

Paléontologie générale (Taphonomie et fossilisation)
Typologie des assemblages d'ostréidés (Bivalvia)
et interprétations paléoenvironnementales

Blaise Videt*

UMR CNRS 6118, université Rennes-1, avenue du Général-Leclerc, 35052 Rennes cedex, France

Reçu le 28 juin 2006; accepté le 13 novembre 2006

Disponible sur Internet le 24 janvier 2007

Rédigé à l'invitation du Comité éditorial

Résumé

Les assemblages d'ostréidés fossiles présentent une grande diversité de géométries spatiales. Leurs accumulations peuvent être, soit tridimensionnelles (lumachelles), dans l'épaisseur d'un banc, soit bidimensionnelles, à la surface d'un banc (*hardground*). Une analyse taphonomique permet de discriminer ces différentes structures d'assemblages en fonction de la manière dont le temps a pu s'enregistrer dans les séries sédimentaires. Cette analyse préalable conditionne fortement les interprétations paléoenvironnementales. Une typologie des différents assemblages possibles est proposée à partir de plusieurs exemples d'accumulations coquillières du Crétacé supérieur nord-aquitain (Sud-Ouest de la France) et du Néogène supérieur andalou (Sud-Est de l'Espagne). **Pour citer cet article : B. Videt, C. R. Palevol 6 (2007).**

© 2006 Académie des sciences. Publié par Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

Abstract

Typology of oyster shellbeds and palaeoenvironmental interpretations. Fossil oyster assemblages have a great diversity of geometries. Their accumulations can be tridimensional (shell bed), within a strata, or bidimensional, on a strata surface (*hardground*). A taphonomic analysis can be used to discriminate these assemblages according to the way in which time has been recorded in sedimentary sequences. This preliminary analysis conditions palaeoenvironmental interpretations. Thus, a typology of the various existing assemblages is proposed according to several examples of shellbeds of the Upper Cretaceous of the North-Aquitaine basin (SW France) and the Upper Neogene of Andalucía (SE Spain). **To cite this article: B. Videt, C. R. Palevol 6 (2007).**

© 2006 Académie des sciences. Publié par Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

Mots clés : Taphonomie ; Amalgame temporel ; Condensation ; Lumachelles ; Huîtres ; Reconstructions paléoenvironnementales

Keywords: Taphonomy; Time-averaging; Condensation; Shellbeds; Oysters; Palaeoenvironmental reconstructions

Abridged English version

Introduction

According to their quality of fossilization and their abundance, oysters represent a privileged support for palaeoenvironmental reconstructions. However, until now, oysters have been only used for palaeoecological

* Auteur correspondant.

Adresse e-mail : blaise_videt@yahoo.fr.

studies when they constitute remarkable shellbeds [3,5,7,8,20,21,25,27,35]. But the oyster assemblages are not restricted to 3D accumulations. For instance, they can encrust sedimentary surfaces (discontinuities) such as hardgrounds and, in this case, form very peculiar 2D assemblages. Thus, the oyster accumulations present a large variety of assemblages that require to be discriminated. Theoretical studies of shellbeds *sensu lato* have already been realized by several authors [4,9,12,14–16], but this paper discriminates more specifically the different oyster assemblages and illustrates them with examples taken from the Upper Cretaceous of Charentes (Aquitaine Basin, southwestern France) [28,30,32] and from the Upper Neogene of Andalucía (Sorbas and Vera basins, southeastern Spain) [17,18,29,30]. A classification is established following two criteria: the way that the time is recorded in the biosedimentary units containing oysters, and the advantages and limits of oyster use in palaeoenvironmental reconstruction.

3D assemblages (Figs. 1 and 2)

Autochthonous assemblages

Three kinds of 3D autochthonous assemblages can be differentiated.

(1) The 3D census assemblages are the best-preserved assemblages [11,15,16]. They did not suffer any condensation or time-averaging. They are not necessarily homogeneous and each sedimentary bed of the bank can be considered as a snapshot of palaeoenvironmental conditions. The time interval recorded is usually reduced from one day to a few years. Such assemblages are not rare for oysters [13,34]: their opportunist character and their prolificity are advantages for the creation and preservation of this kind of shellbeds. The assemblage described by Dhondt [3] in the Upper Cenomanian of Charentes (southwestern France) can be considered as a good example (Fig. 1.1).

(2) The 3D within-habitat time-averaged assemblages are comprised of autochthonous specimens, but result from the mixing of several time intervals. Palaeoenvironments are supposed to be stable through time. Time averaging [33] is usually reduced and can be easily identified (bioturbations, sedimentary structures, shell positions...). The main problem is to estimate the elapsed time and to be assured that the environment was unchanged [2]. Such assemblages allow us to reconstruct precise palaeoenvironments, because the more time averaging is important, the more cohorts have a chance to be preserved. Shellbeds of the La Mela section (Sorbas basin, southeastern Spain) can be used for example [10,19,24,27,31] (Figs. 1.4 and 1.5).

(3) The 3D multi-habitat time-averaged assemblages [6] are comprised of specimens of various epochs and environments. According to Fürsich and Aberhan [9], the identification of such assemblages is of primary importance in order to avoid erroneous palaeoenvironmental reconstructions. In many cases, it is very difficult to identify such assemblages with the sole oysters, because ostreids are usually ubiquitous and the main way to identify such an assemblage is to detect aberrant ecological association of taxa. So the palaeoenvironmental interpretation of 3D multi-habitat time-averaged assemblages is usually hard and very approximate according to the difficulty in differentiating between original communities. An example can be found in the uppermost Lower Cenomanian of Madame Island (Charentes, southwestern France) [23,24].

Allochthonous assemblages

The last cases of 3D assemblages incorporate partly or completely allochthonous specimens. Such assemblages can be induced by abiotic or biotic factors.

(1) The best-known abiotic factors are tempest and stream effects. Sedimentary structures (e.g., HCS) and peculiar size-frequency distributions of oysters (e.g., the Gaussian one) allow us to discriminate between such assemblages. An example is given by the shellbeds of the Upper Cenomanian from the Port-des-Barques cliffs (Charentes, southwestern France) (Fig. 1.2) [24].

(2) Effects of biotic factors are not direct. For instance, bioturbations could generate anfractuosités, which are secondarily filled by shells under the action of abiotic factors. The *Thalassinoides* limestones from the Lower Cenomanian of Fouras (Charentes, southwestern France) can illustrate such a kind of assemblage (Fig. 1.3). Apart from the case of the Quaternary period, where men created ‘cavities dustbins’ (e.g., Gallo-Roman sites), the oysters do not have predators able to concentrate many shells.

2D assemblages (Figs. 1 and 3)

Cemented on a rocky substrate or arranged on firm sediment, oysters can colonize surfaces and so constitute two-dimensional assemblages that underline sedimentary discontinuities.

Autochthonous assemblage

In the case of 2D assemblages, notions of condensation and time averaging cannot be distinguished. The longer time the surface represents, the more the condensation and the mixing of faunas are important.

2D assemblages can be classified according to their degree of ‘maturity’, which corresponds to the lithification state of the substrate. As for the 3D assemblages, three types of assemblages can be distinguished.

(1) A 2D census assemblage appears when a surface of short sedimentation stopping is developed [1]. Time averaging and condensation are reduced and the assemblage represents a brief moment and a very precise environment. Short times allow the development of one or a few cohorts, but no substrate lithification is possible. The Pliocene section of Las Roderas (Vera Basin, southeastern Spain) illustrates such a kind of assemblage (Fig. 1.6).

(2) The 2D within-habitat time-averaged assemblages appear when the lack of sedimentation is enough to accumulate several cohorts or settlements. When the lack of sedimentation is very long, there is a progressive substrate lithification, followed by changes in the community structures. Several shellbeds of the Upper Campanian from the Caillaud section can be taken as examples (Charentes, southwestern France) [22,26,27].

(3) The 2D multi-habitat time-averaged assemblages appear when sedimentary surfaces record a succession of different environments. As in the 3D assemblages, it is difficult to determine the nature and the chronology of the environments [9]. Even if these assemblages can occur during a brief environmental change, they correspond generally to a long stopping of sedimentation. For that reason, they often characterize important stratigraphical surfaces. The hardground of the Lower Cenomanian top of Cadoret at Fouras (Charentes, southwestern France) can illustrate such a kind of assemblage (Fig. 1.7) [30].

Allochthonous assemblages

The 2D allochthonous assemblages are constituted by organisms that did not live in situ. Any synecological interpretation of these composite assemblages would be vague or inaccurate. However, as opposed to 3D allochthonous assemblages, these 2D structures can be regarded as rare for two main reasons: processes responsible for such structures (storms...) generally generate 3D structures; biomass produced by oysters is so important that its reworking mainly forms 3D structures.

1. Introduction

Les ostréidés constituent, avec les pectinidés, l’un des rares groupes de bivalves dont la coquille possède un fort potentiel de fossilisation, leur nature calci-

tique favorisant la conservation. De par leur qualité de préservation et leur abondance, les ostréidés représentent ainsi un support privilégié pour les analyses paléoenvironnementales des séries marines anciennes.

Jusqu’à présent, les huîtres *sensu lato* n’ont été véritablement étudiées à titre paléoécologique que lorsqu’elles constituaient des accumulations remarquables de type lumachelle, qu’il s’agisse des gryphées [25] ou des nanogyres du Jurassique [7,8,35], des pycnodontes ou des exogyres du Crétacé [3,21] ou des huîtres à cachet moderne du Miocène [5,20]. Cependant, les accumulations d’ostréidés ne se réduisent pas à des lumachelles. Les huîtres ont ainsi la spécificité de pouvoir encroûter d’importantes discontinuités sédimentaires, telles que les surfaces durcies (*hardgrounds*).

Une approche théorique de différents assemblages coquilliers a déjà été réalisée à de nombreuses reprises par Kidwell [14–16] et d’autres auteurs [4,9,12]. Mais cet article se donne pour but de répertorier plus précisément les différents types possibles d’assemblages d’ostréidés et de les illustrer par des cas concrets issus des séries crétacées des Charentes (Sud-Ouest de la France) ou des séries néogènes d’Andalousie (Sud-Est de l’Espagne). Les assemblages d’ostréidés présentés peuvent sembler très disparates (qu’ils soient « classiques » pour des lumachelles ou plus spécifiques aux ostréidés), et cet article s’attache à élaborer une classification fonctionnelle régie par deux critères principaux : la manière dont le temps s’enregistre au sein de ces unités biosédimentaires, et les avantages et limites de leur utilisation lors de reconstitutions paléoenvironnementales.

2. Matériel et méthodes

L’analyse de la distribution stratigraphique et paléoenvironnementale des ostréidés a été réalisée sur différentes coupes du Crétacé supérieur des Charentes (Bassin aquitain, Sud-Ouest de la France) [28,30,32] et sur les assemblages du Néogène terminal andalou (bassins de Sorbas et de Vera, Sud-Est de l’Espagne) [17,18,29,30]. Cette approche combinée a permis d’aboutir à une classification des assemblages d’huîtres, fondée sur l’analyse sédimentologique et taphonomique des gisements. La présentation des assemblages s’articule autour de trois critères fondamentaux, à savoir la morphologie des assemblages, l’autochtonie des faunes et l’enregistrement du temps dans ces assemblages.

2.1. La morphologie de l'assemblage

L'une des caractéristiques premières des ostréidés est leur aptitude à pouvoir se cimenter sur des surfaces et ainsi constituer des assemblages localisés dans un plan. Ces plans peuvent être révélateurs de discontinuités sédimentaires majeures ou locales (c'est-à-dire *hard-ground*). Ainsi, la classification proposée différencie les assemblages contenus dans un plan (c'est-à-dire 2D, en deux dimensions) de ceux créant une accumulation plus importante en volume (c'est-à-dire 3D, en trois dimensions).

2.2. L'autochtonie des faunes

Pour savoir si un assemblage est constitué de coquilles autochtones ou non, Kidwell [15] a dressé un récapitulatif quasi exhaustif des critères utilisés par la paléobiologie, la taphonomie, la sédimentologie et la stratigraphie. Chacun des exemples présentés dans cette étude a été soumis à ces différents types de critères (taux d'abrasion, indices de prédation, dissolution du test, abondance d'un taxon...).

2.3. L'enregistrement du temps dans les assemblages : la condensation et l'amalgame temporel

L'estimation du temps que représente la réalisation d'assemblages fossiles est une chose difficile. De ce fait, les différentes bioaccumulations d'huîtres sont ici analysées à l'aide d'une grande variété de méthodes. Chaque faciès à huîtres est caractérisé par l'âge des spécimens qui le composent (grâce à la sclérochronologie), par le nombre de générations associées dans un même niveau, par l'ampleur de la colonisation *post mortem* des coquilles par les épizoaires (serpules, bryozoaires...) et leur biocorrosion par les spongiaires, par la morphologie que présentent certaines espèces, pouvant être considérée comme indicatrice du taux d'induration du sédiment sur lequel elles étaient implantées et donc indirectement de la vitesse de sédimentation ou d'interruption de la sédimentation [31]. Tous ces indices sont utilisés pour discuter les deux paramètres majeurs qui décrivent l'enregistrement du temps dans une unité biosédimentaire : la condensation et l'amalgame temporel.

Le terme de condensation s'utilise lorsque le rapport (temps de dépôt)/(épaisseur de sédiment) est important. Cette notion repose sur le libre arbitre de chacun, si l'on se réfère à la définition de Jenkins [12] : « *A condensed sequence is defined as a bed that is considerably reduced in thickness relative to another of equal age.* » Le terme

de condensation est indistinctement utilisé à l'échelle d'une surface, d'un banc ou d'une série sédimentaire.

Les assemblages d'ostréidés colonisant un plan seront appelés « structures 2D ». Ces surfaces peuvent être considérées comme le summum de la condensation, puisqu'elles résultent d'un taux de sédimentation nul. Une condensation moins prononcée conduit à la création de bancs en trois dimensions (« structure 3D »). De nombreux articles relatent également des condensations à l'échelle d'une série sédimentaire [2,12]. Cette dernière échelle d'observation n'est pas discutée ici.

La notion d'amalgame temporel, ou *time averaging*, fut introduite par Walker et Bambach [33]. Elle caractérise un « *fossil assemblage... that accumulates from the [local] live community during the time required to deposit the containing sediment* ». Par extension, ce terme définit des assemblages constitués d'organismes non contemporains, mais réunis par la sédimentation. Selon Fürsich et Aberhan [9], les facteurs responsables de l'amalgame temporel peuvent être sédimentologiques (tempête, courants), biologiques (bioturbation...), ou diagénétiques. Ces mêmes auteurs ont également signalé l'impact que peuvent avoir ces amalgames temporels sur les reconstitutions paléoenvironnementales. Ils démontrent ainsi le caractère obsolète de nombreux paramètres fréquemment utilisés dans ce type d'étude, tels que l'abondance absolue et relative des taxons, ainsi que leur diversité.

La classification des différents assemblages d'ostréidés proposée ici tente de prendre en compte le *time averaging*. Trois termes principaux servent à qualifier les assemblages issus de communautés locales présentant un amalgame temporel :

- les *census assemblages*. Ce terme, introduit par Hallam [11], fut redéfini par Kidwell et al. [16] et Kidwell et Bosence [15]. Il regroupe les assemblages issus d'une même communauté d'origine (biocénose). Ces unités biosédimentaires représentent des histoires de très courtes durées, de l'ordre de la journée à la dizaine d'années [14]. L'enfouissement est rapide et l'amalgame temporel qui les affecte est minimal, voire nul ;
- les *within-habitat time-averaged assemblages*. Ce terme fut originalement défini par Walker et Bambach [33]. Il peut être aussi approximativement traduit en français par l'expression « assemblages résultant d'un amalgame temporel de populations successives issues d'un même habitat ». Cet amalgame temporel local peut différer de plusieurs ordres de grandeurs. Il peut être faible, avec le simple remaniement

de deux cohortes successives, ou fort, dans le cas d'assemblages distaux aux conditions environnementales stables sur plusieurs millions d'années ;

- les *multi-habitat time-averaged* ou *environmentally condensed assemblages* [6]. Ils peuvent être approximativement traduits en français par l'expression « assemblages résultant d'un amalgame temporel de populations successives issues d'habitats différents ». L'amplitude de l'amalgame temporel est directement liée à la fréquence des changements environnementaux. Plus ces variations seront rapprochées, plus des amalgames temporels pourront être susceptibles de produire ce type d'assemblage.

3. Typologie des assemblages 3D (Figs. 1 et 2)

3.1. Assemblages 3D de faunes autochtones

3.1.1. 3D Censuses assemblages

Par définition, ce type d'assemblage correspond à tous les corps sédimentaires en trois dimensions qui contiennent une faune d'ostreïdés, considérée comme « census » (*sensu* Hallam, [11]), c'est-à-dire qui n'est affectée d'aucun remaniement et donc d'aucun amalgame temporel. La condensation affectant ces bancs est généralement réduite, mais n'est pas nécessairement nulle (Figs. 1 et 2).

La composition faunique de ces assemblages n'est pas toujours parfaitement homogène le long de la verticale d'un banc. Cette particularité, propre à ce type d'assemblage, permet d'assimiler la hauteur du banc à un axe de temps. Chacun des plans situés sur cet axe représente un environnement particulier à un instant *t* (*snapshot sensu* Kidwell, [14]). Il est ainsi possible de suivre l'évolution des conditions paléoenvironnementales, paléobiocénose après paléobiocénose. Ces assemblages peuvent donc être considérés comme les indicateurs paléocologiques les plus complets, puisqu'ils permettent de suivre la dynamique et les relais d'espèces et de populations.

L'enregistrement continu d'un environnement donné est souvent très réduit. Il ne représente qu'un laps de temps très court, de l'ordre de la journée à la dizaine d'années [14,15]. Ce type d'assemblage n'est cependant pas rare chez les ostreïdés. Leur caractère opportuniste et leur prolificité sont des avantages pour la formation de tels assemblages : l'enfouissement rapide, souvent nécessaire à la bonne préservation de *census assemblages*, est assuré par la superposition des cohortes d'ostreïdés lors de l'édification de bioconstructions particulières, les crassats, et la fixation de sédiment entre les coquilles.

L'exemple présenté se localise sur l'île Madame (Charentes), dans le niveau « E » du Cénomaniens supérieur [3] (Fig. 1.1). À cette époque se développent d'importants niveaux à *Pycnodonte biauriculatum* dans les Charentes, sur le pourtour ouest du Bassin parisien, en Espagne, au Portugal, en Crimée, dans le Caucase et en Ouzbékistan. Cet assemblage quasi monospécifique de *P. biauriculata* en sa base (mais composé également de quelques *Ceratostreon flabellatum* et *Rastellum carinatum*) est progressivement remplacé par un peuplement de *Rhynchostreon suborbiculatum* [13]. L'abondance et l'organisation de ces ostreïdés rappellent les bioconstructions (*patch reef*) évoquées par Zenkevitch [34]. Le relais progressif d'espèces au sein de la bioconstruction montre l'absence de remaniement et témoigne du faible amalgame temporel affectant ce type d'assemblage. Il s'agit donc de véritables assemblages *census* en 3D, tels qu'ils ont été définis précédemment.

L'histoire de cette bioconstruction peut être analysée dans un cadre spatio-temporel. Comme tous les pycnodontes, *P. biauriculatum* affectionne les zones les plus distales de la plate-forme (circalittoral), mais nécessite, pour l'édification de bioconstructions, d'importants apports en nutriments par le biais de courants côtiers [31]. L'épaisseur importante de la coquille chez cette espèce et le développement, chez un grand nombre d'individus, d'expansions alaires soulignent un fort hydrodynamisme [4]. L'arrivée, au sommet de la bioconstruction, de l'huître *Rh. suborbiculatum*, opportuniste et légère, souligne une baisse significative de l'hydrodynamisme et de l'apport en nutriments.

Des études sclérochronologiques permettent d'estimer le temps que représente la formation de cette bioconstruction, ainsi que la vitesse du relais faunique : si l'on réalise des coupes transversales sur les coquilles de ces *Pycnodonte*, il est possible d'observer une architecture interne, constituée d'une alternance de couches calcitiques prismatiques et de couches calcitiques foliées. Ces couches s'organisent en faisceaux, qui représentent chacun l'équivalent d'une année de croissance [30]. Le comptage du nombre de ces faisceaux permet d'obtenir une estimation de l'âge de chacun des individus. L'âge moyen, à cette époque et pour cet environnement donné, est estimé à une quinzaine d'années. En considérant que cette bioconstruction présente une trentaine de générations superposées, sa durée pourrait être d'environ quatre siècles. Le relais spécifique entre *P. biauriculatum* et *Rh. suborbiculatum* s'est, quant à lui, réalisé dans les deux à trois dernières générations, ce qui sous-entend des changements environnementaux rapides, d'une durée inférieure à la cinquantaine d'années.

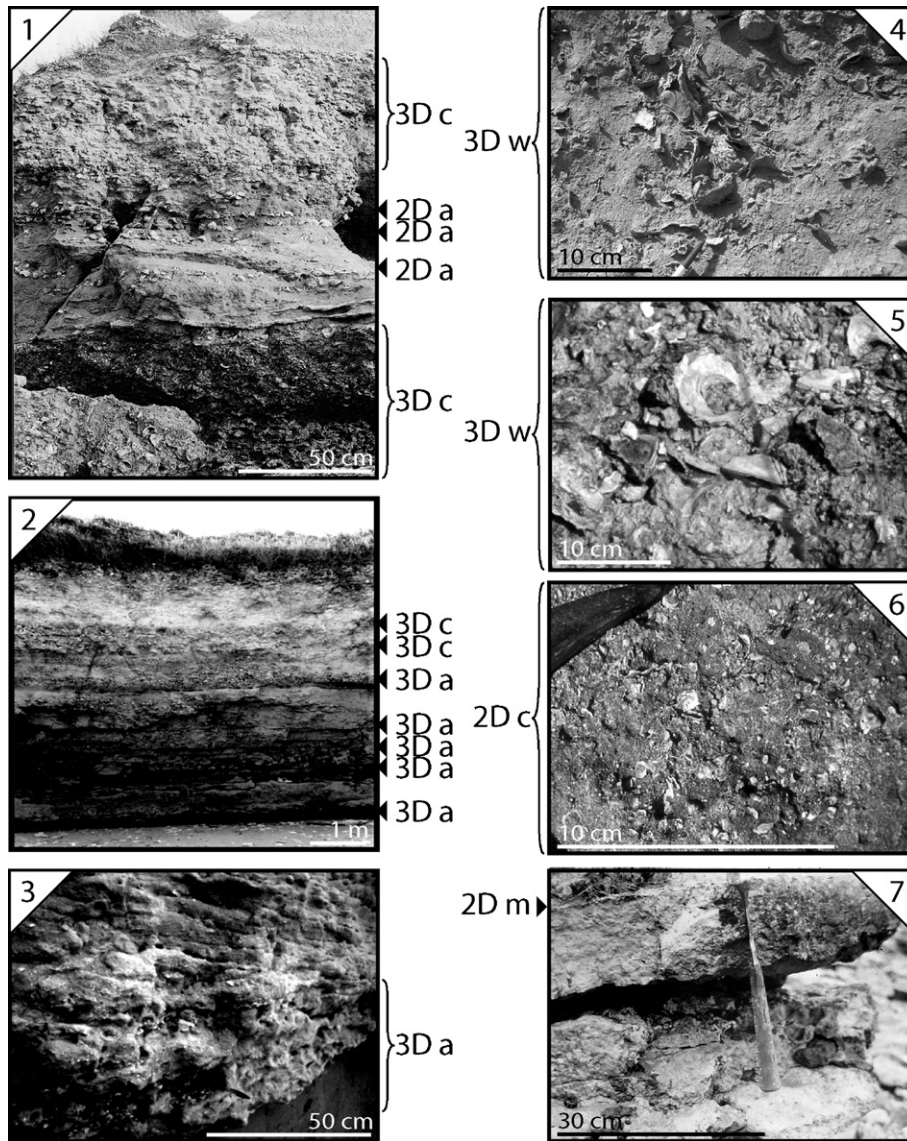


Fig. 1. **1** : Cénomannien supérieur, île Madame, Charente-Maritime, France. **2** : Cénomannien supérieur, Port-des-Barques, Charente-Maritime, France. **3** : Cénomannien inférieur, Fouras « Bois-Vert », Charente-Maritime, France. **4, 5** : Messinien, La Mela, bassin de Sorbas, Sud-Est de l'Espagne. **6** : Pliocène, Las Roderas, bassin de Vera, Sud-Est de l'Espagne. **7** : Cénomannien inférieur, Fouras « Cadoret », Charente-Maritime, France. 3Dc : 3D *census assemblage* ; 3Dw : amalgame temporel 3D de populations issues d'un même habitat ; 3Da : assemblage 3D allochtone ; 2Dc : 2D *census assemblage* ; 2Da : assemblage 2D allochtone ; 2Dm : amalgame temporel 2D de populations issues d'habitats différents.

Fig. 1. **1** : Upper Cenomanian, Île Madame, Charente-Maritime, France. **2** : Upper Cenomanian, Port-des-Barques, Charente-Maritime, France. **3** : Lower Cenomanian, Fouras « Bois-Vert », Charente-Maritime, France. **4, 5** : Messinian, La Mela, Sorbas Basin, SE Spain. **6** : Pliocene, Las Roderas, Vera Basin, SE Spain. **7** : Lower Cenomanian, Fouras 'Cadoret', Charente-Maritime, France. 3Dc: 3D within-habitat time-averaged assemblage; 3Dw: 3D allochthonous assemblage; 3Da: 3D allochthonous assemblage; 2Dc: 2D census assemblage; 2Da: 2D allochthonous assemblage; 2Dm: 2D multi-habitat time-averaged assemblage.

3.1.2. Assemblage 3D résultant d'un amalgame temporel de populations successives issues d'un même habitat

Ces assemblages sont composés d'individus uniquement autochtones, mais résultent de l'amalgame (empilement, brassage in situ) de plusieurs populations

issues de tranches de temps différentes. L'amalgame temporel ne s'est réalisé que sur une tranche de temps relativement courte, où les conditions environnementales du milieu sont restées stables. De tels assemblages ont donc l'avantage d'être constitués de populations semblables issues d'environnements similaires et



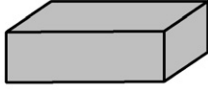
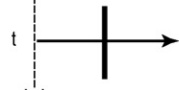
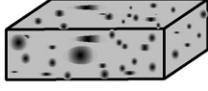

	3D Structures	Environmental interpretations
census assemblages		
within habitat time averaged assemblages		
multi habitat time averaged assemblages		

Fig. 2. Les assemblages 3D autochtones. *Census assemblages* : ils permettent de suivre avec précision l'évolution des conditions environnementales au cours du temps. *Within-habitat time-averaged assemblages* : ils permettent d'identifier des conditions environnementales stables et précises, mais pour une fourchette de temps mal définie. *Multi-habitat time-averaged assemblages* : ils ne permettent de conclure précisément, ni sur l'évolution des conditions environnementales, ni sur la tranche de temps que représente le banc.

Fig. 2. 3D autochthonous assemblage. *Census assemblages*: they allow us to follow precisely the evolution of the environmental conditions through time. *Within-habitat time-averaged assemblages*: they allow us to identify stable and precise environmental conditions, but for an ill-definite time interval. *Multi-habitat time-averaged assemblages*: it is not possible to draw any precise conclusion either as regards the evolution of the environmental conditions or as regards the time interval corresponding to the shellbed deposit.

permettent une caractérisation paléoenvironnementale particulièrement précise.

À titre d'exemple, les assemblages lumachelliques messiniens andalous de la coupe de La Mela du bassin de Sorbas (Sud-Est de l'Espagne, sections « c » et « d » in [28]) peuvent être classés dans cette catégorie (Figs. 1.4 et 1.5). Chacune de ces lumachelles mesure environ 20 à 30 cm d'épaisseur et s'étend latéralement sur plus de 300 m (longueur maximale visible de l'affleurement). La biodiversité de ces lumachelles est très importante et relativement bien préservée, qu'il s'agisse des échinides [17–19,24], des huîtres, d'autres bivalves [19] ou encore de la microfaune de foraminifères [10,27]. La préservation des organismes est, cependant, très disparate : la conservation minéralogique des organismes composés essentiellement de calcite est souvent bien réalisée, mais celle des organismes composés d'aragonite est très inégale (allant d'un état de préservation totale du squelette jusqu'à celui de simples empreintes dans le sédiment) ; plusieurs populations d'huîtres peuvent être mises en évidence : certaines sont bien conservées, avec leurs deux valves,

d'autres, au contraire, sont très fracturées et ont leurs valves dissociées. Ces différents états de conservation laissent supposer des temps de résidence très différents pour chacun des organismes, ce qui souligne la présence d'un amalgame temporel dans ces lumachelles.

La composition spécifique de l'assemblage et la proportion respective des organismes restent relativement stables sur l'ensemble de la coupe. Les échinides et les bivalves qui ont pu être étudiés montrent des conclusions similaires quant à l'approfondissement général des milieux de dépôt [17,18,24,28]. Cet approfondissement est de l'ordre de quelques dizaines de mètres (d'infra-littoral médian à circo-littoral supérieur), et s'effectue de manière progressive, le long d'une coupe de près de cinquante mètres. Il peut être considéré que les lumachelles, d'une trentaine de centimètres d'épaisseur, bien que condensées, se sont formées à environnement quasi-constant.

3.1.3. Assemblage 3D résultant d'un amalgame temporel de populations successives issues d'habitats différents

Ce type d'assemblage est constitué d'un amalgame de populations produites in situ, appartenant à des tranches de temps différentes et issues de conditions environnementales différentes (variations locales dans le temps de la profondeur, de la température, de la salinité). Cette dernière particularité limite fortement les interprétations paléoenvironnementales possibles [9]. L'identification de tels assemblages est primordiale, afin de ne pas faire de reconstitutions paléoenvironnementales erronées.

Dans la plupart des cas, il est très difficile de séparer et de caractériser les différents milieux mélangés. Plus encore, il est impossible de retrouver quelles étaient les conditions successives, et donc d'interpréter la dynamique environnementale amenant à la création des unités biosédimentaires.

La caractérisation de ce type d'assemblage grâce aux seuls ostréidés est difficile. Les ostréidés sont a priori rarement considérés, au niveau spécifique, comme de bons marqueurs environnementaux. Les espèces les plus fréquentes sont relativement ubiquistes et les reconstitutions environnementales se font majoritairement sur l'analyse de l'ensemble de l'assemblage [31]. Les faunes associées sont souvent mises à contribution pour détecter les « anomalies écologiques » permettant d'identifier les amalgames d'habitats.

L'exemple adopté est celui d'une lentille marneuse de l'île Madame (Charentes), au sommet du Cénomaniens inférieur (niveau B3 *sensu* Néraudeau et al., [23]). Dans cet exemple, ce sont les faunes qui la composent qui permettent de caractériser ces marnes à

huîtres comme un *multi-habitat time-averaged assemblage*. Des incohérences d'ordre écologique soulignent l'amalgame de plusieurs communautés : la présence d'huîtres (*Rh. suborbiculatum* et *R. carinatum*) [31] et d'échinides (*Catopygus*, *Nucleopygus*), de profondeur faible ou modérée, (infralittoral) [23] contraste avec l'abondance des pentacrines, plus en profondeur (circalittoral). Cependant, les différences de conservation entre organismes (huîtres, pentacrines) ne sont pas significatives et ne permettent pas de retracer la chronologie des communautés successives.

3.2. Assemblages 3D de faunes allochtones

Le dernier type d'assemblage 3D répertorié est celui constitué de faunes allochtones. Dans ce type d'assemblage, la totalité ou la majorité des faunes constituant l'assemblage n'a pas été produite in situ et ne reflète donc pas l'histoire environnementale du site étudié. Il s'agit bien souvent d'assemblages entièrement composites, sans aucune signification paléoenvironnementale.

Les lumachelles sont souvent classées abusivement dans ce type de catégorie. La désarticulation de quelques individus ou le mauvais état de préservation de quelques autres ne signifie pourtant pas forcément la réalité de tout un assemblage. Par ailleurs, le caractère encroûtant de nombreuses espèces d'ostréidés peut restreindre le nombre d'individus remaniés. Néanmoins, toutes les espèces d'huîtres n'ont pas cette capacité de fixation et les exemples d'assemblages 3D allochtones sont fréquents.

Les facteurs responsables de la genèse de tels assemblages sont sensiblement les mêmes que ceux introduisant de l'amalgame temporel. Ils peuvent ainsi avoir une origine biotique (bioturbation) et/ou abiotique (hydrodynamisme).

3.2.1. Facteurs abiotiques

Les facteurs abiotiques restent majoritaires dans la création de faunes allochtones. Les facteurs les plus généralement cités sont les effets des tempêtes sur les dépôts. Néanmoins, l'exemple des lumachelles de la falaise du Cénomani supérieur de Port-des-Barques (niveau G1 [23], Charentes) souligne que de telles interprétations doivent être envisagées avec prudence (Fig. 1.2). Dans cette coupe se développe une série de sept lumachelles d'huîtres, globalement très semblables. Les cinq premières sont composées exclusivement de *Rh. suborbiculatum* et les deux dernières voient l'implantation progressive de *R. carinatum*. Plusieurs critères permettent de mettre en évidence l'allochtonie de ces cinq premiers assemblages : (a) si les indi-

vidus présentent souvent leurs deux valves, ils sont cependant souvent fracturés sur leur pourtour ; (b) les diagrammes de distribution des tailles adoptent une forme gaussienne (symétrique ou à asymétrie négative), qui témoigne d'un tri par les courants [28] ; (c) de nombreuses figures sédimentaires de types HCS et SCS, synonymes de dépôts de tempêtes, sont visibles au sein même de ces lumachelles. Il y a donc eu transport des coquilles et création de bancs composites d'individus issus d'assemblages allochtones.

À l'inverse, tous ces critères ne se retrouvent pas dans les deux lumachelles supérieures. Ces assemblages présentent même une organisation verticale des espèces, caractéristique d'un assemblage *3D census* : chacun des bancs montre un relais progressif dans sa composition faunique (remplacement graduel de *Rh. suborbiculatum* par *R. carinatum*). Ces derniers bancs sont donc révélateurs de conditions environnementales précises alors que leur forte ressemblance générale avec les premières lumachelles aurait pu les écarter a priori de toute utilisation paléocéologique.

3.2.2. Facteurs biotiques

L'origine biotique des concentrations d'ostréidés est souvent indirecte. Il s'agit le plus souvent des effets de la bioturbation, qui crée des infractuosités ou des espaces particuliers dans lesquels viennent se piéger les coquilles d'huîtres, notamment sous l'action des courants. Mise à part l'exception particulière du Quaternaire, où l'on retrouve des « cavités poubelles » remplies d'huîtres par l'homme (par exemple, les sites gallo-romains), les huîtres ne connaissent pas de prédateurs susceptibles de déplacer ou accumuler leurs coquilles. Le rôle des facteurs biotiques chez les huîtres reste donc minime en comparaison du cas des micro-mammifères, qui se concentrent dans les karsts via des pelotes de régurgitation, ou de celui des coprolithes de poissons mangeurs d'échinides et d'astérides.

L'effet des bioturbations sur les concentrations d'huîtres peut être illustré par l'exemple de la seconde barre carbonatée du Cénomani inférieur de Fouras (niveau B3 [23], Charentes) (Fig. 1.3). Ce double banc présente, dans sa partie inférieure, d'intenses bioturbations de type *Thalassinoides* et, dans sa partie médiane, des laminations sub-planes, significatives d'importants courants de fonds. Les huîtres présentes dans ces niveaux sont majoritairement des *Rh. suborbiculatum*. Leur petite taille rend leur remaniement très facile : si les individus sont distribués de manière homogène dans la partie médiane, ils sont au contraire concentrés au fond des infractuosités des bioturbations. Jamais ces huîtres

n'auraient pu s'y développer, compte tenu du transit de sédiment en surface. Ces bioturbations, de type *Thalassinoides*, ont donc servi de « piège » pour les individus en transit de la partie médiane.

4. Typologie des assemblages 2D (Figs. 1 et 3)

Les huîtres ont pour particularité de pouvoir former des assemblages en deux dimensions. Grâce à leur aptitude à se cémenter sur le substratum, elles peuvent ainsi coloniser les surfaces marqueurs de discontinuités sédimentaires. Les huîtres surligneront d'ailleurs d'autant mieux les discontinuités que le temps propice à leur développement sera long. C'est une caractéristique importante de ce groupe, qui se révèle intéressante si l'on s'intéresse aux modalités d'enregistrement des lacunes sédimentaires. Tout comme leurs homologues 3D, ces assemblages peuvent permettre de caractériser des environnements paradoxalement non préservés par du sédiment. Tous les assemblages 2D n'ont cependant pas la même valeur, et différents cas peuvent être répertoriés (Figs. 1 et 3).

4.1. Assemblages de faunes autochtones

Dans un premier temps seront définis les assemblages 2D composés principalement d'organismes autochtones. Ces surfaces sont présentées suivant leur degré de « maturité », à savoir leur évolution vers une induration de plus en plus prononcée du substrat. Comme pour les assemblages 3D, les limites que posent les différents assemblages en termes de reconstitutions paléocéologiques sont discutées.

Dans ce cas précis, les notions de condensation et d'amalgame temporel sont similaires. Plus une surface représentera un laps de temps important, plus l'amalgame temporel engendré sur les faunes sera important, et plus il pourra être dit que la condensation est importante.

4.1.1. 2D Census assemblages

Une discontinuité sédimentaire faiblement marquée caractérise un arrêt de sédimentation de courte durée (*simple omission surface sensu* Clari et al., [1]). Par définition, ce *census assemblage* est affecté d'un amalgame temporel (et donc d'une condensation) quasi nul. L'assemblage correspond donc à un instantané à l'échelle des temps géologiques. Ce temps très court ne permet qu'à quelques cohortes de coloniser la surface avant qu'elle ne soit recouverte, et n'est pas suffisamment important pour une induration significative du substrat.

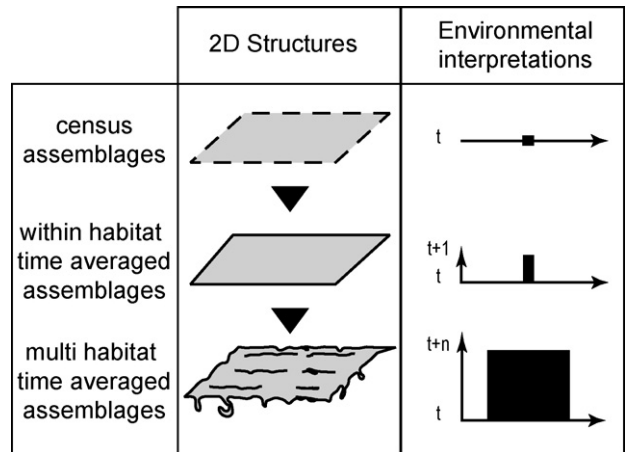


Fig. 3. Les assemblages 2D autochtones. *Census assemblages* : les surfaces faiblement marquées sont souvent caractéristiques de conditions environnementales précises, qu'il est possible d'attribuer à un temps t limité. *Within-habitat time-averaged assemblages* : ils permettent de reconstituer un environnement précis et stable, qui pourra être attribué à une fourchette de temps t à $t + 1$. *Multi-habitat time-averaged assemblages* : ils ne permettent de conclure précisément, ni sur les paléoenvironnements, ni sur leur évolution au cours d'un intervalle de temps de t à $t + n$.

Fig. 3. 2D allochthonous assemblage. *Census assemblages*: slightly marked surfaces are often characteristic of very precise environmental conditions, for which it is possible to attribute a very precise time slice t . *Within-habitat time-averaged assemblages*: they allow us to reconstitute a precise environment, which can be attributed to a period of time t to $t + 1$. *Multi-habitat time-averaged assemblages*: it is not possible to draw any precise conclusion as regards the environmental conditions and their evolution during the time interval from t to $t + n$.

La coupe pliocène de Las Roderas, dans le bassin de Vera (Sud-Est de l'Espagne) est un exemple d'assemblage *census* de faune autochtone en 2D (Fig. 1.6). Elle présente un important système de chenaux à faciès gréseux et à passées micro-conglomératiques, qui se développent sur près de 3 m d'épaisseur et montrent une extension latérale de plus de 500 m. Plusieurs surfaces d'érosion sont visibles, indiquant que ce corps s'est construit en un minimum de quatre événements. Un important développement de petites coquilles d'huîtres (<1 cm) de type *Ostrea lamellosa* apparaît localement à la surface des galets des passées conglomératiques. La préservation de ces faunes de juvéniles d'huîtres cimentés témoigne donc bien de l'autochtonie des assemblages. Ils sont, de plus, marqués par un très faible amalgame temporel : aucun individu n'a eu le temps d'atteindre la taille adulte moyenne de l'ordre de la dizaine de centimètres, que l'on retrouve habituellement dans les populations d'*O. lamellosa*. Cet assemblage ne peut donc représenter qu'une seule cohorte, ce qui permet d'estimer le temps écoulé

entre deux épisodes microconglomératiques à quelques mois au maximum. Si les espèces composant cet assemblage ne permettent pas de préciser très finement quelles étaient les conditions paléoenvironnementales de ce milieu, elles permettent cependant d'estimer le temps écoulé entre les deux crues de ce chenal sous-marin infralittoral.

4.1.2. Assemblage 2D résultant d'un amalgame temporel de populations issues d'un même habitat

Ce type d'assemblage se constitue, lorsqu'un arrêt de sédimentation se prolonge suffisamment pour permettre l'accumulation de plusieurs cohortes ou peuplements. L'amalgame des organismes ne concerne que des individus s'étant développés sous des conditions environnementales relativement similaires. Les surfaces exposées ont pu être légèrement indurées par des processus biologiques et diagénétiques, mais sans que cela modifie fondamentalement les communautés d'invertébrés, et notamment les peuplements d'huîtres. De tels assemblages fossiles sont rares ou difficiles à mettre en évidence.

La falaise du Campanien supérieur du Caillaud (Charentes) est marquée par une succession de bancs calcaires plus ou moins rythmés [26,27]. Chacun de ces bancs contient un nombre important d'huîtres, sans pour autant qu'elles constituent de véritables lumachelles (généralement entre zéro et cinq individus par mètre linéaire de couche). Deux niveaux majeurs viennent cependant rompre cette « monotonie », avec le développement de plusieurs dizaines d'individus par mètre. On y rencontre de nombreux *Pycnodonte vesicularis* encore en position de vie, qui présentent des morphologies automorphes associées à de nombreux *P. vesicularis* xénomorphes, témoignant de l'encroûtement d'une surface indurée. Ces différences de morphologies témoignent ainsi d'une induration graduelle du substrat et donc du temps écoulé sur cette surface.

Les faunes et faciès associés à ces niveaux (échinides, astérides) sont, cependant, très similaires à ceux des bancs sous- et sus-jacents [22,32]. Aucun changement environnemental clair n'est donc identifié dans ces milieux de vasière carbonatée très calme.

4.1.3. Assemblage 2D résultant d'un amalgame temporel de populations issues d'habitats différents

Ces assemblages caractérisent des surfaces qui ont été exposées à des environnements différents, au fur et à mesure de l'induration progressive du substrat. Comme dans les assemblages 3D homologues, il est difficile de déterminer la nature précise des peuplements qui se sont développés sur ces surfaces et encore moins d'en établir

une chronologie, malgré une forte disparité de conservation des coquilles. Ce sont généralement les arrêts de sédimentation les plus longs, associés à des discontinuités stratigraphiques majeures [1], qui sont enregistrés par ce type d'assemblage 2D. Caractérisées par une induration prononcée du substrat, ces surfaces correspondent à l'appellation de *rock ground*, telle que l'ont définie Clari et al. [1]: « *We define rock ground as every surface which, regardless of its origin and characteristics, was hardened before deposition of the immediately overlying sediments.* » Cette lithification est souvent concomitante de l'implantation progressive des faunes.

Le *hardground* de la falaise cénomaniennne de Cadoret à Fouras (sommets du niveau B1 [23], Charentes) constitue l'un des nombreux exemples existant (Fig. 1.7). Cette surface présente toutes les caractéristiques propres aux fonds durcis, à savoir de nombreuses perforations de lithophages remplies d'oxydes ferro-magnésiens, la présence de galets phosphatés, d'importants encroûtements d'algues et d'ostreidés. Les similitudes de composition spécifique des assemblages entre la faune du banc sous-jacent et celle colonisant la surface sont fortes, mais l'hétérogénéité des morphologies d'huîtres qui les composent (*R. carinatum* libre et encroûtant, *Rh. suborbiculatum* avec ou sans attaches, quelques *P. vesicularis* xénomorphes) caractérise un mélange de faunes issues respectivement de fonds instables, mous et indurés. Les formes libres, bien que piégées dans les galeries de *Thalassinoides*, sont rares et très mal préservées. Ceci est en partie imputable à l'effet conjoint d'un vannage et d'un séjour prolongé sur cette surface.

La disparition des cohortes ne permet pas de déterminer le temps que représente la formation de ces assemblages.

4.2. Assemblages 2D de faunes allochtones

Les assemblages 2D allochtones rassemblent des organismes qui n'ont pas vécu *in situ* et se prêtent donc mal à toute interprétation synécologique. Cependant, à l'inverse de leurs homologues 3D, ces structures 2D peuvent être considérées comme rares, pour deux raisons majeures : (a) les processus responsables de structures allochtones (tempêtes...) engendrent le plus souvent directement des structures en 3D ; (b) la biomasse produite par les ostreidés est tellement importante que leur remobilisation s'organise généralement en 3D.

Compte tenu de la rareté de ces assemblages, un seul exemple a pu être clairement identifié, localisé entre les deux épisodes bioconstruits à *Pycnodonte* du Céno-manien supérieur de l'île Madame (présenté comme exemple de la partie 3D census assemblages)

(niveau E [23], Charentes). Dans un ensemble sableux fin à très fin, sont disposés sporadiquement quelques lits à huîtres, composés principalement de *P. biauriculatum*. Ces derniers ne forment que quelques lits épars et les spécimens qui les composent sont fréquemment incomplets et fracturés. Il est probable que le courant, source d'apports nutritifs pour le bon développement du récif, a remanié de temps à autre quelques individus, issus des bioconstructions, sous forme de lits de coquilles isolées.

5. Conclusions

Les ostréidés sont aptes à coloniser une grande variété d'environnements différents, mais leur principale particularité est d'être intégrés en abondance, à la fois dans des unités stratigraphiques en 3D (comme nombre de bivalves «classiques») et sur des discontinuités sédimentaires 2D.

La différenciation entre les assemblages 2D et les assemblages 3D implique beaucoup plus qu'une simple conformation géométrique. La genèse et l'évolution de ces deux types d'assemblages sont vraiment différentes. Il existe une relation étroite entre les différentes catégories d'assemblages 2D, puisqu'il s'agit d'une évolution graduelle entre un stade initial *census assemblage* et un stade final *multi-habitat time-average assemblage*. Cette évolution dépend principalement du temps qui est représenté par la surface. Une telle relation entre les assemblages 3D n'existe pas. Chacun d'eux résulte d'une dynamique différente de mise en place.

Tous les types d'assemblages d'huîtres n'enregistrent pas le temps de la même manière. Ils peuvent être condensés et/ou résultant d'un amalgame temporel, ce qui peut perturber profondément l'enregistrement de la composition des paléocommunautés d'origine. Une double analyse, taphonomique et séquentielle, est incontournable pour une correcte interprétation des paléoenvironnements.

Les assemblages 3D et 2D *census* offrent la meilleure définition paléoenvironnementale possible ; ils représentent un temps très bref, la condensation et l'amalgame temporel sont minimaux. Les discontinuités sédimentaires de ces types d'assemblages peuvent être globales, mais sont souvent très régionales.

Les assemblages 3D et 2D, résultant d'un amalgame temporel de populations successives issues d'un même habitat (*within-habitat time-averaged assemblage*), n'offrent pas la même résolution que les assemblages précédents, mais aucun biais majeur n'est introduit dans l'interprétation environnementale, que celle-ci s'effectue sur l'abondance relative des taxons ou sur leur diversité [9]. Il est possible d'attribuer sans

ambiguïté un type d'environnement donné à une tranche de temps. Cet intervalle de temps correspond à la durée de l'amalgame temporel, mais celui-ci reste souvent très difficile à évaluer.

Les assemblages 3D et 2D résultant d'un amalgame temporel de populations successives issues d'habitats différents (*multi-habitat time-averaged assemblages*) sont les assemblages les plus difficiles à cerner. L'amalgame temporel qui les affecte est, lui aussi, difficile à évaluer et le mélange des faunes ne permet pas de reconstituer précisément les conditions environnementales d'après l'analyse synécologique des espèces qu'ils contiennent.

L'aptitude qu'ont certaines huîtres à encroûter une surface n'est pas généralisable. De nombreuses huîtres ne sont fixées qu'au début de leur vie, ou ne préfèrent que des substrats meubles sableux ou vaseux. Les assemblages allochtones qui découlent de leur transport sont généralement en 3D et ont pour origine des facteurs majoritairement abiotiques. L'analyse de tels assemblages ne permet pas d'identifier un type d'environnement précis, mais pourrait permettre de réaliser une synthèse des environnements régionaux, d'estimer la proximité et la diversité des milieux alentour.

Références

- [1] P.A. Clari, F. De La Pierre, L. Martire, Discontinuities in carbonate successions: identifications, interpretation and classification of some Italian examples, *Sediment. Geol.* (1995) 97–121.
- [2] P. Courville, P.-Y. Collin, Taphonomic sequences – A new tool for sequence stratigraphy, *Geology* 30 (2002) 511–514.
- [3] A.V. Dhondt, The unusual Cenomanian oyster *Pycnodonte biauriculatum*, *Geobios* (1984) 53–61.
- [4] A. Dumanois, Les Huîtres des marnes à *Ostrea acuminata* et leur signification (Bajocien supérieur de Bourgogne, France), Institut des sciences de la Terre, université de Bourgogne, Dijon, 1982 (154 p.).
- [5] S. Freneix, J.-P. Saint Martin, P. Moissette, Huîtres du Messinien d'Oranie (Algérie occidentale) et paléobiologie de l'ensemble de la faune de Bivalves, *Bull. Mus. natl Hist. nat. Paris* 10 (1988) 1–21.
- [6] F.T. Fürsich, Trace fossil as environmental indicators in the Corallian of England and Normandy, *Lethaia* (1975) 151–172.
- [7] F.T. Fürsich, W. Oschman, Storm beds of *Nanogyra virgula* in the Upper Jurassic of France, *Neues Jahrb. Geol. Paläontol. Abh.* (1986) 141–161.
- [8] F.T. Fürsich, W. Oschmann, Autecology of the Upper Jurassic oyster *Nanogyra virgula* (Defrance), *Paläontol. Z.* 60 (1986) 65–74.
- [9] F.T. Fürsich, M. Aberhan, Significance of time-averaging for paleo-community analysis, *Lethaia* 23 (1990) 143–152.
- [10] E. Goubert, D. Néraudeau, J.M. Rouchy, D. Lacour, Foraminiferal record of environmental changes: Messinian of Los Yesos Area (Sorbas basin, SE Spain), *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 175 (2001) 61–78.

- [11] A. Hallam, Models involving population dynamics, in: T.J.M. Schops (Ed.), *Models in paleobiology*, Freeman, Cooper & Co., San Francisco, États-Unis, 1972, pp. 62–80.
- [12] H.C. Jenkyns, The genesis of condensed sequences in the Tethyan Jurassic, *Lethaia* (1971) 327–352.
- [13] E. Jourdy, Histoire naturelle des exogyres, *Ann. Paleontol.* (1924) 1–104.
- [14] S.M. Kidwell, Time-averaging in the marine Fossil record: overview of the strategies and uncertainties, *Geobios* 30 (1997) 977–995.
- [15] S.M. Kidwell, D.W.J. Bosence, Taphonomy, Time-Averaging of Marine Shelly Faunas, in: P.A.B.E. Allison (Ed.), *Topics in Geobiology*, Plenum Press, New York, 1991, pp. 115–209.
- [16] S.M. Kidwell, T.A. Rothfus, M.M.R. Best, Sensitivity of taphonomic signatures to sample size, sieve size, damage scoring system, and target taxa, *Palaios* 16 (2001) 26–52.
- [17] D. Lacour, Évolution de la biodiversité des échinides et des bivalves méditerranéens du Miocène à l'Actuel: application au Messinien du bassin de Sorbas (SE Espagne), DEA, université Aix-Marseille, 1999 (50 p., inédit).
- [18] D. Lacour, D. Néraudeau, Évolution de la diversité des *Brissopsis* (Echinoida, Spatangoida) en Méditerranée depuis la « crise messinienne »: application paléocéologique aux *B. lyrifera* intragypses de Sorbas (SE Espagne), *Geodiversitas* 22 (2000) 509–523.
- [19] D. Lacour, A. Lauriat-Rage, J.-P. Saint Martin, B. Videt, D. Néraudeau, E. Goubert, M. Bongrain, Les associations de bivalves (Mollusca, Bivalvia) du Messinien du bassin de Sorbas (SE Espagne), *Geodiversitas* (2002) 641–658.
- [20] M. Laurain, Structure et évolution spatio-temporelle d'une population de *Crassostrea gryphoides* (Schlotheim): le crassat langhien de la carrière du Mas Cambelliès à Loupian (Hérault), *Geol. Mediterr.* 11 (1984) 295–301.
- [21] J.-P. Lefranc, Étude de l'huître du Cénomaniens mésogéen *Exogyra (Costagyra) olisiponensis* Sharpe, in: 108^e Congrès national des Sociétés savantes, Grenoble, 1983, pp. 59–70.
- [22] D. Néraudeau, L. Villier, Enregistrement des fluctuations environnementales par les échinides irréguliers de la craie campanienne de Charente-Maritime, *Ann. Soc. Geol. Nord* 5 (1997) 175–179.
- [23] D. Néraudeau, J. Thierry, P. Moreau, Variation in echinoid biodiversity during the Cenomanian–Early Turonian transgressive episode in Charentes (France), *Bull. Soc. geol. France* 168 (1997) 51–61.
- [24] D. Néraudeau, E. Goubert, D. Lacour, J.-M. Rouchy, Changing diversity of Mediterranean irregular echinoids from the Messinian to the present day, *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 175 (2001) 43–60.
- [25] L. Nori, B. Lathuilière, Form and environment of *Gryphaea arcuata*, *Lethaia* 36 (2003) 83–96.
- [26] J.-P. Platel, Le Crétacé supérieur de la plate-forme septentrionale du bassin d'Aquitaine. Stratigraphie et évolution géodynamique, *Doc. Bur. Rech. Geol. Min.* (1989) (572 p.).
- [27] H. Saulnier, Apport des foraminifères par rapport à la macrofaune lors de reconstitutions paléoenvironnementales: Application à une plateforme carbonatée messinienne du bassin de Sorbas (Andalousie), DEA, université Rennes-1, 2003 (32 p., inédit).
- [28] B. Videt, Dynamique des paléoenvironnements à huîtres du Crétacé supérieur nord-aquitain (SO France) et du Mio-Pliocène andalou (SE Espagne): biodiversité, analyse séquentielle, biogéochimie, *Mem. Geosci. Rennes* 108 (2004) (263 p.).
- [29] B. Videt, D. Néraudeau, Distribution paléoenvironnementale des huîtres dans le Messinien du bassin de Sorbas (Andalousie, SE Espagne), *Ann. Paleontol.* (2002) 147–166.
- [30] B. Videt, D. Néraudeau, Variabilité et hétérochronies chez l'exogyre *Rhynchostreon suborbiculatum* (Lamarck, 1801) (Bivalvia: Ostreoidea: Gryphaeidae) du Cénomaniens et du Turonien inférieur des Charentes (SW France), *C. R. Palevol* 2 (2003) 563–576.
- [31] B. Videt, D. Néraudeau, Paléocéologie des ostréidés cénomaniens de la bordure Nord du Bassin aquitain (SO France), *Bull. Soc. geol. France* (2007, sous presse).
- [32] L. Villier, G. Breton, D. Néraudeau, Contexte paléocéologique, biodiversité et signification biostratigraphique des astérides dans le Campanien stratotypique, *Ann. Soc. Geol. Nord* (1997) 181–188.
- [33] K.R. Walker, R.K. Bambach, The significance of fossil assemblages from fine-grained sediments time-averaged communities, *Geol. Soc. Am.* 3 (1971) 783–784.
- [34] L. Zenkevitch, *Biology of the sea of USSR*, Interscience Publisher, New York, 1963.
- [35] B. Ziegler, Über *Egogyra virgula* (Lamellibranchiata, Oberjura), *Ecol. Geol. Helv.* (1969) 685–696.