 1980. The derivation of pelecypods: rôle of biomechanics, physiology and environment. *Lethaia*, **13**, 269-275.
- Waller, T. R. 1990. The evolution of ligament systems in the Bivalvia. In: *The Bivalvia*. Proceedings of a Memorial Symposium in honour of Sir Cl. M. Yonge. (B. Morton, ed.), Hong Kong University Press, 51-71.
- Yochelson, E. L. 1966. *Mattheva*, a proposed new class of mollusks. *Professional Papers U. S. Geological Survey*, **532-B**, 1-11.
- Yochelson, E. L. 1969. Stenothecoida, a proposed new class of Cambrian Mollusca. *Lethaia*, **2**, 49-62.
- Yochelson, E. L. 1977. Agmata, a proposed extinct phylum of Early Cambrian age. *Journal of Paleontology*, **51**, 437-454.
- Yochelson, E. L. 1978. An alternative approach to the interpretation of the phylogeny of ancient mollusks. *Malacologia*, **17**, 165-191.
- Yochelson, E. L. 1979. Early radiation of mollusca and molluscs like-groups. In: *The origin of major invertebrate groups* (M. R. House, ed.), Academic Press, London et New-York, 323-358.
- Yochelson, E. L. 1981. *Fordilla troyensis* Barrande: "The oldest known pelecypod" may not be a pelecypod. *Journal of Paleontology*, **55**, 113-125.
- Yochelson, E. L. 1985. Definition of Mollusca II. In: *Mollusks. Notes for a short course* (T. W. Broadhead, ed.). University of Tennessee. Department of Geological Sciences. *Studies in Geology*, **13**, 9-12.
- Yochelson, E. L., Flower, R. H., and Webers, G. F. 1973. The bearing of the new Late Cambrian monoplacophoran genus *Knighthoconus* upon the origin of the Cephalopoda. *Lethaia*, **6**, 275-309.
- Yü, W. 1984. On Merismoconchids. *Acta Paleontologica Sinica*, **23**, 432-446.
- Yü, W. 1985. *Yangtzedonta*. A problematic Bivalve from the Meishucunian stage, China. *Acta Micropaleontologica Sinica*, **2** (4), 404-408.
- Zhang, R. 1980. On the earliest bivalve fauna - Bivalves from Lower Cambrian Tianheban Formation, Xianfeng, Hubei. *Bulletin of the Chinese Academy of Geological Sciences*, **7** (1, 1), 17-18.

Manuscrito recibido: 28 de febrero, 1994

Manuscrito aceptado: 14 de julio, 1994