



Available online at www.sciencedirect.com



C. R. Palevol 2 (2003) 563–576



Évolution

Variabilité et hétérochronies chez l'exogyre *Rhynchostreon suborbiculatum* (Lamarck, 1801) (Bivalvia : Ostreoidea : Gryphaeidae) du Cénomanién et du Turonien inférieur des Charentes (SW France)

Blaise Videt, Didier Néraudeau *

Laboratoire de paléontologie, Géosciences, UMR 6118, université de Rennes-1, campus de Beaulieu,
av. du Général-Leclerc, 35042 Rennes cedex, France

Reçu le 25 août 2003 ; révisé et accepté le 17 septembre 2003

Rédigé à l'invitation du Comité éditorial

Résumé

Le double polymorphisme de *R. suborbiculatum* au Cénomanién peut se résumer, d'une part, à la présence d'individus partiellement costulés et d'individus totalement lisses au sein d'une même population et, d'autre part, une grande variabilité de taille inter-populationnelle. Après avoir écarté tous les assemblages remaniés, à partir de l'analyse des fréquences de taille, les causes de ces polymorphismes sont analysées d'un point de vue paléoenvironnemental et en terme d'hétérochronies du développement. L'environnement semble, à de rares exceptions, jouer un rôle mineur dans le contrôle de ces paramètres. Parmi les nombreuses combinaisons existant entre ces deux types de polymorphisme, il est possible d'observer une tendance globale à l'hypermorphose au cours de la transgression céno-mano-turonienne. **Pour citer cet article : B. Videt, D. Néraudeau, C. R. Palevol 2 (2003).**

© 2003 Académie des sciences. Publié par Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS. Tous droits réservés.

Abstract

Variability and heterochronies of *Rhynchostreon suborbiculatum* (Lamarck, 1801) (Bivalvia: Ostreoidea: Gryphaeidae: Exogyrinae) from the Cenomanian and the Lower Turonian of Charentes (SW France). Polymorphism of *R. suborbiculatum* could be summed up as the double occurrence of individuals partially costulated and individuals completely smooth within the same population and a great inter-population variability of general size. After having put aside all altered assemblages, causes of these polymorphisms are analyzed from a palaeoenvironmental point of view and in terms of heterochronies of development. Environment seems to play a minor role in the control of these parameters. Among the several combinations between these two kinds of polymorphism, it is possible to observe a general trend to hypermorphosis during the Cenomanian-Turonian transgression. **To cite this article: B. Videt, D. Néraudeau, C. R. Palevol 2 (2003).**

© 2003 Académie des sciences. Publié par Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS. Tous droits réservés.

* Auteur correspondant.

Adresse e-mail : didier.neraudeau@rennes1.fr (D. Néraudeau).

Mots clés : Gryphaeidae ; *Rhynchostreon suborbiculatum* ; hétérochronies ; Cénomaniens–Turonien ; taphonomie ; polymorphisme ; Bassin aquitain ; paléodémographie ; France

Keywords: Gryphaeidae; *Rhynchostreon suborbiculatum*; heterochronies; Cenomanian–Turonian; taphonomy; polymorphism; Aquitain Basin; palaeodemography; France

Abriged version

1. Introduction

Palaeontologists who work on marine invertebrate fossils benefit generally from a continuous fossil record that allows them to observe gradual evolution processes and iterative morphologic variations [20]. Indeed, morphologic characteristics of successive assemblages from a single lineage appear so closed that they only differ by their biometric mean values without absolute difference. However, the fossil record of different ontogenetic steps on shells allow us to interpret evolutive lineage, the morphologic changes in time reflect those of the succession of different phases of development of each individual. Such phenomena, called heterochronies of the development and largely exposed by Gould [7], have been described many times for ammonites, echinoids or trilobites but rarely for oysters [11].

This article shows an example of gradual morphologic change on the oyster *R. suborbiculatum* from the Cenomanian to the Turonian deposits of Charentes (NW of Aquitain Basin, France). A special caution should be displayed about the effect of taphonomy and environmental parameters on interpretations in terms of heterochronies of successive oyster assemblages.

2. Material and methods

R. suborbiculatum (Lamarck, 1801) is a species largely distributed during the Late Cretaceous, but its acme is mainly Cenomanian [6]. So, this “classical” species of Cretaceous oyster lead to numerous studies in the past [3, 6, 12, 14, 15, 17]. The present study was realized on *R. suborbiculatum* from the whole Cenomanian and the base of the Turonian series of the northern edge of the Aquitain Basin. The sampling has been made on height different outcrops (Fig. 1) that represent 35 different assemblages. Each assemblage leads to sedimentologic and morphometric analyses of

R. suborbiculatum. Four elementary measurements were taken on each individual: height, width, concavity and height of the costulated part of certain shells (Fig. 2a). Because of the partial or the full recrystallisation of specimens (Pl. I, Fig. 6,7), no sclerochronologic analyses could have been made.

3. Characteristic and variability of *Rhynchostreon suborbiculatum*

General shape of *R. suborbiculatum* displays a great variability (Pl. 1) and no clear allometric relations appear between its height, its width and its concavity (Fig. 2b, 2c). The mean size of the shells is also very different from one outcrop to another (Pl. 1 and Fig. 3). This lead previous authors to create three different subspecific varieties corresponding to three different size classes: *minor* (under 25 mm), *intermedia* (between 25 and 50 mm) and *major* (above 50 mm). Because of the lack of discontinuity between these size classes, their limits are arbitrary. A second source of polymorphism for the species is the possible presence of small costulations on the first part of the shell. Three other varieties have been distinguished: *silicea 1* (smooth during their all life), *silicea 2* (costulated during the first part of their life and then smooth), *pliculata* (costulated during their all life).

4. Taphonomy and Size Frequency Distribution analysis of the oysters

Because taphonomic processes could condition assemblage and specimen sizes, a taphonomic study based on Size Frequency Distribution (SFD) have been made. General shape of a SFD in a biocenosis is the result of the mortality curve and the growth speed of individuals. The resulting SFD is a positive Gaussian curve (Fig. 4). We used the asymmetric coefficient to discriminate non biocenosis populations. This coefficient is defined by equation (1).

From the distribution of these coefficients, different kinds of population could be defined (Fig. 3):

- higher values correspond to census assemblages (type I) (Figs. 3c, 5a);
- intermediate values correspond either to stream sort populations (type III) (Figs. 3c, 5c) or autochthonous assemblages that loose their juvenile specimens (type II) (Figs. 3c, 5b);
- lower values correspond to allochthonous assemblages of the type III that loose in a second time all their juvenile specimens (type IV) (Figs. 3c, 5d).

Based on the sole biocenosis, it is possible to observe a brusque shift between the small size of *R. suborbiculatum* at the end of the Lower Cenomanian and their big size in the Upper Cenomanian. However, four assemblages seem to derogate to this rule but could be interpreted as dwarf populations because they come from extreme environments, such as anoxic or shallow agitated ones.

5. Environmental impact (Fig. 6)

Influence of environmental parameter on the presence of costulated populations is not clear. Nature and size of the substratum, salinity, temperature and oxygenation do not seem to have any effect. Nevertheless, general size of the specimens and proportion of smooth shell part increase during the Cenomano-Turonian transgression. If no explication can be given for the latter phenomena, size development could reflect the important warming of this period [10] and the resulting wealth of nutriments.

6. Phyletic interpretation of *R. suborbiculatum* shape variations

On smooth shells, the general size increase could be defined as a simple hypermorphosis, in spite of the lack of sclerochronologic study to check specimen age.

For costulated specimens several theoretical cases could be defined (Fig. 7) according to an ancestral shape of reference. As smooth populations, costulated ones could be hypermorphic (H) or punctually progenetic (P). These could be combined, or not, to acceleration (A) if the costuled part of the shell is smaller than in their ancestor, or neoteny (N) if costuled part of the shell is bigger. Processes P, P×N, N, H×N and P×A have been realized in the studied assemblages but A, H and H×A have been not observed and are still theoretic cases.

1. Introduction

Les paléontologues travaillant sur les invertébrés marins bénéficient souvent d'un registre fossile quasi continu, qui leur permet parfois de percevoir des processus évolutifs relativement graduels, voire des variations morphologiques itératives [20]. En effet, en milieu marin, la fossilisation est excellente pour les invertébrés dont l'exosquelette calcitique est peu dégradable *post mortem*, comme les échinides irréguliers ou certains mollusques bivalves, tels que les pectinidés ou les ostréidés. Cela est d'autant plus vrai, lorsqu'il s'agit de formes fouisseuses et plus généralement d'hôtes des vasières, comme les échinides spatangues et les huîtres de types exogyre, alectryonie ou pycnodonte. Les tests morts sont moins fragmentés par les nécrophages que ne le sont les squelettes osseux et bénéficient d'un enfouissement rapide par les sédiments marins. Parfaitement préservés, tant à l'état juvénile qu'à l'état adulte ou préadulte, ils sont fossilisés par centaines dans les séries géologiques et souvent omniprésents sur plusieurs dizaines de mètres de coupe. Les représentants successifs d'une lignée ne diffèrent alors que par la valeur moyenne de leurs mensurations, sans véritable distinction absolue. Il devient arbitraire de tracer des limites spécifiques entre des populations d'époques successives dont les variations morphologiques se chevauchent en partie. De plus, la connaissance de tous les stades de croissance des espèces, des sous-espèces ou des morphotypes, via la comparaison de différents spécimens juvéniles et adultes, permet de reconstituer leur développement ou ontogenèse post-larvaire. Ces informations ontogénétiques sont ensuite utilisables pour l'interprétation des lignées évolutives pour lesquelles les changements morphologiques dans le temps reflètent ceux de la succession des phases du développement de chaque individu. De tels phénomènes, baptisés « hétérochronies du développement » et largement exposés par Gould en 1977 [7], ont à plusieurs reprises été décrits chez des ammonites, chez des échinides ou chez des trilobites [5, 18], mais très rarement analysés chez des huîtres à part l'article de Jones et Gould [11].

Cet article présente un exemple de variation morphologique relativement graduelle chez les huîtres exogyres *Rhynchostreon suborbiculatum* du Cénomanién et du Turonien inférieur des Charentes en discutant la part des biais taphonomiques, des contraintes

environnementales et des hétérochronies de développement dans la variation temporelle de la taille et de l'ornementation de ces bivalves ostréidés.

2. Cadre géographique et géologique de l'étude

L'étude de *Rhynchostreon suborbiculatum* a été réalisée sur tout le Cénomaniens et sur la base du Turonien de la bordure nord du bassin aquitain. L'échantillonnage a été réalisé sur plusieurs zones d'affleurements réparties en Charente-Maritime : l'île d'Aix, l'île Madame, l'île d'Oléron, la presqu'île de Fouras (sites de « Fouras-Cadoret » et « Fouras-Fort Vauban »), et les communes d'Archingeay, de Piédémont et de Port-des-Barques (Fig. 1). Tous ces secteurs ont permis de suivre l'évolution régionale des populations de *Rhynchostreon suborbiculatum* de manière quasi continue et d'établir des comparaisons entre des populations contemporaines issues d'environnements différents.

La zone d'étude peut paraître restreinte, comparée à la large extension géographique qu'a atteinte cette espèce au Crétacé moyen, mais elle présente néanmoins

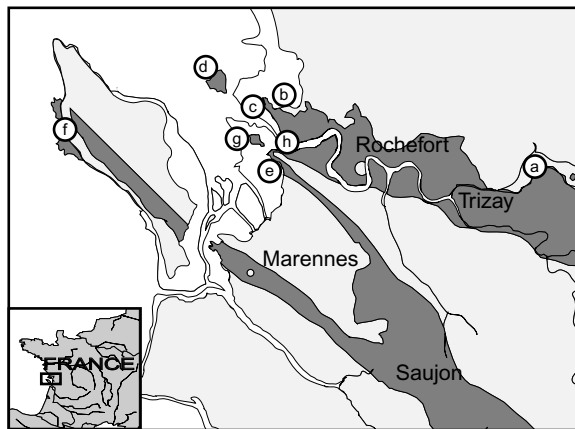


Fig. 1. Localisation des sites de prélèvement des populations de *Rhynchostreon suborbiculatum* : a) Archingeay ; b) Fouras-Cadoret ; c) Fouras-Vaubant ; d) Ile d'Aix ; e) Falaise de Piédémont ; f) Plage de Chaucre (Ile d'Oléron) ; g) Ile Madame ; h) Falaise de Port-des-Barques. Les zones figurées en gris foncé correspondent aux affleurements des terrains cénomaniens.

Fig. 1. Localisation of sampling area of *Rhynchostreon suborbiculatum* : a) Archingeay ; b) Fouras-Cadoret ; c) Fouras-Vaubant ; d) Ile d'Aix ; e) Falaise de Piédémont ; f) Plage de Chaucre (Ile d'Oléron) ; g) Ile Madame ; h) Falaise de Port-des-Barques. Dark grey areas correspond to the Cenomanian outcrops.

l'avantage de couvrir un grand nombre de paléoenvironnements bio-sédimentaires différents. La grande transgression cénomano-turonienne de second ordre a ainsi conduit, sur la bordure nord du Bassin aquitain, au dépôt de faciès argilo-sableux caractéristiques d'environnements estuariens (unité A), à des faciès d'environnements très proximaux à calcaire bioclastique grossier (unité B1, F), des dépôts argilo-glaucieux de milieu protégé (B2), des dépôts de plate-forme carbonatée oolitique (B3), des vases plus profondes à huîtres et rudistes (C1/C2), des faciès péri-récifaux à récifaux à rudistes (C3), des bio-constructions à huîtres (E) situées en domaine infralittoral inférieur, et pour finir des vases carbonatées pauvres en faune marquant le maximum d'approfondissement de cette transgression (T1). Le découpage de cette série cénomano-turonienne des Charentes en unités lithologiques nommées B1 à T1 a été proposé par Néraudeau et al. [19].

3. Échantillonnage et analyse biométrique des huîtres

Tout au long de la série cénomano-turonienne charentaise, 35 assemblages de *Rhynchostreon suborbiculatum* ont été étudiés individuellement et comparés entre eux, à la fois dans le temps, mais aussi dans l'espace. Ce large échantillonnage a révélé une importante disparité dans la taille moyenne et l'ornementation des individus en fonction des populations (Pl. I). Pour analyser cette disparité, chaque faciès à huîtres a été étudié en détail sur le plan sédimentologique et séquentiel, sur les bases du travail réalisé par Néraudeau et al. [19]. Quatre mesures élémentaires ont été prises sur chaque individu : la hauteur, la largeur, la concavité et la hauteur des costulations que portent certaines coquilles (Fig. 2a). La mesure de ces paramètres sédimentaires et paléontologiques a ainsi été utilisée pour appréhender la taphonomie des assemblages, l'influence de l'environnement sur la croissance de *Rhynchostreon suborbiculatum* et l'évolution morphologique régionale de cette espèce au cours du Cénomano-Turonien.

Du fait de la mauvaise conservation générale des individus rencontrés, des analyses sclérochronologiques n'ont pu être réalisées. Les spécimens sont très souvent partiellement recristallisés (Pl. I, Fig. 6) ou totalement silicifiés (Pl. I, Fig. 7), ce qui rend l'obser-

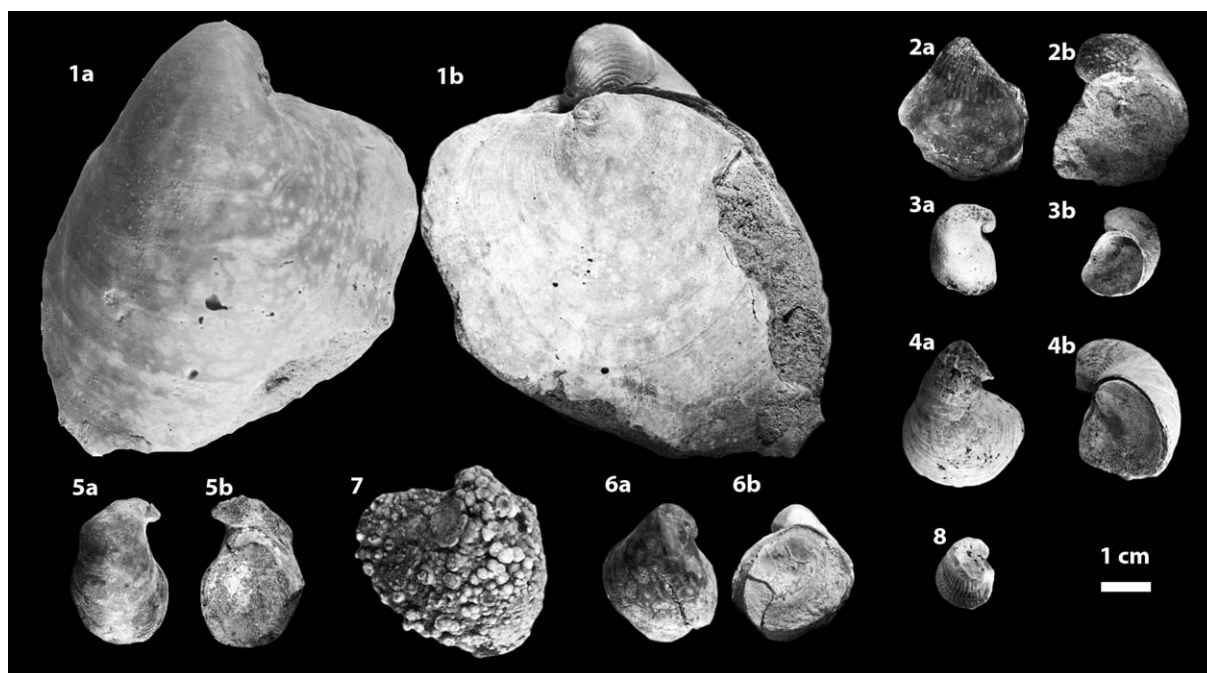


Plate 1. 1 : *R. suborbiculatum* costulée, T1, Port-des-Barques. a) Valve gauche ; b) valve droite.

2 : *R. suborbiculatum* costulée, B2, Ile d'Aix. a) Valve gauche; (b) valve droite.

3 : *R. suborbiculatum* non costulée, B1, Archingey. a) Valve gauche; b) valve droite.

4 : *R. suborbiculatum* costulée avec une importante surface d'attache xénomorphe, B2, Ile d'Aix. a) Valve gauche; b) valve droite.

5 : *R. suborbiculatum* non costulée au crochet fortement contourné, F, Ile Madame. a) Valve gauche; b) valve droite.

6 : *R. suborbiculatum* non costulée avec une importante surface d'attache xénomorphe et présentant de nombreuses orbicules de silice, B2, Ile d'Oléron. a) Valve gauche; b) valve droite.

7 : *R. suborbiculatum* entièrement silicifiée par des orbicules de silice, F, Ile Madame. Valve gauche.

8 : *R. suborbiculatum* var. *pliculata* présentant une importante surface d'attache, B2, Ile d'Oléron. Valve gauche.

Plate 1. 1 : *R. suborbiculatum*, T1, Port-des-Barques. a) Costulated left valve; b) right valve.

2 : *R. suborbiculatum*, B2, Ile d'Aix. a) Costulated left valve; b) right valve.

3 : *R. suborbiculatum*, B1, Archingey. a) Smooth left valve; b) right valve.

4 : *R. suborbiculatum* with a big area of fixation, B2, Ile d'Aix. a) Costulated left valve; b) right valve.

5 : *R. suborbiculatum* with a circumvented beak, F, Ile Madame. a) Smooth left valve; b) right valve.

6 : *R. suborbiculatum* with a big area of fixation and showing a beginning of silicification, B2, Ile d'Oléron. a) Smooth left valve; b) right valve.

7 : *R. suborbiculatum* fully silicified, F, Ile Madame. Left valve.

8 : *R. suborbiculatum* var. *pliculata* with a big area of fixation, B2, Ile d'Oléron. Left valve.

vation des structures internes de la coquille impossible. Une telle approche aurait pu s'avérer utile pour l'obtention d'un âge absolu de l'animal au cours de sa croissance. La principale difficulté de la présente étude est alors de déterminer si les changements de taille de l'animal résultent d'un changement dans le taux d'accroissement de taille (nanisme/gigantisme ou progénèse/hypermorphose), ou d'un assemblage issu d'une concentration d'individus juvéniles ou adultes. La qualité de préservation peut également influencer sur la préservation de costulations, compte tenu de la finesse de cette ornementation. Certains individus ne portent

plus que des costulations très émoussées ou érodées (Pl. I, Fig. 4a), ce qui peut évidemment induire un léger biais dans le relevé des proportions d'individus costulés.

4. Caractéristiques et variabilité de *Rhynchostreon suborbiculatum*

4.1. Caractéristiques de l'espèce

Rhynchostreon suborbiculatum (Lamarck, 1801) est une espèce très largement présente au Crétacé supé-

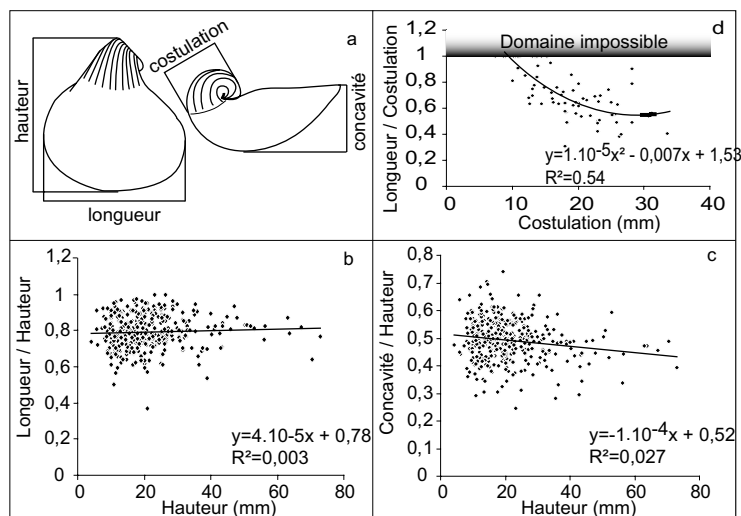


Fig. 2. a) Schéma d'un *R. suborbiculatum* et localisation des mesures réalisées dans cette étude. b), c) et d) Degrés de corrélation entre les paramètres de croissance.

Fig. 2. a) Scheme of *R. suborbiculatum* and localisation of measurements. b), c) and d) Degrees of correlation between the growth parameters.

rieur, mais son acmé est cependant essentiellement cénomanienne [6]. Bien que citée à l'Aptien et à l'Albien, l'espèce ne semble véritablement émerger qu'au Cénomaniens, les exogyres les plus anciennes appartenant vraisemblablement à une autre espèce au crochet plus contourné et proéminent. C'est une huître très fréquente en Europe et en Afrique du Nord, mais quasi cosmopolite puisqu'elle se rencontre en Asie et en Afrique centrale, à Madagascar, au Mexique, au Brésil... Cette forme très inéquivalve possède une valve droite plate et une valve gauche très creuse (Pl. I). Son crochet est retourné vers l'arrière, lui donnant sa forme en « bonnet phrygien » selon l'expression de d'Orbigny [6]. Cette espèce très classique, de par son abondance dans les coupes du Crétacé supérieur, a été décrite et discutée à de nombreuses reprises dans la littérature [3, 6, 12, 14, 15, 17]. *R. suborbiculatum* (Lamarck, 1801) est synonyme des anciennes appellations *Gryphaea suborbiculata* Lamarck, 1801 et *Gryphaea columba* Lamarck, 1819 et a été longtemps désignée sous le nom d'*Exogyra columba* auctorum.

Chez les huîtres, la forme générale des individus peut être globalement modifiée en fonction de la nature du substratum [21]. Comme toutes les huîtres, les *Rhynchostreon suborbiculatum* sont très plastiques, voire xénomorphiques. L'induration du substratum sur lequel les larves viennent se fixer a des répercussions sur la morphologie finale des individus. Ainsi, certains

spécimens présentent une importante surface de fixation tronquant le crochet jusqu'à plus d'un centimètre, ce qui oblitère la géométrie des premiers stades de croissance et conditionne la forme adulte. Un tel xénomorphisme apparaît comme un obstacle à la recherche des homologues de croissance entre différentes coquilles de sites ou d'époques différents, et s'oppose ainsi à la recherche de processus évolutifs de type hétérochronies de développement. Heureusement, comme le soulignait Stenzel [21], *Rhynchostreon suborbiculatum* figure parmi les rares huîtres à présenter de très nombreuses formes libres ou à n'être attachées que durant un temps très réduit de leur existence (sur un grain de quartz ou autre), ce qui n'affecte pas ou que peu la forme définitive des spécimens. Au final, il existe dans chaque population suffisamment de spécimens automorphes pour étudier l'évolution morphologique de l'espèce.

4.2. Variabilité de la forme et de la taille

Le contour général de l'espèce est assez variable et aucune allométrie nette ne lie l'augmentation de la hauteur de la coquille à l'augmentation de sa largeur (Fig. 2b) ou à l'augmentation de sa concavité (Fig. 2c). La taille adulte est également extrêmement variable (Pl. I et Fig. 3). La Figure 3b montre les hauteurs minimale, moyenne et maximale des individus rencon-

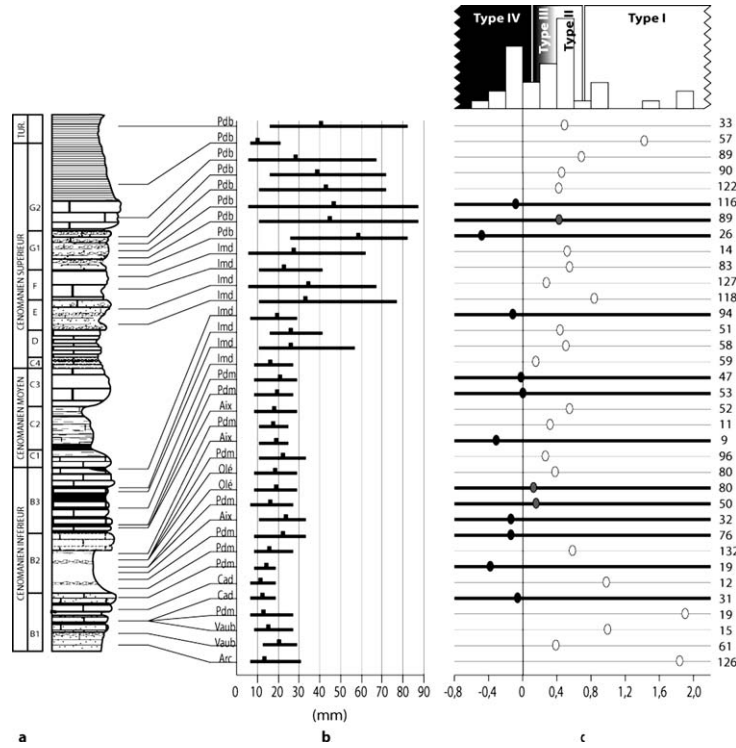


Fig. 3. Caractéristique des populations de *R. suborbiculatum* dans le Cénomano-Turonien charentais. a) Même légende qu'en Fig 6. b) Distribution des tailles des individus (minimum, moyenne et maximum) dans les différents assemblages. c) Variation des coefficients d'asymétrie des SFD. Les assemblages considérés comme allochtones sont pointés en noir (type IV) et en gris (type III) et les autochtones en blanc (types II et I).

Fig. 3. Characteristic of *R. suborbiculatum* populations in Charente's Cenomano-Turonian outcrops. a) Same legend as Fig 6. b) Size distribution of specimen (minimum, average and maximum) for each assemblage. c) Asymmetric coefficient variations of SFD. Allochthonous assemblage are indicated in black (type IV) and grey (type III) and autochthonous in white (types II and I).

trés dans chaque population. On observe une grande disparité de tailles entre les différents niveaux d'échantillonnage. Dans certains niveaux, les spécimens n'atteignent pas 20 mm (B1 Fouras-Cadoret, B2 Piedemont). Cela a amené les auteurs à subdiviser l'espèce en trois variétés différentes [6, 12, 14, 15], correspondant à trois classes de taille distinctes : les individus inférieurs à 25 mm (*minor*), ceux compris entre 25 et 50 mm (*intermedia*) et ceux supérieurs à 50 mm (*major*) [6]. Ces limites restent encore largement utilisées dans la littérature mais demeurent arbitraires, car aucune discontinuité morphologique franche n'est observable entre les trois gammes de taille. Afin de faire la part de la taphonomie et de la biologie de l'espèce dans la taille adulte maximale atteinte dans les différentes populations, une analyse statistique des fréquences de taille a été réalisée.

4.2.1. Taphonomie et analyse des fréquences de taille des huîtres : principe et méthodes

L'analyse des fréquences de taille des individus dans les assemblages fossiles, ou SFD (Size Frequency Distribution), est un outil aisé à mettre en œuvre, lorsque le matériel rencontré sur le terrain est très abondant, ce qui est le cas des exogyres cénomano-turoniennes des Charentes. Les SFD ont généralement été utilisées pour distinguer les assemblages fossiles transportés de ceux qui ne l'ont pas été [2, 4]. Ce type d'approche a été réalisé à plusieurs reprises sur des mollusques bivalves, des brachiopodes ou des échinides [1, 2, 4, 8, 20,...]. De manière théorique, la forme d'une SFD est contrôlée par l'échantillonnage, la qualité de préservation des assemblages et la dynamique des populations [2, 20]. Dans cette étude, l'échantillonnage ayant été le plus exhaustif possible, le pre-

mier paramètre est considéré comme négligeable par rapport aux deux autres. De plus, les exogyres fossiles se présentant dans la majeure partie des cas en bancs lumachelliques issus d'enfouissements rapides et catastrophiques (des *census assemblages* selon Cadée [2]), leurs assemblages ne sont souvent que peu ou pas affectés par la condensation (« time-averaging assemblages » selon Kidwell, [13]) et sont donc assez bien préservés, constitués d'individus issus d'un même paléoenvironnement biosédimentaire. Finalement, la dynamique des populations semble avoir été le principal facteur à avoir gouverné la distribution des fréquences de taille. Elle est régie par trois processus : le recrutement, le taux de croissance et le taux de mortalité. En ce qui concerne le recrutement, dans les accumulations d'exogyres de type *census assemblage* qui constituent l'essentiel des faciès à huîtres du Cénomaniens de Charentes, les cohortes ont été fossilisées à un instant t de leur développement et la moyenne des tailles est ainsi bien différente de celle attendue d'une population gaussienne. Quant aux taux de croissance et de mortalité, ils peuvent être considérés comme deux variables jouant simultanément (Fig. 4). Si Levington et Bambach [16] ont montré que l'on pouvait approximer de manière simple la croissance des mollusques par une relation logarithmique (Fig. 4a), l'estimation du taux de mortalité est plus aléatoire car sujette à un grand nombre de variations. Par analogie à de nombreux cas actuels, ce taux est plus fort pour les jeunes que pour les adultes (Fig. 4b). Il en résulte alors une distribution « in situ post-mortem » de la taille des individus qui est dite positivement dissymétrique (Figs. 4c, 5a). Toute courbe qui viendrait à s'écarter de ce genre de distribution est à considérer comme « suspecte » sur le plan démographique ou taphonomique. Une gaussienne négative (Fig. 5d) signifierait, soit une mortalité plus importante pour les adultes que pour les juvéniles

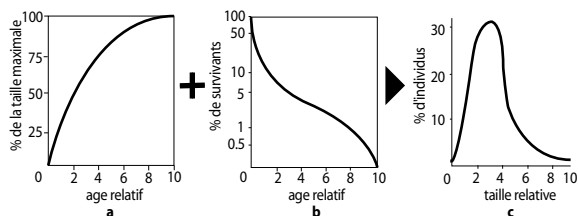


Fig. 4. Modèles théoriques de (a) courbes de croissance, (b) de mortalité et (c) SFD (modifié, d'après [8]).

Fig. 4. Theoretical models of (a) growth curve, (b) mortality curve and (c) SFD (modified from [8]).

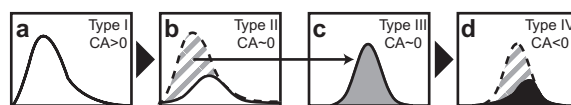


Fig. 5. Genèse et évolution des différents types d'assemblages. CA = coefficient d'asymétrie.

Fig. 5. Genesis and evolution of the different kinds of assemblages. CA = asymmetric coefficient.

(chose improbable chez ce genre d'organisme), soit un déficit en fossiles juvéniles dans l'assemblage. On invoque classiquement dans ce cas un problème de fossilisation sélective, un remaniement des coquilles les plus légères ou encore un acte de prédation. Quoiqu'il en soit, ce genre d'assemblage est à écarter des analyses paléocéologiques et phylogénétiques banc par banc, puisqu'il a subi des aléas taphonomiques (ex. : assemblages figurés en noir sur la Fig. 3). Il en est de même des gaussiennes symétriques (Fig. 5b, c) qui résultent pour la plupart de tris courantologiques (Fig. 5c) (ex. : assemblages figurés en gris sur la Fig. 3). Grâce à un test statistique descriptif simple, tel que la mesure du coefficient d'asymétrie, il est possible de rendre compte du type de distribution qu'ont pu adopter les assemblages fossiles. Ce paramètre indique le degré d'asymétrie d'une distribution par rapport à sa moyenne. L'équation de dissymétrie se définit comme suit :

$$\frac{n}{(n-1)(n-2)} \sum \left(\frac{x_i - \bar{x}}{s} \right)^3 \quad (1)$$

Cette étude statistique a été effectuée sur les 35 populations avec pour paramètre de référence la hauteur des coquilles. Le relevé direct et systématique de ces hauteurs à l'affleurement sur le terrain a permis d'obtenir un très grand nombre de mesures garantissant une distribution des tailles de population fidèle à la réalité (toutes les coquilles n'auraient pu être dégagées sans être détruites).

4.2.2. Résultats de l'analyse des SFD

La série cénomaniens des Charentes est marquée au Cénomaniens moyen par le développement de faciès récifaux ou périrécifaux à rudistes et stromatopores, dans lesquels les exogyres sont rares, voire absentes. Par conséquent, la perception des variations de SFD que l'on peut observer dans les populations de *R. suborbiculatum* est amputée d'une part d'informations

non négligeable. Des comparaisons ne peuvent donc être faites qu'entre les populations de *R. suborbiculatum* du Cénomanién inférieur (unités B1 à B3) et celles du Cénomanién supérieur (C4 à G2) et du Turonien inférieur. Sur cette base, les variations de la distribution des SFD, représentées sur la Fig. 3, sont fortes et organisées en deux grands ensembles : les deux premiers tiers de la série cénomaniénne ne livrent que des *R. suborbiculatum* de taille petite ou moyenne, alors que le dernier tiers et le passage au Turonien inférieur sont essentiellement caractérisés par des exogyres de grande, voire de très grande taille.

Malgré le fait que les individus de taille inférieure à 5 mm ne soient quasiment jamais préservés et que ceux compris entre 5 et 10 mm restent rares (inexistants dans 14 populations sur 36), les variations du coefficient d'asymétrie de la distribution des tailles, représentées sur la Fig. 3c, s'échelonnent de -0,48 à 1,89 et présentent trois caractéristiques remarquables :

1. Les valeurs des coefficients d'asymétrie sont globalement positives et très élevées (type I, Fig. 3c) ; cela témoigne de la bonne qualité de préservation des assemblages [1, 2, 4, 8], malgré l'absence des juvéniles les plus petits dans plusieurs niveaux ; la structure démographique de la population d'origine est conservée (Fig. 5a).
2. Les valeurs du coefficient d'asymétrie sont quasi nulles et centrées autour de 0,5 (types II & III, Figs. 3c) ; elles résultent, soit d'assemblages autochtones ayant subi, in situ, de fortes pertes dans les coquilles de petites tailles, par vannage et/ou par dissolution préférentielle (Type II, Fig. 5b), soit d'assemblages dans lesquels une catégorie de taille à été sélectionnée puis transportée par les courants avant d'être redéposée en contexte allochtone [1, 2, 4, 8] (type III, Fig. 5c) ;
3. Les valeurs des coefficients sont regroupées autour d'une valeur négative (-0.2) (type VI, Fig. 3c) ; cela témoigne d'assemblages allochtones de type III ayant subi, dans une étape ultérieure, une perte des plus petites coquilles restantes, notamment par dissolution (Fig. 5d).

Seuls les assemblages de type I et II peuvent être pris en compte pour les interprétations paléodémographiques et phylogénétiques, alors que les assemblages de type III et IV sont exclus du reste des analyses. Cependant, la Figure 3 révèle que les assemblages considérés comme allochtones ou/et condensés (en

grisé sur la Fig. 6) ont des caractéristiques qui diffèrent peu de celles des populations considérées comme autochtones et non condensées.

Si l'on ne se base que sur les assemblages, majoritaires, qui sont assimilables à des biocénoses, et compte tenu de l'absence quasi-totale d'individus de grande taille au Cénomanién inférieur et au Cénomanién moyen, il apparaît que la petite taille des *R. suborbiculatum* dans ces niveaux ne peut être le résultat récurrent d'un tri taphonomique opérant quel que soit le faciès. Il s'agit plutôt d'une réalité biologique de « l'espèce », encore petite à cette époque et n'atteignant systématiquement de grandes tailles qu'au Cénomanién supérieur et au Turonien inférieur. Toutefois, l'augmentation de taille est perceptible dès la fin du Cénomanién inférieur (fin de B3), avec quelques assemblages qui contiennent des spécimens de taille supérieure à celle atteinte précédemment sans pour autant atteindre le gigantisme du passage Cénomanién-Turonien (Figs. 3 et 6). À noter que, dans les assemblages de spécimens de grande taille, on trouve quelques très petits spécimens, alors que l'inverse n'a jamais été observé. L'hypothèse la plus vraisemblable est donc que cette augmentation en taille, clairement positionnée et exprimée dans la série cénomano-turonienne, reflète une tendance évolutive et non un biais taphonomique.

Toutefois, au moins quatre populations montrent des moyennes de tailles anormalement basses au regard des populations sus- et sous-jacentes (dernière population de G2 à Port-des-Barques, première luma-chelle G1 à Port-des-Barques, banc calcaire oolitique sableux B3 de l'Île Madame et interbanc argileux noir B3 de l'Île Madame). Ces populations se développent dans des périodes de stress environnementaux, tels que des niveaux de très haute énergie (bancs oolitiques de B3 ou fortement détritiques sableux de G1) ou, au contraire, très calmes à tendance anoxique (intercalaire argilo-glaucconieux de B3, marnes distales calmes de G2). Ces particularités environnementales, notamment l'anoxie, ont également affecté les faunes benthiques associées aux huîtres, telles que les échinides, totalement absents dans les argiles glaucconieuses B3 ou affectés de nanisme dans les marnes de G2. Malgré la tendance générale à l'augmentation de la taille adulte des *R. suborbiculatum* au cours du Cénomanién, quelques populations semblent ainsi avoir subi un « nanisme écologique » réversible.

4.3. Variabilité de l'ornementation costulée

À la première source de polymorphisme, liée à la taille, s'ajoute chez de nombreux spécimens une autre source de variation morphologique, liée à la présence d'une ornementation radiale de petites costulations (Pl. I, Figs 1b, 2, 4 et 8). Ce caractère a d'ailleurs incité Lamarck [15] à décliner cette espèce en deux variétés appelées *silicea*, et *pliculata*. La première variété concerne tous les individus lisses (type *silicea* 1, Pl. I, Figs 3, 5 & 6) ou costulés pendant le seul début de leur développement (type *silicea* 2, Pl. I, Figs 1, 2 & 4) et la seconde concerne les individus ornements tout au long de leur vie (type *pliculata*, Pl. I, Fig. 8). Comme le corrigeait Jourdy dès 1924 [12], et après vérification sur des populations aussi importantes que celles présentes sur les différents sites charentais, la variété *pliculata* ne présente toujours que des individus de très petite taille. De plus, une allométrie lie globalement l'augmentation de la portion costulée de la coquille et l'augmentation de la hauteur de celle-ci (Fig. 2d). Il est cependant difficile d'établir si les spécimens totalement costulés sont morts à un stade adulte, affectés de nanisme ou de paedomorphose, ou bien à un stade juvénile, compte tenu de l'absence d'information sur l'âge biologique des différents spécimens. Pour éclaircir ce problème, deux gammes d'informations ont été passées au crible, pour chacune des populations étudiées : d'une part, la variabilité en taille des portions de coquilles costulées, d'autre part, la proportion des individus costulés.

4.3.1. Variabilité de la portion de coquille costulée (Fig. 6c)

Dans la limite du matériel accessible dans les différents faciès céno-mano-turonien étudiés, l'étude statistique de l'ampleur du développement des costulations sur les coquilles permet de dégager trois gammes de résultats majeurs :

- les coquilles totalement lisses (*silicea* 1) sont celles qui atteignent les plus grandes tailles, à savoir environ 110 mm (site de La Vallée, non étudié ici) ; par ailleurs, les plus petites coquilles récoltées, dépassant à peine 2 ou 3 mm, sont également totalement lisses (*silicea* 1) ;
- chez les formes partiellement costulées (*silicea* 2), la portion de coquille portant les costulations ne mesure jamais plus de 25,4 mm (valeur maximale

relevée sur des spécimens de 28 mm de long) ; aucune portion de coquille costulée mesurant moins de 5,6 mm n'a été trouvée (valeur minimale relevée sur des spécimens de 18 mm de long) ; les plus grands spécimens partiellement costulés, de l'ordre de 90 mm sont presque aussi grands que les plus grands spécimens lisses ;

- les plus grosses coquilles totalement costulées (*pliculata*) ne dépassent jamais 13,7 mm ; ce groupe morphologique rassemble ainsi les plus petits spécimens adultes connus pour l'espèce.

Finalement, la taille moyenne de la portion costulée des coquilles dans les populations possédant ce type d'individus est constante dans le temps et dans l'espace, avec une valeur moyenne de 12,2 mm. L'ampleur des costulations ne peut donc croître au-delà d'une valeur limite (25,4 mm) et apparaît ainsi indépendante de la taille générale des individus adultes.

4.3.2. Proportion d'individus à coquille costulée (Fig. 6b)

Sur les mêmes bases que l'analyse précédente, l'étude statistique de la proportion d'individus costulés dans les populations met en évidence trois résultats paléodémographiques :

- un peu plus du tiers des populations ne contient aucun spécimen costulé ; cela n'a été observé que dans des gisements ne contenant que des individus de grande taille (variété *major*) du Turonien inférieur ;
- aucune population n'est composée que d'individus costulés ;
- les populations mixtes comprenant une part de spécimens costulés sont les plus fréquentes (près de deux tiers des cas) ; bien que les individus ornements soient toujours minoritaires par rapport aux individus lisses, la proportion d'individus costulés est très variable suivant les sites, depuis quelques rares individus jusqu'à presque 50 %.

Finalement, il existe deux types de populations de *R. suborbiculatum* : de très rares cas avec 100 % d'individus lisses ; les cas les plus fréquents avec des populations associant les trois morphes *silicea* 1, *silicea* 2 et *pliculata*. Dans ce second type de populations, *R. suborbiculatum* apparaît dimorphique, voire polymorphe.

Les plus anciennes populations connues dans le Cénomaniens charentais (Cénomaniens basal, B1), tout

comme les plus anciennes connues pour l'espèce, contiennent déjà des formes costulées, toujours mineures.

5. Impact de l'environnement sur le développement des costulations et les variations de taille (Figs 6a et 6b)

L'influence éventuelle d'un paramètre environnemental, à l'origine des costulations, n'apparaît pas clairement.

Ainsi, sur le plan édaphique, la nature ou la granulométrie du sédiment (argiles, sables glauconieux, sables bioclastiques) ne semble jouer aucun rôle. Des spécimens costulés sont présents indifféremment dans les calcaires gréseux sparitiques (B1, Fouras-Vaubant : 12 % et 14 %), dans les marno-calcaires à *pellets* (B2, Oléron : 43 %) dans les grès glauconieux (B2, Piédemont : 33 %) ou dans les calcaires oolitiques sableux (B3, Ile Madame : 13 %). De plus, il existe de grandes variations dans la part respective d'individus costulés de populations issues des mêmes types de faciès. Par

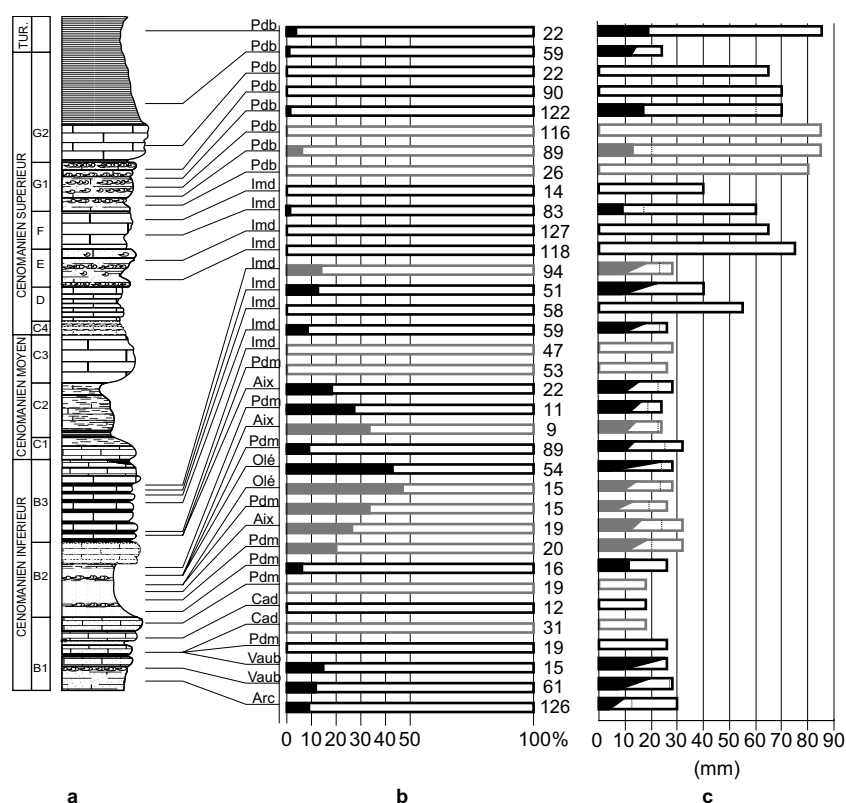


Fig. 6. Variation en taille et en ornementation des populations de *R. suborbiculatum* du Cénomano-Turonien charentais (Arc = Archingeay ; Cad = Fouras-Cadoret ; Vaub = Fouras-Vaubant ; Aix = Ile d'Aix ; Pdm = falaise de Piédemont ; Olé = plage de Chaucre (île d'Oléron) ; Mdm = île Madame ; Pdb = falaise de Port-des-Barques). a) Coupe synthétique. b) Proportion des individus costulés dans chaque population, figurée en noir pour les populations considérées in situ, figurée en gris pour les assemblages jugés remaniés ou condensés. c) Variations de l'importance du stade costulé dans l'ontogenèse de *R. suborbiculatum* en fonction des populations. Chaque cartouche représente la part du stade costulé, en noir, par rapport au stade lisse, laissé en blanc ; la longueur des cartouches en trait plein correspond à la taille maximale des individus dans chaque population ; la taille maximale des formes costulées est repérée par un trait pointillé.

Fig. 6. Size variations and ornamentation of *R. suborbiculatum* in Charente's Cenomano-Turonian outcrops (Arc = Archingeay; Cad = Fouras-Cadoret; Vaub = Fouras-Vaubant; Aix = Île d'Aix; Pdm = Falaise de Piédemont; Olé = Plage de Chaucre (Île d'Oléron); Mdm = Île Madame; Pdb = Falaise de Port-des-Barques). a) Synthetic log. b) Portion of costulate specimens in each population, in black for in situ population, in gray for condensed or reworked assemblages. c) Variations of the importance of the costulated portion of *R. suborbiculatum* ontogeny; costulated shell part in black and smooth shell part in white; cartridge length corresponds to maximal size of individuals for each population; maximal size of costulated specimens is indicated by a dotted line.

exemple, dans les différents faciès argileux de B3, la proportion de coquilles costulées peut être nulle, faible (10 %) ou modérée (18 %). Enfin, à l'inverse, la proportion d'individus costulés peut être la même dans des faciès très différents : 10 % environ dans les faluns à orbitolines de la base de B1, dans les grès glauconieux du sommet de B2 ou dans les derniers interbancs argileux de B3.

Tous les paléoenvironnements ayant livré des *R. suborbiculatum* sont considérés comme sténohalins à 35 ‰, compte tenu de l'abondance des échinodermes (échinides, astérides, voire crinoïdes) ou de la présence fréquente de rudistes (*Caprotina*, *Ichthyosarcolithes*, *Praeradiolites*, *Sphaerulites*) en association avec les huîtres. La salinité du milieu et donc des dessalures ou des sursalures éventuelles ne semblent pas avoir influé sur le développement de costulations chez *R. suborbiculatum*.

L'oxygénation est un paramètre plus difficile à appréhender. Cependant, il faut noter que les niveaux marquant l'événement anoxique nord-atlantique de la limite Cénomaniens–Turonien (base des marnes au-dessus du G2 calcaire) sont caractérisés par un nanisme des organismes, qui vaut autant pour les exogyres que pour d'autres groupes benthiques, tels que les échinides. Toutefois, il existe dans ces niveaux anoxiques des formes costulées tout comme dans les niveaux calcaires crayeux de la fin du Turonien basal et les spécimens affectées par le nanisme ne présentent pas de réduction « proportionnée » de leurs costulations.

Finalement, le seul facteur paléoenvironnemental abiotique qui semble fortement lié aux modifications morphologiques affectant *R. suborbiculatum* au Céno-mano-Turonien est la profondeur du milieu. En effet, au niveau paléobathymétrique, l'augmentation importante de la tranche d'eau qui affecte les paléoenvironnements du Cénomaniens supérieur et du Turonien inférieur, en liaison avec la transgression marine majeure de cette époque [9], peut être corrélée (niveaux anoxiques mis à part) avec deux faits marquants :

- l'augmentation de taille adulte des *R. suborbiculatum* ;
- la baisse drastique de la proportion d'individus costulés dans les populations.

Sur le plan biologique, il est probable que ce n'est pas l'importance de la tranche d'eau qui a influé sur la morphologie des exogyres, mais plutôt les qualités de

l'eau, à savoir, sa température et sa richesse en nutriments. Le gigantisme des coquilles pourrait ainsi être l'expression d'une élévation de la température de l'eau et de la productivité, consécutives au réchauffement climatique majeur intervenu au Cénomaniens supérieur [10]. Toutefois, il faut noter que dans les faluns du Cénomaniens basal, reconnus comme étant liés à un pic climatique chaud [22], le gigantisme des échinides (qui atteignent 100 mm) ou de certains foraminifères benthiques (orbitolines de près de 40 mm) n'est pas retrouvé chez les exogyres qui sont à cette époque assez petites. Enfin, la cause physiologique de la diminution de la part d'individus costulés, au Cénomaniens supérieur et au Turonien, reste par contre difficile à déterminer.

6. Interprétation phylétique de la variation de *Rhynchostreon suborbiculatum*

Comme Freneix et Viaud [6] l'ont déjà remarqué et comme le montre la Figure 3b, la taille moyenne des individus est croissante au cours du Cénomaniens. Cette tendance, bien qu'interrompue par quelques phases de « nanisme », est générale pour des environnements bien différents. Elle peut être interprétée en termes d'hétérochronies du développement comme un peramorphocline [18] dominé par de l'hypermorphose [5], sachant malgré tout qu'aucune étude sclérochronologique ne permet d'appréhender l'âge absolu des *R. suborbiculatum* du Céno-mano-Turonien charentais, compte tenu de la recristallisation partielle ou totale d'un grand nombre de coquilles (Pl. I, Figs. 6 & 7). L'hypermorphose est le processus dominant qui intervient dans le passage des formes de petite taille du Cénomaniens inférieur et moyen aux formes de grande taille du Cénomaniens supérieur et du Turonien inférieur.

En ce qui concerne les formes lisses, le passage ponctuel de formes de grande taille à des formes lisses plus petites, notamment au cours du Cénomaniens supérieur, pourrait être interprété comme de la pro-génèse, si la filiation des unes aux autres était étayée et si des données sclérochronologiques pouvaient le confirmer. La recherche de nouveaux gisements et de populations à préservation optimale devrait permettre d'apporter une réponse à moyen terme.

En ce qui concerne les formes costulées, l'analyse des processus hétérochroniques pouvant participer à la

variation et à l'évolution des *R. suborbiculatum* est plus complexe que pour les formes lisses. En premier lieu, il est clair que la forme dominante de l'espèce, dès son origine au Cénomaniens basal, est la forme lisse. Par conséquent, l'apparition de costulations au début du développement de certains spécimens peut être interprétée comme une innovation précoce au sens de Dommergues et al. [5].

À partir du moment où ces costulations ont été mises en place, il semble que l'importance de leur développement sur la coquille suive globalement une tendance allométrique minorante (Fig. 2d). En effet, la longueur de la portion costulée ne dépasse jamais un maximum, alors que la croissance de la coquille peut se poursuivre très longtemps sous forme lisse. Par conséquent, la proportion de coquille costulée ne peut être importante que chez des spécimens de petite taille et reste toujours plus ou moins faible chez les formes de grande taille. Différentes variations morphologiques peuvent alors être réalisées par rapport à une morphologie ancestrale théorique de référence (Fig. 7).

- H : des coquilles simplement hypermorphiques, plus grandes mais comportant la même portion de coquille costulée que l'ancêtre ;
- H×N : des coquilles néoténiques hypermorphiques, plus grandes que l'ancêtre et comportant une plus grande portion de coquille costulée ;
- H×A : des coquilles accélérées hypermorphiques, plus grandes que l'ancêtre et comportant une plus petite portion de coquille costulée ;

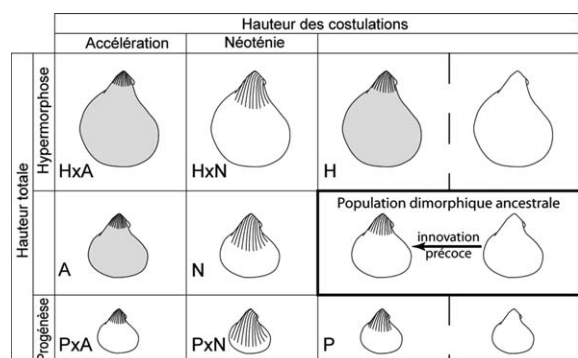


Fig. 7. Modèle théorique des différents types d'hétérochronies pouvant se réaliser à partir de la population dimorphique originale. Les cas grisés n'ont pas encore été observés dans les populations cénomaniennes de Charentes.

Fig. 7. Theoretical models of different kinds of heterochronic possibilities from the original dimorphic population. Grey models have not been identified yet in the Cenomanian populations from Charentes.

- P : des coquilles simplement progénétiques, plus petites mais comportant la même portion de coquille costulée que l'ancêtre ;
- P×N : des coquilles néoténiques progénétiques, plus petites que l'ancêtre et comportant une plus grande portion de coquille costulée ;
- P×A : des coquilles accélérées progénétiques, plus petites que l'ancêtre et comportant une plus petite portion de coquille costulée ;
- A : des coquilles simplement accélérées, de même taille que l'ancêtre mais comportant une portion de coquille costulée réduite ;
- N : des coquilles simplement néoténiques, de même taille que l'ancêtre mais comportant une plus grande portion de coquille costulée ;

Les trois premiers processus (H, H×N, H×A) aboutissent à des formes exceptionnellement grandes, les trois suivants aboutissent à des formes exceptionnellement petites (P, P×N, P×A), les deux derniers n'affectant que l'ornementation de la coquille mais pas sa taille. Dans la succession des assemblages du Cénomano-Turonien charentais, les processus P, P×N, N, H×N et P×A ont été réalisés dans différentes populations, alors que les processus A, H et H×A ne correspondent pour l'instant qu'à des cas théoriques. Les processus comportant de l'hypermorphose sont les plus fréquents.

7. Conclusions

L'omniprésence et l'abondance de l'exogyre *R. suborbiculatum* dans les terrains cénomano-turonien des Charentes permet d'en appréhender la variabilité morphologique, tant sur les plans stratigraphique et paléocologique que sur le plan évolutif. L'espèce montre ainsi une tendance évolutive à l'augmentation de taille, depuis des coquilles ne dépassant pas quelques centimètres au Cénomaniens inférieur jusqu'à des coquilles atteignant près d'un décimètre au Turonien inférieur. Cette tendance générale est interrompue ponctuellement par quelques populations « naines », associées à des faciès anoxiques (e.g., limite C–T) ou à fort hydrodynamisme. Parallèlement aux variations de la taille, l'espèce exprime un polymorphisme complexe associant des formes totalement lisses, des formes totalement costulées et des formes partiellement costulées. La part de coquille costulée ne dépasse jamais 25 mm,

même pour de très grandes coquilles, et ne s'exprime qu'en début de croissance. Les variations de la proportion de coquille costulée par rapport à la taille maximale des coquilles, entre différentes populations, peut être interprétée en termes d'hétérochronies du développement. À ce titre, par rapport aux différents cas théoriques possibles, seuls quelques-uns sont véritablement observés dans les assemblages fossiles. Les tendances hypermorphiques, simples ou conjuguées à de la néoténie ou de l'accélération, sont les plus fréquentes. Ces interprétations évolutives préliminaires sont essentiellement fondées sur la taille et l'ornementation des coquilles, mais des variations dans le taux d'enroulement des crochets, l'importance du relief des costulations ou l'ampleur des extensions alaires, observées dans quelques populations, entrent dans la perspective d'analyses phylogénétiques plus détaillées.

Remerciements

Les auteurs tiennent à remercier pour leurs remarques et critiques constructives les rapporteurs Agnès Lauriat-Rage et Didier Merle (MNHN, Paris). Ils sont également reconnaissants envers François Guillocheau, Vincent Perrichot et Romain Vullo (Rennes I) pour leur aide sur le terrain. Cet article est une contribution au programme ECLIPSE du CNRS, intitulé « Interactions climat/écosystèmes entre l'Aptien et le Paléocène ».

Références

- [1] A.J. Boucot, Life and death assemblages among fossils, *Am. J. Sci.* 251 (1953) 25–40.
- [2] G.C. Cadée, Low juvenile mortality in fossil brachiopods, some comments, *Publ. Versl. Neth. Inst. Sea Res.* 3 (1982) 1–29.
- [3] H. Coquand, Monographie du genre *Ostrea*. Terrains crétacés, H. Seren, Marseille, 1869, 213 p. ; Atlas, J.-B. Baillière, Paris, 1869, 75 pl.
- [4] J. Cummins, E.N. Powell, R.J. Stanton, G. Staff, The size-frequency distribution in palaeoecology: effects of taphonomic processes during formation of molluscan death assemblages in Texas bays, *Palaeontology* 29 (3) (1986) 495–518.
- [5] J.-L. Dommergues, B. David, D. Marchand, Les relations ontogénèse-phylogénèse : applications paléontologiques, *Geobios* 19 (3) (1986) 335–356.
- [6] S. Freneix, J.-M. Viaud, Huîtres du Crétacé supérieur du bassin de Challans–Commequiers (Vendée). Biostratigraphie, taxinomie, paléobiologie, *Bull. trim. Soc. Géol. Normandie et Amis du Muséum du Havre* 73 (1–2) (1986) 13–79.
- [7] S.J. Gould, *Ontogeny and phylogeny*, Harvard University Press, Cambridge, MA, USA, 1977, p. 501.
- [8] A. Hallam, The interpretation of size-frequency distributions in molluscan death assemblages, *Palaeontology* 10 (1) (1967) 25–42.
- [9] J. Hardenbol, J. Thierry, M.B. Farley, T. Jacquin, P.C. de Graciansky, R.P. Vail, Mesozoic and Cenozoic Sequence Chronostratigraphic framework of European Basins, in: P.C. de Graciansky, J. Hardenbol, T. Jacquin, P.R. Vail (Eds.), *Mesozoic and Cenozoic Sequence Stratigraphy of European Basins*, SEPM Spec. Publ. 60 (1998) 3–13.
- [10] H.C. Jenkins, A.S. Gale, R.M. Corfield, Carbon- and oxygen-isotope stratigraphy of the English Chalk and Italian Scaglian and its palaeoclimatic significance, *Geol. Mag.* 131 (1) (1994) 1–34.
- [11] D.S. Jones, S.J. Gould, Direct measurement of age in fossil *Gryphaea*: the solution to a classic problem in heterochrony, *Paleobiology* 25 (2) (1999) 158–187.
- [12] E. Jourdy, Histoire naturelle des exogyres, *Ann. Paléontol.* (1–2) (1924) 1–104.
- [13] S.M. Kidwell, D.W.J. Bosence, Taphonomy and Time-Averaging of Marine Shelly Faunas, in: P.A.B.E. Allison (Ed.), *Topics in Geobiology*, New York, 1991, pp. 115–209.
- [14] J.-B. de Lamarck, *Système des animaux sans vertèbres, ou table générale des classes, des ordres et des genres de ces animaux*, Paris, 1801, p. 432.
- [15] J.-B. de Lamarck, *Histoire naturelle des animaux sans vertèbres, présentant les caractères généraux et particuliers de ces animaux, leur distribution, leurs classes, leurs familles, leurs genres, et la citation des principales espèces qui s'y rapportent*, Paris, 1819, p. 343.
- [16] J.S. Levington, R.K. Bambach, Some ecological aspects of bivalves mortality patterns, *Am. J. Sci.* 268 (1970) 97–112.
- [17] N. Malchus, *Revision der Kreide-Austern (Bivalvia: Pteriomorpha) Ägyptens (Biostratigraphie, Systematik)*, *Berl. geowiss. Abh.* (1990) 1–231.
- [18] K.J. McNamara, Heterochrony and phylogenetic trends, *Paleobiology* 8 (2) (1982) 130–142.
- [19] D. Néraudeau, J. Thierry, P. Moreau, Variation in echinoid biodiversity during the Cenomanian–Early Turonian transgressive episode in Charentes (France), *Bull. Soc. géol. France* 168 (1) (1997) 51–61.
- [20] D. Néraudeau, Lateral variations of size-frequency distribution in a fossil echinoid community and their palaeoecological significance, *Lethaia* 24 (1991) 299–309.
- [21] M.B. Stenzel, *Treatise on Invertebrate Paleontology, Mollusca 6. Bivalvia*, R.C.T. Moore, 1971, pp. 954–1224.
- [22] R. Vullo, D. Néraudeau, B. Videt, Un faciès de type falun dans le Cénomanien basal de Charente-Maritime (France), *Ann. Paléontol.* 89 (2003) 171–189.