



Paléontologie générale (Paléobiogéographie)

# Les bioaccumulations néogènes (calcaires à algues, faluns) d'Europe occidentale et leurs relations avec la crise messinienne

Didier Néraudeau

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

Reçu le 27 juillet 2006 ; accepté le 28 novembre 2006

Disponible sur Internet le 24 janvier 2007

Rédigé à l'invitation du Comité éditorial

## Résumé

Deux types de bioaccumulations sont particulièrement abondants au Miocène supérieur et au Pliocène, en Europe occidentale : d'une part, les faluns, qui constituent de remarquables accumulations fossilifères miocènes et pliocènes dans l'Ouest de la France ; d'autre part, les calcaires à algues, qui sont particulièrement bien développés dans le bassin méditerranéen occidental, du Tortonien final au Pliocène inférieur. La comparaison de ces différentes bioaccumulations et de leur macrofaune (échinides, huîtres, pectinidés, térébratulidés), d'abord entre faciès d'un même type, mais d'âges différents, puis entre les deux types de faciès, permet de dégager de nombreuses similitudes fauniques et paléoenvironnementales, mais aussi des différences fondamentales. Ainsi, les faluns tortoniens de l'Ouest de la France sont plus proches fauniquement des divers calcaires à algues méditerranéens qu'ils ne le sont des faluns plus récents, messiniens et pliocènes. Parallèlement, les faciès à algues du Messinien sont plus proches de ceux du Pliocène qu'ils ne le sont de ceux du Tortonien final, marqués par une plus grande abondance des Rhodophycées et une moindre biodiversité des invertébrés benthiques. Le caractère tempéré chaud à subtropical des faluns tortoniens et des divers calcaires à algues contraste avec le caractère plus froid des faluns messiniens et pliocènes, marqués par l'essor des échinides marsupiaux (*Coptechinus*, *Temnechinus*, *Temnotrema*). En Méditerranée occidentale, le renouvellement faunique après la crise messinienne est modeste, diverses espèces endémiques (*Clypeaster altus*, *Schizaster sahelensis*) persistant dans les faciès à algues successifs du Messinien et du Pliocène. La contribution de la macrofaune est-atlantique, notamment de celle issue de la « mer des Faluns », à la reconquête pliocène du bassin méditerranéen occidental apparaît ainsi très réduite. **Pour citer cet article : D. Néraudeau, C. R. Palevol 6 (2007).**

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

## Abstract

**Neogene bioaccumulations (algal limestones, 'faluns') from western Europe and their relationship with the Messinian crisis.** Two kinds of bioaccumulations are particularly abundant in the Upper Miocene and the Pliocene from western Europe. On the one side, the 'faluns' constitute noticeable fossiliferous accumulations in the Miocene and the Pliocene of western France. On the other side, the algal limestones from the western Mediterranean basin developed a lot from the Uppermost Tortonian to the Lower Pliocene. The comparison between these different bioaccumulations, first between facies of the same group but of different geological ages, then between the two kinds of facies allows us to point out numerous faunal and palaeoenvironmental similarities, but fundamental differences too. Therefore, the Tortonian « faluns » from western France are more similar, from a palaeontological viewpoint, to the different Mediterranean algal limestones than they are to younger Messinian and Pliocene 'faluns'. Moreover, the algal limestones from the Messinian are more similar to those of the Pliocene than they are to the Uppermost Tortonian ones,

Adresse e-mail : [didier.neraudeau@univ-rennes1.fr](mailto:didier.neraudeau@univ-rennes1.fr).

marked by a greater abundance of Rhodophyceae and a lower benthic invertebrate diversity. The subtropical character of the Tortonian ‘faluns’ and of the different algal limestones is opposed to the cooler character of the Messinian and Pliocene ‘faluns’, marked by the development of marsupiate echinoids (*Coptechinus*, *Temnechinus*, *Temnotrema*). In the western Mediterranean, the faunal renewal after the Messinian crisis is low, diverse endemic species (*Clypeaster altus*, *Schizaster sahelensis*) surviving in the successive algal limestones of the Messinian and the Pliocene. Thus, the contribution of the East-Atlantic macrofauna coming from the ‘Faluns Sea’ to the Pliocene reconquest of the western Mediterranean basin appears much reduced. **To cite this article:** D. Néraudeau, C. R. Palevol 6 (2007).

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

**Mots clés :** Faluns ; Calcaires à algues ; Bioaccumulations ; Crise messinienne ; Mio-Pliocène

**Keywords:** Faluns; Algal limestones; Bioaccumulations; Messinian crisis; Mio-Pliocene

## Abridged English version

### Introduction

Two kinds of bioaccumulations are particularly abundant in the Upper Neogene from western Europe. On the one hand, the ‘faluns’ constitute noticeable fossiliferous accumulations in the Miocene and the Pliocene of western France (‘Faluns Sea’). On the other hand, the algal limestones from the western Mediterranean basin are developed from the Uppermost Tortonian to the Lower Pliocene [5,7,12,19,20,26,36]. This paper is a comparison between these different bioaccumulations, first between facies of the same group but of different geological ages, then between the two kinds of facies. The comparison is used to estimate possible faunal exchanges between the western Mediterranean and the North European Atlantic coast. The faunal interpretations are based on the collections made by the author during his about ten-year-long research on the algal limestones from southeastern Spain (Fig. 1) and on the ‘faluns’ from western France (Fig. 2).

### The different Neogene algal limestones from southeastern Spain

The more famous algal facies from the Upper Neogene of the western Mediterranean is the Algal Limestone *s.s.*, defined by Ott d’Estevou [36] (Fig. 3A), and developed at the Tortonian–Messinian boundary [37]. It is a dense Rhodophyceae accumulation [44], containing some echinoids [28], pectinids [9,14,15] and ostreids [47], generally fragmented, and without bryozoan. A similar algal limestone, less dense in algae (Fig. 3B), but enriched in echinoids, pectinids, scaphopods, and locally terebratulids or bryozoans, exists in the Lower Messinian of the northern part of the Sorbas basin, in southeastern Spain [41,42,47]. A third algal limestone with Rhodophyceae is present in the

Lower Pliocene of southeastern Spain [49], especially in the North of the Vera Basin [47]. This algal facies is closely similar to the Messinian one (Fig. 3B).

### Evolution of the fauna from the successive algal limestones (Table 1)

According to Segonzac [44], 36% of the Tortonian algal species survive in the Messinian, and 23% of the Messinian ones survive at the beginning of the Pliocene. For the echinoids, several species are present in the successive algal facies and especially a shallow infralittoral assemblage containing *Brissus unicolor*, *Clypeaster altus*, *Echinocyamus pusillus*, *Echinolampas* gr. *manzonii*, *Psammechinus dubius*, *Schizaster sahelensis*, and *Schizechinus duciei* [28,33,40]. Among the 44 pectinid species identified [15,22] in the Neogene of southeastern Spain, 52% persist in the Mediterranean, from the Tortonian to the pre-evaporitic Messinian, and 55% from the Messinian to the Early Pliocene. These long-life species of the algal facies correspond basically to the infralittoral species *Aequipecten radians*, *A. opercularis*, *Crassidoma multistriata*, and, at a lower degree, *Flabellipecten fraterculus* and *Pecten* gr. *benedictus*. Some other species are restricted to the Tortonian–Messinian, such as *Manupecten fasciculatus* [10,18,24], and *Flabellipecten solarium* [6,22]. The diversity of ostreids is always very low from the Tortonian to the Early Pliocene, with a maximum of six taxa, out of which three infralittoral species or subspecies are present in the different algal facies: *Hyotissa hyotis*, *Ostrea lamellosa*, and *O. lamellosa boblayei* [47,48]. Brachiopods are abundant in the Messinian and Pliocene algal facies, but are very uncommon in the Uppermost Tortonian Algal Limestone *s.s.* However, most of the terebratulids survive from the Late Tortonian to the Early Pliocene and are still living in the Recent seas, such as the shallow infralittoral species *Terebratula sinuosa* et *T. terebratula* [3,4,38].

Finally, algal limestones constitute a noticeable stable facies between the pre-evaporitic Messinian and the Early Pliocene, but the Uppermost Tortonian Algal Limestones *s.s.* appear original, both enriched in Rhodophyceae and impoverished in bryozoans and other benthic macro-organisms.

#### *The different ‘faluns’ from western France*

The ‘faluns’ correspond to unconsolidated sedimentary rocks enriched in molluscs, echinoids and bryozoans with three different facies: the Savignean, the Pontilevian, and the Redonian [29,30]. The Pontilevian faluns consist mainly in bivalve accumulations, comprising many other molluscs, echinoids and bryozoans, in a sand or gravel matrix. It largely outcrops in numerous quarries of Anjou and Touraine, and especially in the Tortonian of Noyant-la-Plaine (Fig. 2) [2]. The Savignean facies is a shelly biodetritic limestone, more consolidated than the previous one [1], with a dense accumulation of bryozoans [16] (Fig. 3C), locally enriched in terebratulids [10]. It characterizes the Pliocene of the Challans area, in Vendée (Fig. 2). The Redonian consists in sand and gravels more or less fossiliferous containing many aragonitic tests of molluscs (Fig. 3D) [23]. This facies is well developed in the Rennes area (Fig. 2) for strata mainly dated to the Messinian ( $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$  and ESR dating to around 6.5–7 Ma) [32,45].

#### *Evolution of the fauna from the successive ‘faluns’ (Table 1)*

The bryozoans of the faluns are much diversified and many species are common to the different facies. For pectinids, the different faluns share ubiquitous and long-life species such as *A. radians*, *A. opercularis* et *C. multistriata*, but a few species are restricted to the Tortonian: *Gigantopecten ligeriensis*, *F. fraterculus*, *F. solarium*, et *M. fasciculatus* [10]. Ostreids correspond to a few species and mainly to *O. lamellosa* and *Crasostrea gryphoides*, present in the successive faluns. Brachiopods are generally limited to a single species, *Terebratula perforata*, present from the Tortonian to the Pliocene. The echinoids constitute an invertebrate group that marks a hard renewal between the Tortonian faluns and the younger ones. Indeed, the Tortonian facies contains several typically Mediterranean species or genera, inherited from the Middle Miocene fauna [11,39], such as *Arbacina*, *Echinolampas*, *Psammechinus* or *Scutella*, when the Messinian and the Pliocene faluns are characterized by marsupiate echinoids, such as *Coptechinus bardini*, *Temnechinus excavatus*, and *Tem-*

*notrema viaudi*, generally associated with cool waters [17,35].

Finally, the fossil assemblages from the ‘faluns’ do not constitute a stable fauna surviving from the Tortonian to the Early Pliocene. Indeed, the Tortonian is marked by Mediterranean and subtropical species, while Messinian and Pliocene faluns are characterized by temperate or cool species [46], but the different faluns have in common a rich association of bryozoans and bivalves.

#### *Comparison between algal limestones and «faluns» (Table 1)*

Both algal limestones and ‘faluns’ contain a variable proportion of bryozoans, but the algal limestones of the Tortonian–Messinian boundary can comprise almost only encrusting algae, in a rhodalgial facies [8], when younger algal limestones and the different faluns are more diversified in benthic fauna and correspond to bryomol/molechfor facies [25,27].

Several bivalve species are common to the different algal limestones and the successive ‘faluns’, such as *O. lamellosa* and *C. gryphoides* for the ostreids and *A. opercularis*, *A. radians*, and *C. multistriata* for the pectinids [22,24]. However, the echinoid fauna is clearly different, without any species common to the two kinds of facies. Similarities exist, but at the genus level only, and between the different algal limestones and the Tortonian ‘faluns’ that share a subtropical assemblage including *Arbacina*, *Echinolampas* and *Psammechinus*. Then, *Echinolampas*, still present in the Early Tortonian of western France [10], disappears from the European Atlantic coast before the Messinian when the genus survives in the Mediterranean until the Pliocene and the Early Pleistocene [28]. Algal limestones and ‘faluns’ share large clypeasteroids too, but with different genera, *Scutella* on the French Atlantic coast [10,11] and *Clypeaster* in the Mediterranean [28,33], a third group, the genus *Rotula*, being restricted to the southwestern African Atlantic coast [13]. Finally, the ‘faluns’ from the Messinian and the Pliocene share an original echinoid fauna, unknown both in algal limestones and Tortonian ‘faluns’, which is comprised of different marsupiate echinoids such as *C. bardini*, *T. excavatus*, and *T. viaudi* [17,35].

The Messinian and Pliocene deposits from western France are contemporaneous of a part of the Mediterranean Messinian and Pliocene. So, the conspicuous differences in the respective echinoid faunas from algal limestones and ‘faluns’ argue in favour of the nearly absence of macrofaunal exchange between the western Mediterranean and the eastern Atlantic during and

after the Messinian crisis. According to the echinoid example, the provincialism is weak during the Tortonian, but becomes hard during the Messinian and the Early Pliocene, with survival of subtropical species in the Mediterranean and development of cool marsupiate species on the European Atlantic coast [17,28,31,33,35]. Moreover, the endemism and the survival of echinoid species in the western Mediterranean during the Messinian crisis is confirmed by the presence of a few taxa (e.g., *Brissopsis*, *Schizechinus*) within limestones interbedded in the evaporites [21,34,43].

## 1. Introduction

Sur la marge occidentale de l'Europe, les dépôts néogènes constituent des faciès fossilifères remar-

quables, depuis les mollasses burdigaliennes ou pliocènes à échinides [11,39] et à pectinidés [14], jusqu'aux bioconstructions à coraux ou à microbialites du Messinien [41,42]. Parmi ces différents faciès, certains constituent de véritables bioaccumulations, au sein desquelles la part de particules sédimentaires est faible par rapport à celle des macrorestes fossiles. Les plus exceptionnels de par leur contenu biogène sont les calcaires à algues, typiques de l'Ouest méditerranéen [5,37], et les faluns, à cachet plus atlantique et concentrés à la périphérie du Massif armoricain [29,30]. Calcaires à algues et faluns sont particulièrement bien développés au Miocène supérieur (Torton-Messinien), mais persistent aussi localement au Pliocène.

Cette étude a pour premier objectif de vérifier si le contenu faunique reste relativement homogène au sein

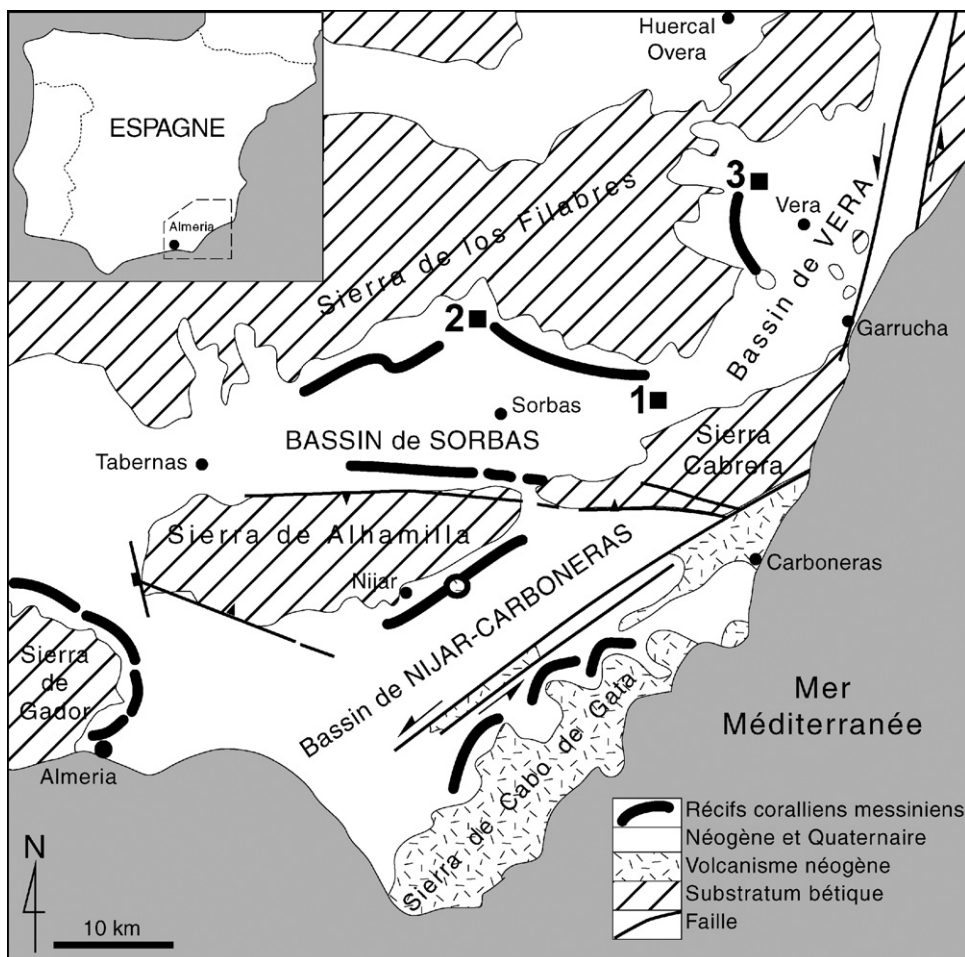


Fig. 1. Carte géographique et géologique des bassins néogènes du Sud-Est de l'Espagne. Les trois calcaires à algues étudiés se situent : pour le Tortonien final à Paso de Almoaizar (1) ; pour le Messinien inférieur à La Mela et Cerro de Los Lobos (2) ; pour le Pliocène inférieur à Las Roderas (3).  
Fig. 1. Geographical and geological map of the Neogene basins from southeastern Spain. The three algal limestones under study are located: at Paso de Almoaizar (1) for the Uppermost Tortonian, at La Mela and Cerro de Los Lobos (2) for the Lower Messinian, at Las Roderas (3) for the Lower Pliocene.



d'un même type de faciès, du Tortonien au Pliocène. Un second objectif, sous-jacent au précédent, consiste à mieux définir les variations fauniques dans l'Ouest de la Méditerranée pendant la crise messinienne, et notamment d'évaluer les possibilités d'échange entre le biota méditerranéen occidental et le biota du proche Atlantique de l'Ouest de la France.

## 2. Matériel et méthodes

Les calcaires à algues néogènes pris en référence dans cette analyse sont ceux qui affleurent largement dans le Sud-Est de l'Espagne, principalement dans les bassins de Sorbas et de Vera (Fig. 1). Prépondérants dans les couches de passage du Tortonien au Messinien [37], les calcaires à Rhodophycées réapparaissent au Messinien inférieur (secteur de La Mela et Cerro de Los Lobos, [33]) et au Pliocène inférieur (secteur de Las Roderas, [47]).

Les faluns étudiés correspondent aux exploitations en carrière du Tortonien de la région de Doué-la-Fontaine et de Noyant-la-Plaine en Anjou [2,10], du Messinien de la région de Rennes, en Ille-et-Vilaine [35], et du Pliocène de la région de Challans, en Vendée [17] (Fig. 2).

Les inventaires fauniques du Néogène du Sud-Est de l'Espagne et de l'Ouest de la France ont été réalisés à partir des récoltes de l'auteur, menées dans le cadre de nombreuses missions de terrain entre 1996 et 2006. Les assemblages fauniques des faluns sont également reconstitués à partir des travaux de Lauriat-Rage [23] et de Courville [9,10].

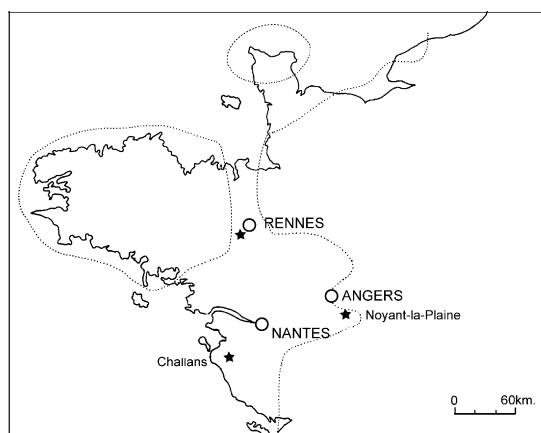


Fig. 2. Localisation des trois groupes de faluns étudiés : tortoniens à Noyant-la-Plaine, messiniens à Rennes, pliocènes à Challans ; les pointillés représente la ligne de côte approximative au Néogène final. Fig. 2. Location of the three groups of 'faluns' under study: Tortonian of Noyant-la-Plaine; Messinian of Rennes; Pliocene of Challans; the dotted line represents approximately the coastline during the Late Neogene.

## 3. Les différents calcaires à algues du Néogène bétique

Le faciès à algues le plus connu du Néogène méditerranéen est celui qui s'insère à la transition entre Tortonien et Messinien, et qui a été désigné sous le nom explicite de Calcaire à Algues (*sensu stricto*) par Ott d'Estevou [36]. Bien développé dans le bassin de Tabernas [19] et dans l'Est du bassin de Sorbas, il constitue, dans ce dernier, une falaise continue [37]. Le faciès type est un calcaire blanc ou jaunâtre très bioclastique et grumeleux (Fig. 3A), constituant une couche massive d'une trentaine de mètres d'épaisseur sans joints de stratifications nets [37]. Le contenu paléontologique est riche en éléments grossiers, correspondant pour l'essentiel à des algues encroûtantes [44], branchues ou sous forme de petits rhodolites centimétriques (Fig. 3A). S'y ajoutent des tests d'échinides [28] et des coquilles de bivalves pectinidés ou ostréidés [47]. De tous les faciès à algues du Néogène bétique, c'est le moins riche en macrofossiles complets, la plupart étant fragmentaires, à l'exception de quelques échinides (par exemple, *Psammechinus*), pectinidés (*Aequipecten radians*) ou ostréidés (cf. *Crassostrea gryphoides* dans la Fig. 3A). Les bryozoaires y sont d'abondance variable et localement quasi absents. Ce faciès est très similaire à celui du calcaire algaire du Messinien inférieur du Sud-Est du bassin de Ronda [20], avec lequel il partage notamment la présence de niveaux riches en *Clypeaster*, faciès très peu profonds et côtiers.

Un calcaire à algues comparable au précédent existe également dans la série transgressive du Messinien inférieur, mais avec une extension limitée à quelques mètres d'épaisseur. Il est largement visible dans le Nord du bassin de Sorbas, notamment sur les coupes de La Mela et Cerro de Los Lobos (faciès « b », figures 2–23 et 2–24 in [47]). Le faciès à algues y est aisément reconnaissable à sa teinte beige à jaunâtre, ponctuée d'une multitude de Rhodophycées orangé plus foncé. Toutefois, la densité en algues est plus faible que dans le précédent Calcaire à Algues *s.s.* [36], au bénéfice des échinides, des pectinidés, des scaphopodes et, localement, des térébratules ou des bryozoaires (Fig. 3B). Ce faciès surmonte les grès calcaires transgressifs qui débutent la série marine locale (faciès « a », Figures 2–23 Figures 4–23 et 2–24 in [47]), installés, soit sur des conglomérats deltaïques, soit en *onlap* sur le substratum bétique. Les faciès sus-jacents évoluent vers une calcarénite ponctuellement enrichie en térébratules, en pectinidés ou en échinides (faciès « c » et « d », Figures 2–23 et 2–24 in [47]).

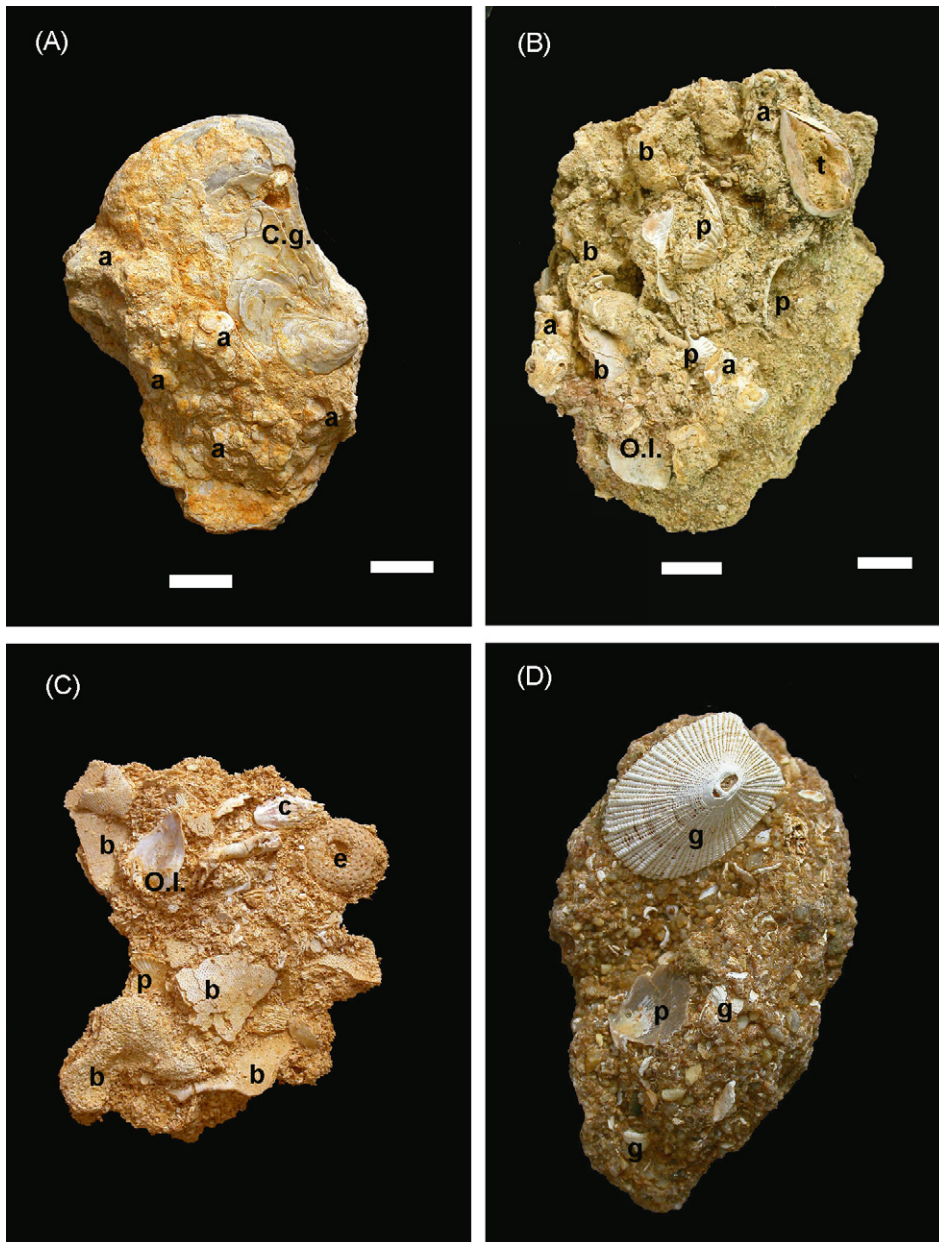


Fig. 3. Faciès à algues du Néogène supérieur bétique : (A) Calcaire à Algues *s.s.* typique du passage Tortonien–Messinien (a = algues ; C. g. = *Crassostrea gryphoides*) ; (B) faciès à algues (a) du Pliocène enrichi en bryozoaires (b), pectinidés (p), térébratulidés (t) et huîtres (O.l. = *Ostrea lamellosa*). Faluns du Néogène supérieur de l’Ouest de la France : (C) falun pliocène, à faciès savignéen, avec de très nombreux bryozoaires lamellaires (b), pectinidés (p), cirripèdes (c), huîtres (O.l. = *Ostrea lamellosa*) et échinides marsupiaux (e = *Temnotrema viaudi*). Barre d’échelle = 1 cm ; (D) falun messinien, à faciès redonien, de la région de Rennes, avec de nombreuses coquilles aragonitiques blanches de gastropodes (g) et des pectinidés (p).

Fig. 3. Algal limestones from the Upper Neogene of SE Spain: (A) typical Algal Limestones *s. s.* from the Tortonian–Messinian boundary (a = red algae; C. g. = *Crassostrea gryphoides*); (B) Pliocene algal facies (a: algae) enriched in bryozoans (b), pectinids (p), terebratulids (T) and oysters (O.l. = *Ostrea lamellosa*). Faluns from the Upper Neogene of western France: (C) Pliocene ‘falun’, with Savignean facies, from Challans with numerous lamellar bryozoans (b), pectinids (p), cirripeds (c), oysters (O.l. = *Ostrea lamellosa*) and marsupiate echinoids (e = *Temnotrema viaudi*). Scale bar = 1 cm; (D) Messinian ‘falun’, with Redonian facies, from the Rennes area, with several white aragonitic shells of gastropods (g) and pectinids (p).

Bien que le Pliocène marque un recul du développement des Rhodophycées [44], on voit réapparaître, dans sa partie inférieure (base de la Figure 2–29 in [47]), un faciès riche en rhodolites, particulièrement développé dans la région de Carboneras [26,49], mais également présent, bien que moins étudié, dans les bassins de Sorbas et de Vera. Visible sur quelques mètres d'épaisseur dans le secteur d'Antas (à Las Roderas), au nord du bassin de Vera, ce faciès coiffe directement les olistolites de récifs à *Porites* messiniens et précède les conglomérats du Pliocène supérieur. À l'affleurement, ce faciès est généralement semblable au précédent, tant par sa teinte que par son contenu macrofossile, mais peut s'avérer localement particulièrement riche en échinides, pectinidés, térébratules et bryozoaires (Fig. 3B), tout comme dans la région de Carboneras [26].

#### 4. Évolution des assemblages fauniques des calcaires à algues (Tableau 1)

Segonzac [44] a identifié, dans l'intervalle Tortonien–Pliocène du Néogène andalou, une cinquantaine d'espèces de Rhodophycées. Elle a montré que cinq

des 14 (36 %) espèces du Tortonien supérieur sont communes avec le Messinien, à savoir *Pseudolithophyllum expansum*, *Lithothamnium florea brassica*, *L. magnum* et *Dermatolithon cystoseirae*. Or, parmi ces dernières, on en retrouve encore trois au Pliocène inférieur : *P. expansum*, *L. florea brassica* et *D. cystoseirae*. Qui plus est, l'une des 12 espèces apparues au Messinien, *L. racemus*, persiste aussi au début du Pliocène, et au total quatre des 17 espèces présentes au Messinien (23 %) traversent localement la limite mio-pliocène. La similitude entre les calcaires à algues du Tortonien final, du Messinien inférieur et du Pliocène inférieur n'est donc pas que sédimentologique : elle repose aussi sur le partage de plusieurs taxons communs de Rhodophycées. Si l'on étend l'analyse faunique à l'ensemble de l'assemblage macrofossile associé aux algues, on se rend compte que cette similitude est forte et témoigne de la persistance d'un certain type d'écosystème, avec de nombreux échinides et bivalves communs.

Pour l'échinofaune, les espèces pérennes du Tortonien au Pliocène inférieur, présentes dans les divers faciès à algues, sont *Brissus unicolor*, *Clypeaster altus*, *Echinocyamus* gr. *pusillus*, *Echinolampas* gr. *man-*

Tableau 1

Répartition des principales espèces de brachiopodes, d'échinides et de pectinidés dans les calcaires à algues et les faluns du Néogène supérieur d'Europe occidentale

Table 1

Distribution of the main species of brachiopods, echinoids and pectinids in the algal limestones and the 'faluns' of the Upper Neogene from western Europe

Macrofaune significative	CAG tortonien	CAG messinien	CAG pliocène	Falun tortonien Doué/Noyant	Falun messinien Rennes	Falun pliocène Challans
BRACHIOPODES	×	×	×	×	×	×
<i>Terebratula terebratula</i>	×	×	×			
<i>Terebratula retusa</i>	×	×	×			×
<i>Terebratula perforata</i>				×	×	×
ÉCHINIDES	×	×	×	×	×	×
<i>Brissus unicolor</i>	×	×	×			
<i>Clypeaster altus</i>	×	×	×			
<i>Schizaster sahelensis</i>	×	×	×			
<i>Schizechinus sahelensis</i>	×	×	×			
<i>Echinolampas</i> spp.	×	×	×	×		
<i>Scutella faujasi</i>				×		
<i>Coptechinus bardini</i>					×	×
<i>Temnotrema viaudi</i>					×	×
<i>Arbacina</i> spp.	×	×	×	×	×	×
<i>Echinocyamus</i> spp.	×	×	×	×	×	×
PECTINIDÉS	×	×	×	×	×	×
<i>Aequipecten radians</i>	×	×	×	×	×	×
<i>Aequipecten opercularis</i>	×	×	×	×	×	×
<i>Crassadoma multistriata</i>	×	×	×	×	×	×
<i>Flabellipecten fraterculus</i>	×	×	×	×		
<i>Flabellipecten solarium</i>	×	×		×		
<i>Manupecten fasciculatus</i>	×	×		×		
<i>Pecten</i> gr. <i>praebenedictus</i> , <i>subbenedictus</i> , <i>benedictus</i>	×	×	×	×	×	×

*zonii*, *Psammechinus dubius*, *Schizaster sahelensis* et *Schizochinus duciei* [28,33,40]. Ceci correspond à une échinofaune de faible profondeur dans l'étage infralittoral [33].

Chez les bivalves, parmi les 44 espèces de pectinidés identifiées [15,22] dans le Néogène bétique, 23, soit 52 %, persistent en Méditerranée entre le Tortonien et le Messinien pré-évaporitique, et 11 d'entre elles (soit 25 %) perdurent encore au Pliocène inférieur. De plus, les quatre espèces apparues au Messinien survivent au Pliocène, ce qui élève à 15 les formes pérennes du Messinien au Pliocène en Méditerranée (soit 55 % des formes messiniennes). Au final, les formes communes aux divers calcaires à algues tortono-messiniens et pliocènes sont principalement *A. radians*, *A. opercularis*, *Crassidoma multistriata* et, dans une moindre mesure, *Flabellipecten fraterculus* et *Pecten benedictus*, ainsi que les formes apparentées (*P. subbenedictus* et *P. praebenedictus*). À noter que *Manupecten fasciculatus* [10], également connu sous le nom de *M. linguafelis* [18,24], semble restreint au Tortono-Messinien et reste inconnu dans les faciès à algues du Pliocène, où lui succède *M. pesfelis*. Quant à *Gigantopecten ligerianus*, sa distinction de *F. solarium* étant délicate [6], il est difficile d'appréhender clairement ses distributions paléobiogéographiques et stratigraphiques ; toutefois, ce groupe morphologique semble être, lui aussi, limité aux faciès à algues du Tortono-Messinien [6,22]. La plupart de ces pectinidés sont considérés, soit comme plutôt infralittoraux (cf. *F. fraterculus*, *F. solarium*), soit comme ubiquistes écologiquement (cf. *C. multistriata* et *A. radians*) [9,22].

Parallèlement, chez les ostréidés, la diversité spécifique reste faible du Tortonien au Pliocène inférieur, avec un maximum de six taxons [47], parmi lesquels les trois (50 %) formes infralittorales sont pérennes dans les calcaires à algues successifs, à savoir *Hytotissa hyotis*, *Ostrea lamellosa* et *O. lamellosa boblayei* [48].

Enfin, les brachiopodes abondent dans les faciès à algues du Messinien inférieur et du Pliocène inférieur, alors qu'ils sont plus rares, voire localement absents, dans les calcaires à algues fini-tortonien. La plupart des térébratules sont pérennes du Tortonien supérieur au Pliocène inférieur et survivent encore dans les mers actuelles, à l'image de *Terebratula sinuosa* et *T. terebratula* [3]. Ces térébratulidés sont généralement interprétés [4,38] comme des formes infralittorales peuplant des fonds inscrits entre 20 et 40 m de profondeur.

Au final, les faciès à algues rouges constituent des faciès particuliers, remarquablement fréquents du Messinien pré-évaporitique au Pliocène inférieur. Toutefois, ils ne correspondent pas tous aux mêmes conditions

de vie et aux mêmes milieux de dépôt. Braga et Aguirre [7] ont notamment distingué les bioaccumulations algaires, dominées par les lithophylloïdes et à cachet plutôt tempéré, des faciès récifaux coralliens comportant surtout des algues mastophoroïdes et à cachet plutôt subtropical à tropical. Ces auteurs ont toutefois noté que l'opposition s'estompe en faciès de plate-forme plus profonde, où les assemblages dominants sont composés de mélobésioïdes, que l'on soit en contexte récifal ou tempéré. Cette dualité est surprenante quand on prend en compte les faunes d'échinides car, dans les faciès à algues, ces invertébrés benthiques sont toujours à caractère subtropical ou tropical. Ainsi, l'abondance des *Clypeaster* de grande taille ou la présence récurrente des grands spatanges *Brissus*, *Trachypatagus* ou du cassiduloïde *Echinolampas* possèdent une signature plus subtropicale que tempérée, comme celle de leurs représentants actuels de la mer Rouge ou des Caraïbes.

En dehors des aspects climatiques, les divers faciès à rhodophycées du Néogène bétique se différencient par la bathymétrie et l'hydrodynamisme de leurs milieux de dépôt. Yesares-Garcia et Aguirre [49], à partir de l'exemple du Pliocène inférieur de la région de Carboneras-Nijar, situé à quelques dizaines de kilomètres des faciès étudiés ici, ont recensé des concentrations d'algues rouges dans trois types de taphofaciès, respectivement de plate-forme externe, de plate-forme interne ou de bioaccumulation. Martín et al. [26], à partir du même modèle, ont précisé qu'en domaine très proximal, les assemblages sont dominés par les grandes huitres de type *O. lamellosa*, tandis qu'en faciès plus distal, les ostréidés dominants deviennent les *Neopycnodonte*, ce qui est conforme aux conclusions de Videt [47]. En position plus médiane sur la plate-forme, Martín et al. [26] ont défini de véritables bioconstructions à rhodolites (« trottoirs algaires ») et, un peu plus vers le large, des bioaccumulations mixtes à algues, bryozoaires et pectinidés. Selon cette nomenclature, les faciès à algues de la transition Tortonien–Messinien au sein du bassin de Sorbas peuvent être considérés comme des faciès peu profonds, tendant vers la bioconstruction en « trottoirs » [19] et entrent dans la notion de faciès rhodalgal *sensu* Carannante et al. [8], faciès largement dominé par les algues rouges encroûtantes. Les algues y constituent en effet 80 à 90 % des méso- et macrofossiles, pectinidés, huitres et oursins y étant souvent clairsemés. En revanche, les faciès à algues du Messinien inférieur et du Pliocène inférieur, à macrofaune diversifiée en mollusques, échinodermes, brachiopodes, bryozoaires et cirripèdes, correspondent à des bioaccumulations un peu plus distales, mais sans *Neopycnodonte* [47], dans un faciès assimilable au type molechfor *sensu* Caran-



nante et al. [8] ou au type bryomol de Nelson et al. [27], nuances du super-facies foramol, défini par Lees & Buller [25]. Ce passage du faciès rhodalgale au faciès molechfor–bryomol enregistré dans le bassin de Sorbas vers le passage Tortonien–Messinien est également enregistré dans le Nord-Est du Maroc, dans le bassin de Mellila [12].

## 5. Les différents faluns du Néogène atlantique

Le mot « falun » est à l'origine un terme provençal désignant une roche sédimentaire, riche en coquilles, utilisée pour l'amendement des terres. Pour les géologues et les paléontologues, les faluns sont plus exactement des roches sédimentaires détritiques non consolidées, composées de très nombreux débris coquilliers et d'une matrice sableuse ou sablo-argileuse. Deux types de faciès sont classiquement distingués dans le Mio-Pliocène, le Savignéen et le Pontilévien, tandis qu'un troisième, le Redonien, s'étend jusqu'au Pléistocène [29,30].

Les faluns de type Pontilévien (stratotype Pontlevoay, Loir-et-Cher) sont des dépôts très détritiques non consolidés, non construits, généralement constitués d'une accumulation de bioclastes et de bivalves dans une matrice de sables blancs ou jaunes, ou de graviers. Ce faciès, déposé sous quelques mètres d'eau, est remarquable par ses structures de dépôt, bien souvent organisées en stratifications obliques, qui témoignent d'un empilement de chenaux de marées, en contexte tidal. C'est un type de falun bien développé au Serravallien et au Tortonien, comme le montrent les exploitations (falunières) des faluns de Touraine, dans le bassin de Noyant-la-Plaine, ou des faluns d'Anjou, dans le bassin de Doué-la-Fontaine [2].

Le faciès Savignéen (stratotype Savigné-sur-Lathan, Indre-et-Loire) est représenté par un calcaire coquillier blanc, jaune ou gris, plus ou moins gréseux, biodétritique, aggloméré de bryozoaires récifaux ou encroûtants et d'algues, qui s'est formé à quelques dizaines de mètres de profondeur. Le faciès Savignéen peut présenter « une stratification oblique très prononcée [...] ne manquant pas d'analogies avec certains bancs à bryozoaires en voie de formation dans les mers actuelles. » [16]. Ce type de falun se trouve dans les mêmes secteurs que les faluns pontiléviens, mais avec des extensions très réduites, à l'exception de quelques affleurements remarquables dans certains faluns langhiens-serravalliens de Bretagne, de Touraine ou d'Anjou. Il est, en revanche, caractéristique des faluns pliocènes de la région de Challans, en Vendée (Fig. 3C).

Le faciès pontilévien est plus meuble et plus coquillier que le faciès savignéen, qui est plus induré et dominé par les Bryozoaires [1]. Le Savignéen est souvent moins développé dans les falunières que le Pontilévien, dont il constitue en fait un équivalent latéral ou une imbrication lenticulaire, avec parfois des faciès intermédiaires. Il existe également un sous-faciès à térébratules [10], sans dénomination particulière, qui, en Anjou, est positionné dans le Tortonien, stratigraphiquement au-dessus des faluns pontiléviens et savignéens, sans les brachiopodes définis précédemment.

Le Redonien a été défini par G.F. Dollfus en 1900 [16] pour des dépôts calcaréo-sableux, à grain fin, plus ou moins argileux et fossilifères. Sur le stratotype de la région de Rennes (site d'Apigné), il est en fait possible de distinguer un faciès microconglomératique, plus ou moins induré, et riche en petites coquilles de mollusques (Fig. 3D), et un faciès marneux, riche en grandes coquilles [35]. Les faluns redoniens stratotypiques ont une occurrence stratigraphique centrée sur le Messinien (datations  $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$  et résonance de spin électronique [ESR] autour de 6,5–7 Ma), avec peut-être un début de sédimentation au Tortonien et un prolongement dans le Pliocène inférieur [32,45].

## 6. Évolution des assemblages fauniques des faluns (Tableau 1)

Les assemblages fauniques des faluns ne constituent pas une association d'espèces pérenne du Tortonien au Pliocène. En effet, les faluns tortoniens contiennent une association d'espèces à cachet méditerranéen, voire subtropical, que l'on ne retrouve pas dans les faluns redoniens des âges Messinien et Pliocène, de faune plus tempérée froide.

Le faciès pontilévien du Tortonien de la région de Noyant (Anjou) est dominé par l'ostréidé *Crasostrea crassissima* et divers pectinidés. Certains d'entre eux sont pérennes jusqu'au Pliocène, tels *A. radians*, *A. opercularis* et *C. multistriata*. D'autres sont limités au Tortonien, à savoir *G. ligerianus*, *F. fraterculus*, *F. solarium* et *M. fasciculatus* [10]. S'y ajoutent les brachiopodes *Terebratula perforata* et les échinides *Arbacina monilis*, *Echinolampas soyei*, *Echinocyamus lebescontii*, *Psammechinus* sp. et *Scutella faujasii*, formes héritées du Miocène moyen, mais disparaissant régionalement pour certaines (*Echinolampas*, *Scutella*) avant la fin du Tortonien. Les bryozoaires, présents dans le faciès pontilévien et très abondants dans le faciès savignéen, comprennent une grande variété de groupes, avec essentiellement des formes encroûtantes (celléporiformes ou

membraniformes), ou érigées rigides (adéoniformes, rétéporiformes).

Le faciès redonien du Messinien de la région de Rennes (Bretagne) est extrêmement riche en petites coquilles de gastéropodes (Fig. 3D), qu'il est impossible de comparer aux faunes des faluns tortoniens et pliocènes où les mollusques à test aragonitique ne sont généralement pas préservés, ou seulement à l'état de moules internes. Les bryozoaires y sont localement abondants. En ce qui concerne les bivalves, le caractère le plus spécifique des faluns messiniens bretons est leur faible diversité en pectinidés (*A. opercularis*, *A. radians*, *C. multistriata*), la grande abondance des ostréidés (*O. lamellosa*, *C. gryphoides*) et la très forte diversité des bivalves aragonitiques (*Astarte*, *Cardita*, *Glans*, *Glycymeris*, *Megacardita*...) [23]. L'assemblage est également constitué de rares échinides, parmi lesquels des formes cosmopolites (*Cidaris*, *Echinocyamus*) et surtout les formes endémiques très particulières que sont les oursins marsupiaux *Arbacina emmae*, *Coptechinus bardini* et *Temnechinus excavatus*.

Le faciès savignéen du Pliocène de la région de Châlans (Vendée) est marqué par la grande abondance de cinq composantes fauniques : les bryozoaires, les pectinidés, les échinides, les térébratules et les cirripèdes. Tous ces groupes y sont particulièrement abondants et diversifiés et donnent aux faluns pliocènes de Vendée l'aspect d'une dense accumulation coquillière (Fig. 3C). De très nombreux bryozoaires sont présents dans ces différents faluns et appartiennent à un fonds commun, avec les faciès tortoniens et messiniens de l'Ouest de la France. Les pectinidés y sont également abondants et diversifiés, avec les mêmes espèces qu'au Tortonien et au Messinien. De même, le brachiopode *Terebratula perforata* est pérenne dans les faluns successifs mio-pliocènes. L'échinofaune est comparable à celle des faluns messiniens, avec lesquels elle partage plusieurs taxons d'échinides marsupiaux, tels que *C. bardini*, *T. excavatus* ou *Temnotrema viaudi* (Fig. 3C).

Quel que soit leur âge géologique, les faluns sont des sédiments déposés par des mers peu profondes, dans la frange côtière infralittorale supérieure (cf. [33]). Au niveau paléoclimatique, on peut cependant opposer les faluns serravaliens et tortoniens, de contexte chaud à caractère subtropical, aux faluns messiniens de Bretagne et pliocènes de Vendée, de contexte plus tempéré, voire froid [46]. Les faluns messiniens et pliocènes sont en effet marqués par un refroidissement net, qui se traduit notamment par le développement du marsupialisme chez les échinides [17,35].

## 7. Comparaison entre calcaires à algues méditerranéens et faluns atlantiques

### 7.1. Points communs et différences (Tableau 1)

Les faciès à algues méditerranéens, comme les faluns atlantiques, contiennent une part variable de bryozoaires. Mais les calcaires à algues du passage Tortonien–Messinien sont les seuls faciès néogènes à constituer des accumulations d'épaisseur plurimétrique d'algues encroûtantes, à rare faune associée, et correspondant au faciès rhodalgale [8]. Parallèlement, les calcaires à algues plus récents du bassin de Sorbas et les divers faluns atlantiques contiennent un assemblage plus diversifié de bryozoaires, mollusques, échinides, brachiopodes et cirripères, et correspondent aux faciès molechfor [8] ou bryomol [27].

Peu d'espèces d'ostréidés sont recensées dans le Néogène final, que ce soit en domaine méditerranéen ou en domaine atlantique. Les deux formes les plus fréquentes, *O. lamellosa* et *C. gryphoides*, sont pourtant tout aussi abondantes dans les calcaires à algues que dans les faluns. Dans ce dernier faciès, elles sont surtout bien développées dans le faciès redonien du Messinien de Bretagne.

Chez les pectinidés, trois espèces cosmopolites constituent l'essentiel de la pectinofaune des faluns atlantiques et des calcaires à algues méditerranéens. Il s'agit d'*A. opercularis*, d'*A. radians*, parfois aussi appelé *A. seniensis* [22], et de *C. multistriata*, également connu sous le nom de *Chlamys pusio* [22,24].

La composition de l'échinofaune est plus tranchée entre les deux régions que ne le sont les assemblages d'ostréidés et de pectinidés car, au rang spécifique, aucun taxon n'est commun. Au niveau générique, il y a de nombreuses similitudes entre l'échinofaune des faluns tortoniens d'Anjou et celle des différents calcaires à algues. Il s'agit d'un assemblage commun comprenant des *Arbacina*, des *Echinolampas* et des *Psammechinus*. Cette échinofaune à cachet subtropical ou tempéré chaud se raréfie (cas des *Psammechinus*), ou disparaît totalement (*Echinolampas*) dans les faluns plus récents. Les *Echinolampas*, encore présents au Tortonien dans l'Ouest de la France [10], disparaissent des faluns atlantiques au Messinien, alors qu'ils persistent au Pliocène et même au Pléistocène en Méditerranée occidentale [28]. À noter que calcaires à algues et faluns ont également en commun les grands clypéastéroïdes, plutôt subtropicaux, mais avec des genres différents (*Scutella* en Atlantique et *Clypeaster* en Méditerranée).

Les différences sont encore plus nettes après le Tortonien : les faluns messiniens et pliocènes atlantiques

sont riches en échinides marsupiaux [17,35], tandis que ce type d'échinide est totalement absent des terrains néogènes ouest-méditerranéens ; parallèlement, les calcaires à algues méditerranéens sont riches en *Clypeaster* de grande taille, de type *C. altus* [28,33]. Or, aucun *Clypeaster* n'est connu dans le Néogène final atlantique, le groupe des grands clypéastéroïdes y étant représenté par les scutelles au Tortonien inférieur [10] et étant inconnu au Messinien et au Pliocène [17,35].

Enfin, sur le plan quantitatif, bien que tous les faciès se valent en ce qui concerne les échinides, les calcaires à algues du Messinien et du Pliocène sont riches en marginales d'astérides, tandis que les faluns en sont dépourvus.

## 7.2. Relations avec la crise messinienne

Les faluns « redoniens » stratotypiques livrent, *pro parte*, un enregistrement du Messinien atlantique [35]. Les faunes d'échinides messiniennes de ces faluns étant clairement différentes de celles de Méditerranée à la même époque, cela témoigne d'un net provincialisme au Messinien. L'une des différences fauniques les plus spectaculaires consiste en la présence, dans les faluns messiniens (« redoniens ») de Bretagne, mais aussi dans les faluns pliocènes de Vendée, d'oursins marsupiaux, qui signent, soit un refroidissement climatique, soit la circulation dans le couloir Breton et le golfe Vendéen d'un courant froid [17,35]. Inversement, dans les dépôts messiniens d'Espagne, ce type d'oursin est totalement absent, alors que ce sont les échinides subtropicaux, tels que les *Clypeaster*, les *Schizaster* ou les *Echinolampas* qui prédominent dans les faciès infralittoraux [28,33]. Ces derniers échinides sont absents du Messinien et du Pliocène de l'Ouest de la France, les derniers points communs subtropicaux notoires remontant au Tortonien inférieur, avec notamment le genre *Echinolampas*. Les *Clypeaster*, comme les *Echinolampas*, survivent donc en Méditerranée occidentale à la crise messinienne, alors que le premier n'a jamais peuplé l'Ouest de la France au-delà du Miocène moyen et que le second y disparaît au cours du Tortonien inférieur. Les échinides néogènes de l'Ouest de la France n'ont ainsi pu constituer un vivier pour la recolonisation du bassin méditerranéen au Pliocène inférieur. Ce raisonnement peut s'appliquer d'ailleurs à l'ensemble de l'échinofaune est-atlantique, qui a toujours montré une forte originalité par rapport à l'échinofaune méditerranéenne au Néogène. Ainsi, la côte occidentale africaine a vu le développement de grands clypéastéroïdes particuliers, les *Rotuloïda*, absents tant de Méditerranée que des côtes atlantiques européennes [13]. Qui plus est,

pour plusieurs groupes d'échinides, ce sont des taxons méditerranéens messiniens qui sont les ancêtres d'espèces proches atlantiques : les formes nouvelles atlantiques se sont développées et différenciées des formes méditerranéennes au Pliocène, tandis que les formes ancestrales survivaient et restaient endémiques en Méditerranée pendant et après la crise messinienne. C'est clairement le cas des *Schizaster*, avec *S. sahariensis* du côté méditerranéen et *S. canaliferus* du côté atlantique [33]. Un autre échinide spatangue présent, mais rare, dans les calcaires à algues du Néogène méditerranéen, *Spatangus sahariensis*, persiste au Pliocène en Méditerranée en évoluant in situ vers la forme actuelle *S. subinermis*, mais sans avoir colonisé le proche Atlantique [31]. La persistance d'échinides dans le Bassin méditerranéen pendant la crise messinienne est, par ailleurs, soutenue par la présence de quelques taxons (*Brissopsis*, *Schizechinus*) au sein de calcaires interstratifiés dans les évaporites [21,34,43].

En dehors des échinides, les similitudes sont nombreuses entre les associations de macrofossiles des faluns et celles des calcaires à algues. Ainsi, chez les pectinidés, le partage de nombreux taxons communs rend difficile toute discussion à propos des échanges entre faune méditerranéenne et faune du proche Atlantique, pendant et après la crise messinienne. On peut juste noter qu'en dehors des formes cosmopolites et pérennes (*A. radians*, *A. opercularis*, *C. multistriata*, *P. gr. benedictus*), les espèces à distribution stratigraphique plus courte disparaissent des faluns de l'Ouest de la France (au Tortonien) avant qu'elles ne disparaissent des calcaires à algues méditerranéens (au Messinien ou au Pliocène), telles *F. fraterculus*, *F. solarium* ou *M. fasciculatus*. Chez les brachiopodes, la discussion est rendue délicate par un manque de révision systématique récente des térébratules lisses, telles *T. perforata* ou *T. terebratula*, dont la différenciation n'est pas toujours évidente. Mais, là encore, la pérennité mio-pliocène des espèces est plus flagrante et plus longue en Méditerranée qu'elle ne l'est dans l'Ouest de la France, à l'image de *T. retusa*, qui est omniprésente, bien que peu abondante, dans les calcaires à algues, alors que, dans les faluns, elle n'est connue qu'au Pliocène.

Au final, les affinités respectives des échinides des faluns et des échinides des calcaires à algues posent un problème d'interprétation paléoclimatique. En effet, les différents auteurs qui ont étudié les aspects sédimentologiques et séquentiels du Néogène andalou ont interprété les faciès bryomol [27] et rhodalgal [8] comme témoins d'un climat tempéré, par opposition aux bioconstructions à coraux, de type chlorozoan *sensu* Lees & Buller [25], interprétés comme des faciès

tempérés, voire tempérés froids. Or, l'abondance des grands *Clypeaster*, uniquement subtropicaux et tropicaux dans l'Actuel, et d'autres oursins de climat chaud (*Schizaster*, *Brissus*) dans les calcaires à algues méditerranéens marquerait plutôt un climat de type tempéré chaud à subtropical, les faciès indiscutablement tempérés froids étant par opposition les faluns atlantiques à oursins marsupiaux.

## Références

- [1] G. Alcaydé, R. Brossé, C. Lorenz, J. Lorenz, L. Rasplus, Val de Loire, Anjou, Touraine, Orléanais, Berry, Guides géologiques régionaux, Masson, Paris, 1990.
- [2] J.-P. André, R. Biagi, G. Moguedet, R. Buffard, G. Clément, F. Redois, P.A. Baloge, Dépôts carbonatés et siliciclastiques sur une plate-forme marine : les faluns miocènes d'Anjou, *Ann. Paleontol.* 89 (2003) 113–123.
- [3] P. Barrier, C. Montenat, Miscellanées faunistiques, *Doc. & Trav. IGAL* 12–13 (1990) 73–80.
- [4] G.R. Boggild, E.P.F. Rose, Mid-Tertiary echinoid biofacies as palaeoenvironmental indices, *Ann. Geol. Pays Hellen.* 32 (1985) 57–67.
- [5] M.-A. Bitner, P. Moissette, Pliocene brachiopods from north-western Africa, *Geodiversitas* 25 (2003) 463–479.
- [6] M. Bongrain, Révision de *Flabellipecten solarium* (Lamarck, 1819) (Mollusca, Bivalvia, Pectinidae) du Miocène moyen et supérieur de l'Ancien Monde, *Geodiversitas* 25 (2003) 657–679.
- [7] J.-C. Braga, J. Aguirre, Coralline algal assemblages in Upper Neogene reef and temperate carbonates in southern Spain, *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 175 (2001) 27–41.
- [8] G. Carannante, M. Esteban, J.D. Milliman, L. Simone, Carbonate lithofacies as paleolatitude indicators: problems and limitations, *Sediment. Geol.* 60 (1988) 333–346.
- [9] P. Courville, M. Bongrain, Les Pectinidae miocènes des faluns (Ouest de la France). Intérêts biostratigraphiques des associations, *Ann. Paleontol.* 89 (2003) 125–151.
- [10] P. Courville, C. Crônier, Les faluns tortoniens (Miocène supérieur) de Noyant-La-Plaine (Ouest de la France). Nouvelles données lithologiques et paléontologiques, *Ann. Soc. Géol. Nord* 10 (2003) 275–283.
- [11] P. Courville, E. Vincent, J. Thierry, B. David, La Barre à scutelles du Burdigalien (Miocène) de Montbrison-Fontboneau (Bassin de Valréas, Vaucluse) : du milieu de vie au milieu de dépôt, *Vie Marine H. S.* 10 (1989) 3–16.
- [12] K.J. Cunningham, L.S. Collins, Controls on facies and sequence stratigraphy of an Upper Miocene carbonate ramp and platform, Melilla basin, NE Morocco, *Sediment. Geol.* 146 (2002) 285–304.
- [13] E. Dartevelle, Échinides fossiles du Congo et de l'Angola. Deuxième partie : description systématique des échinides fossiles du Congo et de l'Angola, *Ann. Mus. R. Congo belge* 13 (1953) 1–240.
- [14] G. Demarcq, Étude stratigraphique du Miocène rhodanien, *Mem. BRGM* 61 (1970) 1–275.
- [15] G. Demarcq, Les faunes de Pectinidés du Néogène bétique, *Doc. et Trav. IGAL* 12–13 (1990) 45–48.
- [16] G. Dollfus, Le Miocène dans la région de l'Ouest, *Bull. Serv. Carte geol. France* 11 (73) (1900) 68–69.
- [17] J.-C. Dudicourt, D. Néraudeau, P. Nicolleau, L. Ceulemans, F. Boutin, Une faune remarquable d'échinides marsupiaux dans le Pliocène de Vendée (Ouest de la France), *Bull. Soc. geol. France* 176 (2005) 545–557.
- [18] S. Freneix, J.-P. Saint Martin, P. Moissette, Bivalves ptériomorphes du Messinien d'Oranie (Algérie occidentale), *Bull. Mus. natl. Hist. nat.* 9 (1987) 3–61.
- [19] F. Garcia-Garcia, J. Fernandez, C. Viseras, J.M. Soria, High-frequency cyclicity in a vertical alternation of Gilbert-type deltas and carbonate bioconstructions in the Late Tortonian, Tabernas Basin, southern Spain, *Sediment. Geol.* (in press).
- [20] I. Gläser, C. Betzler, Facies partitioning and sequence stratigraphy of cool-water, mixed carbonate-siliciclastic sediments (Upper Miocene Guadalquivir Domain, southern Spain), *Int. J. Earth Sci.* 91 (2002) 1041–1053.
- [21] D. Lacour, D. Néraudeau, Évolution de la diversité des *Brissoopsis* (Echinoida, Spatangoida) en Méditerranée depuis la « crise messinienne » : application paléocéologique aux *B. lyrifera* intragypses de Sorbas (SE Espagne), *Geodiversitas* 22 (2000) 509–523.
- [22] 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* 24 (2002) 641–657.
- [23] A. Lauriat-Rage, Les bivalves du Redonien (Pliocène atlantique de France) : signification stratigraphique et paléobiogéographique, *Mem. Mus. natl. Hist. nat. C* 45 (1981) 1–173.
- [24] A. Lauriat-Rage, A. Ben Moussa, J.-P. Piquet, J.-P. Saint Martin, The Bivalvia, (Mollusca) from the Upper Miocene of the Sais Basin (Southern Rifian Corridor, Morocco). *Palaeobiogeography and Palaeoecology*, *Rev. Soc. Geol. Esp.* 12 (1999) 77–84.
- [25] A. Lees, A.T. Buller, Modern temperate-water and warm-water shelf carbonate sediments contrasted, *Mar. Geol.* 13 (1972) M67–M73.
- [26] J.M. Martín, J.C. Braga, J. Aguirre, C. Betzler, Contrasting models of temperate carbonate sedimentation in a small Mediterranean embayment: the Pliocene Carboneras Basin, SE Spain, *J. Geol. Soc. Lond.* 161 (2004) 387–399.
- [27] C.S. Nelson, S.L. Keane, P.S. Head, Non-tropical carbonate deposits on the modern New Zealand shelf, *Sediment. Geol.* 60 (1988) 71–94.
- [28] D. Néraudeau, Impact of the Messinian crisis on the Mediterranean echinoid fauna, in: M. Candia Carnevali, F. Bonasoro (Eds.), *Echinoderm Research 1998*, A.A. Balkema, Rotterdam, Pays-Bas, 1999, pp. 355–360.
- [29] D. Néraudeau, Lithologies, faunes et paléogéographies des dépôts de type falun, *Bull. Info. Assoc. Geol. Bassin Paris* 40 (2003) 6–12.
- [30] D. Néraudeau, Les faluns, faciès fossilifères remarquables des domaines côtiers, *Ann. Paleontol.* 89 (2003) 111–112.
- [31] D. Néraudeau, E. Borghi, J. Roman, Le genre d'échinide *Spatangus* dans les localités du Pliocène et du Pléistocène d'Émilie (Italie du Nord), *Ann. Paleontol.* 84 (1998) 243–264.
- [32] D. Néraudeau, D. Mercier, B. Van Vliet-Lanoë, A. Lauriat-Rage, Les faluns redoniens stratotypiques, enregistrement partiel du Messinien atlantique, in: 1<sup>res</sup> journées GFEN-APF « L'événement Messinien : approches paléobiologiques et paléocéologiques » Rennes, 2000, pp. 12–13.
- [33] D. Néraudeau, E. Goubert, D. Lacour, J.-M. Rouchy, Changing biodiversity of Mediterranean irregular echinoids from the Messinian to the present day, *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 175 (2001) 43–60.
- [34] D. Néraudeau, B. Videt, P. Courville, E. Goubert, J.-M. Rouchy, Corrélation des niveaux fossilifères marins interstratifiés dans les



- gypses messiniens, entre la carrière de Los Yesos et la carrière de Molinos de Aguas (bassin de Sorbas, SE Espagne), *Geodiversitas* 24 (2002) 659–667.
- [35] D. Néraudeau, S. Barbe, D. Mercier, J. Roman, Signatures paléoclimatiques des échinides du Néogène final atlantique à faciès redonien, *Ann. Paleontol.* 89 (2003) 153–170.
- [36] P. Ott d'Estevou, Évolution dynamique du bassin néogène de Sorbas (Cordillères bétiques orientales, Espagne), *Doc. & Trav. IGAL* 1 (1980) 1–264.
- [37] P. Ott d'Estevou, C. Montenat C., Le bassin de Sorbas–Tabernas, *Doc. & Trav. IGAL* 12-13 (1990) 101–128.
- [38] D. Pajaud, Les Brachiopodes du Pliocène I de la région d'Aguilas (sud d'Almeria, Espagne), *Ann. Paleontol. (Invert.)* 63 (1977) 59–75.
- [39] M. Philippe, Les échinides miocènes du Bassin du Rhône : révision systématique, *Nouv. Archiv. Mus. Hist. nat. Lyon* 36 (1998) 1–441 (2 volumes).
- [40] J. Roman, H. Soudet, Les échinides du Néogène récent bétique, *Doc. & Trav. IGAL* 12-13 (1990) 53–56.
- [41] J.-M. Rouchy, J.-P. Saint Martin, A. Maurin, M.-C. Bernet-Rollande, Évolution et antagonisme des communautés bioconstructrices animales et végétales à la fin du Miocène en Méditerranée occidentale : biologie et sédimentologie, *Bull. Centr. Rech. Explor. -Prod. Elf-Aquitaine* 10 (1986) 333–348.
- [42] J.-P. Saint Martin, J.-J. Cornée, J. Muller, G. Conesa, J.-P. André, Les constructions microbiennes du Messinien de Méditerranée, *Geobios* M. S. 20 (1997) 463–470.
- [43] J.-P. Saint Martin, D. Néraudeau, A. Lauriat-Rage, E. Goubert, S. Secrétan, J.-F. Babinot, S. Boukli-Hacene, S. Pouyet, D. Lacour, S. Pestrea, G. Conesa, La faune interstratifiée dans les gypses messiniens de Los Yesos (Bassin de Sorbas, SE Espagne) : implications, *Geobios* 33 (2000) 637–649.
- [44] G. Segonzac, Algues néogènes bétiques, *Doc. et Trav. IGAL* 12–13 (1990) 35–41.
- [45] B. Van Vliet-Lanoë, M. Laurent, B. Hallégouët, J.-P. Margerel, J.-J. Chauvel, Y. Michel, G. Moguedet, F. Trautman, S. Vauthier, Le Mio-Pliocène du Massif armoricain. Données nouvelles, *C.R. Acad. Sci. Paris, Ser. IIA* 326 (1998) 333–340.
- [46] B. Van Vliet-Lanoë, N. Vandenberghe, M. Laurent, B. Laignel, A. Lauriat-Rage, S. Louwyse, J.-L. Mansy, D. Mercier, B. Hallégouët, P. Laga, F. Laquement, F. Meilliez, Y. Michel, G. Moguedet, J.-P. Vidier, Palaeogeographic evolution of northwestern Europe during the Upper Cenozoic, *Geodiversitas* 24 (2002) 511–541.
- [47] 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) 1–261.
- [48] B. Videt, D. Néraudeau, Distribution paléoenvironnementale des huîtres dans le Messinien du bassin de Sorbas (Andalousie, SE Espagne), *Ann. Paleontol.* 88 (2002) 147–166.
- [49] J. Yesares-Garcia, J. Aguirre, Quantitative taphonomic analysis and taphofacies in Lower Pliocene temperate carbonate-siliciclastic mixed platform deposits (Almeria-Nijar basin, SE Spain), *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 207 (2004) 83–103.