



HAL
open science

**LES VARIATIONS DU NIVEAU MARIN SUR LE
BASSIN DE PARIS AU BATHONIEN-CALLOVIEN.
IMPACTS SUR LES COMMUNAUTÉS BENTHIQUES
ET SUR L'ÉVOLUTION DES ORNITHELLIDÉS
(TEREBRATELLIDINA)**

Jean-Pierre Garcia

► **To cite this version:**

Jean-Pierre Garcia. LES VARIATIONS DU NIVEAU MARIN SUR LE BASSIN DE PARIS AU BATHONIEN-CALLOVIEN. IMPACTS SUR LES COMMUNAUTÉS BENTHIQUES ET SUR L'ÉVOLUTION DES ORNITHELLIDÉS (TEREBRATELLIDINA). Sciences de la Terre. Université de Bourgogne, 1992. Français. NNT : . tel-00664782

HAL Id: tel-00664782

<https://theses.hal.science/tel-00664782v1>

Submitted on 31 Jan 2012

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

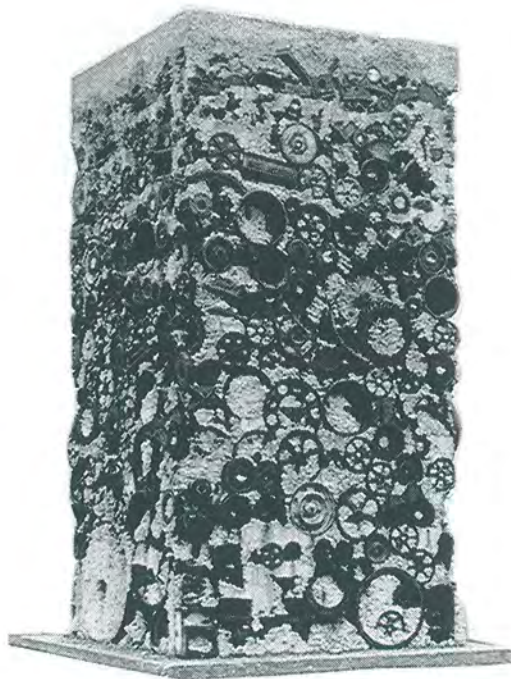
L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Jean-Pierre GARCIA

**LES VARIATIONS DU NIVEAU MARIN
SUR LE BASSIN DE PARIS
AU BATHONIEN-CALLOVIEN**

**IMPACTS SUR LES COMMUNAUTÉS BENTHIQUES
ET SUR L'ÉVOLUTION DES ORNITHELLIDÉS
(TEREBRATELLIDINA)**



1917
10/10/17

THE NATIONAL BUREAU OF INVESTIGATION

WASHINGTON, D. C.

REPORT OF

AGENT

IN CHARGE

OF THE

FIELD

Cet ouvrage est la publication du mémoire d'une Thèse de Doctorat en Géologie de l'Université de Bourgogne préparée au Centre des Sciences de la Terre au sein de la formation doctorale PAL & SED et de l'URA CNRS 157 "Paléontologie analytique et Géologie sédimentaire". Elle a bénéficié du soutien d'une allocation de recherche du Ministère de la Recherche et de la Technologie.

La thèse a été soutenue publiquement à Dijon le 18 décembre 1992 devant le jury composé de MM.:

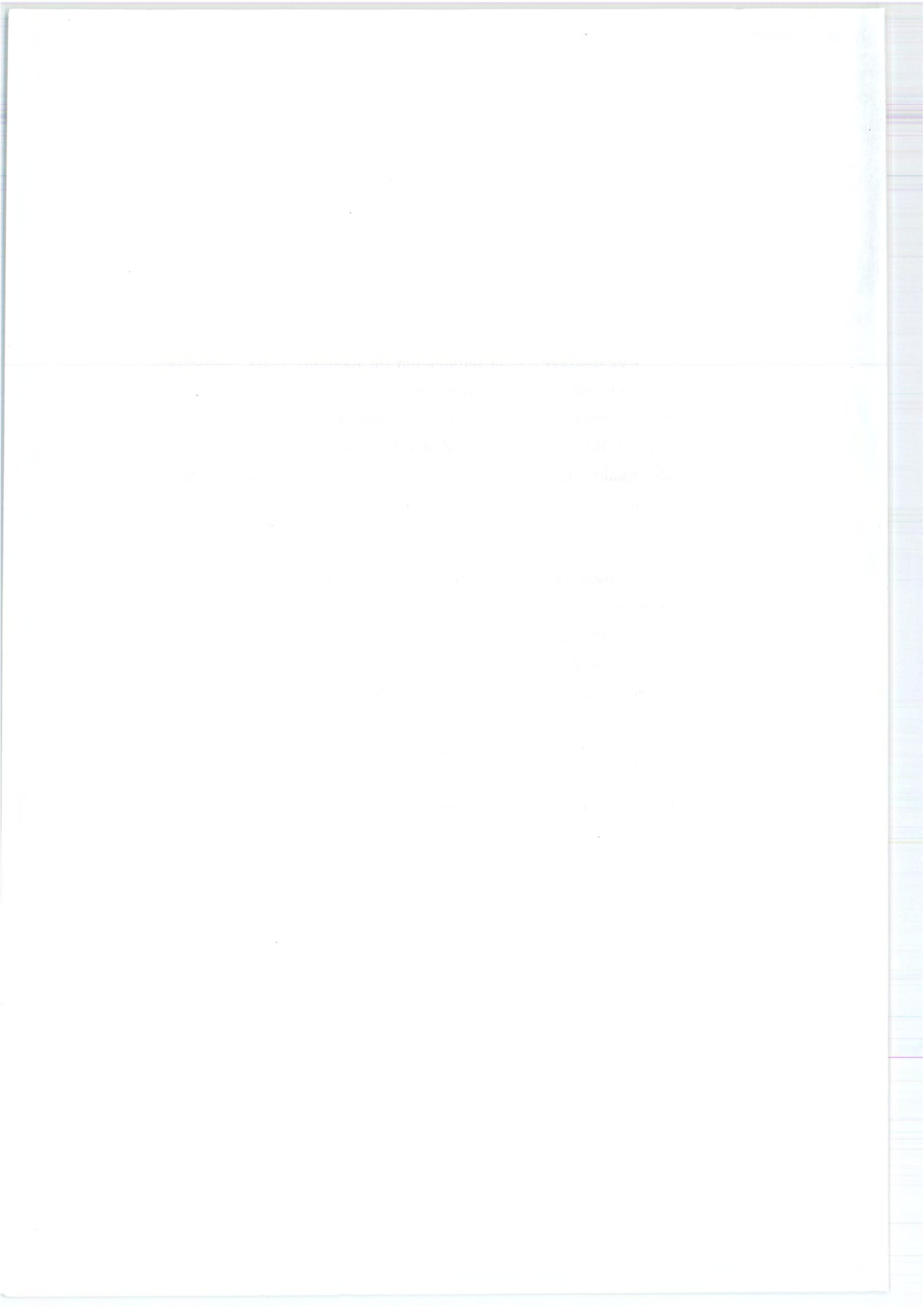
C. BABIN	Professeur à l'Université de Lyon	Rapporteur
J. CHALINE	Dir. de Recherche au CNRS, Université de Bourgogne	Examineur
JH. DELANCE	Maître de Conférences à l'Université de Bourgogne	Examineur
T. JACQUIN	Chargé de Recherche au CNRS, Ecole des Mines de Paris	Examineur
B. LAURIN	Professeur à l'Université de Bourgogne (Dir. thèse)	Examineur
M. ROUX	Professeur à l'Université de Reims	Rapporteur
G. SAMBET	Ingénieur Géologue, elf aquitaine production	Examineur
J. THIERRY	Maître de Conférences à l'Université de Bourgogne	Examineur

L'auteur remercie les Editions Universitaires de Dijon et la société elf aquitaine (Direction Exploration Production France) pour leur aide à publication de ce mémoire

I.S.S.N. 0222 - 4712

Centre de Reprographie DICOLOR - Dijon

Dépôt légal - 4ème trimestre 1993



RESUME

Cette étude s'attache à définir l'impact paléobiologique des variations du niveau marin à différents niveaux d'organisation et en particulier sur l'évolution d'un groupe fossile marin benthique du Jurassique : les Ornithellidés (Brachiopodes). Les différentes échelles de temps et de domaines ou s'exercent les changements du milieu marin amènent à considérer ceux-ci comme l'interaction de trois dynamiques : celle du milieu, celle des communautés benthiques, celle des populations de brachiopodes. **Cette hiérarchie structure la démarche d'analyse en 3 étapes : analyse des séries sédimentaires par la stratigraphie séquentielle, analyse de la diversité des assemblages à brachiopodes, analyse de la variation dans les populations de brachiopodes.**

La stratigraphie séquentielle des séries carbonatées et argileuses du Bassin de Paris donne en premier lieu les grands événements de variation du niveau de la mer et permet en outre la corrélation fiable des milieux de dépôts depuis la plate-forme superficielle jusqu'aux domaines distaux relativement profonds. Le résultat principal de cette première étape et la mise en évidence de deux types de séquences de dépôts : l'un correspond à des **séquences d'inondation** sous une tranche d'eau relativement importante de la plate-forme préalablement émergée, l'autre est le type de **séquences de construction de plate-forme** où la sédimentation carbonatée compense la montée du niveau marin en aboutissant à des milieux très proches de l'émersion. Ces changements dans le milieu marin ont une répercussion sur l'organisation des communautés benthiques qui subissent des **renouvellements** importants de leur composition taxonomique. Les faunes de domaine profond jouent le rôle de réserve et viennent envahir le domaine de plate-forme avec une association à chaque fois renouvelée. Ces renouvellements permettent de caractériser chaque séquence et surtout leur cortège transgressif par une **association de brachiopodes**. **Ces associations ont une valeur de marqueur biostratigraphique qui a été confirmée à l'échelle du Bassin de Paris et a été testée par des corrélations de subsurface.**

La seconde étape traite de la structure des niveaux majeurs à brachiopodes. Trois structures (mono, oligo, polyspécifique) sont définies par une classification génétique descriptive, et par analyse factorielle. Chacune d'elles correspond à un **degré différent de condensation** ("time-averaging") de durées respectivement de l'ordre de quelques années, quelques milliers d'années, quelques dizaines de milliers d'années. Ces degrés de condensation permettent l'établissement de **processus de rétroaction taphonomique** plus ou moins poussés qui favorisent la faune épibenthique de substrats durs. La rétroaction taphonomique bénéficie visiblement aussi aux brachiopodes qui sont dominants dans les communautés. Une synthèse de ces éléments aboutit à un modèle de renouvellement et de structuration des communautés benthiques à brachiopodes, en relation avec les variations du niveau marin.

La troisième partie porte sur l'impact de ces variations historiques et écologiques, dans les populations d'Ornithellidés (*Digonella*, *Obovothyris*, *Ornithella*). La modélisation de la coquille relativement simple de *Digonella* montre qu'il existe des **contraintes d'expression morphologique**, dépendant de l'interaction entre l'acquisition de la biconvexité de la coquille et la différenciation de son contour. Ces contraintes apportent un **moyen de lecture des hétérochronies de développement à l'origine de la variabilité des populations**, entre un pôle d'accélération et un pôle de ralentissement du développement. Ces hétérochronies donnent à chaque population une composition morphotypique différente qui est confrontée à la dynamique des communautés. D'une manière générale, la composante de ralentissement est d'autant plus marquée dans les populations de *Digonella*, que la rétroaction taphonomique est plus poussée. En assurant le maintien des supports disponibles sur le fond, ce processus permet en effet l'adoption d'un mode de vie constamment fixé. L'histoire du groupe des Ornithellidés apparaît ainsi comme une exploitation répétée de la conjonction de circonstances historiques et écologiques guidées par les périodes d'inondation du domaine de plate-forme.

C'est finalement la cohérence naturelle de ces changements à l'échelle des populations, des communautés et de l'environnement marin qui peut contribuer à justifier la démarche entreprise ici.

Mots-clés: Stratigraphie séquentielle, plateforme carbonatée, bassin de Paris, Jurassique moyen, cycles, brachiopodes, Ornithellidés, biostratigraphie, diversité, rétroaction taphonomique, morphologie, contraintes écologiques et historiques.

ABSTRACT

The study deals with the biological impacts of sea-level changes on evolution of a Jurassic benthic fossil group (*Ornithellida*, Brachiopoda). The different time and scale at which the shifts in marine environments occur leads to the recognition of three interacting dynamic systems: environmental, communities, populations dynamics. The analysis is thus divided into a three steps hierarchy: **sequence stratigraphy**, **analysis of the diversity of brachiopod assemblages**, and **analysis of morphological variations within ornithellid populations**.

Sequence stratigraphy of the Dogger marly and carbonate successions in the Paris basin provides accurate correlations of depositional environments from shallow water carbonate platform to a deeper open marine domain. It also demonstrates the major events of sea-level variation. The main result is the distinction of 2 types of depositional sequences (sequence of platform drowning *vs* sequences of platform building) depending on the rate of carbonate production *vs* water depth. The environmental changes involved have strong repercussions upon marine benthic community structures which are taxonomically replaced. The deep marine faunas act as a stable set of populations which periodically invade the previously emergent platform. These replacements allow to characterize every sequence (especially the TST component) by a specific brachiopod association. The associations occur within biostratigraphical marker-beds which extend over the Anglo-Paris basin as demonstrated by outcrops and well-log correlations.

The second step of analysis deals with the structure -in terms of diversity - of major brachiopod shell-beds. Three structures (mono, oligo, polyspecific) are defined by descriptive classification and factor analysis. They corresponds to 3 time-averaging degrees of a few decades, a few thousands to a few 10's of thousands of years, respectively. The condensation allows taphonomic feedback processes which emphasize the epibenthic fauna and especially brachiopods. A model is proposed integrating renewals of benthic communities structure linked with sea-level changes.

The last part involve the impacts of such ecological and historical changes on ornithellid populations (*Digonella*, *Obovothyris*, *Ornithella*). Modelling of *Digonella* shells shows the existence of morphological constraints depending on the respective rates of change of shell biconvexity *vs* shell outline. The constraints provide a means to decipher heterochronic processes which result in the population variation. The heterochronies intra-population are read between 2 poles (acceleration *vs* retardation) as a quantitative morphotypic composition which may be compared to the community dynamics. As a general pattern, the greater the taphonomic feedback processes, the greater the retardation component within a *Digonella* population. Those processes ensure the availability of substrates for larva settlement and also for permanent fixation.

The history of ornithellids shows repeated exploitations of the conjunctions of historical circumstances and ecological responses produced as a result of platform drownings. The analysis is thus justified by the coherence of the changes shown at the population, community and environment levels.

Key-words: sequence stratigraphy, carbonate platform, Paris basin, Middle Jurassic, cycles, brachiopods, Ornithellids, biostratigraphy, diversity, taphonomic feedback, morphology, ecological and historical constraints.

AVANT-PROPOS

Ce n'est pas à ma plus tendre enfance que je ferai remonter ma passion de la géologie. Après un parcours secondaire où mon goût pour les Sciences Humaines semblait prononcé, une fois entré à l'Université de Dijon, je commençai par déplorer l'existence du module de géologie-paléontologie dans la filière de Biologie que j'avais finalement choisi ! C'est dire l'importance des enseignants de l'U.F.R. des Sciences de la Terre qui ont su me révéler cette passion.

Par une matinée froide mais ensoleillée, Jacques Thierry et Marc Floquet conduisaient notre groupe d'étudiants de première année sur le terrain. Ce matin là, grâce à eux, je découvris ce qui, toujours me passionne, la nature, le temps et l'histoire.

Depuis notre première rencontre, - j'étais alors en licence - quand je vins frapper à son bureau pour parler des travaux de Raup sur la modélisation des coquilles et les propriétés de la spirale, Bernard Laurin a guidé mon itinéraire de recherche. Qu'il trouve ici l'expression de ma gratitude, car tout en m'apportant sa méthode rigoureuse et son expérience des statistiques, il s'est toujours montré pour moi un directeur de thèse disponible, exigeant et attentif. C'est avec confiance qu'il a exprimé ses avis sur la suite parfois sinueuse de mes résultats.

Comme j'empruntais le chemin des brachiopodes et particulièrement des digonelles, je ne pouvais que rencontrer Jean-Henri Delance. Généreusement, il m'a ouvert les portes de son abondante bibliographie, et offert sa connaissance exhaustive de sa Nièvre et sa sympathie, c'est pourquoi je suis particulièrement heureux qu'il figure dans mon jury.

Il m'est agréable de remercier de leur présence ici, Claude Babin et Michel Roux, rapporteurs de ma thèse dont l'influence sur mes travaux est prépondérante. A l'un, on doit le développement en France de l'étude des paléocommunautés benthiques. Quant à Michel Roux, j'ai toujours suivi avec passion ses exposés et commentaires iconoclastes sur les faunes actuelles.

Il n'est pas question d'oublier ici les vifs remerciements que je dois aux acteurs de la stratigraphie séquentielle. Ils m'ont conseillé et fait bénéficier de leur expérience, tout en contribuant à la diffusion de mes résultats biostratigraphiques

Thierry Jacquin qu'il m'est agréable de retrouver dans ce jury et dont l'enthousiasme m'a aidé à poursuivre mon chemin, a relu en détail les épreuves de ce mémoire.

C'est grâce à Peter Vail et Roger Jan du Chêne, que j'ai pu mener à plusieurs reprises des excursions de formation en Bourgogne, source d'échanges bénéfiques au plus près des faits, sur le terrain.

Dans ce jury, je voudrais enfin saluer amicalement Gérard Sambet. Grâce à l'accès aux données de subsurface de Elf-Aquitaine, qu'il m'a procuré, j'ai pu tester les corrélations à travers le Bassin de Paris. Nos entretiens devant les enregistrements diagraphiques ont fortement contribué à affiner les résultats biostratigraphiques. Qu'il soit chaleureusement remercié pour avoir su me proposer l'opportunité d'un contrat de travail, sans lequel, je n'aurais pas présenté cette thèse aujourd'hui. Je lui dois aussi d'avoir pris en charge la réalisation des planches en couleurs de ce mémoire.

On ne saurait chercher sans moyens et à cet égard je suis reconnaissant au Centre des Sciences de la Terre et à l'URA CNRS 157 d'avoir fourni son soutien lors de la réalisation de cette étude. J'accueille avec gratitude dans ce jury, J. Chaline, Directeur du laboratoire

Il n'y a pas de paléontologie sans terrain. Jamais je n'aurais pu satisfaire mon goût pour l'arpentage du sous-sol, sans compagnons éclairés :

-Didier Marchand dans le Cher et la Nièvre (sa connaissance des ammonites et sa bonne humeur ont été sans égales)

- Marc Floquet dans les carrières de Côte-d'Or;

- Jean-Claude Menot dans les régions pauvres en affleurements de la Nièvre et de l'Yonne;

- Jean-Pierre Vidier, dans le Boulonnais (malgré ses tâches professionnelles, il m'a apporté beaucoup de son temps, de ses résultats et de son matériel).

- Gérard Lablanche, dans le Cher (Géologue cartographe au BRGM qui m'a fourni le matériel de ses collectes méthodiques) ;

- Olivier Dugué, en Normandie (qui depuis notre rencontre sur le terrain, m'a donné la primeur de ses résultats);

- Luc Vallée, en Normandie également (il m'a guidé et m'a fait bénéficier de ses collections). Je suis reconnaissant à Annick Boullier (Université de Besançon), Yves Alméras et Marc Philippe (Université de Lyon) de m'avoir ouvert leurs collections de brachiopodes.

D'une campagne océanographique en Corse, en novembre 1988, j'ai non seulement beaucoup appris de Christian Emig et Patrick Arnaud (CNRS, Marseille) sur les brachiopodes actuels, mais je garde un souvenir insubmersible de nos discussions de retour au port.

N'est-ce pas de la parole que naissent les idées? C'est bien pour cela que je remercie tous les chercheurs. (Denis Rousseau , Bruno David, Jean-Louis Dommergues) et tous les enseignants-chercheurs avec qui j'ai pu, de près ou de loin, confronter mes idées.

Merci à Marie-Claire Geoffroy qui mis en forme ce manuscrit et aussi à mes camarades doctorants qui ont su entretenir l'ambiance. Et bien sûr à Christophe Petit, pour nos joutes endiablées sur les chaos, les concepts historiques, notre exposition châtilonnaise et pour l'assistance au coup de feu final.

Merci à Jean-Paul Bautier qui a relu avec attention ces pages et caresses à Lili Lampoil, chatte de gouttière qui a mêlé, aux heures tardives, son ronron réconfortant au ronflement soufflant de l'informatique.

A mes parents, j'exprime ma gratitude : à travers difficultés et soucis, ils m'ont toujours accompagné par le coeur de leur confiante affection.

Mais que dire à celle qui ne veut pas être nommée ici (elle a pourtant tout supporté) sans qui, je ne serais pas exactement aujourd'hui ce que je suis ?

J'embrasse très tendrement Pierre-Olivier qui a vraiment trop entendu "je n'ai pas le temps de jouer avec toi" et qui mérite bien que je lui dédie ce mémoire !

SOMMAIRE

REFLEXIONS PRELIMINAIRES

1ERE PARTIE

STRATIGRAPHIE SEQUENTIELLE DES SERIES DU BATHONIEN ET CALLOVIEN DU BASSIN DE PARIS: APPORTS DE LA BIOSTRATIGRAPHIE PAR LES ASSOCIATIONS DE BRACHIOPODES

A/OBJECTIFS-METHODE.....	19
B/ TRANSECT SEQUENTIEL : PLATE-FORME BOURGUIGNONNE - SILLON DE LA LOIRE.....	31
I/Séries de plate-forme de la bordure SE du Bassin de Paris (Châtillonnais).....	31
I. A/La partie inférieure de la série.....	31
I. B/La partie supérieure de la série.....	38
II/ Série du domaine de transition.....	46
III/séries du domaine distal (sillon de la Loire)	53
IV/ Conclusion: transect séquentiel plate-forme-->sillon de la Loire.....	61
C/TRANSECT SEQUENTIEL : PLATE-FORME BOURGUIGNONNE - SILLON ALPIN.....	67
I/séries de plate-forme de Côte-d'Or.....	67
II/Séries du domaine de transition (Saône-et-Loire).....	76
III/Séries du domaine distal (Mâconnais)	83
IV/Conclusion séquentielle et faunique	85
V/Modélisation des séquences calloviennes et variations du niveau marin.....	89
D/ EXTENSION DES SEQUENCES ET DES NIVEAUX DE BRACHIOPODES AUX DOMAINES VOISINS DE LA PLATE-FORME BOURGUIGNONNE	93
I.A/ description des séries suivant un transect domaine proximal/ domaine distal.....	93
I. B/Extension des niveaux majeurs à brachiopodes dans le Jura	96
I. C/Conclusion	100
II/CHER	101
II. A/ Les coupes.....	102
II. B/Extension des niveaux majeurs de brachiopodes et stratigraphie séquentielle.....	106
II. C/Conclusion.....	106
E/EXTENSION DES NIVEAUX A BRACHIOPODES DANS LE BOULONNAIS	
I/Série du Jurassique moyen du Boulonnais	109
II/Niveaux de brachiopodes	110
III/Conclusions	112

F/LES SEQUENCES ET LES FAUNES BATHONO-CALLOVIENNES EN NORMANDIE ET DANS LE MAINE	113
I/ Présentation	113
II / La Caillasse de Basse-Ecarde	116
III/La série marneuse callovienne de Normandie	121
IV/La série marneuse callovienne du Maine	127
V/Relation Normandie-Maine-Angleterre	131
VI/Conclusion.....	133
G/LES NIVEAUX MAJEURS ET LES ASSOCIATIONS DE BRACHIOPODES DANS LES SONDAGES	134
SYNTHESE - CONCLUSION.....	137
GENERALITE DES 6 SEQUENCES RECONNUES DANS LE BASSIN DE PARIS.	137
ROLE BIOSTRATIGRAPHIQUE DES ASSOCIATIONS DE BRACHIOPODES....	137
EVENEMENTS MAJEURS POUR LES PEUPELEMENTS DE BRACHIOPODES.....	141
RENOUVELLEMENT DES ASSOCIATIONS DE BRACHIOPODES.....	142
MODE D'OCCURRENCE DES ASSOCIATIONS DE BRACHIOPODES.....	142

2EME PARTIE

STRUCTURE ET DEGRE DE CONDENSATION DES NIVEAUX A BRACHIOPODES : ROLE DE LA RETROACTION TAPHONOMIQUE

A / GENERALITE DES NIVEAUX MAJEURS DE BRACHIOPODES.....	145
B / CLASSIFICATION GENETIQUE DES NIVEAUX A BRACHIOPODES.....	153
C / ANALYSE DE LA DIVERSITE : STRUCTURES DES ASSEMBLAGES. DE BRACHIOPODES	188
D / SYNTHESE: DYNAMIQUE ET RENOUVELLEMENTS DES COMMUNAUTES A BRACHIOPODES.....	202
E / CONSEQUENCES POUR LES POPULATIONS DE BRACHIOPODES....	204

3EME PARTIE

EVOLUTION ECOLOGIQUE ET HISTORIQUE DES POPULATIONS D'ORNITHELLIDES : CONTRAINTES GÉOMÉTRIQUES ET EXPRESSIONS MORPHOLOGIQUES

A/ APERCU DESCRIPTIF DES POPULATIONS ET GROUPES MORPHOLOGIQUES.....	210
I - Apercu descriptif des populations et groupes morphologiques.....	210
II - Description des populations étudiées.....	213
III - Structures internes.....	224
B - CHAMP MORPHOLOGIQUE ET VARIABILITE DES ORNITHELLIDES.....	239
I - Vue d'ensemble des deux groupes.....	239
II - Variabilité adulte et ontogénétique des populations d'Ornithellidés.....	243
C/ LES PARAMETRES DE MODELISATION DE LA COQUILLE: APPORTS A LA LECTURE DES CONTRAINTES MORPHOGENETIQUES ET DES HETEROCHRONIES	251
I - La coquille et sa modélisation.....	251
II - Matériel et méthode de mesures.....	256
III - Résultats.....	256
IV - Proposition d'un modèle de contraintes et expression des hétérochronies.....	263
V - Conclusion.....	266
D / LES VARIATIONS DE COMPOSITION MORPHOTYPIQUE DES POPULATIONS ET LE CONTEXTE ENVIRONNEMENTAL.....	267
I - Définition hétérochronique des morphes.....	267
II - Composition morphotypique des populations.....	270
III - Interprétation des variations de composition morphotypique.....	278
E/ SYNTHESE: PROPOSITION D'UNE HISTOIRE DU GROUPE DES ORNITHELLIDES.....	281
CONCLUSION GENERALE.....	287
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	291
ANNEXES.....	305

PHOTOGRAPHIES

ÉVALUATION TOUJOURS ET ÉVALUATION DES POPLES
ORGANISÉS EN - CONTRAIRE À L'ÉTAT
ET ENFIN EN -

ÉTAT DES RECHERCHES EN ÉVALUATION

- 1 - À propos de l'évaluation des populations...
- 2 - L'évaluation des populations en France...
- 3 - L'évaluation internationale...

4 - L'évaluation internationale et l'évaluation des populations
 5 - L'évaluation internationale des populations...

6 - L'évaluation internationale des populations et l'évaluation
 7 - L'évaluation internationale des populations et l'évaluation
 8 - L'évaluation internationale des populations et l'évaluation
 9 - L'évaluation internationale des populations et l'évaluation
 10 - L'évaluation internationale des populations et l'évaluation

11 - L'évaluation internationale des populations et l'évaluation
 12 - L'évaluation internationale des populations et l'évaluation
 13 - L'évaluation internationale des populations et l'évaluation
 14 - L'évaluation internationale des populations et l'évaluation
 15 - L'évaluation internationale des populations et l'évaluation

16 - L'évaluation internationale des populations et l'évaluation
 17 - L'évaluation internationale des populations et l'évaluation
 18 - L'évaluation internationale des populations et l'évaluation
 19 - L'évaluation internationale des populations et l'évaluation
 20 - L'évaluation internationale des populations et l'évaluation

21 - L'évaluation internationale des populations et l'évaluation
 22 - L'évaluation internationale des populations et l'évaluation
 23 - L'évaluation internationale des populations et l'évaluation
 24 - L'évaluation internationale des populations et l'évaluation
 25 - L'évaluation internationale des populations et l'évaluation

REFLEXIONS
PRELIMINAIRES

REFLEXIONS
PRELIMINAIRES

Comment aborder la question des contraintes de l'évolution des brachiopodes au Jurassique? C'est la première question à laquelle il m'a été demandé de répondre.

Les travaux précédents les plus récents ont fait apparaître le caractère discontinu de l'évolution des rhynchonelles (Laurin, 1983; 1984), et la contingence des lignées aux grands domaines de sédimentation (plate-forme, bassin...). Qu'en est-il des formes relativement plus banales comme les digonelles et plus généralement des ornithellides, abondantes et représentées dans la plupart des milieux au Bathonien et Callovien?

Le problème des contingences de l'évolution des faunes benthiques doit a priori être posé dans des termes différents de ceux qui s'appliquent aux faunes terrestres ou marines pélagiques. Quelles sont les contingences évolutives d'organismes à coquille spiralée, liés anatomiquement à leur substrat? On peut supposer que ce caractère essentiel des brachiopodes articulés influence leur sensibilité aux facteurs externes de l'environnement et module l'impact de ceux-ci sur les populations. Les variations des brachiopodes au cours du temps sont-elles parallèles aux variations qui conditionnent les substrats de fixation? Dans cette situation, la distinction, apparemment antagoniste, de contraintes géométriques inhérentes à la coquille, et de contingences externes est-elle pertinente?

J'exposerai les axes de la démarche par l'examen d'un exemple concret.

Dans la carrière de Buffon (fig.1), les ornithellides (*Obovothyris obovata*) existent à la base de la coupe, dans les Marnes à *Eudesia* au toit du Calcaire de Comblanchien. Absentes, dans la série de calcarénites qui suit, on en retrouve en très grand nombre (*Digonella divionensis*) dans les niveaux marneux de la deuxième moitié de la coupe tandis qu'elles disparaissent momentanément dans les Calcaires à rhynchonelles, puisqu'on les retrouve, dans les couches plus récentes. Les premières formes sont globuleuses, de grande taille, à contour arrondi à pentagonal, et ne constituent qu'une faible part de l'ensemble des brachiopodes. Les digonelles que l'on rencontre plus haut sont plutôt dominantes dans chaque assemblage, d'abord d'assez grande taille à front différencié et tronqué, puis brusquement de petite taille et globuleuses excluant totalement les autres espèces de brachiopodes.

Pour être comprise, cette succession de formes nécessite de connaître **l'extension géographique des espèces**, au moins à l'échelle de l'ensemble du bassin de Paris depuis les domaines de plate-forme jusqu'aux domaines distaux adjacents; la relation de parenté entre ces formes implique la connaissance de la variation et de l'expression morphologique des espèces, en distinguant **ce qui revient aux contraintes géométriques du développement de l'individu et ce qui découle de la variabilité des décalages autour des standards de développement.**

Pour autant, la question de la nature des facteurs et de leur mode d'action reste à résoudre. La démarche classique serait d'extraire, dans un premier temps, les digonelles de leur contexte stratigraphique, d'analyser ensuite leurs variations en les enchaînant suivant une échelle chronologique, pour faire appel, à posteriori, à un facteur de milieu pour expliquer ces variations. Cette démarche ne tient pas face aux problèmes tels qu'ils ont été envisagés plus haut.

En effet, le choix pratique des ornithellides comme objet d'analyse ne doit pas nier et occulter le reste de la faune benthique qui, elle aussi, évolue. Si l'on considère que les digonelles font partie intégrante de **communautés** d'êtres vivants en constante interaction, il devient difficile de voir l'évolution se dérouler face à un ensemble nébuleux de "facteurs externes". Des caractères quantitatifs comme l'abondance, la fréquence, le caractère dominant des digonelles ou leur absence totale dans certains niveaux, n'ont-ils pas aussi une signification évolutive? Ne sont-ils pas aussi des indicateurs de l'influence des facteurs qui s'exercent au niveau des populations? L'état d'organisation d'une communauté reflète moins le milieu dans laquelle elle se trouve, que la *dynamique* du milieu qui agit sur les populations (fluctuations, fréquence des perturbations, durée des déséquilibres écologiques); **C'est pourquoi l'objet de l'étude a été élargi aux associations de brachiopodes**

Sur la coupe de Buffon, l'association initiale (*association à Burmirhynchia elegantula et Eudesia multicostrata*) est riche en espèces et en individus. Dans les calcarénites ne se rencontrent que quelques individus isolés appartenant visiblement à la même association. C'est à compter des premiers niveaux marneux, qu'un renouvellement complet d'associations se produit. La quasi totalité des espèces

disparaît laissant place à de petites térébratules (*Cererithyris nutiensis*) en niveaux minces, localisées autour de petits madréporaires isolés. Ensuite, apparaissent successivement de nouvelles espèces -dont *Digonella divionensis*- qui aboutissent à une nouvelle association polyspécifique (*association à Lotharingella gremifera*) accompagnée de bioconstructions à madréporaires à la base du principal niveau de marnes. L'enfouissement de ces biohermes marque un nouveau changement: de l'abondante faune benthique de brachiopodes et de bivalves épi- et endobiontes, ne subsiste plus qu'une seule espèce-*Digonella divionensis*- de petite taille, en niveaux isolés, parfois très riches en individus, accompagnés de quelques bivalves fouisseurs. Les Calcaires à rhynchonelles, au sommet de la coupe, voient le remplacement des digonelles par les rhynchonelles (*Burmihynchia latiscensis*) elles aussi exclusives et dominantes.

La première coupure importante est un **renouvellement de faune** quasi total dont l'origine est à rechercher au delà d'une simple variation de milieu; c'est un changement à valeur historique: la disparition des faunes bathoniennes devant les faunes calloviennes. Le second, dans le principal niveau marneux, voit la disparition de la plupart des espèces, sauf une, parmi les brachiopodes. La disparition des madréporaires par enfouissement, la disparition des formes vivant sur substrat dur et la subsistance d'espèces de substrat meuble, font de l'apparition soudaine d'un fond boueux le premier facteur écologique mis en cause.

Il apparaît, en première approche, que les digonelles en situation de dominance sont plutôt de petite taille. Cette observation est aussi valable pour les *Cererithyris nutiensis* apparaissant juste après le renouvellement de faune. Dans les associations à forte diversité, elles sont généralement de grande taille, malgré des différences de forme.

Toutes les observations relatives aux associations obligent à préciser la notion de facteurs externes. Les communautés à brachiopodes possèdent un certain **état d'organisation reflété par leur diversité, et une dynamique intrinsèque -enrichissement en espèces/coupures fauniques soudaines-** que n'explique pas entièrement la dynamique évolutive ou écologique des espèces qui la composent.

La succession des faunes laisse apparaître des associations riches en espèces et en individus (polyspécifiques), des associations pauvres en espèces, à forte dominance voire monospécifiques. La dualité -associations polyspécifiques/associations monospécifiques- est une constante déjà observée chez les brachiopodes au point d'entrer dans l'interprétation de la phylogénèse de certaines rhynchonelles (Laurin, 1984). Il est évident que l'impact des conditions écologiques (interactions biotiques- paramètres physiques) ne peuvent être valablement comparées d'un cas à l'autre. **La diversité des communautés qui mesure les caractères de dominance, a donc une signification et est informative dans une recherche de facteurs dynamiques contrôlant l'évolution des digonelles.**

Si le renouvellement de faune observé est un événement à causalité historique, général sur l'ensemble du bassin ou plus largement encore, *il faudra chercher, dans les perturbations généralisées associées, la cause de la superposition stratigraphique, de formes a priori non apparentées comme Obovothyris obovata et Digonella divionensis.* Les facteurs afférents, qui ne mettent pas en jeu de simples variations dans les conditions écologiques, sont d'un autre ordre et d'une extension plus vaste.

Si le deuxième changement faunique, -ne laissant subsister qu'un petit nombre d'espèces- s'accompagne d'un changement de taille et de forme chez les digonelles, *il faudra chercher en premier lieu la cause de ce changement parmi celles qui peuvent être invoquées pour expliquer la disparition des espèces qui initialement coexistaient avec elles.*

Si ces faits peuvent être étendus, il faudra voir dans ces changements fauniques au niveau des communautés, l'action hiérarchique de facteurs influençant l'évolution au niveau des populations, la **causalité étant du ressort des facteurs écologiques ou de celui des facteurs historiques.** La distinction de ces deux causalités répond à une **conception hiérarchique des phénomènes et du temps** que ceux -ci impliquent (Gould, 1985; Bennett, 1990).

Les questions soulevées plus haut sous-tendent en effet **une appréciation pertinente de l'échelle de temps, et de l'extension temporelle des phénomènes mis en jeu.**

A Buffon, la série de calcarénites et de marnes peut être découpée en nombreuses séquences sédimentaires, séparées par des surfaces perforées, bioturbées, érosives. Ces discontinuités marquent des périodes d'absence de dépôts et donc d'enregistrement du temps, voire une délétion du temps

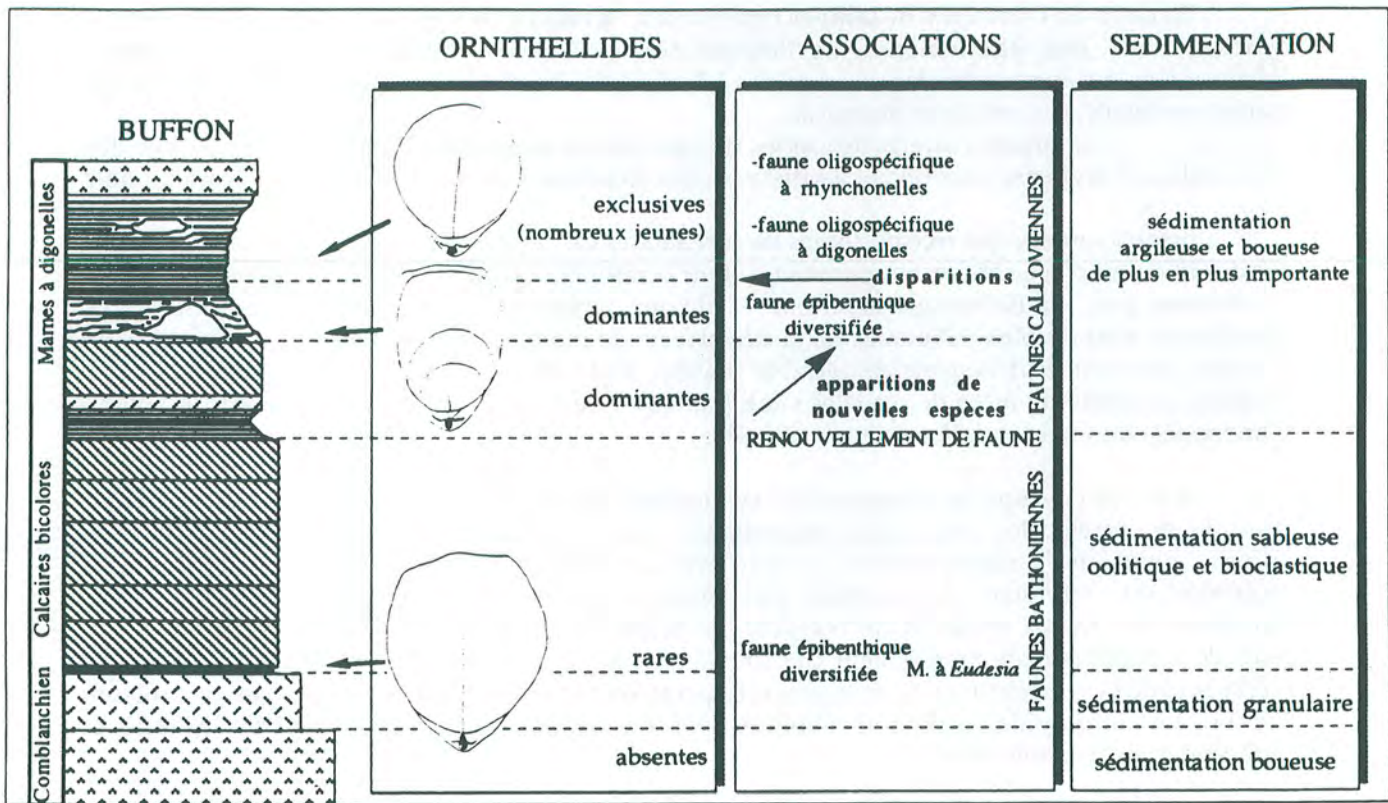


Fig.1 - Coupe schématique de la carrière de Buffon et les trois niveaux de variations.

ENREGISTREMENT STRATIGRAPHIQUE D'UN CYCLE EUSTATIQUE

Cycle eustatique	Vitesse de variation	Surfaces et cortèges	dépôts	
			en domaine de plate-forme	en domaine de bassin
	bas niveau sur la plate-forme vitesse maximale de chute	SMW SB type 2 prisme de bordure de PF	émersion ou non dépôt	prisme agradant à progradant
	baisse lente	HST cortège tardif de haut niveau	prisme progradant à agradant	condensation lacunes dépôts progradants
	ralentissement de la montée	MFS cortège précoce		
	vitesse maximale de montée	TST cortège transgressif	dépôts de plate-forme rétrogradation de la ligne de rivage surfaces de ravinement	condensation lacunes
	accélération de la vitesse de montée	T.S. LST cortège de bas niveau	émersion érosion creusement de vallées	prisme agradant à progradant
remontée lente	SB type 1			
ralentissement de la baisse				cônes sous-marins de bassin et de talus
vitesse maximale de chute				

Fig. 2- Dépôts et surfaces en réponse à un cycle de variation du niveau marin

effectivement enregistré. Si entre deux de ces surfaces, le temps enregistré est celui des phénomènes sédimentaires et biologiques actuels, qu'en est-il à l'échelle de la série où de nombreuses discontinuités se superposent, où certaines- comme au toit du Calcaire de Comblanchien- marquent des ruptures plus franches et plus étendues que d'autres? Cette discontinuité majeure ressortit à des phénomènes de plus grande ampleur, non directement transposables à notre vision des changements dans l'Actuel.

En dépit de l'existence de lacunes temporelles, il faudra trouver un outil pour s'assurer du synchronisme des phénomènes. La fiabilité des corrélations stratigraphiques doit garantir l'extension et la comparaison des phénomènes à l'échelle du bassin de Paris dans son entier. Dans le contexte présenté, la question se résume à:

-comment corréler des séries de plate-forme carbonatée (Bourgogne-Jura) avec des séries calcaréo-argileuses des domaines distaux adjacents (sillon marneux Seine-Loire, Normandie)?

Jusqu'à une époque récente, toutes les corrélations de ce type ne pouvaient prendre appui que sur des identités d'âge chronostratigraphique, dont la résolution pour la période qui nous préoccupe, ne dépasse pas, au Bathonien supérieur- Callovien inférieur, la sous-zone d'ammonites. Ces corrélations sont de plus tributaires de la découverte de marqueurs et de l'incertitude sur chaque datation, souvent difficilement appréciable (Laurin *et al.*, 1990). C'est avec cette démarche qu'ont été bâtis un certain nombre de modèles stratigraphiques (e.g. Purser, 1975; Thierry, 1980). Au choix d'un modèle tout fait, je préférerais une méthode.

Avec le concept de stratigraphie séquentielle appliquée aux affleurements, il devient possible de corréler des séries aussi dissemblables (plate-forme/bassin) par la reconnaissance de surfaces physiques uniques (surface de transgression, surface d'inondation maximale, limite de séquence) qui délimitent des cortèges. Ces surfaces, créées par les variations des vitesses de variations du niveau marin et de remplissage sédimentaire, *apportent un support physique aux traits de corrélation* -elles représentent chacune le trait de corrélation- et permettent un découpage en blocs concrets corrélables -les cortèges et les paraséquences. Ces surfaces sont datées par ailleurs par la biostratigraphie, mais leur fiabilité dans les corrélations est a priori plus grande et indépendante du chronomètre.

L'analyse devra donc en premier lieu, depuis les domaines de plate-forme jusqu'aux domaines distaux, et par l'examen de très nombreuses coupes, *confirmer la généralité de certaines surfaces pour établir le synchronisme des phénomènes enregistrés entre deux surfaces successives.*

De plus, la stratigraphie séquentielle **peut apporter des éléments d'interprétation aux variations de facteurs environnementaux**, pour peu que ceux-ci soient liées aux variations du niveau marin. A cet égard, la concomitance observée, dans l'exemple présenté, de surfaces majeures et de changements de faunes ou de variations morphologiques au sein de populations, plaide pour la recherche d'une cohérence et d'une causalité découlant des variations du niveau marin.

De l'examen du cas concret de la coupe de Buffon et des réflexions qu'il suscite, se dégagent **les trois axes principaux de la démarche qui vont guider cette étude.**

Comme on l'a vu, pour progresser dans la compréhension des contingences externes de populations benthiques, le problème ne doit plus être posé en termes de facteurs isolés -sortis à posteriori d'une sorte de chapeau magique- agissant directement sur la morphologie des populations de digonelles, mais comme l'interaction d'au moins trois dynamiques hiérarchisées, agissant chacune à une échelle de temps qui lui est propre. Verticalement, ont été observés:

-l'évolution du milieu marin et surtout de la dynamique sédimentaire, exprimée par des séquences liées aux variations du niveau marin;

-les changements de faune au niveau des communautés, distribuées au sein des séquences en niveaux caractérisés par les brachiopodes; changements, traduits par des renouvellements fauniques majeurs des associations de brachiopodes ou l'enrichissement en espèces au sein des communautés;

-les variations de l'expression morphologique au sein des populations d'ornithellides, réparties dans la plupart des communautés.

Les questions initiales se posent alors différemment: **Quelles sont les interactions entre les dynamiques évolutives de ces systèmes? En quoi la dynamique des systèmes de rang supérieur influence-t-elle celle de l'espèce?**

Les objets de l'étude doivent donc être:

-**les séries et systèmes sédimentaires**: dont la dynamique révèle les mécanismes de contrôle (eustatique, climatique, tectonique...)

-**les communautés benthiques et les associations de brachiopodes** dont la dynamique est liée à celle des systèmes sédimentaires (fréquence des perturbations etc.) et à la dynamique des espèces qui les composent (stratégies adaptatives, occupation de l'espace, partage des ressources trophiques...)

-**l'espèce et la lignée** représentée par les **populations d'ornithellides**, dont la variabilité est le résultat des dynamiques de développement individuelles et de leurs décalages (hétérochronies). L'expression des hétérochronies est soumise à des contraintes internes (physiologiques, géométriques [David & Laurin, 1989], ...) mais entre aussi dans les stratégies adaptatives de l'espèce (Gould, 1977) qui prennent leur sens dans la dynamique des communautés où elles se manifestent.

Le tableau ci-après résume les grands traits de la démarche et les méthodes mises en oeuvre:

NIVEAU HIERARCHIQUE			
	ENVIRONNEMENT	COMMUNAUTES	ESPECE
DYNAMIQUE ANALYSEE	dyn. sédimentaire et dyn. du milieu marin	dyn. des communautés	dynamique des populations
FACTEURS DE CONTROLE	eustatisme, climat, tectonique	dynamique sédimentaire, perturbations; interactions spécifiques	contraintes géométriques et dynamique des communautés
OBJET DE L'ETUDE	séries et systèmes sédimentaires, séquences	communautés benthiques, dans les niveaux à brachiopodes	morphologie et variabilité hétérochronique chez les Ornithellides
METHODE	stratigraphie séquentielle de terrain	dénombrement, analyses multivariées, analyse de diversité...	analyses de forme par modélisation, biométrie, analyses multivariées...

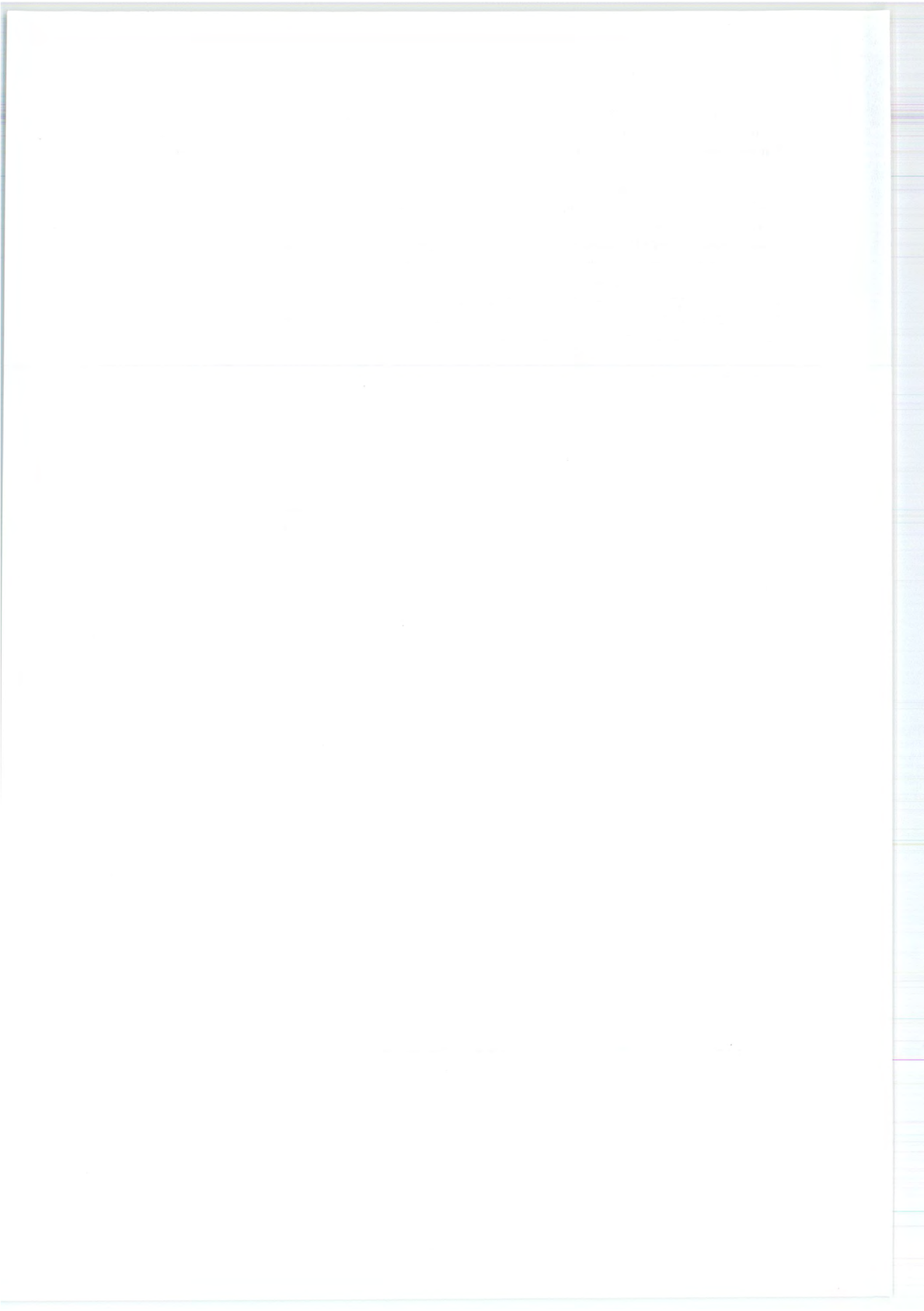
L'étude, exposée en trois parties, s'attachera donc à:

☞ 1/ établir une stratigraphie séquentielle pour **corrélér avec le maximum de fiabilité ou de finesse des ensembles sédimentaires** depuis la plate-forme bourguignonne jusqu'aux domaines distaux adjacents; et pour établir les **variations du niveau marin, contraignant, en première approche, les phénomènes biologiques subordonnés et leur enregistrement;**

☞ 2/ ce contexte sédimentaire et stratigraphique établi, à **dégager les caractères intrinsèques des communautés benthiques, à définir quelle est la trace perceptible de leur dynamique et la contrainte que celle-ci impose aux populations des espèces qui la composent;**

☞ 3/ après avoir apprécié la part des **contraintes géométriques inhérentes au développement de la coquille spiralée, à définir les hétérochronies à l'origine de la variabilité dans les populations d'ornithellides, afin de tester l'impact de la dynamique environnementale et celui de la dynamique des communautés sur l'expression morphologique des populations.**

Puisse le courage du lecteur être intact au seuil de cette démonstration!



1ERE PARTIE

STRATIGRAPHIE SEQUENTIELLE DES SERIES DU BATHONIEN ET CALLOVIEN DU BASSIN DE PARIS : APPORTS DE LA BIOSTRATIGRAPHIE PAR LES ASSOCIATIONS DE BRACHIOPODES

"Il nous restait ensuite à nous assurer positivement si ces différents terrains, ces différents étages, si tranchés sur le sol de la France, étaient le résultat de circonstances locales, spéciales à notre sol, ou s'ils dépendaient de faits généraux qui se seraient produits sur tous les points du globe à la fois".

A. d'Orbigny (1851) in Berger (1982)

HEURE PARTIE

STRATÉGIE GÉOÉCONOMIQUE DES SERVICES DE BATHONNEN
ET CALVOYEN D'ASSIN DE PARIS
APPORTS DE LA RIOTR/ICRAPHIE
PAR LES ASSOCIATIONS DE BRANCHES

Il nous est fait honneur à nous autres membres de ces différents services, ces différents départements, et nous nous en rendons compte, le résultat de ces différents services, apportés à nous, est le développement de l'activité économique et sociale, et nous en sommes très fiers.

A l'origine (1951) in Bateau (1951)

A / OBJECTIFS-METHODE

Les problèmes paléobiologiques posés imposent la *redéfinition d'une stratigraphie dans l'ensemble bathono-callovien*. Les deux buts principaux sont:

- établir des corrélations temporelles entre séries de plate-forme et séries distales afin de dissocier les variations qui ressortissent au temps et celles qui tiennent aux variations de milieu;
- mettre en évidence les facteurs contraignant les communautés benthiques, notamment ceux qui sont liés aux changements du niveau marin.

Cette première partie a nécessité une analyse complète faisant suite à une révision stratigraphique (Floquet *et al.*, 1989), en partie initiée alors que débutait cette étude. L'interprétation des séries bourguignonnes et la datation critique des discontinuités ont été reprises pour quatre raisons:

1/ le travail initial (*op. cit.*) portait uniquement sur le Bathonien supérieur-Callovien inférieur de Bourgogne: il était nécessaire de descendre plus avant dans l'échelle stratigraphique en raison de l'apparition des digonelles à la limite Bathonien moyen-Bathonien supérieur dans le bassin de Paris. De plus, d'autres affleurements, en particulier ceux du nord-ouest du bassin de Paris, devaient être pris en considération.

2/Seules les séries de plate-forme carbonatée avaient été analysées auparavant; elles étaient reliées au domaines distaux adjacents sur des arguments essentiellement bibliographiques. L'abondance des faunes en domaine distal représenté par des séries calcaréo-argileuses en Bourgogne (Nièvre, Saône et Loire) ou en Normandie, nécessitait des corrélations plus précises et leur suivi jusqu'à la plate-forme.

3/La définition des séquences de 3ème ordre (sensu Vail *et al.*, 1991) n'était qu'ébauchée en Bourgogne. L'objectif de corréler les séries de l'Est avec celles de l'Ouest du bassin de Paris nécessitait une conformité de méthode de corrélations, d'autant que la révision stratigraphique séquentielle était alors en cours en Normandie (Dugué, 1989; Rioult *et al.*, 1991).

4/enfin, la reconnaissance des associations de brachiopodes a remis en cause, dès le début, les corrélations proposées en affirmant la valeur biostratigraphique de ces associations (Garcia et Laurin, 1989; Laurin *et al.*, 1990).

1/Concepts de la stratigraphie séquentielle

Sources : Vail *et al.*, 1977, 1987,1991; Van Wagoner *et al.*, 1990; Jacquin *et al.*, 1992;

Comme toute stratigraphie, la stratigraphie séquentielle a pour objectif la reconnaissance de la géométrie des strates et l'enregistrement du temps dans les séries sédimentaires. L'unité de corrélation est la séquence de dépôt, limitée par des surfaces à valeur temporelle. Une séquence de dépôt se forme en réponse à des variations du niveau marin relatif qui crée l'espace disponible pour le dépôt des sédiments.

Le concept majeur de la stratigraphie séquentielle est en effet la notion d'**espace disponible** ("accommodation")qui est potentiellement créé par les variations du niveau marin relatif. Ce niveau est contrôlé à la fois par le bas (subsidence) et par le haut (niveau absolu ou eustatisme). Pour ces raisons, le mode de dépôt des sédiments au cours d'une séquence, et donc leur stratigraphie, vont dépendre en premier lieu des **vitesse relatives de variation des paramètres contrôlant l'espace disponible**.

La vitesse de création d'espace disponible dépend de la vitesse de montée ou de baisse du niveau marin et de la vitesse de subsidence. La subsidence étant supposée uniforme en contexte de marge passive peu tectonisée (qui est le cas du bassin de Paris au Jurassique), l'espace disponible créé dépend donc surtout des **vitesse de variation eustatiques** (Vail *et al.*, 1987). Pour cette raison génétique, les séquences auront une grande étendue et un **grand pouvoir de corrélation, au moins à l'échelle du bassin**.

a/description d'un cycle de variation du niveau marin: cortèges et séquence de dépôt

On se référera à la figure 2 pour la terminologie. La composition d'un cycle et des dépôts correspondants, font ressortir plusieurs notions importantes:

-**migration des aires de dépôt**: au cours d'un cycle, la sédimentation n'est pas uniforme; suivant la période considérée dans le cycle, l'aire de sédimentation privilégiée à un instant t, est soit en domaine de bassin, soit en domaine de plate-forme. La conséquence est la création de **surfaces d'érosion subaériennes**, équivalents-temps des dépôts de bassin, et de **niveaux condensés ou lacunaires**, équivalents des dépôts de plate-forme.

-**surfaces particulières**; les cortèges sont définis par leurs limites, surfaces particulières qui correspondent à des points singuliers du cycle:

° **surface de transgression**: elle marque la première inondation marine de la plate-forme au début de la remontée du niveau marin;

° **surface d'inondation maximale**: elle correspond au maximum de la vitesse de montée du niveau marin, au voisinage du maximum de paléoprofondeur;

° **la limite de séquence** correspond à la vitesse maximale de chute du niveau marin; elle se traduit par une surface d'érosion et, en domaine marin plus distal, par la superposition brusque de faciès peu profonds sur des faciès plus profonds (décalage vers le large, "basinward shift" -Van Wagoner *et al.*, 1990).

b/les paraséquences: éléments de base des séquences de dépôt

Sources : Van Wagoner *et al.* (1990)

Les paraséquences (fig. 3A) sont les unités élémentaires des cortèges sédimentaires (LST, TST, SMW). Celles-ci sont limitées par deux **surfaces d'inondation marine**, représentées souvent par une surface d'érosion sous-marine ou de non-dépôt, traduisant une brusque élévation du niveau marin. Une paraséquence est composée de dépôts essentiellement marins, montrant une évolution verticale vers des faciès moins profonds, plus grossiers. Elle se forme par comblement de l'espace disponible créé par une variation mineure du niveau marin relatif (quelques mètres d'amplitude). Les paraséquences sont analogues aux **séquences génétiques** (Guillocheau, 1990) ou aux PAC's de Goodwin et Anderson (1985). Les variations à haute fréquence, à l'origine des paraséquences, auraient une cause astronomique et correspondraient aux gammes de périodes (20 à 400 ka, 4ème à 6ème ordre) des cycles de Milankovitch (Guillocheau, 1990) tandis que les séquences de dépôt seraient de plus basse fréquence (0,5 à 5 Ma) dites de 3ème ordre. Les durées des séquences de 3ème ordre sont d'ailleurs souvent vérifiées par la biochronologie.

Les paraséquences sont d'épaisseur métrique et sont la **composante directement accessible des séquences à l'échelle de l'affleurement**. Leur reconnaissance sur le terrain permet d'identifier les cortèges et les séquences surtout pour les dépôts non condensés de la plate-forme.

Le mode d'empilement vertical des paraséquences ("vertical stacking pattern"-Van Wagoner *et al.*, 1990) est de trois types, dépendants du rapport entre vitesse de création d'espace disponible ou "taux d'accommodation" et taux de sédimentation (fig. 3B).

-à l'équilibre, les paraséquences s'empilent verticalement (**agradation**); il n'y a pas d'évolution verticale de paléoprofondeur d'une paraséquence à l'autre.

-si le taux de sédimentation est inférieur au taux d'accommodation, les paraséquences **rétrogradent**; verticalement, on observera une tendance à l'augmentation de profondeur.

-si le taux de sédimentation excède le taux d'accommodation, les paraséquences **progradent** les unes par rapport aux autres; la tendance résultante est une diminution de paléoprofondeur.

Puisqu'il dépend de la relation taux de sédimentation/taux d'accommodation, l'empilement vertical des paraséquences participe à la reconnaissance des cortèges (fig. 3 C).

-le prisme de bas niveau ou de bordure de plate forme est caractérisé par une série de paraséquences d'abord progradantes puis agradantes (augmentation du taux d'espace disponible au cours du temps sur la plate-forme en direction de la côte;

-le cortège transgressif comprend essentiellement des paraséquences rétrogradantes (la vitesse de création d'espace disponible est telle que les sédiments sont piégés en amont sur la plate-forme;

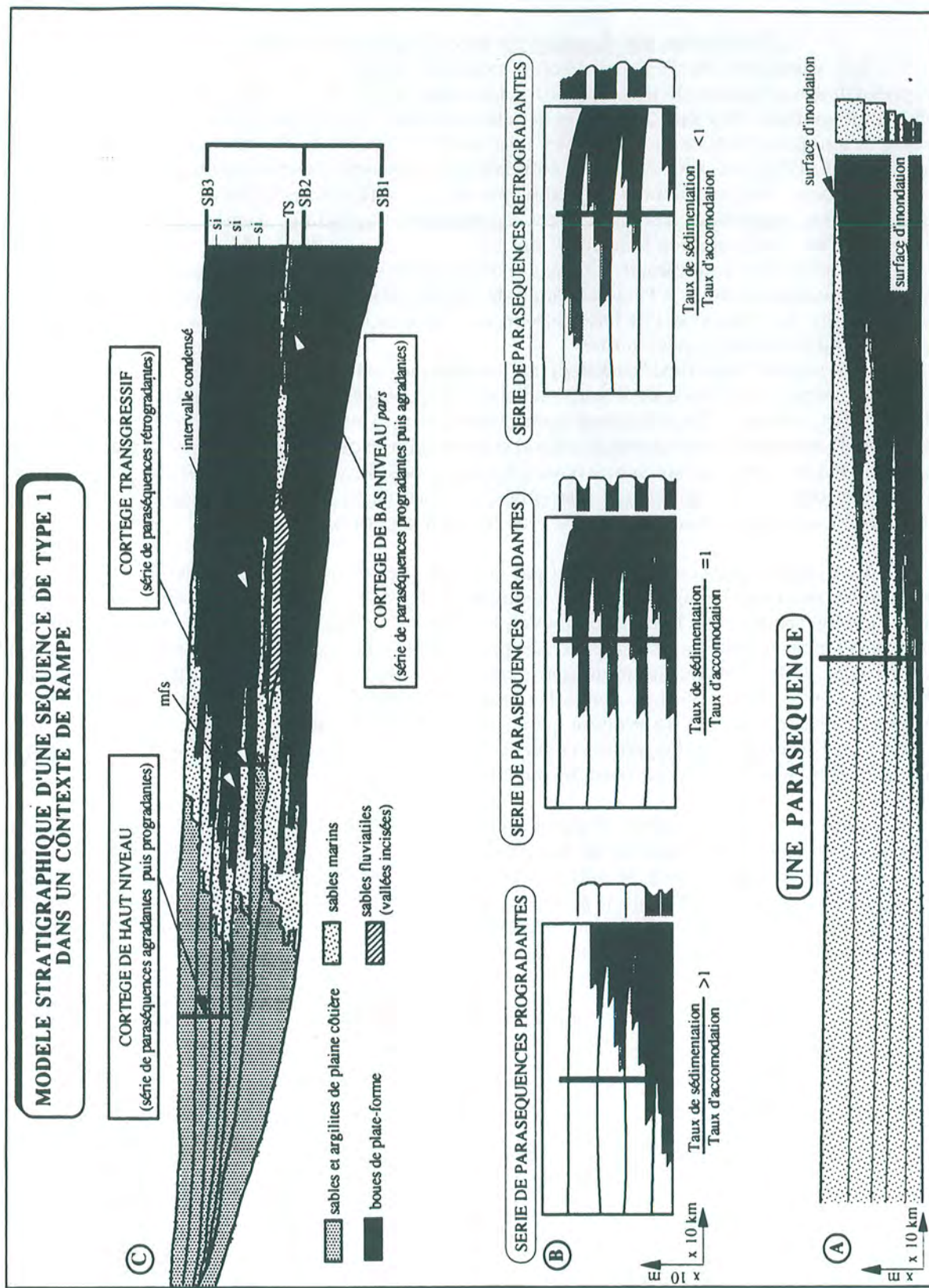


Fig. 3 - Composition d'une séquence de dépôt en contexte de rampe (d'après Van Wagoner *et al.*, 1990)

-le cortège de haut niveau est composé d'abord de paraséquences agradandes (diminution de la vitesse de montée) puis progradantes (début de la baisse du niveau marin, dépôts de plus en plus vers l'aval).

c/ Modulation des séquences par les cycles tectono-eustatiques de 2ème ordre

Les variations de l'espace d'accommodation à long terme (2ème ordre) influencent l'expression des séquences de troisième ordre. Les variations de 2ème ordre ont une longue période (>5 Ma) et semblent tirer leur origine des variations de subsidence des bassins (Vail *et al.*, 1991). Ces cycles tectoniques ou tectono-eustatiques décrivent des **cycles de faciès transgressifs/régressifs** (Jacquin *et al.*, 1992), non nécessairement corrélables d'un bassin à l'autre, qui ont été déjà formalisés sous les termes "mégaséquences de comblement" auct., "lithoclines" (Purser, 1975). **La période transgressive comprend des séquences agradantes** ("agradating sequences"-fig. 4 C) puis **rétrogradantes** ("backstepping sequences"-fig. 4 D);

-les premières sont caractérisées par le développement considérable des dépôts transgressifs et de haut niveau marin car à l'augmentation de l'espace disponible créé au niveau de chaque cycle de 3ème ordre, se surimposent de fortes valeurs de subsidence; les dépôts de bas niveau sont surtout des prismes de bordure de plate-forme.

-Les séquences de type "backstepping" ont des faciès de plate-forme (TST et HST) peu épais, de haute énergie, et des faciès de bassin condensés; les cortèges de bas niveau marin sont très réduits (SMW) voire absents. Ces séquences sont stratodécroissantes jusqu'à la surface d'ennoiement généralisé ("drowning unconformity D"- fig. 4) et au maximum de transgression qui est marqué par un intervalle hyper-condensé, souvent à oolites ferrugineuses. Pendant le maximum de transgression, peuvent se déposer des séquences restreintes aux bassins ("restricted sequences", fig. 4 E), qui commencent à remplir l'espace disponible créé pendant la période transgressive.

Ce remplissage est assuré surtout par la partie régressive du cycle de 2ème ordre, avec des **séquences de remplissage** ("infilling sequences"-fig. 4 A) et des **séquences progradantes** ("forestepping sequences"). Pour les premières, les cortèges de haut et ceux de bas niveau marin sont aussi développés; en revanche, les séquences progradantes montrent un développement important des cortèges de bas niveau marin au détriment des cortèges de haut niveau. En effet, les faibles valeurs de subsidence se surimposent à l'effet de chute du niveau marin au niveau des limites de séquences de 3ème ordre et n'autorisent qu'une progradation des séquences les unes par rapport aux autres. Cette progradation des séquences vers le bassin crée une discontinuité érosive et subaérienne majeure ("tectonically enhanced unconformity T"-fig. 4).

Ainsi, il est fondamental d'appréhender ces cycles de 2ème ordre car **l'expression des séquences sera modulée en fonction de leur position dans le cycle** : certains cortèges seront privilégiés et d'autres extrêmement réduits; de plus, ces cycles peuvent expliquer pourquoi les faciès de cortèges homologues seront différents dans la succession verticale de plusieurs séquences. Ces considérations ont leur importance pour tenter des corrélations de séquences entre séries aussi dissemblables que séries carbonnées (Bourgogne) et séries argileuses (Normandie).

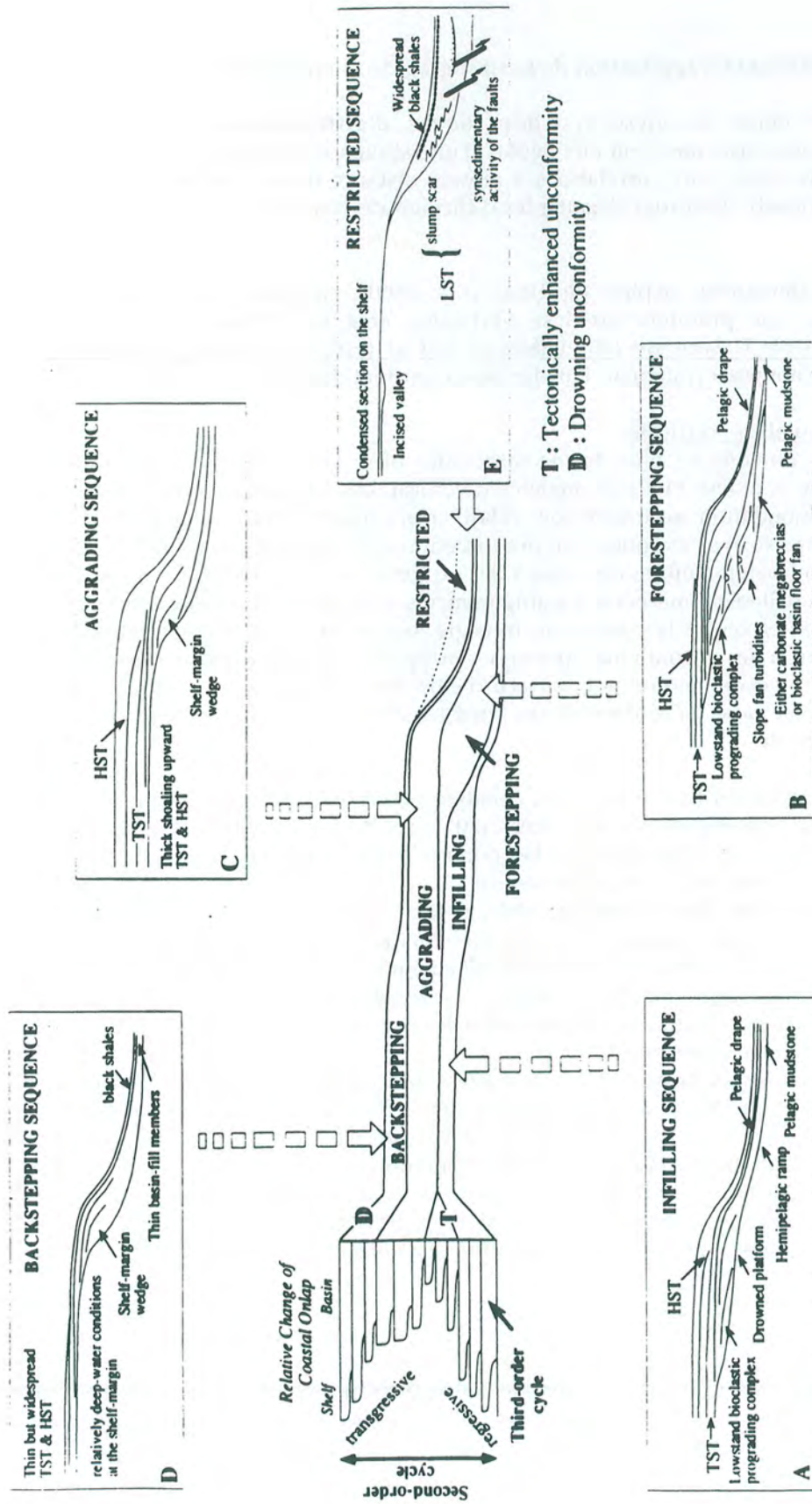


Fig. 4 - Cycle régressif/transgressif de second ordre et ses cinq étapes de séquences de dépôt de troisième ordre. Les cinq étapes du cycle peuvent compter plusieurs séquences de dépôt

2/Méthode d'application de la stratigraphie séquentielle utilisée dans ce travail

Les objets d'analyse sont **des coupes d'affleurements**: celles-ci donnent accès aux paraséquences mais rarement aux dépôts d'une séquence complète; les affleurements sont en outre discontinus. Ainsi, aux corrélations à grande distance d'un domaine (de plate-forme) à l'autre (domaine distal), viendront s'ajouter les difficultés de corrélations de coupe à coupe dans un même domaine.

La démarche, inspirée de Rioult *et al.* (1991), comprend deux grandes parties, d'ailleurs intriquées: une première (analyse verticale), analyse l'évolution de la série accessible à l'affleurement; la seconde (suivi latéral) suit et teste latéralement les tendances établies, les surfaces reconnues à l'intérieur d'un domaine et surtout d'un domaine à l'autre.

a/analyse verticale:

Le domaine de plate-forme carbonatée offre la possibilité de reconnaître clairement les paraséquences et leur mode d'empilement vertical. Les surfaces comme la limite de séquence ou la surface d'inondation maximale sont relativement aisées à individualiser, car elles séparent des faciès contrastés et se marquent par des discontinuités physiques assez nettes. Dans ce domaine, les affleurements sont nombreux en raison des exploitations en carrières. En revanche, dans le domaine distal essentiellement marneux, les affleurements sont rares, les paraséquences ne sont pas toujours identifiables et seules la surface de transgression et la surface d'inondation maximale peuvent correspondre à des discontinuités physiques marquées. La limite de séquence est rarement une surface d'érosion et encore moins une surface d'émersion. Elle n'est pas représentée par une surface particulière et passe en conformité aux cortèges de bas niveau qui en sont l'équivalent temporel en domaine marin.

Dans l'un et l'autre domaine, l'analyse verticale cherchera à reconnaître:

-**les paraséquences** identifiées par leurs limites (surfaces d'inondation), leur faciès de remaniement basal ("transgressive lag deposit"- Van Wagoner *et al.*, 1990) et leur tendance à la diminution de profondeur entre ces limites;

-**le mode d'empilement vertical des paraséquences**: rétrogradation, aggradation, progradation et les tendances corrélatives; tendances à l'augmentation ou à la diminution de profondeur établies sur des critères hydrodynamiques (figures sédimentaires, granulométrie, contenu argileux), faunistiques (faunes profondes, faunes pélagiques, terrestres), floristiques (zone photique, plantes terrestres). En domaine distal, seules les tendances seront perceptibles, comme traduction du mode d'empilement des paraséquences;

-**les surfaces d'inversion ou de rupture de tendances**: surfaces bioturbées, perforées, érosives, karstifiées etc. qui peuvent traduire physiquement des surfaces limites de cortèges ou les surfaces de brusque décalage des environnements (basinwardshift);

-**l'abondance de la faune surtout pélagique**, qui peut révéler un phénomène de condensation au voisinage de la surface d'inondation maximale ou en équivalent du cortège transgressif;

-**la présence de minéraux particuliers**: phosphates, glauconie, grains ferruginisés;

-**et ...toute autre source d'information disponible.**

b/suivi latéral:

Le suivi latéral des paraséquences et cortèges est indispensable à la reconnaissance des cortèges et à la validation des séquences reconnues d'affleurement en affleurement. Il s'effectue avec la connaissance a priori de la situation paléogéographique de chaque coupe (domaine de plate-forme, domaine de transition, domaine distal). Le modèle doit assurer **la plus grande cohérence possible** à l'ensemble des corrélations et des informations sédimentaires, biologiques, chronologiques.

La situation du bassin de Paris au Jurassique exclut a priori la découverte des cortèges de bas niveau de bassin ou même de cortèges de bas niveau progradants (LST). Les cortèges à identifier seront surtout les prismes progradants de bordure de plate-forme (partie proximale), les cortèges transgressifs et les cortèges de haut niveau.

Le suivi des surfaces et des tendances qu'elles encadrent se fera avec un contrôle chronostratigraphique (datation critique par ammonites) voire biostratigraphique par les renouvellements de faune benthique. Cependant, les associations de brachiopodes devront être positionnées dans chaque séquence après l'établissement de celles-ci et non servir d'arguments de corrélation d'un domaine à l'autre. Ainsi, pourra être démontrée leur valeur biostratigraphique.

Les corrélations devront vérifier la prédiction de l'évolution des cortèges suivant le gradient paléogéographique, avec :

- la migration des aires de dépôts privilégiés (cf. § 2 a)
- le hiatus chronostratigraphique croissant de la plate-forme vers le domaine distal (triangles de la charte de Haq *et al.*, 1987)
- le renouvellement de faune benthique sur la plate-forme au dessus de chaque nouvelle limite de séquence.

La conformité avec la charte de (Haq *et al.*, 1987) n'est pas un but à atteindre et on verra d'ailleurs que les résultats de cette étude auront permis d'affiner cette charte pour l'intervalle de temps considéré.

3/Conséquences et intérêts de la stratigraphie séquentielle pour la paléontologie


La stratigraphie séquentielle est une méthode d'analyse nécessaire à la mise en place des lignes-temps et des gradients paléogéographiques, préalable à une étude paléobiologique du milieu marin. Elle permet de contrôler la signification des objets d'analyse que sont les fossiles. Les intérêts méthodologiques apparaissent sur plusieurs plans:


☞ recherche de la ligne du temps: le jeu de balance entre bassin et plate-forme au cours d'une séquence montre qu'en point donné, une coupe verticale ne montre jamais un enregistrement continu des événements sédimentaires et encore moins biologiques; l'enregistrement est soit négatif (érosion en domaine de plate-forme, lacunes en domaine de bassin) soit condensé et sur-représenté (en période transgressive). De plus, la période du cycle de 2ème ordre privilégie l'enregistrement de certains cortèges et séquences et en oblitère d'autres. Compte-tenu des biais de l'enregistrement, il faudra suivre l'enregistrement du temps en se déplaçant constamment dans l'espace depuis le bassin jusqu'à la plate-forme. En conséquence, on devra abandonner la référence à la seule échelle chronostratigraphique pour apprécier le temps.

☞ pouvoir de résolution des corrélations considérablement accru: on ne corrèle plus des séries de plate-forme avec des séries de bassin sur la base de quelques datations chronostratigraphiques qui d'ailleurs souvent font défaut mais sur la base de critères physiques, comme les surfaces-limites des cortèges sédimentaires. **Ces limites physiques des unités stratigraphiques doivent être suivies des domaines de plate-forme aux domaines de bassin**, pour corrélérer les différents milieux que l'on trouvera le long de ce gradient. Ainsi, une datation par ammonites, obtenue souvent en domaine profond, peut-être valablement confrontée à celle fournie par les rares ammonites et les organismes benthiques en domaine de plate-forme. **Enfin, le dernier point fondamental est qu'il existe une et une seule solution possible de corrélation séquentielle - celle qui montre la plus grande cohérence sédimentaire, faunique et chronologique- et non plus des solutions dépendant de l'opinion des biostratigraphes ou soumises aux aléas de découvertes nouvelles.**

☞ enregistrement privilégié des environnements: au cours du cycle de 3ème ordre, l'aire de sédimentation privilégiée se déplace du bassin vers la plate-forme et revient vers le bassin. En conséquence l'enregistrement des milieux et des peuplements fauniques n'est pas uniforme: en période de bas niveau marin, les milieux marins profonds à sédimentation gravitaire et les faunes pélagiques ou planctoniques sont préférentiellement enregistrés. En période transgressive, ce sont les environnements de plate-forme et littoraux qui seront archivés en premier lieu: ainsi, les communautés vivant en plate-forme seront les mieux représentées. En période de haut niveau marin, l'enregistrement privilégiera les environnements marins de très faible profondeur, intertidaux ou plus profonds sur la plate-forme. Les faunes pélagiques, exclues de ces milieux, seront représentées

dans des niveaux de condensation en domaine de bassin, ou pourront faire totalement défaut car remaniées et détruites. Ainsi, **il faut concevoir que le chronomètre n'est pas indépendant des phénomènes qu'il est sensé dater**, que certaines séries seront toujours datées avec grande précision, car condensées, et d'autres, épaisses manqueront de marqueurs biochronologiques. Ces phénomènes peuvent être amplifiés par les cycles de 2ème ordre (avec préservation uniquement des cortèges transgressifs de plusieurs séquences successives ou des intervalles hypercondensés correspondant à plusieurs séquences). Ainsi, **il ne faut plus voir les peuplements fossiles dans une séquence paysage isochrone mais considérer chaque paléocommunauté comme le résultat de la conjonction de facteurs de milieu et d'un enregistrement privilégié indissociables.**

 **facteurs contraignants pour les peuplements benthiques:** les exondations de la plate-forme qu'impliquent *les baisses du niveau marin, imposent une remise en cause des communautés et de leur histoire à chaque séquence*; de là, **des renouvellements de faune sur la plate-forme** qui en retour peuvent aider à placer ces limites de séquences (Laurin *et al.*, 1990). Bien que toute baisse du niveau marin ne soit pas associée à une émergence généralisée de la plate-forme (cf. SB de type 2), et qu'il puisse exister une diversité de réponses à ces perturbations extérieures, **l'histoire des communautés benthiques et leur enregistrement en domaine de plate-forme, est jalonnée et contrainte obligatoirement par cette succession de destructions/recolonisations.**

 **différents ordres de variation et dynamique:** la structure même de l'enregistrement stratigraphique impose **une hiérarchie de facteurs correspondant aux différents ordres des cycles** (cycles de 2ème, 3ème, 4ème, 5ème, 6ème ordre) induits par différentes causes (tectonique, eustatisme, cycles astronomiques). **De plus, comme on l'a vu, le raisonnement est basé sur des vitesses et des variations de vitesses. Les facteurs induits par ces variations seront des facteurs dynamiques. Ils seront, a priori, plus en correspondance avec des dynamiques (de communautés ou de populations) décrites elles aussi par des différentielles au temps.**

4/Régions étudiées dans le bassin de Paris

a/choix et contraintes

La géométrie des séquences de dépôt est étroitement liée à la morphologie de leur substratum (profil de dépôt initial). La polarité paléogéographique "bassin/plate-forme" ou, du moins, "milieux proximaux/milieux distaux" est essentielle pour définir et reconnaître les différents cortèges sédimentaires. Pour le Bathonien-Callovien, le profil de dépôt initial, servant de substratum est celui du Bathonien moyen. Il comprend:

- une aire positive centrale (fig. 5 et 6): la plate-forme bourguignonne (Bourgogne+Jura) du Bathonien appuyée au nord sur le massif Londres-Brabant; son faite est une ligne approximative Paris-Dijon, siège de dépôts peu profonds;
- les plates-formes armoricaine (Normandie-Maine) et centralienne (Cher), attachées chacune aux massifs paléozoïques;
- un sillon subsident, aux dépôts plus profonds (sillon Seine-Loire ou "sillon marneux") entre les deux aires de plate-forme; il s'étend sur les régions Normandie, Maine, Cher, Nièvre. Au Nord de la plate-forme bourguignonne, le sillon lorrain est une amorce de sillon subsident plus profond.

Ces traits paléogéographiques et structuraux du bassin de Paris, situé sur la marge continentale nord de l'océan téthysien sont conservés au Bathonien-Callovien (Thierry, 1980; Ziegler, 1982, 1985; Dercourt *et al.*, 1985, Curnelle et Dubois, 1986). Le sillon marneux est considéré comme le prolongement septentrional de la zone transformante ou de transfert des Alpes occidentales, reliant les différentes branches du rift téthysien (Lemoine *et al.*, 1989).

b/transects séquentiels

Cette paléogéographie et les limites d'affleurements actuels (fig. 7) guident l'exposé des transects séquentiels de corrélation des domaines proximaux et distaux. Depuis la plate-forme bourguignonne jusqu'aux domaines plus profonds adjacents, on établira successivement:

- un transect séquentiel en direction du sillon de la Loire (i.e. Bourgogne-->Nièvre);
- un transect séquentiel en direction du sud vers la marge téthysienne (i.e. Bourgogne-->Saône et Loire).

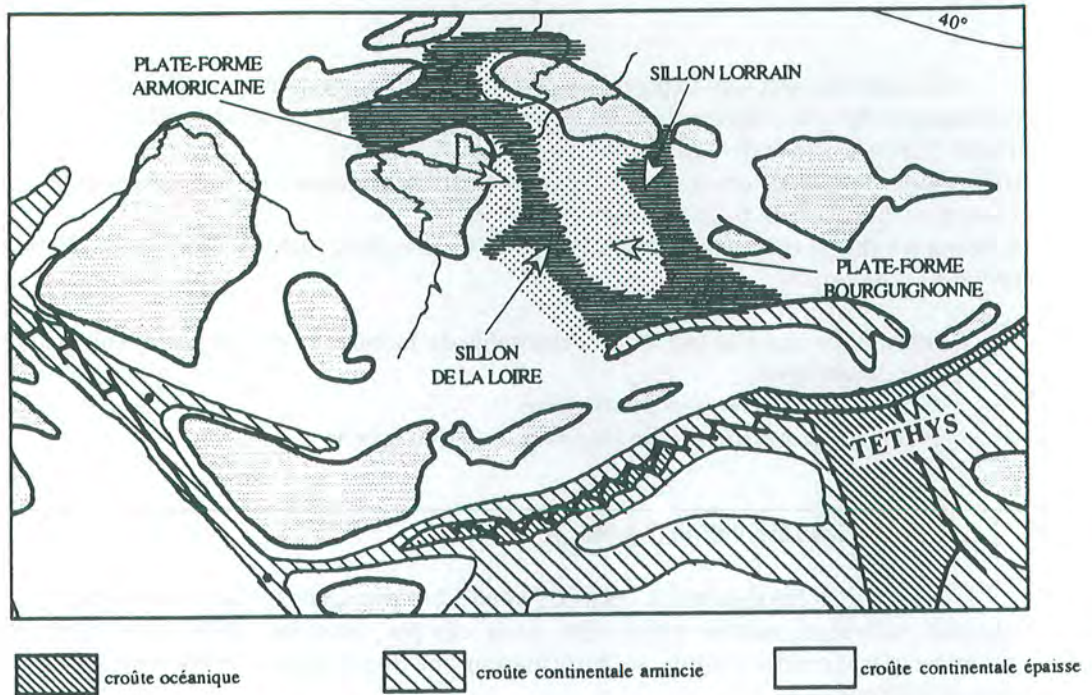


Fig. 5 - Situation paléogéographique du bassin de Paris au Bathono-Callovien. (fond d'après Dercourt et al., 1985)

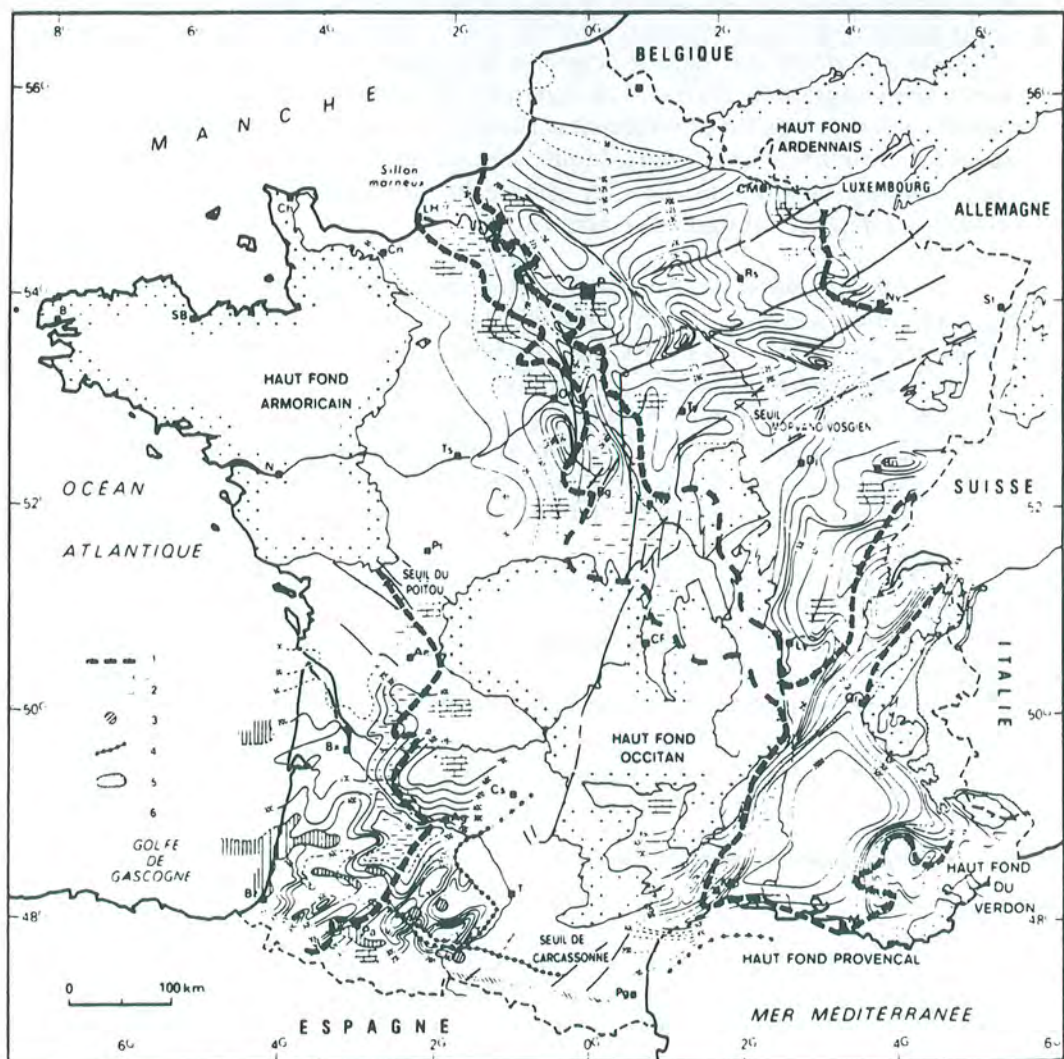


Fig. 6 - Paléogéographie des trois principaux bassins français au Dogger (isopaches du Lias supérieur/Dogger, faciès du Dogger). Le bassin de Paris est le siège de dépôts de plate-forme séparés en deux ensembles par le "sillon marnéux" ou sillon de la Loire, zone de transfert complexe entre le rift téthysien au S et celui de la Mer du Nord (d'après Cumelle et Dubois, 1986). 1: limite de la plate-forme carbonatée; 2: faciès marnéux

Chaque transect sera exposé en trois parties correspondant successivement:

- **au domaine de plate-forme** dont les séries carbonatées enregistrent a priori préférentiellement les cortèges transgressifs et de haut niveau marin des séquences;
- **au domaine de transition** aux séries mixtes calcaréo-argileuses où apparaissent les cortèges de bas niveau et de bordure de plate-forme;
- **au domaine distal** dont les séries marneuses représentent surtout les cortèges de bas niveau et les intervalles condensés.

Enfin, pour une vue étendue à l'ensemble du bassin de Paris, seront établies les relations:

-Jura-Bourgogne

-Cher----->Nièvre----->Bourgogne

-Normandie-Maine----- Boulonnais ----->Bourgogne

5/Mode de présentation des coupes

Les coupes nécessaires à l'établissement des transects séquentiels du Bathonien supérieur-Callovien inférieur, seront présentées dans chaque domaine défini. Ces coupes-types seront complétées par d'autres coupes, si l'information paléontologique s'avère trop peu importante sur la coupe de référence.

La figure 8 donne le patron général des coupes étudiées. Celui-ci est destiné à faire ressortir l'aspect des séries à l'affleurement, à définir des niveaux repères, les types de surfaces rencontrées, à donner les datations, la distribution des brachiopodes et les autres éléments de la faune benthique, les informations environnementales. Même s'ils figurent sur les coupes, les brachiopodes ne seront abordés dans le détail que dans les 2ème et 3ème parties. Leur détermination est effectuée à partir d'une systématique non révisée. Les échantillons portent le nom de code de la coupe (fig. 9 et annexes) suivi du n° du niveau figurant sur le dessin de la coupe. Les **points de datation** donnés avec la précision du marqueur stratigraphique, sont placés, autant que possible, là où le marqueur a été trouvé, afin de permettre une datation critique des surfaces et donner l'incertitude sur cette datation. L'échelle de référence est figurée en annexe.

La représentation des coupes se suffit à elle-même: dans le texte ne seront repris que les faits importants, nécessaires à l'interprétation et les informations complémentaires n'apparaissant pas d'emblée sur le dessin. Il sera tiré une synthèse séquentielle par secteur géographique, faisant le bilan des arguments (surfaces, datations, paléop profondeurs) nécessaires à l'interprétation séquentielle. Cette interprétation qui ne peut être valablement formulée qu'après l'intégration de l'information issue des tous les affleurements de l'aire concernée, est pourtant reportée en face de chaque coupe *à posteriori*, même si les éléments observables sur telle ou telle ne peuvent à eux-seuls autoriser l'interprétation. Les abréviations de la terminologie séquentielle sont celles des termes anglais:

LST/SMW: cortège, prisme de bas niveau marin (postérieur à une limite de séquence de type 1 ou 2)

TS et trait tireté: surface de transgression

TST: cortège transgressif

MFS et trait pointillé: surface d'inondation maximale

HST: cortège de haut niveau marin

SB et trait gras: limite de séquence

CS: intervalle condensé

PS: paraséquence

fs: surface d'inondation

rs: surface de ravinement

ss: surface de non-dépôt

La nomenclature des séquences (Bt4, Bt5, Ca0, Ca1 etc.) est celle de la nouvelle proposition de synthèse séquentielle du Mésozoïque, Cénozoïque présentée au colloque de Dijon (1992) que le présent travail a contribué à préciser.

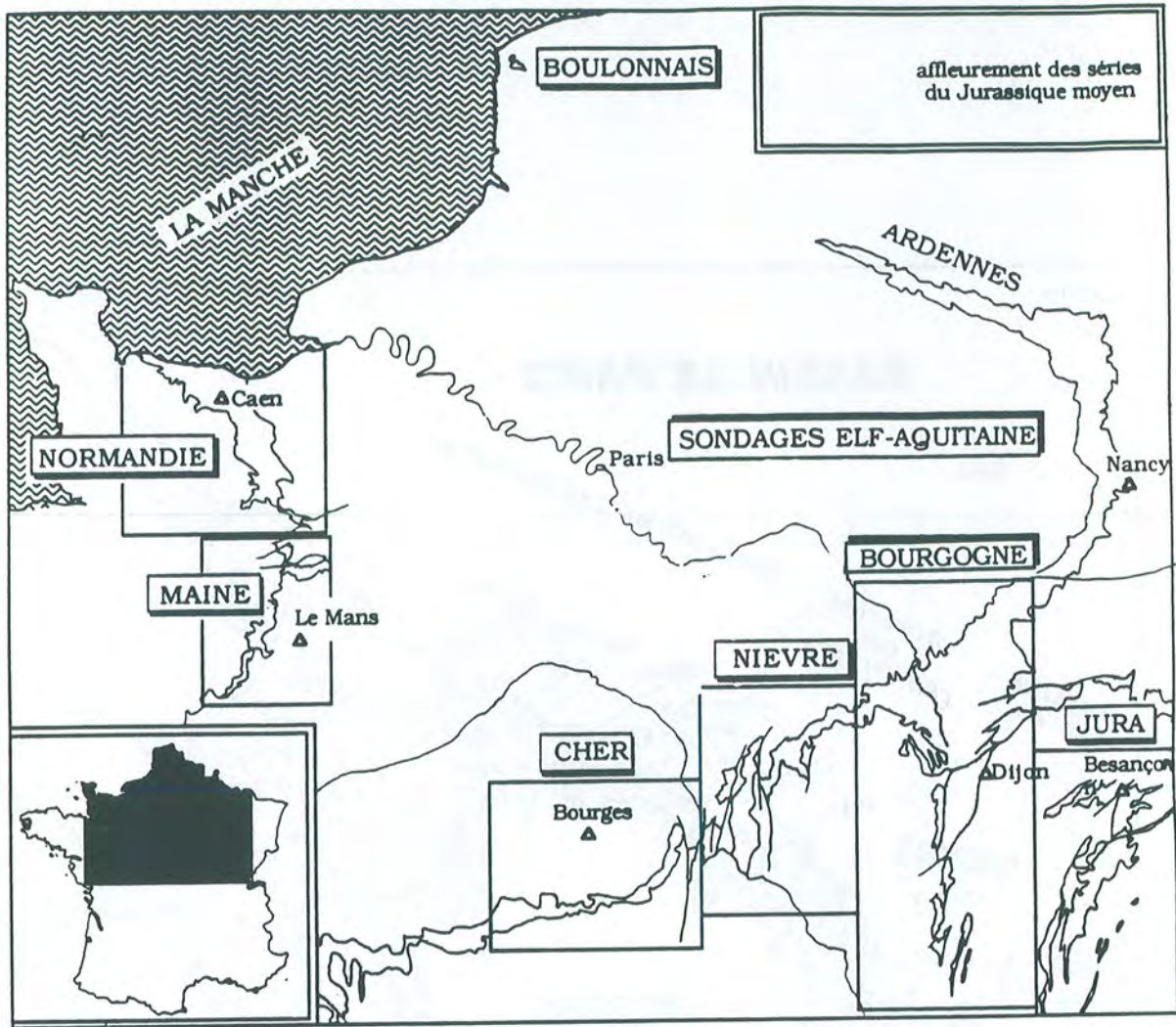


Fig.7 - Régions étudiées dans le bassin de Paris. On se reportera aux cartes détaillées pour la localisation précise des coupes

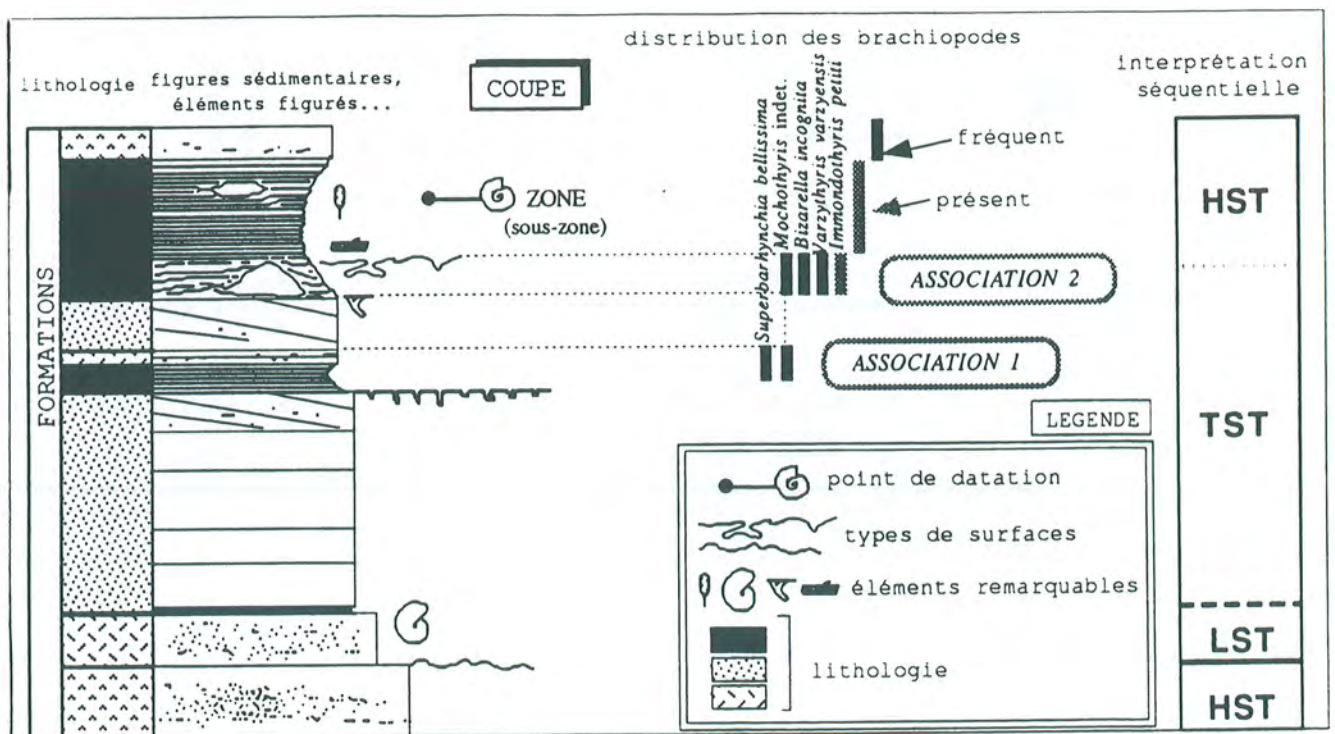


Fig.8 - Patron de présentation des coupes

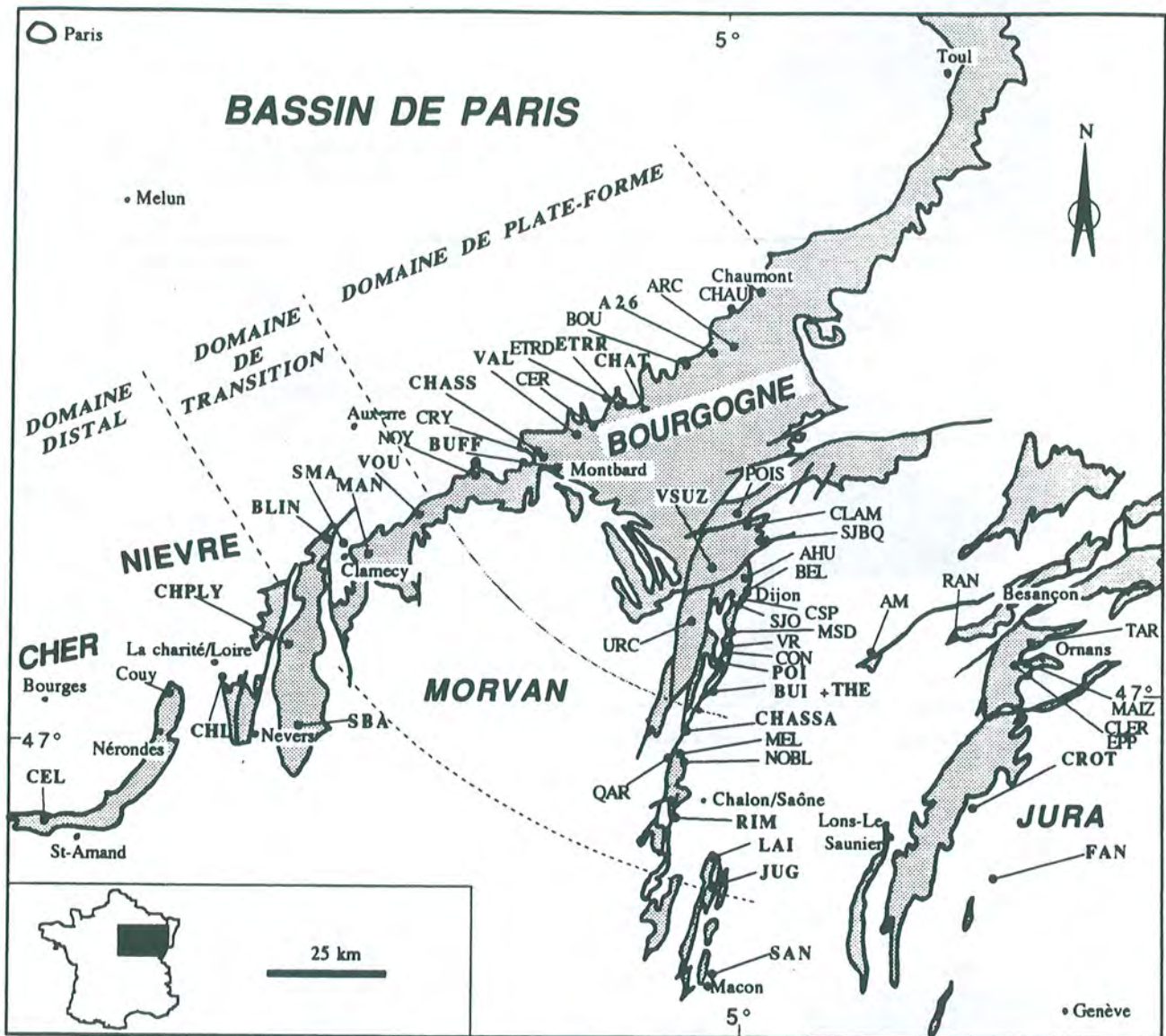


Fig.9 - Carte des affleurements du Jurassique moyen du Sud-Est du Bassin de Paris et du Jura. Correspondance avec les grands domaines paléogéographiques nettement différenciés au Bathonien. Localisation des coupes et affleurements étudiés avec leur code. Les coupes cardinales de cette étude sont en caractères gras. Les autres codes représentent des coupes annexes ou des gisements en champs. Pour une localisation précise voir annexes et carte détaillée de la région du Cher.

AHU: Ahuy, AM: Amange, ARC: Arc-en-Barrois, BEL: Talant (Belvédère), BLIN: Ferme de Blin, BOU: Boudreville, BUFF: Buffon, BUI: Ladoix, carrière des buis, CEL: La Celle, CER: Cérilly, CHASS: Chassignelles, CHASSA: Chassigne, CHAT: Châtillon, CHAU: Chaumont, CHTV: Chateaufvillain, CHL: Chaulgnes, CHPL: Champlémy, CLAM: Is/Tille, CLER: Cléron, CON: Concoeur, CROT: Crottenay, CRY: Cry/Armançon, CSP: Dijon (Combe à la Serpent), EPP: Epeugney, ETRD: Etrochey (Carrière des Mergerons), ETRR: Etrochey (Carrière de Roche), FAN: Prénovel, JUG: Jugy, LAI: Laives, MAN: La Manse, MAIZ: Maizières, MEL: Melonde, MSD: Morey-St-Denis, NOBL: Chagny (carrière des Nobles), NOY: Noyers, POI: Meuilley (carrière Poillot), POIS: Poiseul, QAR: Chagny (carrière des Quarts), SBA: St-Benin-d'Azy, RAN: Ranchot, RIM: Rimont, SAN: Sancé-lès-Mâcon, SJO: Dijon (Combe-St-Joseph), SMA: ferme St-Maurice, SJBQ: Marsannay -le -Bois(carrière St-Jacques des Biques), TAR: Tarcenay, THE: Ladoix (carrière de la Thébaïde), URC: côte d'Urcy, VAL: Laignes, VOUT: Voutenay/Cure, VR: Vosne-Romanée, VSUZ: Val-Suzon

B/TRANSECT SEQUENTIEL

PLATE-FORME BOURGUIGNONNE--SILLON DE LA LOIRE

Les séries carbonatées du Jurassique moyen en Bourgogne affleurent selon deux zones: l'une, au nord, au pied de la cuesta oxfordienne du bassin parisien entre Montbard et Chaumont, et l'autre, au sud, entre Dijon et Chalon-sur-Saône (fig. 9).

1/Séries de plate-forme de la bordure SE du bassin de Paris (Châtillonnais)

La succession des formations carbonatées du Bathonien supérieur - Callovien inférieur de la bordure sud-est du bassin de Paris a été synthétisée par Thierry (1980) et reprise dans ses grandes lignes par Floquet *et al.* (1989; 1991); la position et l'importance des discontinuités ont été révisées récemment (fig. 10 - Garcia et Laurin, 1989; Delance, Garcia, Laurin, 1992).

Au-dessus d'une importante discontinuité au toit des Calcaires de Comblanchien, les termes inférieur (Calcaires bicolores) et supérieur (Marnes à digonelles) du système Pierre de Dijon-Corton (Floquet *et al.*, 1989), sont surmontés par les Calcaires à rhynchonelles, couronnés par les Calcaires à plantes à indices d'émersion. Ceux-ci portent une surface d'érosion au-dessus de laquelle se développent les Calcaires à coraux d'Etrochey (Garcia *et al.*, 1989) et les Calcaires à végétaux de Laignes, non décrits jusqu'à présent. Une oolithe ferrugineuse recouvre toutes ces formations, reposant suivant les coupes soit sur les Calcaires à rhynchonelles soit sur les formations qui les surmontent.

En raison du grand nombre de coupes à décrire, cette série sera exposée, en deux parties, par six coupes successives: Chassignelles, Buffon, Châtillon, Chateauvillain, Etrochey, Laignes. Les trois premières documentent la partie inférieure de la série; les trois autres, la partie supérieure. Elles illustrent les séquences Bt5, Ca0, Ca1, Ca1 bis, Ca2, Ca3 (fig. 10).

I. A/La partie inférieure de la série

1/Coupe de Chassignelles (carrière et complément en bord de route)

a/description:

Cette coupe-type expose les Calcaires bicolores, les Marnes à digonelles et la base des Calcaires à rhynchonelles (fig. 11).

Les **Calcaires bicolores** (calcarénites oobioclastiques) sont organisés en séquences sédimentaires métriques, dont le type est représenté par la séquence PS2 (fig. 11). Les termes successifs qui la composent sont:

- un terme bioturbé, à galets, polypiers et débris coquilliers;
- un terme biomicritique bioturbé ou marneux;
- des calcarénites oobioclastiques à litages obliques correspondant à la progradation de dunes sableuses en direction du Nord-Est à Est;
- une surface de troncature des derniers termes de la séquence précédente.

Le développement différent des termes de ces séquences permet de distinguer deux ensembles:

- un premier ensemble à la base (0 à 3m) où les termes marneux sont très peu exprimés au profit des termes bioturbés et des calcaires vers le haut;
- un ensemble supérieur où les termes marneux et bioturbés sont épais, les calcarénites disparaissant au sommet. Ceux-ci sont riches en coraux.

De petits coraux oblongs peuvent exister au sein des marnes (PS1). Ils sont plus gros et plus globuleux dans la séquence suivante (PS2). A la base des **Marnes à digonelles**, ils forment de gigantesques biohermes et biostromes (1 à 20m de long) composés de polypiers globuleux et massifs, atteignant la taille maximale des constructions à coraux rencontrées à ce niveau sur toute la plate-forme bourguignonne. Au-dessus, les **Calcaires à rhynchonelles** se différencient par stratocroissance des bancs calcaires micritiques au sein des Marnes à digonelles. Ils sont organisés en bancs

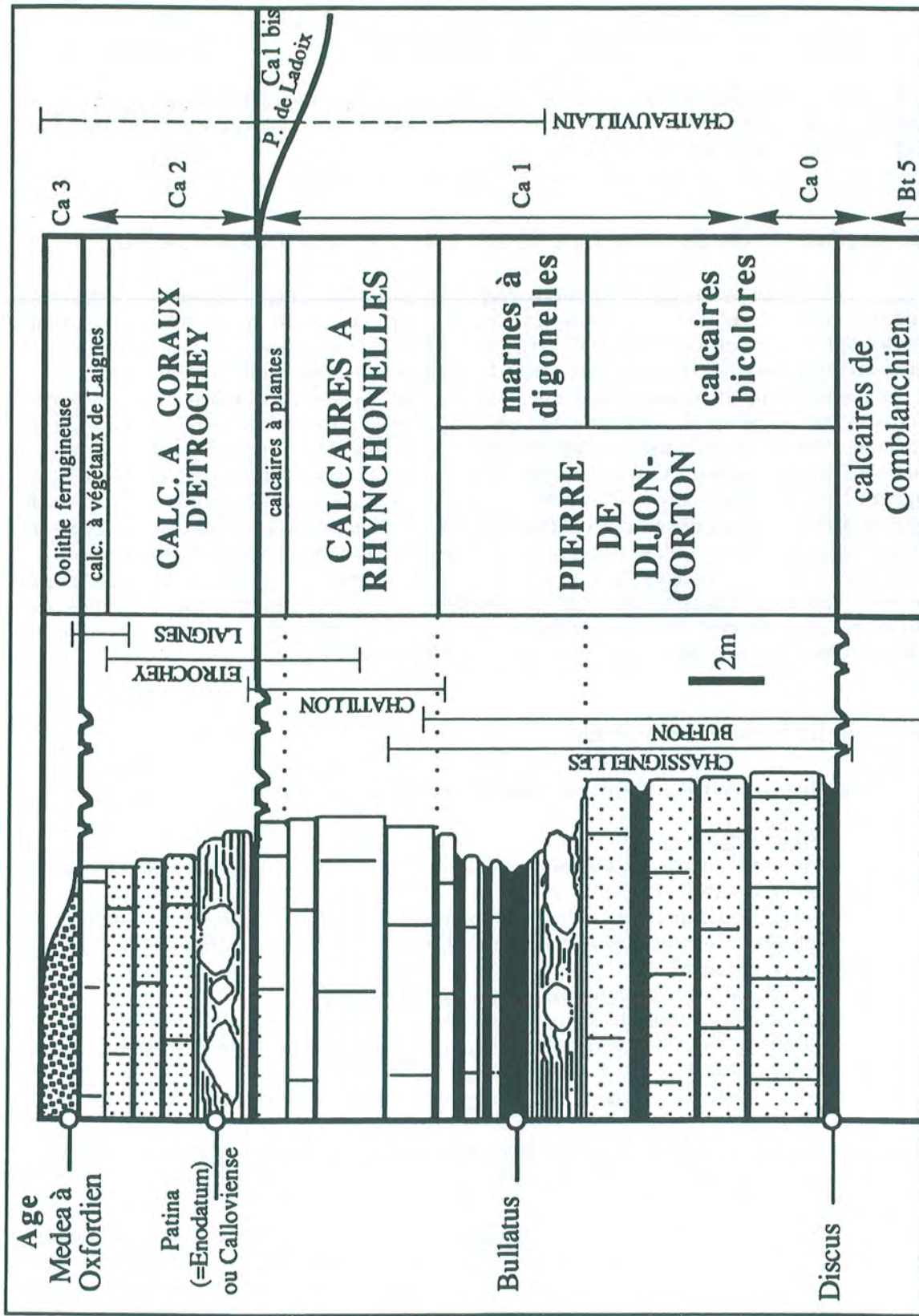


Fig.10 -Série stratigraphique schématique des formations carbonatées du Bathonien supérieur- Calloviaien inférieur du Sud-Est du Bassin de Paris (D'après Delance, Garcia & Laurin ,1991 modifié). Bt 5 à Ca 3: séquences reconnues dans cette étude.

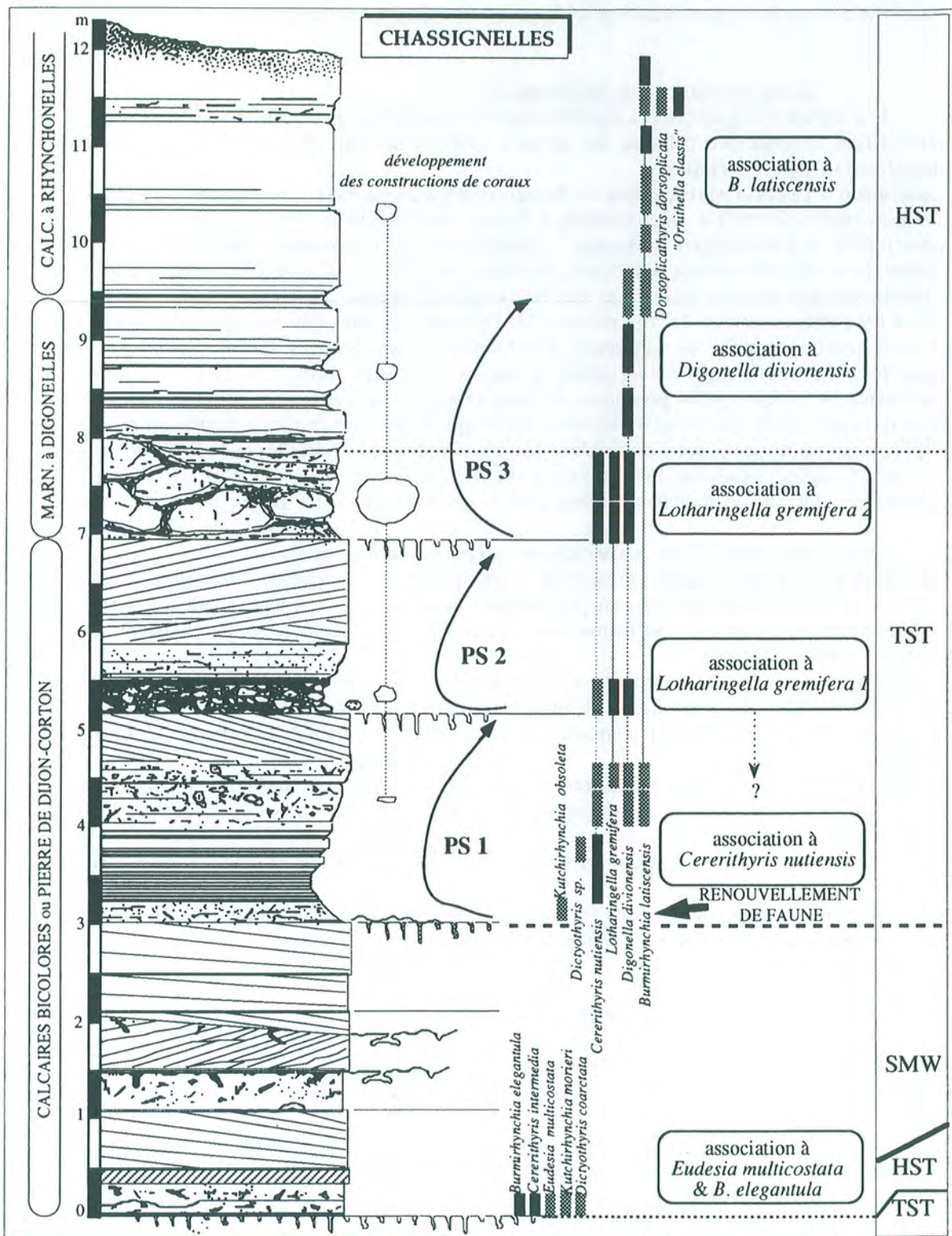


Fig. 11 - Coupe de la carrière de Chassignelles. Les trois paraséquences de la seconde séquence (cf. fig. 10) sont nommées PS1, PS2, PS3 dans la suite du texte. Remarquer le renouvellement de faune au sein des Calcaires bicolores et le développement des constructions à coraux dont la taille approximative est représentée en regard des paraséquences successives.

lumachelliques ou à oncoïdes délimités par des horizons bioturbés de plus en plus riches en rhynchonelles (coupe de la route). En aucun cas, il n'existe de limite tranchée entre ces deux formations comme le supposait une précédente interprétation (Floquet et al, 1989).

b/les associations de brachiopodes

Les variations qualitatives des brachiopodes (présence ou absence de certaines espèces) et quantitatives (abondance relative de certains taxons) servent de guides pour le repérage et l'identification des associations:

-Association à *Eudesia multicostata* et *Burmhirynchia elegantula* : les espèces caractéristiques de cette association diversifiée, mieux visible à Buffon, ont été retrouvées à Chassignelles;

-Association à *Cererithyris nutiensis* : caractérisée par l'abondance de *Cererithyris nutiensis* (adultes de petite taille et très nombreux juvéniles) et quelques *Dictyothyris smithi* ; deux individus de *Kutchirynchia obsoleta divionensis* ont été récoltés à la base de PS1;

-? dans les derniers termes de la séquence PS1, l'assemblage faunique change: à côté de *Cererithyris nutiensis* prennent place de nouveaux brachiopodes (nombreuses *Burmhirynchia latiscensis* et *Digonella divionensis*, rares *Lotharingella gremifera* de petite taille).

Association à *Lotharingella gremifera* 1: l'association est dominée par *Lotharingella gremifera* et *Digonella divionensis*; *Cererithyris nutiensis* est toujours présent mais en faible proportion (PS2). Cette association apparaît sans doute dans les derniers termes de la séquence PS1, où l'assemblage faunique change: à côté des *Cererithyris nutiensis* prennent place de nouveaux brachiopodes (nombreuses *Digonella divionensis*, rares *Lotharingella gremifera* de petite taille).

Dans la séquence PS3, trois associations successives sont reconnues:

-Association à *Lotharingella gremifera* 2 où abondent *Cererithyris nutiensis*, *Lotharingella gremifera* et *Digonella divionensis*, en proportions variables suivant leur localisation par rapport aux constructions à coraux; une forme rare rattachable à *Ornithella lagenalis* existe à ce niveau à Buffon (cf. coupe suivante);

-Association à *Digonella divionensis*, caractérisée par l'extrême abondance de *Digonella divionensis* (adultes de petite taille et larges et très nombreux juvéniles) associée à *Plagiostoma subcardiiformis*, tandis qu'ont disparu simultanément *Cererithyris nutiensis* et *Lotharingella gremifera*.

-Association à *Burmhirynchia latiscensis*, association marquée par l'abondance quasi exclusive de *Burmhirynchia latiscensis* accompagnée seulement de rares bivalves (*Plagiostoma subcardiiformis*).

Un niveau montre cependant d'autres brachiopodes ("*O. classis*" et *D. dorsoplicata*)

Un renouvellement de faune suit donc la surface qui limite les deux ensembles de séquences distingués au sein des Calcaires bicolores. Il en renforce la signification.

2/Coupe de Buffon (carrière ROCAMAT)

Les coupes de Buffon et de Châtillon (fig. 12) complètent par le haut et par le bas la coupe précédente. La première a fait l'objet d'une description succincte dans l'introduction.

Les Calcaires de Comblanchien sont séparés en deux ensembles par une surface de discontinuité bioturbée. Ils n'ont pu être détaillés mais montrent, à la base, dans un faciès micritique à petits oncoïdes et lithoclastes, un niveau de brachiopodes (contenant notamment *Burmhirynchia cf. thierachensis*). Le faciès à lithoclastes de l'unité micritique est de plus en plus boueux vers le haut, puis évolue vers un faciès à structures ocellées et voiles stromatolitiques de la zone intertidale (Purser, 1975). Après une surface de troncature, viennent environ 2 mètres de calcaires rattachés à la même formation, mais à indices de faune et de sédimentation nettement plus marines (nautile, brachiopodes, coraux, litages obliques décimétriques d'angle faible de dunes à influence tidale). Leur partie supérieure est riche en brachiopodes. Une surface bioturbée et perforée les sépare des calcaires bicolores.

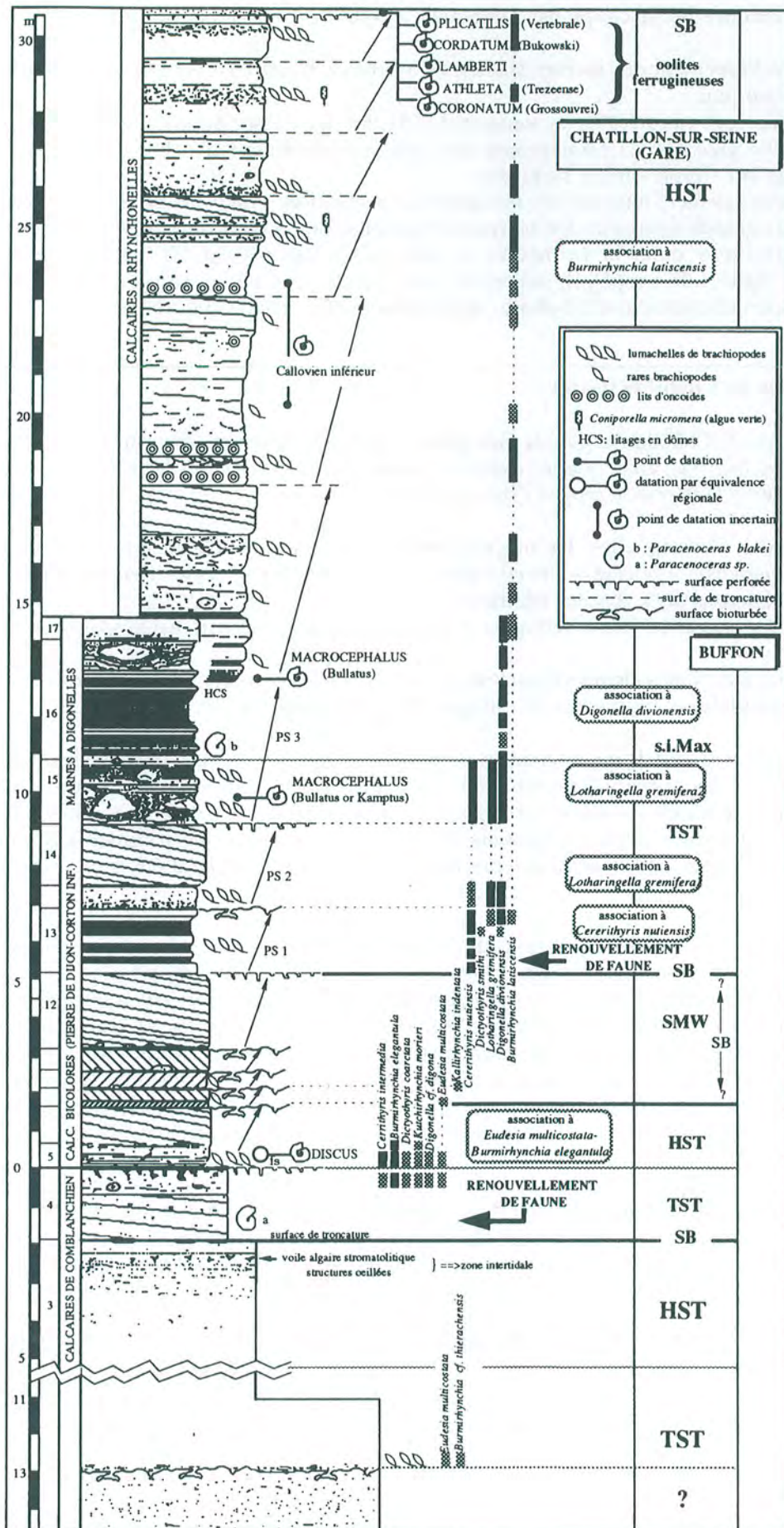


Fig. 12 - Coupes de Buffon et Châtillon

La partie supérieure de la coupe est semblable à celle de Chassignelles avec trois différences notables:

- le développement des marnes silteuses ("Marnes à *Eudesia*") à la base avec leur abondante faune caractéristique;

- l'absence des calcarénites au sommet de PS1; les deux associations (à *Cererithyris nutiensis* et à *Lotharingella gremifera* 1) caractérisant les séquences sédimentaires PS1 et PS2, se trouvent séparées ici par une simple surface bioturbée;

- le développement moindre des bioconstructions limitées à de petits biohermes isolés;

- la plus grande épaisseur des Marnes à digonelles où l'on rencontre des nautilus, les seules ammonites trouvées dans la formation et des bancs calcaires à HCS ("hummocky cross stratification", figures de tempêtes), indices de plus grande profondeur, sous la limite d'action des vagues permanentes en domaine "off-shore" (profondeur >40m selon Guillocheau, 1991).

3/Coupe de Châtillon (Gare)

La coupe de Châtillon expose la plus grande épaisseur observée (environ 18m) des Calcaires à rhynchonelles (fig. 12), ainsi que les dépôts à oolites ferrugineuses qui les recouvrent, datés du Callovien moyen à l'Oxfordien moyen (Thierry, 1966).

Comme à Chassignelles, les niveaux marneux prédominent à la base où l'on retrouve *Digonella divionensis* associée à *Burmirhynchia latiscensis*. Ces calcaires semblent ensuite organisés en séquences (fig.), chacune débutant

- (a) soit par des calcaires lumachelliques à *Burmirhynchia latiscensis* accompagnées de petits coraux, ou par

- (b) des niveaux à oncoïdes algaires à nucléus de rhynchonelles et de coraux, et se terminant par des calcarénites péloïdales et bioclastiques à litages obliques d'angle faible.

Ces séquences sont de moins en moins exprimées et épaisses vers le haut; cette tendance a pour effet de concentrer les niveaux à rhynchonelles. La surface d'érosion sommitale est profondément karstifiée. Elle matérialise la lacune correspondant aux Calcaires à coraux d'Etrochey, absents ici (cf. infra), et à tous les dépôts potentiels du Callovien moyen. Des fragments d'ammonites indéterminables (Thierry, 1965) ainsi que des belemnites (Javaux, 1992) ont été cités le long de cette coupe.

Les niveaux à oncoïdes et les niveaux à rhynchonelles qui apparaissent nettement tranchés ont en réalité une composition faunique identique. Hormis les *Burmirhynchia* qui constituent le nucléus des oncoïdes, il n'existe pas de rhynchonelles isolées dans les niveaux à oncoïdes. Dans les lumachelles, elles foisonnent par milliers et ne présentent pas de traces de transport; entre ces niveaux, elles apparaissent isolées, accompagnées de bivalves fouisseurs (*Plagiostoma subcardiiformis*, *Mesomiltha* sp., *Thracia* sp.). Ces niveaux sont de plus en plus fréquents vers le haut par la réduction d'épaisseur des séquences, en même temps qu'apparaissent des épis sporifères d'algues vertes dasycladales (*Coniporella micromera*), indices de très faible profondeur (Bassoulet et al., 1978; Thierry, 1985).

L'alternance de niveaux à *B. latiscensis* encroûtées ou non encroûtées par les algues peut être interprétée, au vu de l'Actuel, par la variation de paramètres environnementaux comme la qualité des eaux ou l'hydrodynamisme. Des variations localisées entraîneraient une sorte d'eutrophisation des eaux, dramatiques pour les peuplements monospécifiques et très denses de rhynchonelles, dont les coquilles seraient ensuite encroûtées par les algues cyanobactériennes. La morphologie des oncoïdes montre d'ailleurs qu'ils se sont formés en zone subtidale supérieure (Bernier, 1984), et qu'ils ont été fréquemment retournés (fréquentes perturbations hydrodynamiques). Ces fluctuations de l'environnement ont déjà été invoquées, comme caractérisant le milieu de vie des peuplements jalonnant la lignée *Burmirhynchia* depuis le Bathonien (Laurin, 1984).

4/interprétation séquentielle

Des trois coupes décrites, peuvent être dégagés les principaux faits marquants pour l'interprétation séquentielle :

pour les Calcaires de Comblanchien:

- 1/ une tendance à l'augmentation puis à la diminution de profondeur depuis une surface bioturbée avec faune marine jusqu'à des faciès d'émersion et une surface d'érosion;
- 2/ près du sommet, un décalage brusque vers des faciès plus marins ("basinward shift" *sensu* Van Wagoner *et al.*, 1990), matérialisé par une surface d'érosion.

pour les Calcaires bicolores:

- 1/ l'importance et l'abondance de la faune des Marnes à *Eudesia*;
- 2/ l'organisation en paraséquences limitées par des surfaces de ravinement et d'inondation marquant un approfondissement suivi du comblement par progradation de sables oobioclastiques de haute énergie sur une surface de non-dépôt ou des niveaux de galets remaniés ("transgressive lag deposit"); les marnes témoignent de milieux marins ouverts;
- 3/ l'empilement de ces paraséquences en deux ensembles: d'abord sur le mode plutôt agrasant puis sur le mode rétrogradant (paraséquences PS1, PS2, PS3) avec la tendance corrélatrice au développement des termes marneux, à la plus grande abondance et la diversification de la faune et au plus grand développement des bioconstructions;
- 4/ la surface d'inondation maximale postérieure au maximum d'abondance de la faune, reconnue, au sein de la paraséquence la plus marneuse, par la présence de faunes pélagiques et les indices de plus grande profondeur (HCS).

pour les Calcaires à rhynchonelles:

- 1/ une organisation en paraséquences limitées par des surfaces d'inondation marquant un approfondissement suivi du comblement par des boues carbonatées de faible énergie voire des épandages de sables péloïdaux.
- 2/ une nette tendance au comblement sédimentaire: faunes pélagiques auxquelles succèdent la disparition des détritiques fins, des indices de fluctuations fréquentes de l'environnement marin, l'apparition des algues vertes, pour aboutir à des milieux proches de l'émersion (cf. Calcaires à plantes, *infra*).
- 3) la réduction d'épaisseur et de développement des paraséquences précédemment définies avec l'absence de surfaces de ravinement marquantes, évoquant une position proximale dans un prisme progradant.
- 4) le caractère monospécifique des peuplements de brachiopodes sur des fonds boueux où ne coexistaient que de rares bivalves fouisseurs.
- 5) la signification séquentielle très voisine des niveaux à oncoïdes et des niveaux à rhynchonelles, les variations minimales de l'environnement qui leur confèrent leurs caractères différenciés, n'entrant pas dans l'ordre de variation de la séquence de troisième ordre.

Ces caractères sont ceux de cortèges de trois séquences (fig.12):

- séquence Bt5: représentée par son cortège de haut niveau (Calcaires de Comblanchien);
- séquence Ca0: représentée par un cortège transgressif (2 m supérieurs des Calcaires de Comblanchien), et un cortège de haut niveau (Marnes à *Eudesia* et partie inférieure des Calcaires bicolores)
- séquence Ca1: représentée par un cortège de bas niveau (SMW), transgressif (partie supérieure des Calcaires bicolores, Marnes à digonelles), et un cortège de haut niveau (Marnes à digonelles et Calcaires à rhynchonelles)

5/ datations

A la base, les Marnes à *Eudesia* sont datées par équivalence régionale de la sous-zone à *Discus*, par deux *Clydoniceras discus* trouvés à Val-Suzon (J. Thierry, comm.pers.); un exemplaire de *Clydoniceras* a été trouvé dans les Calcaires bicolores (Tintant, 1963).

Les Marnes à digonelles livrent divers Macrocéphalidés de la sous-zone à *Bullatus* ou *Kamptus* (Laurin *et al.*, 1990). La découverte d'un *Bullatimorphites bullatus* situé immédiatement sous les Calcaires à rhynchonelles à Châtillon (P. Courville et J. Thierry, comm. pers.), permet d'encadrer la surface d'inondation maximale entre la sous-zone à *Discus* et la sous-zone à *Bullatus*.

Des deux Macrocéphalidés cités par J. Thierry (1965; 1966) dans les Calcaires à rhynchonelles, l'un, de la zone à *Gracilis* provient en réalité des Calcaires à Coraux d'Étrochey (cf. *infra*); l'autre, trouvé dans la tranchée de la gare de Châtillon, est de la sous-zone à *Kamptus* ou de la zone à *Gracilis*.

6/enseignements

Cette première interprétation devra être validée à l'échelle de la plate-forme carbonatée mais aussi jusqu'aux domaines distaux à sédimentation argileuse. Néanmoins, elle fournit des pistes pour l'interprétation cohérente des variations fauniques chez les brachiopodes:

-le renouvellement des associations concorde avec une limite de séquence (Ca0) et surface d'inondation;

-le passage d'une association monospécifique à des associations polyspécifiques (Ca1), d'une paraséquence à l'autre, qui culmine avec le développement des bioconstructions est concomitant avec le phénomène de condensation attendu avant la surface d'inondation maximale (Van Wagoner *et al.*, 1990);

-les associations à forte dominance voire monospécifiques prédominent dans les cortèges de haut niveau (Bt5, Ca1); le relais d'une espèce (*D. divionensis*) par une autre (*B. latiscensis*) s'effectue lors du passage d'une sédimentation boueuse argileuse à une sédimentation boueuse carbonatée de plus faible profondeur.

I. B/La partie supérieure de la série

1/Coupe de Chateauvillain (Autoroute A26, fig. 13)

a/description:

Cette coupe située aux confins de la Haute-Marne (Floquet *et al.*, 1989) montre plusieurs ensembles sédimentaires non encore décrits:

-à la base, les derniers termes des Marnes à digonelles avec des bioconstructions à coraux.

-au-dessus d'une surface d'érosion perforée, des dépôts peu épais de calcarénites (non visibles sur la figure) organisées en séquences sédimentaires décimétriques, comprenant chacune un horizon bioturbé à la base suivi de petits "patches" coralliens et d'oobioparites à litages obliques. D'une extrémité à l'autre de l'affleurement, cette unité est nappée par des calcaires argileux bioturbés dans lesquels, à la base, on reconnaît un niveau riche en brachiopodes ou plusieurs lits isolés au sein de la série.

-au-dessus d'une nouvelle surface d'érosion, prennent place plusieurs niveaux à oolites ferrugineuses séparés par des surfaces d'érosion bioturbées, perforées... Le premier est un calcaire argileux bioturbé lumachellique avec une riche faune de brachiopodes et d'ammonites. Le suivant est une unité argileuse à débris carbonneux et rares brachiopodes. La coupe se termine par plusieurs bancs d'un calcaire très induré avec ou sans oolites ferrugineuses.

b/les associations de brachiopodes

L'examen de la succession verticale des espèces de brachiopodes permet comme précédemment de définir plusieurs associations:

-Association à *Lotharingella gremifera* avec *Cererithyris nutiensis*, *Lotharingella gremifera* présentes et *Digonella divionensis* abondantes voisinant avec les bioconstructions;

-Association à *Digonella divionensis*, où l'espèce *Digonella divionensis* associée à *Plagiostoma subcardiiformis* est très abondante.

Ces deux premières associations sont clairement identiques aux associations des coupes de Buffon et Chassignelles; le relais s'effectuant de façon continue par disparition des deux premières espèces et augmentation de l'abondance de *Digonella divionensis*.

-Association à *Kallirhynchia sp. et Digonella marcoui*, association riche en espèces surtout à la base; dans les marnes, se rencontrent des lits isolés de *Digonella marcoui* et quelques rhynchonelles en mauvais état rapportables à *Kallirhynchia sp.* Cette association marque un renouvellement quasi général de la faune de brachiopodes. Elle caractérise le système "Ladoix" à Ladoix (Laurin et al, 1990) défini par Floquet et al.(1989) et Laville et al.(1990).

-Avec l'association à *Septaliphoria orbignyana et Aulacothyris pala*, très riche en espèces et en individus, apparaît un nouveau renouvellement général de la faune de brachiopodes.

-"Association" à *Ivanoviella oxoniensis*, quelques individus de l'espèce caractéristique de cette association (cf. infra) elle aussi nouvelle, ont été trouvés dans les marnes à oolites ferrugineuses.

On remarquera que les renouvellements de faune concordent avec les surfaces d'érosion, renforçant les discontinuités physiques par des coupures fauniques majeures. Ce sont donc ces surfaces qui seront a priori les meilleures candidates à une interprétation comme limites de séquence.

Datations

Seuls les niveaux à oolites ferrugineuses ont livré une faune d'ammonites caractéristique (dét. J. Thierry & D. Marchand, cf. fig.13). Les Marnes à digonelles n'ont livré qu'une seule ammonite du Callovien. L'ensemble suivant, sans ammonites, identifié au système "Ladoix" grâce à sa faune de brachiopodes, est daté au sud de la Côte d'Or de la zone à *Gracilis* (sous-zone à *Koenigi*).

La coupe de Chateaufvillain expose ainsi plusieurs ensembles stratigraphiques bien délimités par des surfaces d'érosion et plus généralement par des surfaces de discontinuité, caractérisés par leur faune de brachiopodes, enregistrant chacun une fraction de zone ou de sous-zone d'ammonites.

2/Coupe d'Etrochey (Carrière de Roche)

"dans des mers peu profondes, des îles de madrépores ont surgi; un bouquet de palmiers de place en place les domine. Il y a des coquilles pareilles à des roues de chariot, des tortues qui ont trois mètres, des lézards de soixante pieds;"

Flaubert (Bouvard et Pécuchet)

a/Historique des travaux

Les carrières d'Etrochey (carrière de Roche, fig. 14 et 15), carrière des Charmes, carrière des Mergerons) ont fait l'objet de nombreuses études depuis le siècle dernier (Jules Martin, 1878) tant pour la stratigraphie que pour les faciès sédimentaires particuliers ou pour leur richesse en faune benthique et en végétaux.

A partir de ces affleurements, J. Thierry (1965, 1966, 1968, 1980) a défini les Calcaires d'Etrochey-comprenant les Calcaires à plantes, le banc à coniporelles, et les faciès récifaux sommitaux- comme un équivalent latéral des Calcaires à rhynchonelles, et précisé leur âge (voir stratigraphie générale, fig. 10). B. Purser (1975) en fait la localité-type des "Calcaires d'Etrochey" (i.e. Calcaires à rhynchonelles) considérés comme les faciès de lagon de la lithocline callovienne. B. Morestin (1982) décrit les microfaciès des différents ensembles stratigraphiques et les environnements biosédimentaires correspondants. J. Thierry (1985) propose une reconstitution paléocéologique du milieu de vie de l'algue *Coniporella micromera* du banc à coniporelles.

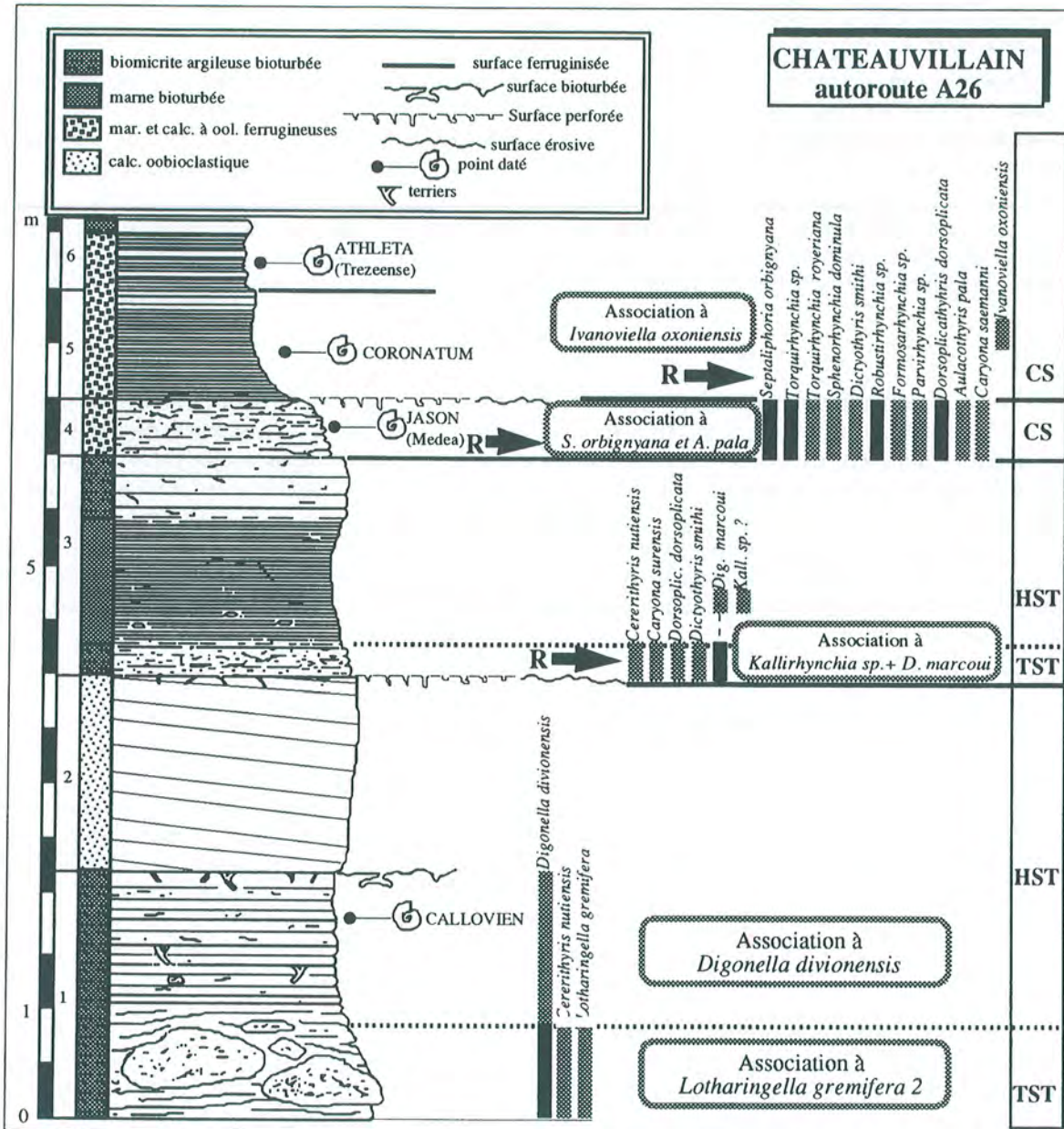


Fig. 13 - Coupe de Chateauvillain montrant les associations de brachiopodes du Callovien inférieur au Callovien supérieur. R: renouvellement de faune.

Dernièrement, les travaux ont surtout porté sur les faciès récifaux sommitaux. Auparavant considérés comme une barrière récifale (Purser, 1975; Rat, 1986) ou comme une séquence sédimentaire supplémentaire (Floquet *et al.* 1989), ceux-ci sont interprétés comme un ensemble stratigraphique particulier composé de trois unités biosédimentaires successives illustrant l'enfouissement des bioconstructions à coraux (Courville et Garcia, 1989; Garcia *et al.*, 1989). L'originalité de cet ensemble stratigraphique ("Calcaires à coraux d'Etrochey") est confirmé par l'important renouvellement de faune concordant avec la discontinuité qui le limite à la base (Laurin *et al.*, 1990); Floquet *et al.* (1991) reprennent et confirment cette interprétation.

b/Description de la coupe de la carrière de Roche

Seule cette coupe sera présentée dans ce travail. Elle rassemble les avantages de montrer plusieurs unités stratigraphiques accessibles en succession verticale et une grande richesse en brachiopodes. Des descriptions des deux autres affleurements peuvent être trouvées parmi les références citées.

Cette coupe (fig. 14, photo n° 4) expose trois grandes unités stratigraphiques: le sommet des Calcaires à rhynchonelles, les Calcaires à plantes surmontés du banc à coniporelles, et les Calcaires à coraux d'Etrochey.

Les Calcaires à rhynchonelles ont les caractères de ceux de la coupe de la gare de Châtillon en particulier avec l'association à *Burmirhynchia latiscensis*. La principale différence concerne la fréquence des phénomènes de dissolution des organismes aragonitiques.

Au-dessus, **les Calcaires à plantes** sont des calcarénites fines bioclastiques et oolitiques (Morestin, 1982) à litage oblique. Ils contiennent des rameaux aériens de plantes terrestres (Lemoigne et Thierry, 1968), des bois (Philippe, 1991) et des restes de poissons et de crocodiliens cantonnés aux milieux marins restreints (Buffetaut et Thierry, 1977). Le banc à coniporelles est un wackestone-packstone à oncolites, pellets et bioclastes, bioturbé, riche en épis sporifères et tiges de *Coniporella micromera*, algues vertes de très faible profondeur (Thierry, 1985). Dans la carrière de Roche comme partout ailleurs, ce banc est manifestement érodé et manque par endroits.

Auparavant considérés comme un complexe récifal (Purser, 1975; Thierry, 1985; Rat, 1986), **les Calcaires à coraux d'Etrochey** ont été découpés en trois unités biosédimentaires successives (Garcia *et al.*, 1989).

L'unité 1 (fig. 15) repose sur les restes du Calcaire à coniporelles ou sur les Calcaires à plantes. Elle se présente sous forme d'un monticule d'environ 4 m d'épaisseur et d'une trentaine de mètres d'extension latérale. Elle est constituée d'un chaos de bioconstructions de coraux et de boules à noyau de coraux corrodés et perforés, encroûtés concentriquement d'huîtres et de spongiaires. Les vides entre les bioconstructions et les boules à encroûtements concentriques (BEC) (photo n° 6) sont comblés par une micrite argileuse à riche faune épibenthique sessile de substrats durs. **Cette unité composite amalgame une tranche de temps assez longue pour permettre le développement de processus biologiques complexes** (croissance de bioconstructions, encroûtements, bioérosion- voir description dans Garcia *et al.*, 1989 ou la 2ème partie). La séquence d'activité biotique définie procède par **rétroaction taphonomique** ("taphonomic feedback" *sensu* Kidwell & Jablonski, 1983; Kidwell, 1991). *La croissance des bioconstructions facilite en retour l'installation de lithophages et surtout celle de la faune épibenthique sessile de substrats durs. La poursuite du phénomène peut aboutir à une sur-représentation de la faune épibenthique sessile dans un contexte de sédimentation boueuse qui a priori n'est pas favorable à son développement.* Cette notion seza développée dans la seconde partie de ce mémoire.

L'unité 2 est stratifiée. Elle s'appuie au nord sur l'unité 1 et repose directement sur le calcaire à coniporelles dans la partie sud. Au Nord, elle comprend de nombreuses colonies de coraux globuleuses, jointives, pluridécimétriques, emballées dans une oobiomicrorite de texture wackestone à packstone. Vers le sud, cette unité passe progressivement à des calcarénites à litages obliques où de petites constructions métriques, composées de plusieurs constructions unitaires, sont installées sur les pentes de progradation des dunes biooclastiques (photo n° 5). De nombreux brachiopodes et

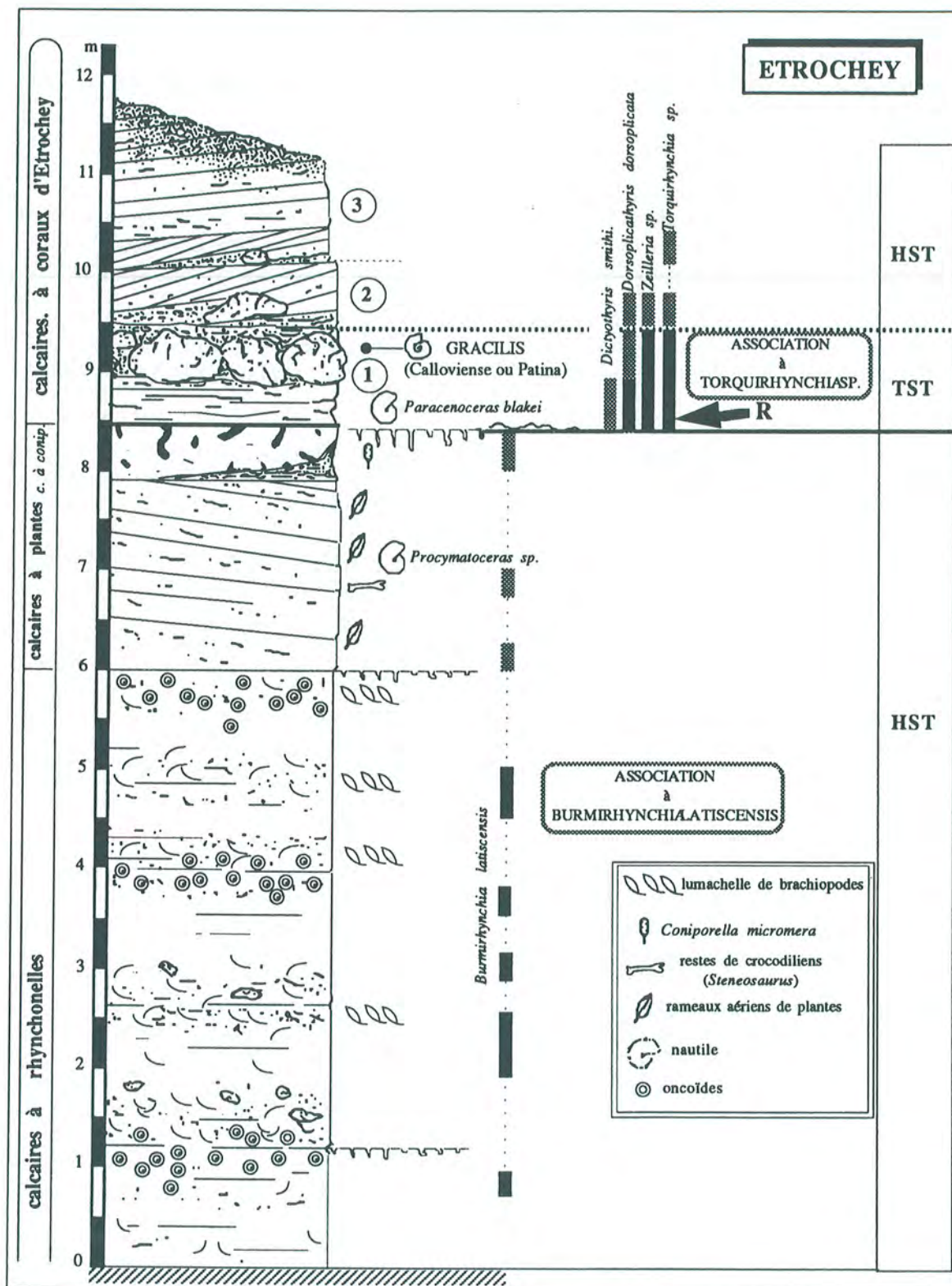


Fig. 14 - Coupe de la carrière de Roche à Etrochey. Pour l'extension latérale des unités 1 à 3 voir fig.15 . R: renouvellement de faune

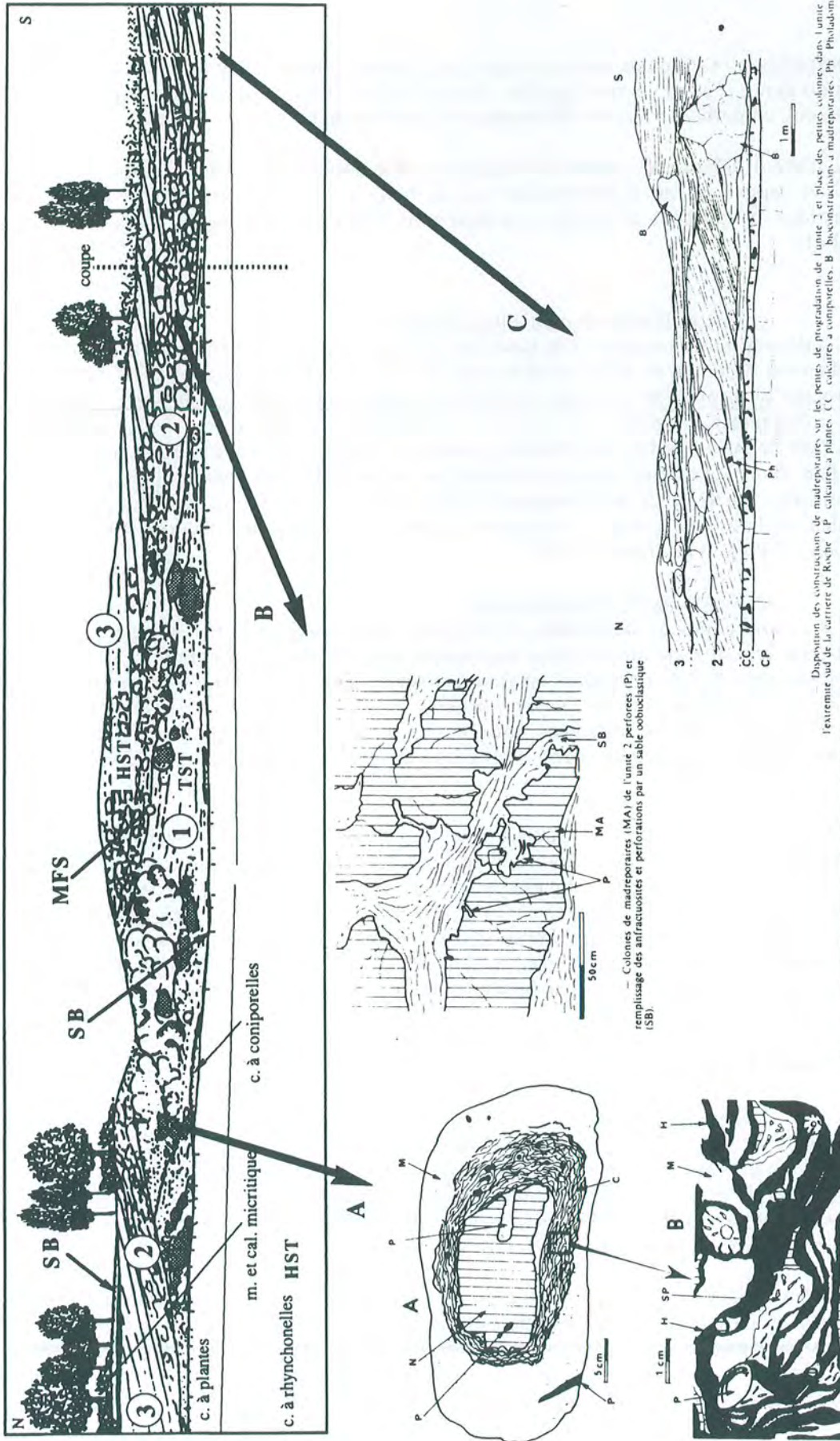


Fig. 15- Disposition des trois unités constituant les Calcaires à coraux d'Eirochey dans la carrière de Roche. La position approximative de la coupe (fig. 14) est indiquée. Détails sur l'état de conservation des constructions à madréporaires dans les trois unités (A: encroûtements concentriques; B: polyptiers corrodés; C: constructions enfouies par les sables ooblastiques (unité 2) et petites constructions peu développées (unité 3). En grisé, encroûtements concentriques au sein de l'unité 1.

Disposition des constructions de madréporaires sur les petites de progradation de l'unité 2 et place des petites volumes dans l'unité 3 à l'estremité sud de la carrière de Roche (P: calcaires à plantes; CC: calcaires à coniporelles; B: bisconstructions à madréporaires; Ph: Phyladomyces).

— Colonies de madréporaires (MA) de l'unité 2 perforées (P) et remplissage des anfractuosités et perforations par un sable ooblastique (SB).

— Boule à encroûtements concentriques de l'unité 1 (A) et détail du cortex (B). C: cortex; CP: ciment presque isopaque; H: salves d'huîtres; M: salves d'huîtres; M: micrite; N: noyau de polyptiers de madréporaires; P: perforations; S: plage sparginique; SP: spongiaires.

lamellibranches sont présents au sud, entre les colonies jointives. L'abondance des coquilles de bivalves du genre (*Perna*) est remarquable. Elles sont dissociées, et accumulées à plat, en tuiles ou verticalement, en gerbes, et vraisemblablement en position de vie.

L'unité 3 déborde et recouvre complètement le paléorelief correspondant à l'unité 1 et à l'unité 2 et repose au nord directement sur le banc à coniporelles. Elle est essentiellement oobioclastique et contient de petites constructions isolées, plus concentrées au voisinage du paléorelief.

c/Interprétation séquentielle et datations

La discontinuité majeure à la base des Calcaires à coraux d'Etrochey accompagnée d'un renouvellement de faune et de la superposition brutale d'environnements marins ouverts sur des faciès proches de l'émersion s'interprète aisément comme une **limite de séquence** (SB-fig. 14). Un **cortège transgressif marneux**, peu épais, se développe au-dessus (carrière des Mergerons). La condensation de faune traduite par l'unité 1 placerait la **surface d'inondation maximale** (MFS) au sein de l'unité ou à son toit, ce qui correspondrait alors à la surface de progradation des unités calcarénitiques (**cortège de haut niveau**). Cette surface d'inondation maximale est datée par ammonites, de la zone à *Gracilis* (sous-zone à *Calloviense* ou *Patina*- Thierry, 1965, 1968; révisé comm. pers., Buffetaut et Thierry, 1977).

d/Associations de brachiopodes

Le renouvellement de faunes de brachiopodes amène au dessus de l'association à *Burmirhynchia latiscensis* monospécifique, une **association oligospécifique tout à fait originale** (fig. 14), avec notamment "*Torquirhynchia*" sp. dont l'attribution générique est à préciser, de même pour "*Zeillera*" sp., accompagnés de *Dorsoplicathyris dorsoplicata* et de rares *Dictyothyris smithi*. Toutes ces espèces sont représentées dans l'unité 1, trois seulement dans l'unité 2 dans les accumulations de faune abritées derrière les bioconstructions; de rares *Torquirhynchia* sp. existent dispersées dans l'unité 3.

Dans une carrière proche (carrière des Mergerons -ETRD), existe à la base d'une unité marneuse équivalente à l'unité 1, une lumachelle de brachiopodes écrasés avec *Dorsoplicathyris dorsoplicata* accompagnées de *Torquirhynchia* sp. et peut-être de *Perrierithyris perrieri*; elle représente la même association dans un environnement dépourvu de bioconstructions et de substrats durs susceptibles d'assurer sa diversité. Il est remarquable également de constater que le renouvellement de faune benthique se traduit dans la faune nectonique par la superposition d'espèces de nautes (fig. 14) appartenant à deux lignées différentes (Tintant, comm. pers.).

3/Coupe de Laignes

a/Description

Située à la sortie de Laignes en direction de Tonnerre, cette coupe (VAL, fig. 9) de bord de route a été exploitée peu après la fin des travaux de rectification. Elle est depuis mal visible. Elle montre un ensemble de calcaires à dominante boueuse non encore décrits, à faciès particuliers (**Calcaires à végétaux de Laignes**) ainsi que l'Oolithe ferrugineuse et les marnes à spongiaires oxfordiennes, au-dessus d'une surface d'érosion (fig. 16).

Les Calcaires à végétaux de Laignes sont organisés en paraséquences élémentaires séparées par des surfaces bioturbées, composées de calcaires argileux à la base, évoluant vers des faciès de plus faible profondeur (biomicrites et calcaires microbioclastiques). Les faciès ont, en outre, plusieurs particularités:

-les coraux conservés sous forme de géodes contiennent souvent de la blende engrenée avec la sparite;

-des fragments de végétaux sont rencontrés à plusieurs niveaux;

-il existe un lit de chailles au-dessus de la deuxième surface bioturbée; ces chailles longues de quelques centimètres contiennent des fragments de tiges de *Brachyphyllum desnoyersi* (dét. Marc Phillippe);

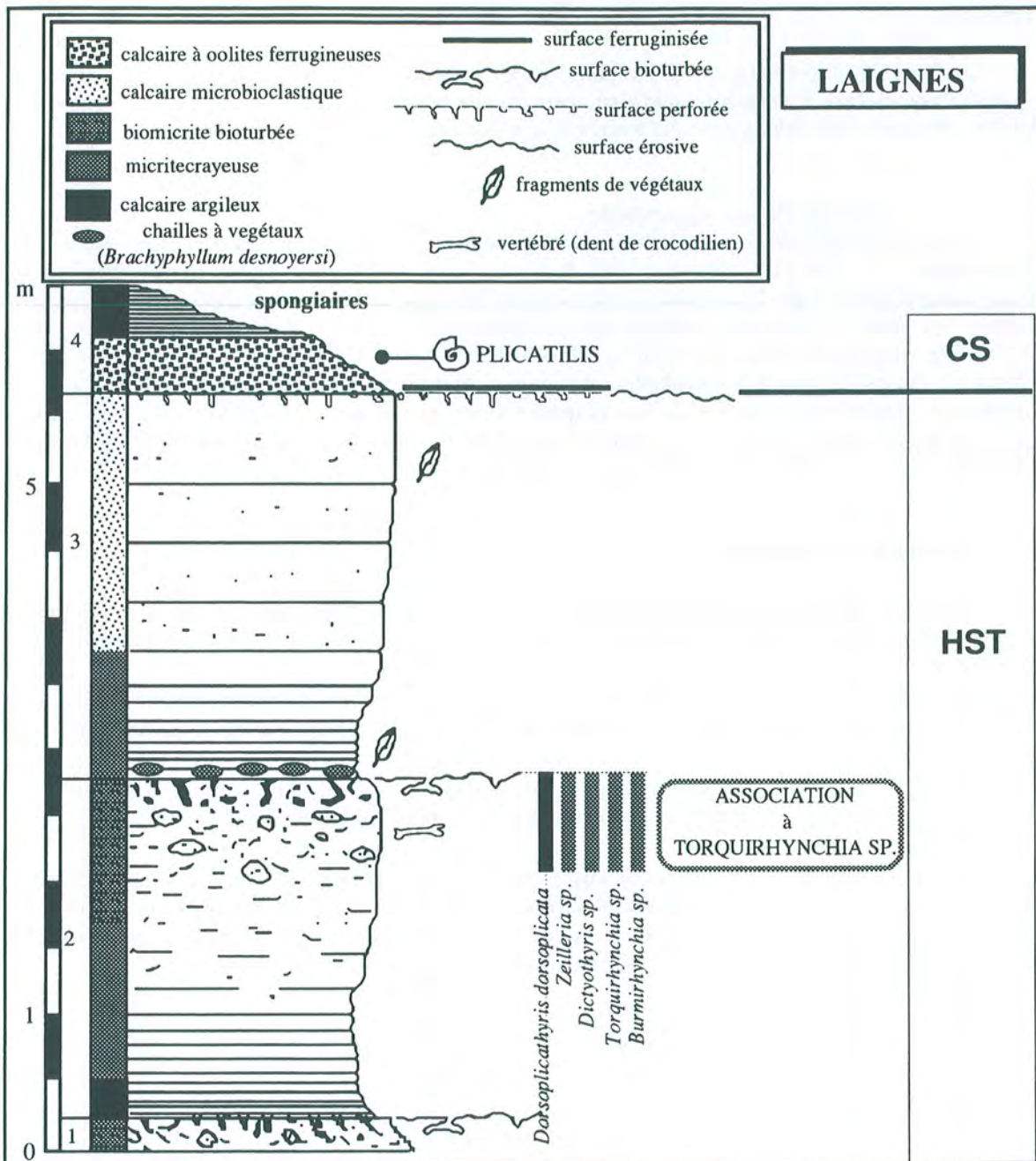


Fig. 16 - Coupe de Laignes montrant les calcaires à végétaux de Laignes, formation carbonatée nouvelle la plus récente préservée sur la plate-forme bourguignonne. Elle se rattache aux calcaires à Coraux d'Etrochey par identité de faune et de flore, et viendrait se placer stratigraphiquement au dessus de ces calcaires (cf. carrières d'Etrochey).

des restes de vertébrés (dents de crocodiliens et de poissons pycnodontiformes) ont été trouvés dans le niveau de faune principal ;

- la série calcaire contient de nombreux bioclastes dissous, sous la surface d'érosion sommitale.

Un horizon situé sous la surface bioturbée concentre la faune de brachiopodes où l'on reconnaît l'association à *Torquirhynchia sp.*, caractéristique des Calcaires à coraux d'Etrochey. Un individu du genre *Burmihynchia* a été trouvé à ce niveau également.

b/Interprétation séquentielle

La coupe montre deux paraséquences complètes déposées en réponse à deux fluctuations du niveau marin. Les différents éléments cités indiquent que ces fluctuations étaient minimes, les milieux restant proches de l'émersion. La dominante boueuse et les indices d'émersion rappellent fortement les Calcaires à rhynchonelles; le genre *Burmihynchia* semble d'ailleurs encore, et pour la dernière fois, représenté dans ces milieux. Morestin (1982) et Thierry(1985) citent des calcaires argileux à rognons siliceux à *Brachyphyllum desnoyersi* analogues, au-dessus des Calcaires à coraux d'Etrochey. L'identité d'association de brachiopodes place les Calcaires à végétaux de Laignes dans la même séquence que les Calcaires à coraux d'Etrochey; derniers faciès de plate-forme du Dogger, ils constitueraient le cortège de haut niveau de cette séquence.

4/conclusion séquentielle

Malgré le caractère discontinu des affleurements qui ne permet pas l'observation des unités en superposition verticale, les trois coupes présentées illustrent deux séquences en domaine de plate-forme (fig.9):

☞ -une séquence (Ca1 bis) peu développée, représentée à Chateauvillain par un cortège transgressif calcarénitique et riche en brachiopodes suivi d'un cortège de haut niveau marneux ("système Ladoix");

☞ -une séquence (Ca2) représentée par un cortège transgressif réduit, un niveau de condensation et un cortège de haut niveau calcarénitique (Etrochey) ou boueux (Laignes);

☞ Les faunes de brachiopodes apparaissent une nouvelle fois concentrées dans les cortèges transgressifs et particulièrement autour des bioconstructions où le phénomène de rétroaction taphonomique favorise l'ensemble de la faune épibenthique. Les associations apparaissent, chacune, caractéristiques des séquences dans lesquelles on les trouve.

II/séries du domaine de transition

De ce fait, dans le domaine de transition, apparaissent des formations argileuses non décrites mais les séries de la plate-forme carbonatée sont encore identifiables. La stratigraphie séquentielle prédit de plus, une tendance à l'apparition de cortèges de bas niveau et au développement des cortèges transgressifs vers le domaine distal. Les coupes cardinales présentées sont situées aux confins de la Nièvre et de l'Yonne, sont successivement celles des **coupes de La Manse, Voutenay-sur-Cure, ferme de Blin et ferme Saint-Maurice** (fig. 9). Elles ont été choisies pour leur bonne représentativité des séquences Bt5 à Ca2 définies sur la plate-forme. Les observations seront complétées au besoin par les travaux d'auteurs antérieurs.

1/Coupe de la carrière de la Manse

a/la série

A la faveur de la réfection des voies d'accès à cette carrière, par ailleurs déjà étudiée pour les formations oolitiques bathoniennes (Rebourg, 1982), la base marneuse de la série a pu être observée et quelques faunes collectées (fig. 17).

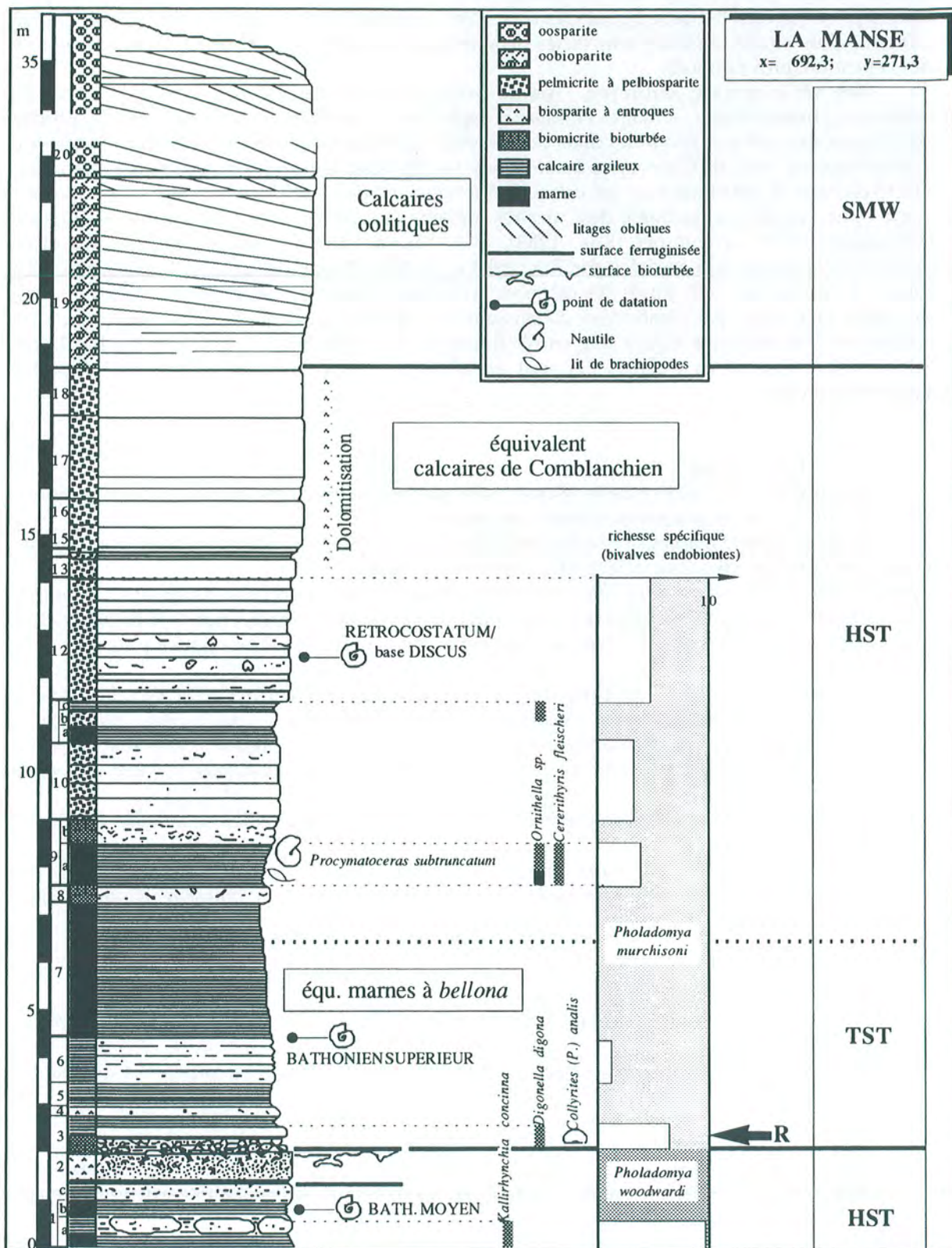


Fig. 17 - Coupe à la base de la carrière de la Manse près de Clamecy. R: renouvellement de faune

Les enseignements stratigraphiques de cette coupe sont multiples.

-**une discontinuité physique nette** affectant un banc de calcaire à entroques découpe la série marneuse en deux parties; un premier ensemble (1m) de calcaires et de marnes et un second plus épais débutant par un niveau bioturbé à galets remaniés dans lequel les bancs sont de moins en moins épais ou absents puis stratocroissants; leur faciès pelmicritique rappelle le Calcaire de Comblanchien, à faciès cependant plus profond;

-**une série épaisse, oolitique**, (partie principale des carrières) est organisée en corps métriques à plurimétriques, à litages obliques d'angle fort et surfaces de troncature; il est difficile de distinguer des surfaces continues dans cet ensemble (niveaux de terriers visibles dans la carrière de Villepreney au nord de Clamecy) qui semble résulter du dépôt de sables oolitiques dans un milieu de forte énergie; la transition avec les calcaires inférieurs est peu visible et semble se faire par un contact franc. Au-dessus, viennent des calcaires argileux et calcaires micritiques (unité G -Ledier, 1986), glauconieux au sommet (Roy, 1983), avec l'association à *Eudesia multicosata* et *B. elegantula* (d'après les faunes citées par Roy, 1983 et Ledier, 1986; et les échantillons revus de La Chapelle-Saint-André- coll. Roy). Ces calcaires oolitiques, granocroissants, disparaissent au sein d'une série marneuse, par diminution d'épaisseur, au sud du domaine de transition (région de Chateauneuf-Val-de-Bargis-Roy, 1983); corrélativement, ils s'affinent et se chargent en bioclastes (Ledier, 1986). Quand ils existent, ils sont encadrés par les deux niveaux de brachiopodes précédemment cités.

b/les faunes

Les faunes de la carrière de la Manse, bien que peu abondantes en raison des conditions d'affleurement, apportent plusieurs éléments concordants:

-le découpage de la série marneuse en deux ensembles par la surface de discontinuité est conforté par une **coupure faunique** chez les brachiopodes et les bivalves fouisseurs;

-la partie inférieure livre *Kallirhynchia concinna* et la partie supérieure, une faune avec *Digonella digona* et *Collyrites analis* (échinide) à la base puis un lit localisé dominé par *Ornithella sp.* Ces espèces appartiennent à **trois associations distinctes** qui seront décrites en entier plus loin dans l'analyse;

-chez les bivalves fouisseurs, la **coupure est marquée** par le remplacement de *Pholadomya woodwardi* par *Pholadomya murchisoni*; la différence morphologique des deux espèces exclut toute ambiguïté de détermination; la seconde est par ailleurs connue et abondante dans toute la série marneuse du Bathonien supérieur de Bourgogne (Marnes à *Pholadomya bellona* ou *lyrata* [=murchisoni]);

-les bivalves fouisseurs sont les représentants les plus abondants et diversifiés de la faune benthique avec les brachiopodes (fig. 17);

-la faune la plus diverse est celle du niveau 9a, où existent aussi des nautilus; ce niveau se place peu après l'inversion de tendance stratodécroissante/stratocroissante et succède à la surface d'inondation maximale.

c/interprétation séquentielle

Les données fournies par la coupe de la Manse permettent en première approche de discerner trois séquences:

1/**une séquence à la base (dans le Bathonien moyen)** plus définie par sa limite supérieure que par ses caractères intrinsèques;

2/**une séquence avec renouvellement de faune dans le Bathonien supérieur** avec un cortège transgressif marneux et un cortège de haut niveau calcaire de moins grande profondeur;

3/**une séquence représentée par un cortège de bas niveau (SMW)** indiquée par l'apparition brusque des calcaires oolitiques de haute énergie et de faible profondeur, au-dessus des calcaires à faciès Comblanchien et en direction du domaine distal (basinward shift).

2/Coupe de Voutenay-sur-Cure

a/description et faunes

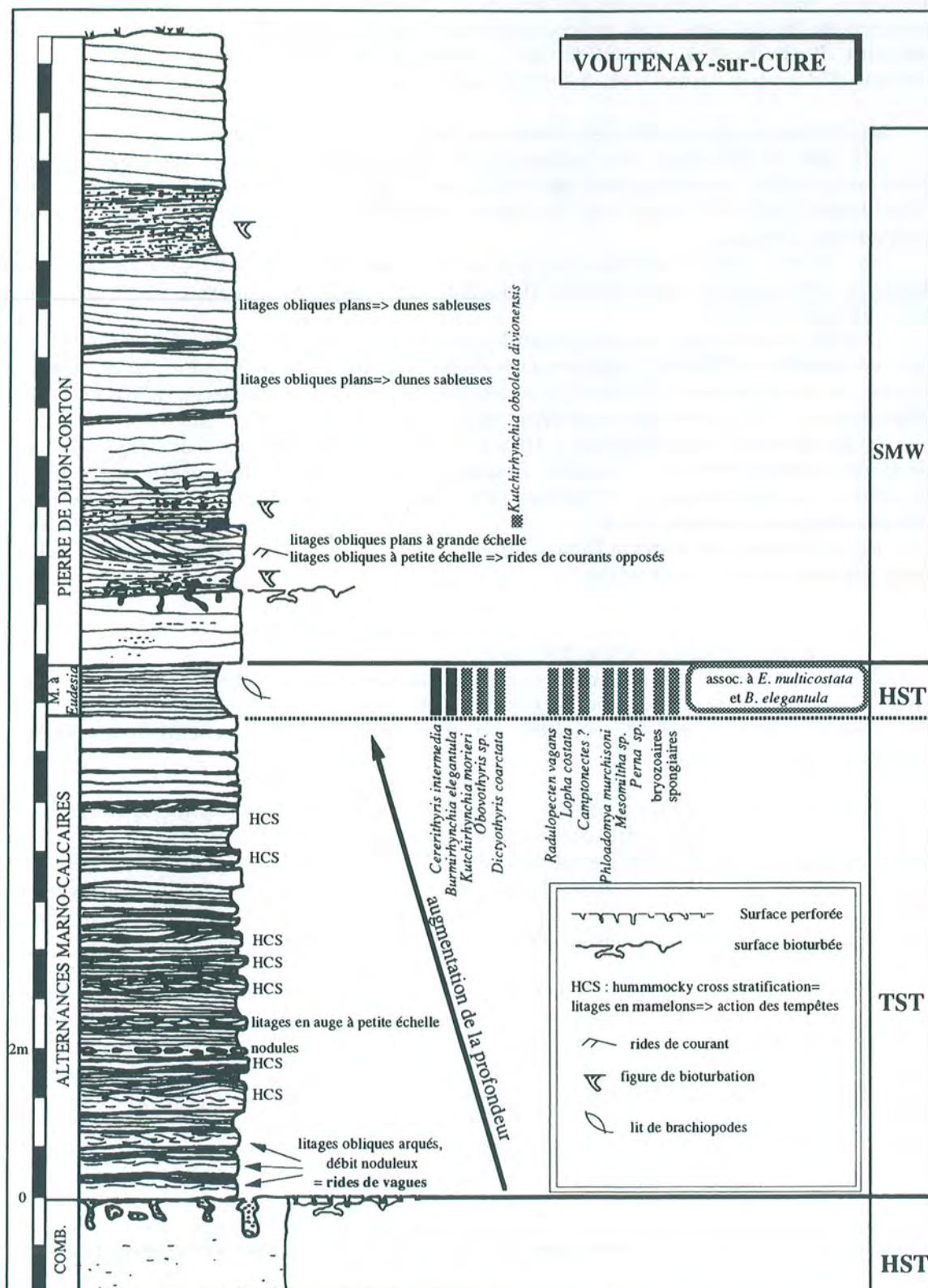


Fig. 18 - Coupe de Voutenay-sur-Cure dans le domaine de transition, représentant l'équivalent de la partie moyenne de la série de plate-forme (marnes à *Eudesia* et Pierre de Dijon-Corton)

La coupe de bord de route de Voutenay-sur-Cure permet de suivre l'évolution de la partie moyenne de la série ("Pierre de Dijon-Corton"). Sa principale particularité est l'existence d'alternances marno-calcaires entre le Calcaire de Comblanchien et le système "Dijon-Corton" proprement dit (fig.18). Une unité marneuse médiane livre une riche faune de brachiopodes avec notamment *Burmishynchia elegantula*, *Kutchirynchia morieri*, *Cererithyris intermedia* qui permettent d'identifier l'association à *Burmishynchia elegantula* et *Eudesia multicosata*.

Les alternances marno-calcaires présentent des structures particulières:

-à la base le débit noduleux fait apparaître, dans plusieurs bancs, des litages obliques arqués à petite échelle ou encore des litages obliques en auge à petite échelle; ces litages pourraient être des litages de rides de vagues, ou de courant, amalgamées; les derniers bancs de l'alternance sont dépourvus de litages;

-des lits de nodules calcaires sont présents; ils sont analogues aux ovoïdes décrits par Guillocheau (1990) comme des structures d'érosion/remplissage de tempêtes, fréquents dans le domaine offshore proximal;

-plus haut, les bancs calcaires forment fréquemment un doublet micrite/calcsiltite à litages obliques en mamelon (HCS) de rides de tempêtes; ces HCS ne sont pas érosifs les uns sur les autres; ces structures, en accréation verticale, sont caractéristiques de dépôts de tempêtes en domaine offshore, par opposition aux HCS de shoreface qui s'érodent les uns les autres (Guillocheau, 1990);

-en lame-mince, les calcsiltites à HCS sont des micrograinstones à quartz et éléments bioclastiques remaniés très fins (coquilles fréquentes, foraminifères, bryozoaires et spongiaires rares), lités, à granoclassement en bandes; elles s'opposent aux micrites sans structures qui contiennent de petits grains de quartz;

-les calcarénites du système Dijon-Corton montrent des litages à grande et petite échelle, opposés, dénotant les influences tidales;

b/Interprétation sédimentologique:

Chaque doublet représente **une période de sédimentation autochtone (micrite) et un ou plusieurs événements de haute énergie** (forte tempête, tsunami [Düringer, 1982]) dont les forts courants associés (Kreisa et Bambach, 1982) arrachent et apportent et remanient les éléments bioclastiques à grande profondeur.

Les figures de tempêtes en général sont un bon indicateur de paléoprosfondeur: elles sont caractéristiques du **domaine offshore**, sous la limite d'action hydrodynamique des vagues permanentes, dans une tranche bathymérique comprise entre -40 et -80m (Guillocheau, 1990, 1991). En outre, la rareté des figures d'érosion à la base, la finesse du matériel, et la fréquence des HCS dans les alternances plaident pour des **dépôts distaux dans le domaine offshore** (cf. fig. 36, 37-Aigner, 1982; Düringer, 1982; Guillocheau, 1990, 1991).

Si l'on se réfère aux structures sédimentaires pour une interprétation directe, les alternances marno-calcaires montrent une tendance à l'augmentation de profondeur avec successivement soit des rides de vagues (profondeur < 40m), soit des rides de tempêtes amalgamées, et des ovoïdes (**domaine offshore proximal**, profondeur de l'ordre de 40-60m) puis des rides à HCS de **domaine offshore distal** (profondeur voisine de 60-80m). L'absence de figures de tempêtes au sommet pourrait indiquer soit le manque d'événements de haute énergie dans la tranche de temps correspondante, soit plus probablement, une profondeur trop importante pour enregistrer de tels événements (**p > 80m**). Ces profondeurs qui paraissent importantes peuvent pourtant être atteintes en 50 km (distance à la coupe de Buffon) à niveau marin constant, avec une pente sédimentaire de l'ordre de 0,1°. Ces valeurs sont compatibles avec celles de Guillocheau (1990, p. 183) et celles des domaines de rampes en général (Van Wagoner *et al.*, 1990). Les alternances à HCS contrastent avec les calcarénites du système "Dijon-Corton" (dunes résultant de l'action de courants tidaux) qui indiquent des **paléoprosfondeurs bien inférieures**.

c/Interprétation séquentielle:

L'interprétation de la coupe en termes de paléoprosfondeur fait donc apparaître:

-une limite de séquence représentée par une surface d'érosion au toit du Calcaire de Comblanchien;

-une séquence comprenant un cortège transgressif avec indices de relativement grande profondeur et sans doute une augmentation de la profondeur jusqu'à une surface d'inondation maximale dans les marnes où se concentre la faune benthique; le cortège de haut niveau est représenté par les niveaux marneux; cette séquence correspond à la séquence Ca0 définie à Buffon avec un cortège transgressif montrant des influences tidales;

-la limite supérieure de cette séquence serait à placer à la base des calcaires du système "Dijon-Corton" qui met brusquement en contact des faciès de faible profondeur sur des faciès profonds (basinwardshift traduisant une baisse du niveau marin).

3/Coupe de la ferme de Blin et de la ferme Saint-Maurice

a/Description

Situées au nord de Clamecy (fig. 9), ces coupes illustrent les formations calloviennes dans le domaine de transition. Elles ont fait l'objet d'études antérieures (Rebourg, 1982; Thomas, 1990); la dernière ayant précisé les attributions stratigraphiques par les datations des ammonites (J. Thierry) et par les associations de brachiopodes (J.-P. Garcia) . La première coupe (fig. 19) se place au-dessus des calcaires micritiques stratocroissants (unité G de Ledier, 1986). Les brachiopodes correspondants (*Burmihynchia elegantula* etc...) ont d'ailleurs été trouvés en champs au pied de la coupe (Rebourg, 1982). Plus au sud, on trouve sur ces calcaires, des calcaires lenticulaires, très bioturbés, à bioclastes encroûtés avec *Digonella divionensis* (affleurement de Corbelin). Des calcaires bioclastiques crinoïdiques viendraient se placer immédiatement à la base de la coupe (Ledier, 1986).

On reconnaît sur la coupe de la ferme de Blin (fig. 19):

-une série de calcarénites, à la base, séparées par des niveaux bioturbés;

-une unité marneuse épaisse suivie de biomicrites bioturbées contenant des ammonites et une riche faune benthique dont des spongiaires et bryozoaires;

-un ensemble de calcarénites oobioclastiques à litages obliques plans ou en auge, de dunes tidales, indiquant des paléocourants dirigés vers le nord. L'épaisseur est de l'ordre d'une dizaine de mètres.

La carrière de la ferme Saint-Maurice montre une surface perforée et ferruginisée surmontée d'une unité intensivement bioturbée et bioclastique à ammonites et bivalves et de calcaires à chailles du Callovien moyen (Roy, 1983; Ledier, 1986).

b/Associations de brachiopodes

Deux niveaux sont riches en brachiopodes (5a et 8-fig. 19). Les espèces *Kallirhynchia sp.*, *Digonella marcoui*, *Dictyothyris smithi*, *Caryona surensis/versiplicata*, *Dictyothyris smithi* identifient l'association à *Kallirhynchia sp.* et *D. marcoui*. Cette association est accompagnée d'une abondante épifaune de substrats durs. Elle permet de reconnaître comme à Chateauvillain, le système "Pierre de Ladoix".

c/Interprétation et datations

La base de la série a les caractères d'un cortège transgressif (niveaux marneux bioturbés développés, abondance de la faune). La surface d'inondation maximale se situerait dans la principale unité marneuse. Le cortège de haut niveau (daté de la sous-zone à Koenigi ou Gracilis) est marneux et bioturbé avec condensation de la faune.

Les calcarénites épaisses constituent le cortège de bas niveau (SMW) de la séquence suivante avec décalage des milieux proximaux sur les milieux distaux et agradation de paraséquences déposées en milieux de forte énergie. Le reste de la séquence, réduit à un niveau calcaire bioturbé représente, par identité de datation (sous-zone à Patina), l'équivalent condensé des Calcaires à coraux d'Étrochey et les Calcaires à végétaux de Laignes.

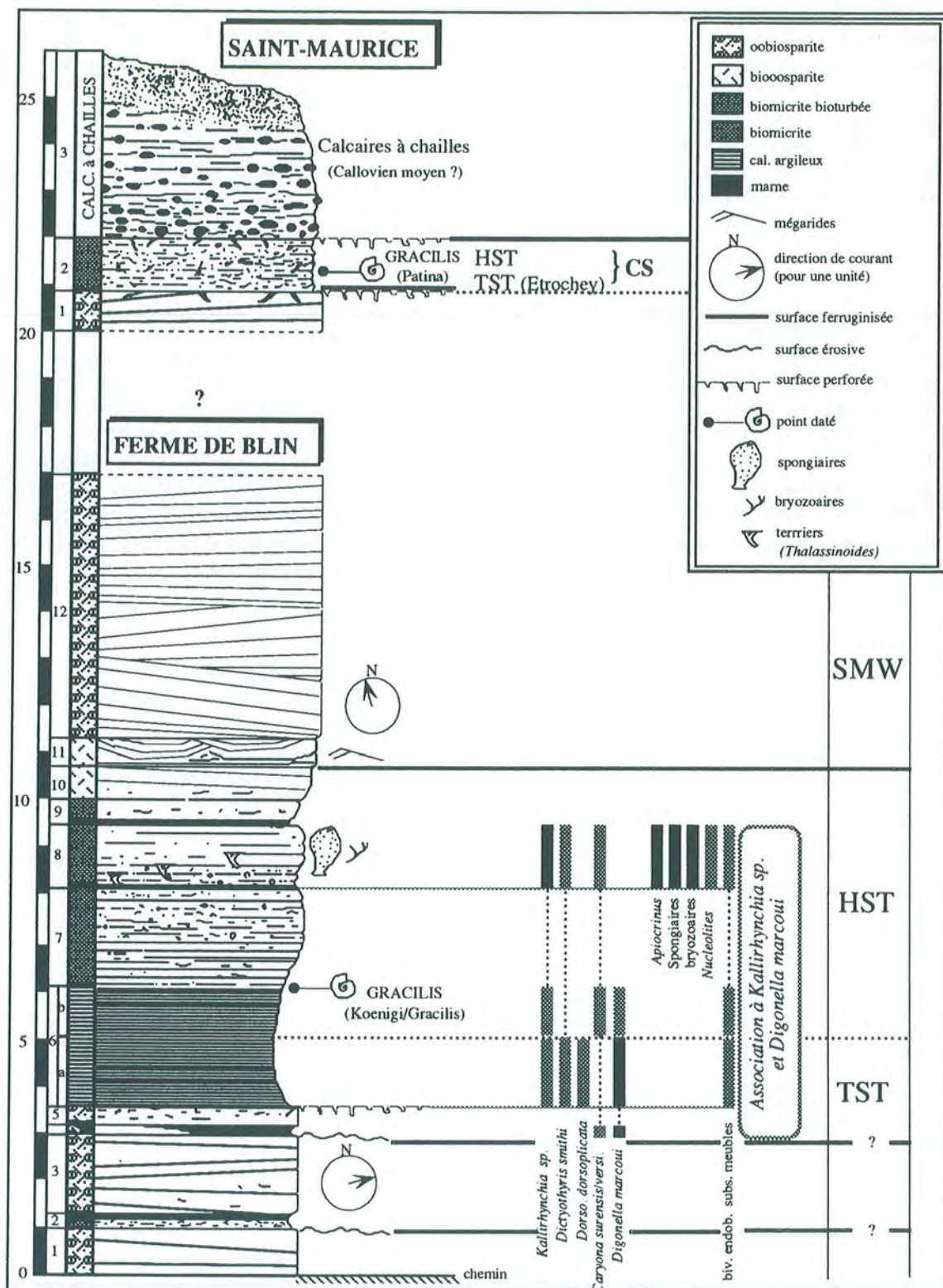


Fig. 19 - Deux coupes exposant les formations calloviennes du domaine de transition au nord de Clamecy (Nièvre). L'association à *Kallirhynchia* sp. et *Digonella marcoui* caractérise le système Ladoix (séquence Ca1 bis). La séquence Ca 2 est représentée par un prisme de bordure de plate-forme (SMW) et un intervalle condensé correspondant aux cortèges développés sur la plate-forme (Etrochey, Laignes).

4/Conclusion: relations entre le domaine de plate-forme et le domaine de transition

Les 4 coupes du domaine de transition présentées et les références aux travaux régionaux antérieurs étendent et complètent les séquences établies à partir des séries de plate-forme:

☞ **séquence Bt4:** cette nouvelle séquence se place à la fin du Bathonien moyen; son équivalent de plate-forme est à rechercher dans la formation de l'Oolithe blanche, sous les Calcaires de Comblanchien.

☞ **séquence Bt5:** cette séquence comprend un cortège transgressif marneux (zone à *Retrocostatum*) et un cortège de haut niveau calcaire; en domaine de plate-forme, le cortège de haut niveau et vraisemblablement une partie du cortège transgressif doivent correspondre aux Calcaires de Comblanchien à Buffon; une telle corrélation met en correspondance deux niveaux de brachiopodes: le niveau à *Ornithella* sp. avec le niveau à *Burmirhynchia* cf. *thierachensis*.

☞ **séquence Ca0:** cette séquence débute dans le domaine de transition par un prisme (SMW) épais et oolitique qui disparaît vers le sud; le cortège transgressif est représenté par les alternances calcaires micritiques / marnes au sud, à HCS au nord (Voutenay), et par des pelsparites à litage oblique (dunes tidales?) en domaine de plate-forme (Buffon); il montre verticalement une augmentation de la profondeur (glauconie) et latéralement des calcaires de moins en moins profonds en direction de la plate-forme; le cortège de haut niveau marneux ("Marnes à *Eudesia*") ou micritique est très étendu dans les deux domaines et caractérisé partout par l'association à *Eudesia multicostata* et *Burmirhynchia elegantula*.

☞ **séquence Ca1:** les coupes du domaine de transition apportent peu d'éléments pour cette séquence, si ce n'est la confirmation de l'existence du cortège de bas niveau correspondant à la partie inférieure du système "Dijon-Corton", de la condensation du cortège transgressif et du cortège de haut niveau reconnus par les faunes de brachiopodes (notamment *Digonella divionensis* à Corbelin).

☞ **séquence Ca1bis:** les cortèges transgressif et de haut niveau (ferme de Blin) sont analogues à ceux de Chateaufvillain; l'identité de faune est manifeste (association à *Kallirhynchia* sp. et *D. marcoui*) avec une importante épifaune de substrats durs (spongiaires, bryozoaires).

☞ **séquence Ca2:** elle débute par un cortège de bas niveau calcarénitique (ferme de Blin) qui est absent en domaine de plate-forme (Châtillonnais); le cortège transgressif et le cortège de haut niveau développés en plate-forme (Calcaires à coraux d'Étrochey et Calcaires à végétaux de Laignes) sont condensés. L'absence de brachiopodes ne permet pas de préciser cette équivalence.

III/séries du domaine distal (sillon de la Loire)

Les séries essentiellement marneuses du domaine distal n'offrent que peu de coupes perennes. C'est à la faveur de travaux temporaires qu'ont pu être levées 4 coupes dans ce secteur, choisies pour leur représentativité séquentielle (coupes de Champlemy, Saint-Benin-d'Azy, Chaulgnes dans la Nièvre). Elles reprennent les séries définies par Roy (1983), Ledier (1986). L'extension des unités stratigraphiques a été confirmée par les travaux de levé des cartes géologiques de Nevers (Delance *et al.* 1987), La Charité-sur-Loire (Menot, 1991) et des communications personnelles de ces auteurs. La faune en collections a été revue en compagnie de Didier Marchand qui a précisé les datations.

1/Coupe de Champlemy

Dans un virage de la D 977 reliant Champlemy à Varzy, affleurent une dizaine de mètres de calcaire argileux et quartzeux en bancs massifs (fig. 20). Ils sont stratodécroissants jusqu'à un niveau de concentration de faune, et plus épais au sommet de la coupe. La bioturbation (terriers) est

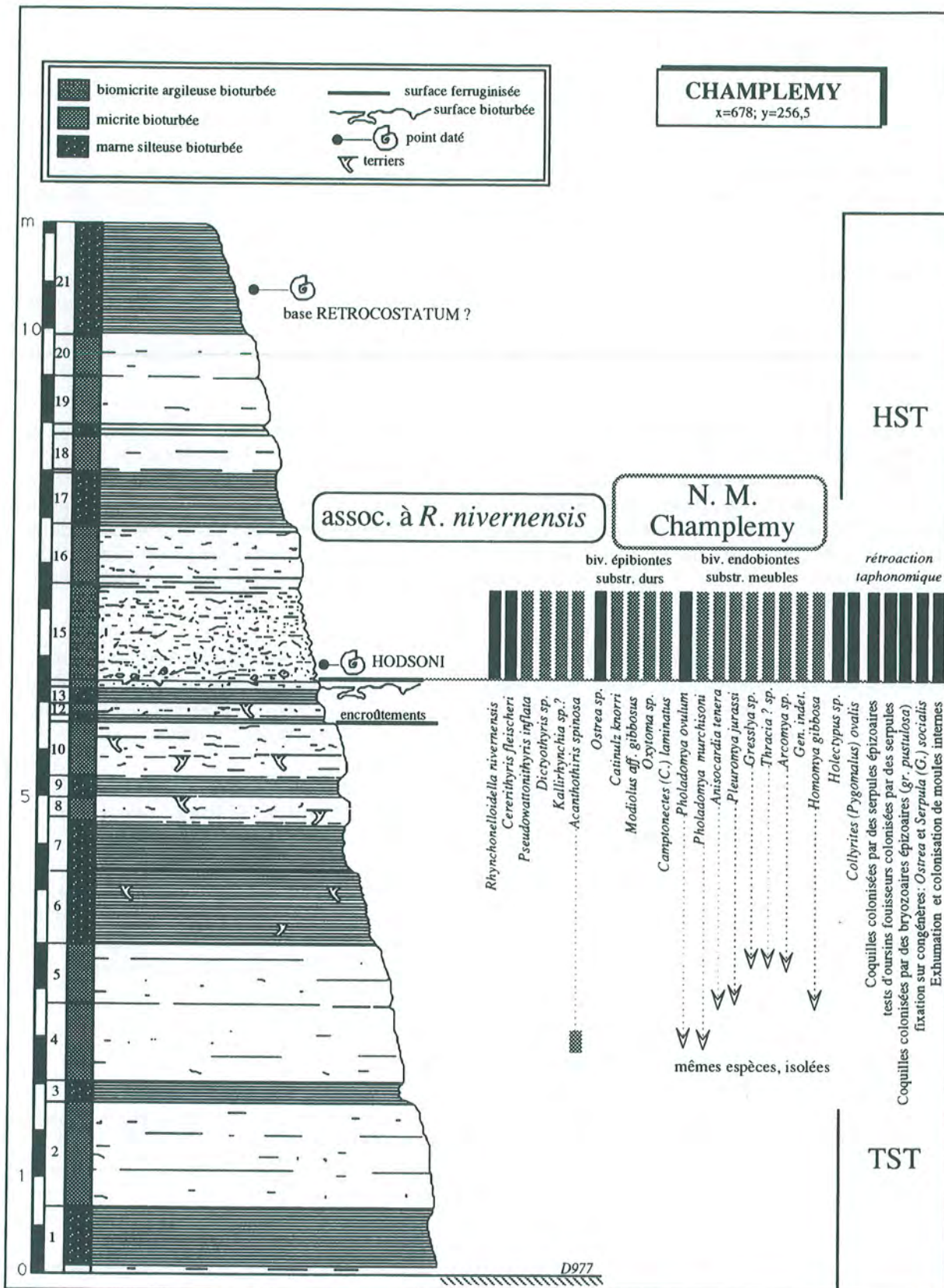


Fig. 20- coupe de la D977 près de Champlémy et interprétation séquentielle. L'association à *R. nivernensis* caractérise le niveau majeur à brachiopodes (NM de Champlémy) de l'intervalle condensé de cette séquence. Ce niveau majeur s'oppose au reste de la série par sa densité de faune, sa richesse spécifique, causée par la sur-représentation des brachiopodes et des bivalves de substrats durs, et par les indices de rétroaction taphonomique.

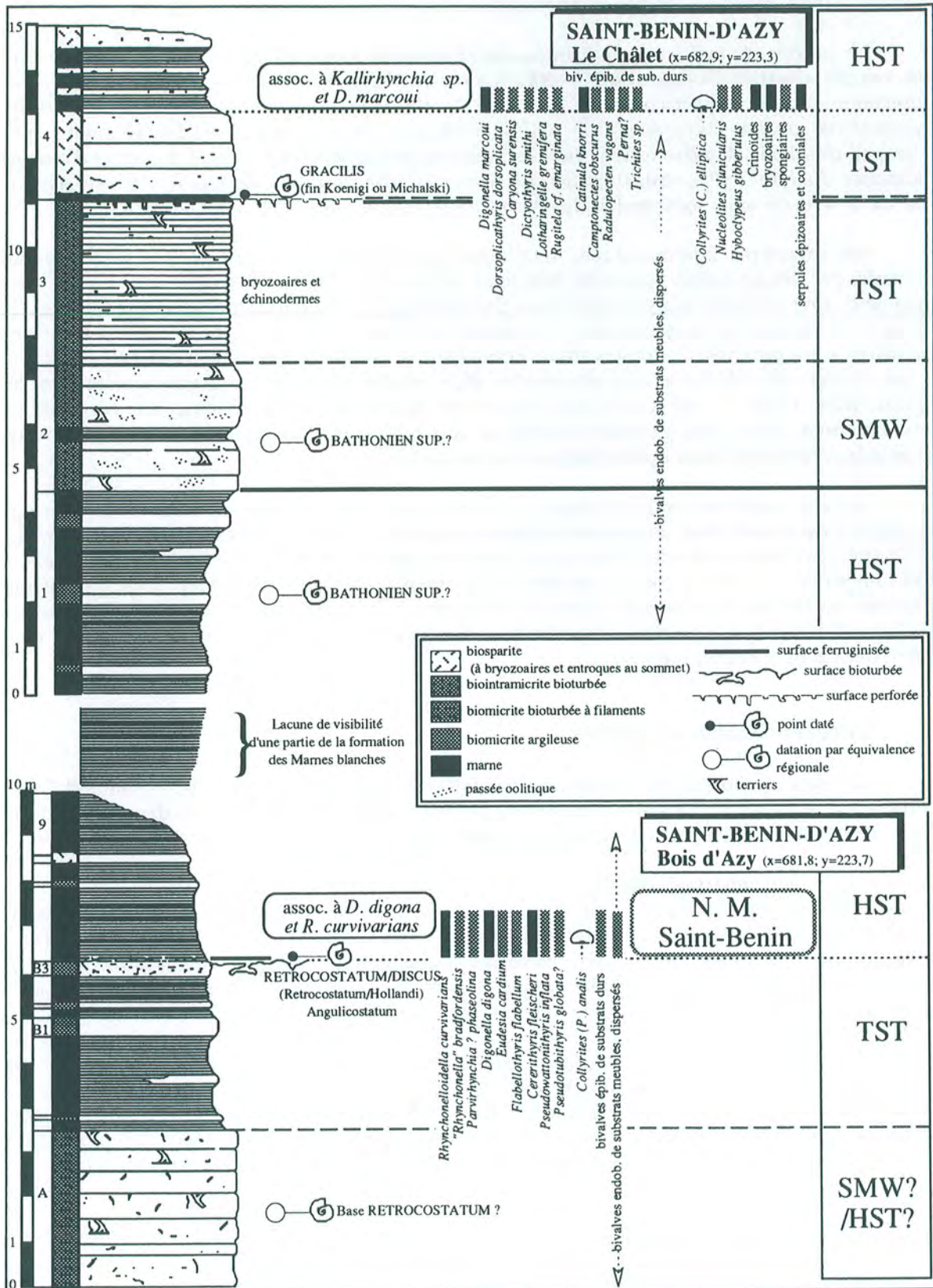


Fig. 21- coupes de Saint Benin d'Azy (d'après Delance *et al.*, 1979) et interprétation séquentielle. La faune conservée en collections ainsi que la stratigraphie (en particulier, l'unité 2 de la coupe du Châlet considérée comme l'équivalent des calcaires surmontant les marnes blanches à Chaulgnès), ont été revues. Deux niveaux majeurs à brachiopodes sont visibles (NM "Ladoix" et NM "Saint-Benin"). Ils se placent au niveau des maximums d'inondation de chaque séquence.

fréquente dans les bancs les moins épais. Les surfaces de bancs sont tranchées surtout au contact calcaire/calcaire argileux. Une surface particulière porte des encroûtements de bryozoaires.

Le niveau de faune principal, intensément bioturbé, lumachellique montre une association non encore décrite, l'association à *Rhynchonelloïdella nivernensis* avec notamment: *Rhynchonelloïdella nivernensis*, *Cererithyris fleischeri*, *Pseudowattonithyris inflata*, *Acanthothiris spinosa*, *Dictyothyris sp.*, *Kallirhynchia sp.*. Ces six espèces de brachiopodes sont accompagnées d'une abondante faune endo- et épibenthique de substrats durs (cf. fig. 20) et d'oursins fouisseurs (*Collyrites (Pygomalus) ovalis*). Ce niveau de concentration de faune contraste avec le reste de la série où seuls sont récoltés des *Acanthothiris* et bivalves endobiontes dispersés.

Ses caractères taphonomiques sont aussi particuliers: les coquilles sont fréquemment colonisées par des épizoaires abondants (serpules, bryozoaires). Les cas de fixation d'huîtres sur des congénères sont fréquents mais existent aussi chez les serpules. Un fait encore plus significatif est la présence de moules internes d'oursins fouisseurs ou de bivalves endobiontes, colonisés par des épizoaires voire perforés. Ces observations permettent de conclure immédiatement à l'exhumation de ces fossiles déjà lithifiés et à un phénomène de remaniement in situ dans un contexte de bilan sédimentaire faible à nul (multiples cycles sédimentation-remaniement). **Le résultat est l'établissement d'un fond graveleux ferme ou dur favorisant par rétroaction taphonomique, l'épanouissement de la faune épibenthique de substrats durs.**

Par ses caractères stratonomiques, la base de la coupe est interprétée comme un cortège transgressif où la réduction du taux de sédimentation culmine avec le niveau majeur de faune. La MFS, datée par ammonites de la fin du bathonien moyen-début du Bathonien supérieur (zone à Hodsoni) serait à placer à la base, au sommet ou encore dans le niveau de condensation. Les mêmes datations ont été trouvées dans des niveaux contenant les mêmes brachiopodes (Roy, 1983; Menot, 1992 et collections Roy). La partie supérieure de la coupe représenterait le cortège de haut niveau (début de la zone à *Retrocostatum*).

2/Coupes de Saint-Benin-d'Azy

La coupe du Bois d'Azy et celle du Chalet près de Saint-Benin d'Azy (fig. 21) ont fait l'objet d'une étude exhaustive (Delance *et al.*, 1979), dont la stratigraphie est reprise dans ses grandes lignes. Peu visible actuellement, la faune pendant a été revue à partir du matériel de collection.

a/Coupe du Bois d'Azy

Une série marneuse repose sur des calcaires bioturbés à filaments de relativement grande profondeur (prodissoconques de bivalves). Dans la partie médiane de la série marneuse à l'affleurement, au-dessus d'une surface bioturbée, est visible un niveau riche en faune avec une nouvelle association de brachiopodes: association à *Digonella digona et Rhynchonelloïdella curviviarians*, datée par ammonites de l'horizon à *Angulicostatum* (limite des zones à *Retrocostatum/Discus*). Cette association comprend 7 espèces de brachiopodes outre les deux espèces-indices avec notamment "*rhynchonella*" *bradfordensis*, *Eudesia cardium*, *Flabellothyris flabellum*. Bien que différant par sa composition taxonomique et son âge, ce niveau majeur de faune a les caractères taphonomiques du niveau précédent: fréquence des épizoaires sur les coquilles, bivalves de substrats durs. On y retrouve des oursins fouisseurs (*Collyrites analis*). Ce niveau de condensation se situe au niveau de l'inondation maximale d'une séquence au début du Bathonien supérieur.

b/Coupe du Chalet:

Cette coupe fait suite à la précédente avec une lacune de visibilité d'une partie des "Marnes blanches" (Delance *et al.*, 1979) du Bathonien supérieur, exposées par la coupe de Chaulgnes (cf. §3 infra).

Les points importants de cette coupe sont:

1/ une série épaisse (30 à 40m?) de marnes à la base, à bancs de calcaires argileux au sommet;

2/quelques mètres de calcaire bioturbé en bancs épais (unité 2) à **passées oolitiques** (Delance *et al.*, 1979);

3/des calcaires à terriers en petits bancs (unité 3), à débris de bryozoaires et d'échinodermes;

4/**une surface de discontinuité perforée et ferruginisée** sous des biosparites à entroques et bryozoaires, au-dessus de laquelle figurent des ammonites calloviennes (zone à *Gracilis*, sous-zones à *Koenigi* ou *Michalskii*);

5/un niveau de concentration de faune **correspondant à l'association à *Kallirhynchia sp.* et *Digonella marcoui*** avec cependant des particularités comme la présence de *Lotharingella gremifera* et de *Rugitela cf. emarginata* et l'absence de *Kallirhynchia* (ces particularités pourront être expliquées dans la deuxième partie);

6/la faune est composée également de nombreux **organismes épibenthiques de substrats durs** (bivalves cimentés et épibyssaux, crinoïdes, bryozoaires, spongiaires, de serpules épizoaires) et d'échinides fouisseurs (*Collyrites elliptica*); les fouisseurs sont dispersés dans l'ensemble de la série.

c/Interprétation:

L'interprétation de cette coupe à partir de la publication est difficile. Cependant on peut retenir les faits suivants qui seront validés par la coupe suivante et leur intégration dans le transect domaine de plate-forme/domaine distal:

-une série de marnes épaisses succède au niveau de concentration de faune de la coupe précédente; elle ne montre pas de tendances claires si ce n'est l'apparition de bancs de calcaires argileux vers le haut; **elle pourrait représenter le cortège de haut niveau succédant à la surface d'inondation maximale correspondante;**

-le contact brusque avec des bancs plus carbonatés et plus massifs à oolites marquerait la **limite de séquence** décelée sur la coupe de la Manse entre calcaires de type Comblanchien et cortège de bas niveau oolitique;

-les calcaires à terriers, en petits bancs **seraient l'équivalent du cortège transgressif** à alternances du domaine de transition;

-la surface perforée qui les surmonte est associée à une lacune importante comme dans le domaine de transition;

-le niveau de concentration de faune supérieur signe une nouvelle **surface d'inondation maximale**; il est étendu vers le nord comme le montrent les collectes de Chateauneuf-Val-de-Bargis (collection Roy, revues).

3/Coupe de Chaulgnes

a/description

La coupe de Chaulgnes (fig.22) a été levée sur le versant d'une butte défrichée pour la mise en culture. Pour cette raison, des réserves peuvent être émises sur l'épaisseur exacte des bancs décrits. Néanmoins, , au niveau d'analyse où se situe cette étude, les caractères de la série apparaissent assez tranchés et les niveaux à brachiopodes suffisamment séparés pour éviter toute ambiguïté.

La série observable fait ressortir:

-un niveau de calcaire argileux bioturbé, très riche en faune benthique, limité par une surface bioturbée au sommet;

-une série épaisse de calcaires et calcaires argileux visiblement stratocroissants, à faune dispersée, comparable aux marnes blanches déjà évoquées;

-une unité de calcaire lumachellique, bioturbé à grains encroûtés, surmontés d'une surface perforée, ferruginisée, érodée;

-une série épaisse d'argiles, à lits localisés de *Rhynchonelloidella spathica* sans bancs calcaires à la base, plus calcaire au sommet (zone à *Gracilis*) avec notamment un banc à fossiles dissous (11) surmonté d'une surface ferruginisée perforée; cette série est développée plus au Nord (La Charité), au sud-est (Guérigny) et nord-est jusqu'à Chateauneuf-Val-de-Bargis (Roy, 1983).

b/Interprétation:

La coupe montre clairement l'opposition entre niveaux peu épais, bioturbés, riches en faune surmontés de surfaces de discontinuité, et séries épaisses, homogènes, stratocroissantes à faune dispersée ou en lits localisés. Les premiers sont, en première approche, des **niveaux de condensation** et les surfaces de discontinuité, des surfaces d'inondation maximale. Les séries agradantes ou progradantes qui les surmontent correspondraient aux cortèges de haut niveau ou de bas niveau. La correspondance avec les séquences établies dans les domaines de plate-forme et de transition ne peut être établie que par des arguments biostratigraphiques.

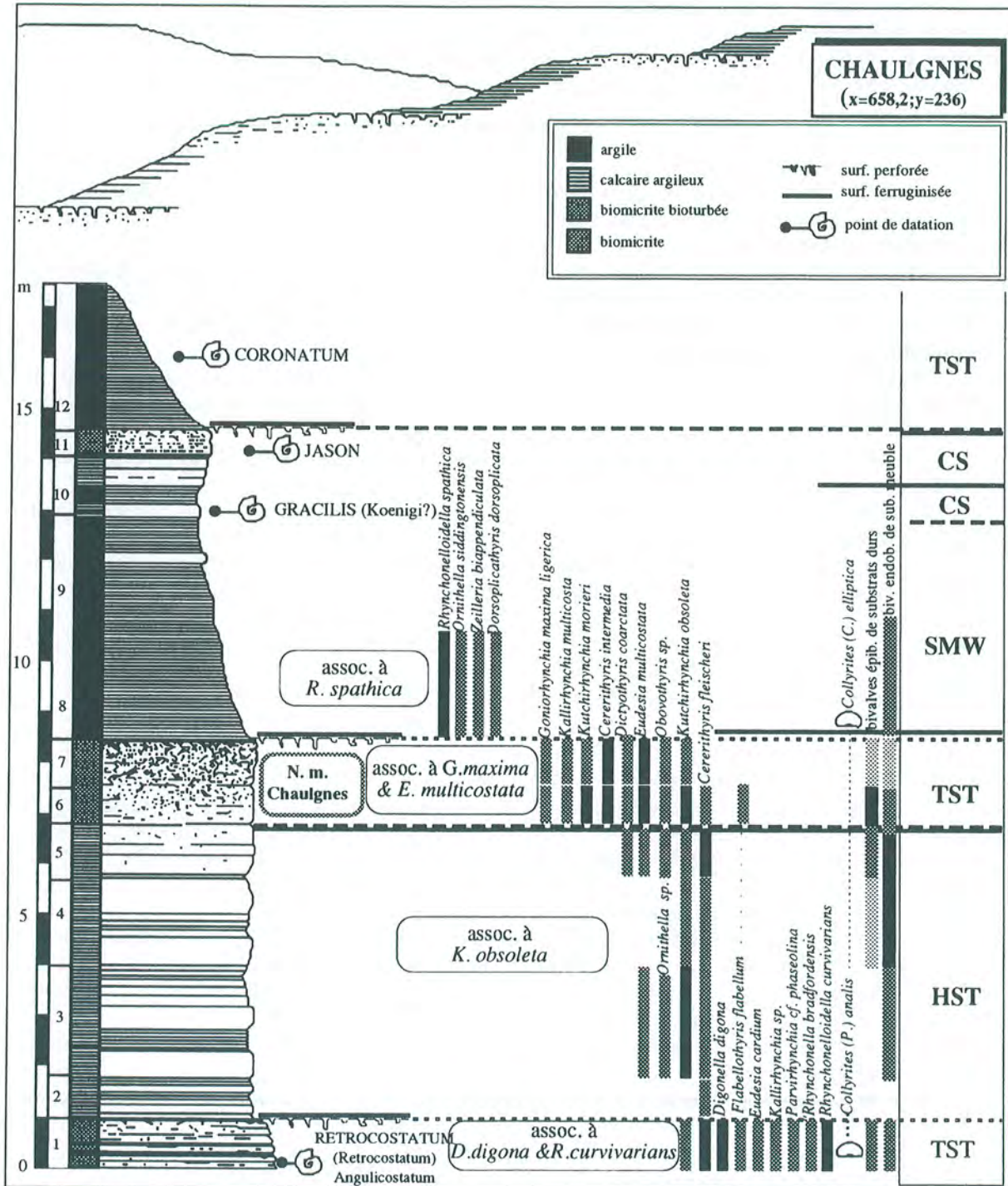


Fig.22 - Coupe de Chaulgnes en bordure de la Loire. Noter l'alternance de niveaux réduits à brachiopodes diversifiés et de séries épaisses à lits localisés de brachiopodes à forte dominance. On retrouve ici le niveau majeur de Saint-Benin (fig. 21) et un nouveau niveau majeur plus récent (niveau majeur de Chaulgnes).

c/Associations de brachiopodes:

-Le premier niveau de condensation avec l'association à *Digonella digona* et *Rhynchonelloïdella curvivarans*, daté par ammonites de l'horizon à *Angulicostatum* (comm. D. Marchand) est identique au premier niveau de la coupe de Saint-Benin d'Azy; il contient des bivalves épibenthiques de substrats durs; il est étendu jusqu'à la Loire à l'ouest (gisements du Tremblay, Tronsanges). Sous celui-ci, existent des lits localisés de *Rhynchonelloïdella nivernensis* (Laurin, 1984).

-Les lits localisés qui lui succèdent contiennent *Ornithella* sp., *Kutchirhynchia obsoleta* (fig.22) et de nombreux bivalves endobiontes;

-Le deuxième niveau de condensation montre une nouvelle association (association à *Goniorhynchia maxima* et *Eudesia multicosata*) qui a beaucoup de taxons communs avec l'association à *Burmihynchia elegantula* et *Eudesia multicosata* des domaines de plate-forme et de transition; les brachiopodes sont accompagnés de nombreux bivalves épibenthiques de substrats durs et de bivalves endobiontes;

-la série argileuse contient des lits localisés de *Rhynchonelloïdella spathica* associés à *Ornithella siddingtonensis*, *Dorsoplicathyris dorsoplicata* (association à *Rhynchonelloïdella spathica*).

-l'association à *Kallirhynchia* sp. et *D. marcoui* est absente à Chaulgnes.

Ainsi à l'opposition stratonomique entre niveaux peu épais et séries épaisses, se surimpose une opposition de contenu fossile: associations différentes, existence/absence de rétroaction taphonomique, fréquence /rareté de la faune endobionte.

4/Conclusion: relations entre le domaine de transition et le domaine distal (cf. §II.4)

Les 4 coupes du domaine distal présentées assurent la continuité des séquences établies en domaines de plate-forme et de transition:

☞ séquence Bt4: la nouvelle séquence du Bathonien moyen est traduite dans le domaine distal par un **niveau de condensation** de faune (Champlemy) et daté de la zone à Hodsoni.

☞ séquence Bt5: le cortège transgressif marneux de cette séquence dans le domaine distal est à faciès plus profond (filaments) et daté de la même zone (zone à *Retrocostatum*). Un **niveau de condensation** signe l'inondation maximale et se corrèle avec la base de la coupe de la Manse ("Marnes à *bellona*"). Le cortège de haut niveau marneux et calcaire (Calcaires de Comblanchien) dans le domaine de transition est ici entièrement marneux (Saint-Benin, Chaulgnes); on y retrouve les niveaux localisés de brachiopodes à *Ornithella* sp. .

☞ séquence Ca0: le prisme (SMW) épais oolitique qui débute cette séquence dans le domaine de transition n'est représenté dans le domaine distal que par des calcaires à passées oolitiques (Saint-Benin); ceux-ci seraient datés plus au nord de la zone à *Discus* (Roy, 1983); le cortège transgressif équivalent des alternances calcaires micritiques/marnes du domaine de transition serait représenté, dans le domaine distal, soit par des calcaires à terriers, soit par un **niveau de condensation** avec une association très proche de celle des "Marnes à *Eudesia*" en plate-forme; ce niveau pourrait aussi inclure le cortège de haut niveau de cette séquence.

☞ séquence Ca1: comme dans le domaine de transition, il existe peu d'éléments attribuables à cette séquence dans le domaine distal; seule la **condensation des cortèges transgressif et de haut niveau** peut être affirmée par l'existence de placages de calcaires à bioclastes encroûtés à brachiopodes (avec notamment *Digonella divionensis* à Corbelin, associée à *Lotharingella gremifera* et à Chazelles près de Chaulgnes (Collection Delance, revue);

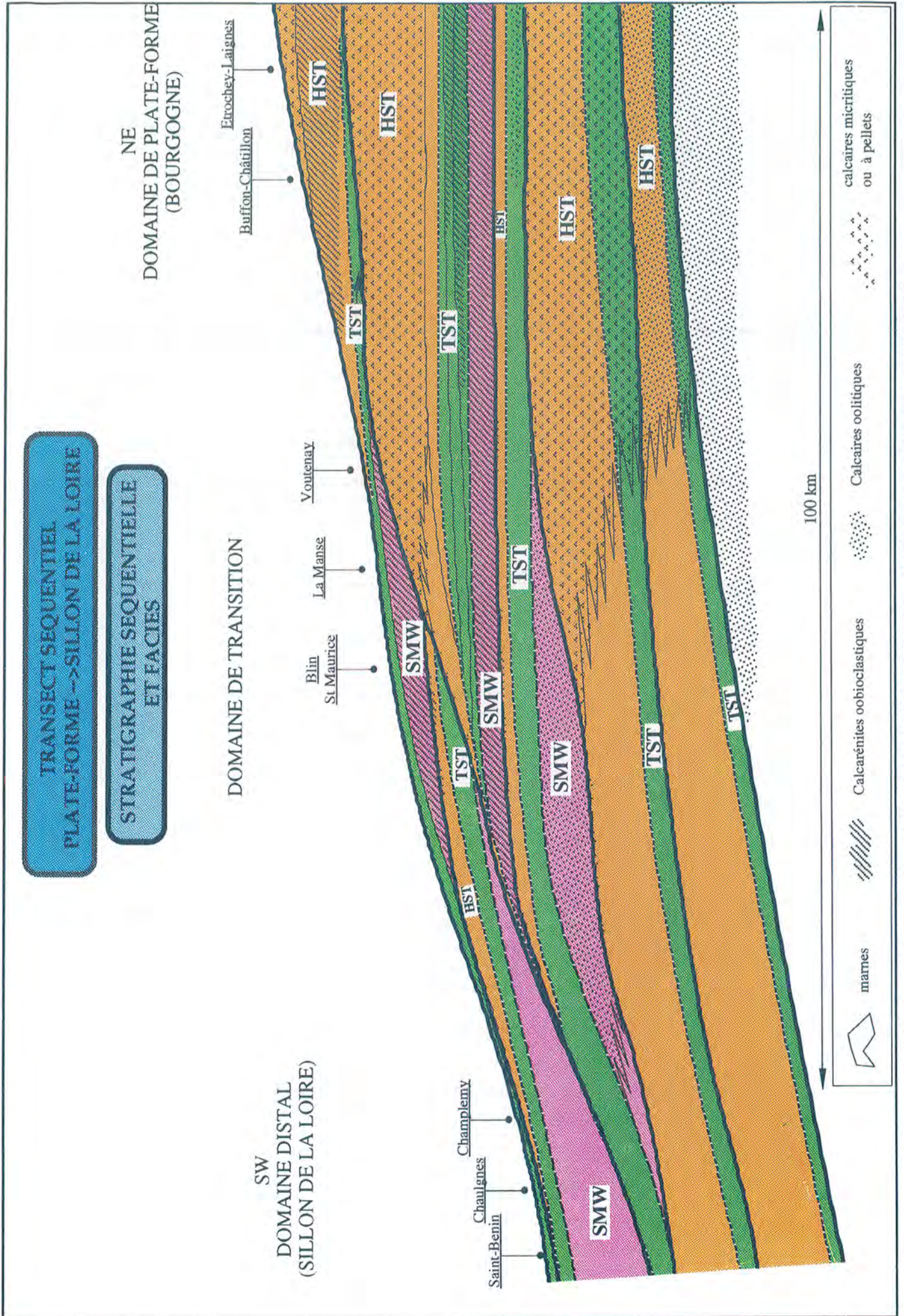


Fig. 23 - Correlations et interprétation séquentielle des séries depuis la plate-forme jusqu'au domaine distal.

☞ **séquence Ca1bis**: les Marnes à *R. spathica*, disparaissant en direction de la plate-forme, s'épaississant vers la Loire pourraient constituer le **cortège de bas niveau (SMW)** de cette séquence, bien que peu d'arguments supplémentaires convergents viennent appuyer cette interprétation; les **cortèges transgressif et de haut niveau sont condensés** en un niveau à brachiopodes de l'association à *Kallirhynchia sp.* et *D. marcoui* avec une importante épifaune de substrats durs (spongiaires, bryozoaires).³

☞ **séquence Ca2**: aucun élément lithologique ou faunique n'est attribuable à cette séquence dans le domaine distal où elle pourrait être **totalelement lacunaire**; elle constitue en effet l'aboutissement de la tendance à la rétrogradation généralisée des séquences.

IV/ Conclusion: transect séquentiel plate-forme-->sillon de la Loire

La conclusion d'une analyse séquentielle est toujours un transect de corrélation cohérent. Le transect établi de la plate-forme bourguignonne jusqu'au sillon de la Loire a été découpé en trois volets pour plus de clarté: **stratigraphie séquentielle et faciès** (fig.23), **niveaux à brachiopodes et datations** (fig. 25), **formations et niveaux particuliers** (fig. 24).

Il montre :

☞ 1) 6 séquences et leur contenu faciologique

- séquence Bt4 (MFS datée Hodsoni):
- séquence Bt5 (MFS datée Angulicostatum)
- séquence Ca0 (MFS datée Discus)
- séquence Ca1 (MFS datée Bullatus)
- séquence Ca1bis (MFS datée Koenigi)
- séquence Ca2 (surface de transgression datée Calloviense/Patina)

Ces séquences ne sont pas toutes également développées le long du transect (fig. 26). Les **séquences Bt4 et Bt5** sont formées surtout par les cortèges transgressif et de haut niveau carbonatés épais, proche de l'émersion, sur la plate-forme. La **séquence Ca0** est bien représentée en domaine de transition (cortège de bas niveau oolitique et cortège transgressif); sur la plate-forme, seuls se développent un cortège transgressif et un cortège de haut niveau marneux peu épais. La **séquence Ca1** est présente uniquement en domaine de plate-forme avec un cortège transgressif à paraséquences calcarénitiques rétrogradantes et un cortège de haut niveau carbonaté proche de l'émersion (Calcaire à rhynchonelles); en domaines de transition et distal, cette séquence est condensée et lacunaire, représentée par des lentilles à *Digonella divionensis* plaquées sur la surface de discontinuité au toit des formations bathoniennes. La **séquence Ca1 bis** débute par un cortège de bas niveau en domaine distal et développe un cortège transgressif marneux et calcarénitique jusqu'au domaine de transition. Le cortège de bas niveau calcarénitique par lequel débute la **séquence Ca2** est présent dans le domaine de transition, tandis que les cortèges transgressif et de haut niveau sur la plate-forme sont réduits; les faciès sont alors proches de l'émersion (Laignes).

☞ 2) l'importance des limites de séquence et variations du niveau marin

Le transect de corrélation montre des limites de séquences associées ou non à des cortège de bas niveau:

-les limites de séquence Bt5, Ca1 et Ca2 sont surmontées ou passent en conformité à des prismes de bordure de plate-forme (SMW) calcarénitiques ou marneux, en domaine de transition ou distal; ce sont des limites de séquence de type 1 causées chacune par une baisse conséquente du niveau marin qui exonde la plate-forme sur une grande surface (cf. fig. 25) mais non le domaine distal;

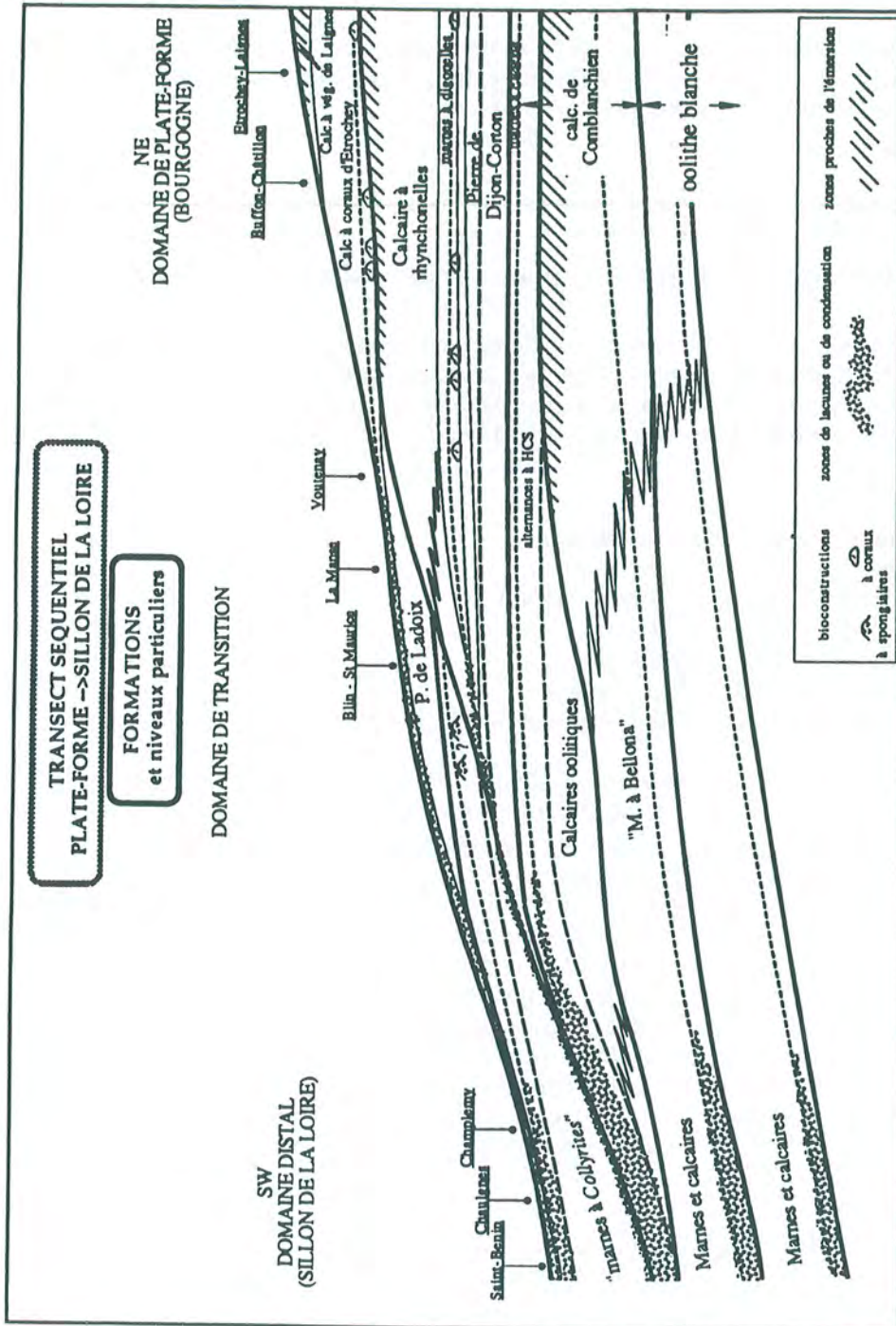


Fig.24 - formations et niveaux particuliers du transect séquentiel de la fig.23

-les limites de séquence Ca0 et Ca1bis sont associées à des cortège de bas niveau, peu épais, situés sur la plate-forme et constitués de calcarénites de haute énergie; elles **signent chacune une baisse relative du niveau marin sans émerision significative de la plate-forme (limites de séquences de type 2)**. Les dépôts correspondants à ce bas niveau sur la plate-forme, sont des calcarénites de milieux de haute énergie. Leur arrivée brutale est traduite sur une verticale par un "basinward-shift", ou décalage brusque vers les milieux peu profonds.

Les variations du niveau marin traduites par ces séquences indiquent **une tendance générale à l'approfondissement**, même si la baisse relative à la limite de séquence Ca1 rompt cette tendance; en effet, avec ces 6 séquences successives, on observe que:

- les niveaux marneux envahissent de plus en plus le domaine de plate-forme;
- les cortège de bas niveau calcarénitiques sont situés sur la plate-forme (sables de "forced regression", Vail, 1991)
- l'épaisseur des cortèges de haut niveau marin, boueux, de faible profondeur diminue (Calcaires de Comblanchien, Calcaires à rhynchonelles, Calcaires à végétaux de Laignes).

Ces séquences correspondent à **deux des types de séquences d'un cycle régressif/transgressif de 2ème ordre** (Jacquin et al., 1992): **des séquences agradantes (Bt4, Bt5) puis deux paires de séquences rétrogradantes (Ca0, Ca1 et Ca1bis, Ca2)**. Elles marquent, par étapes, l'ennoiement généralisé de la plate-forme au Callovien.

3) niveaux et associations de brachiopodes

L'analyse des coupes a fait ressortir l'existence de niveaux à brachiopodes étendus sur toute l'aire d'étude et de niveaux plus localisés, limités régionalement (fig. 25). Plaqués sur le transect séquentiel, **les niveaux majeurs** (portant chacun le nom de la coupe-type qui l'expose) par référence à leur extension, sont restreints aux intervalles condensés en domaine distal, et peuvent être suivis jusque dans les cortèges transgressifs correspondants en domaine de plate-forme. **Les associations de brachiopodes caractéristiques qu'ils contiennent, permettent de les identifier et en font en retour des niveaux repères pour étayer des corrélations et étendre les points de datation qui leur sont associés.**

Les niveaux majeurs ont des caractères taphonomiques particuliers et communs qui peuvent être interprétés comme le résultat de phénomènes de **rétroaction taphonomique**; ce fait est général en domaine distal et moins commun en domaine de plate-forme où il semble associé seulement au **phénomène bioconstruit** (cf. Etrochey et Buffon). **Les niveaux localisés n'ont pas les caractères taphonomiques, l'extension, ni la composition taxonomique des niveaux majeurs.** L'étude et la signification de ces niveaux sera abordée dans la seconde partie.

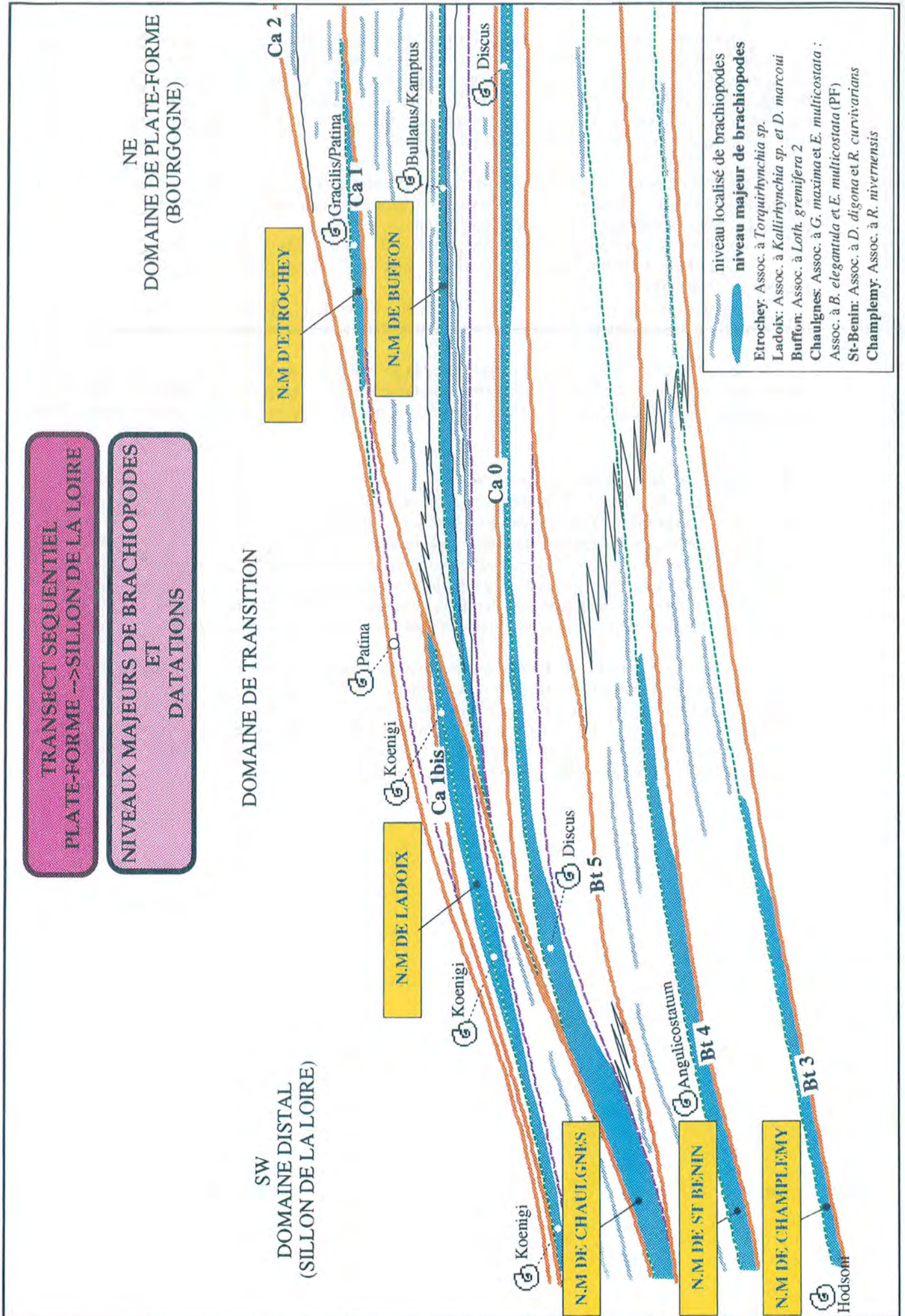


Fig. 25 - Extension et position séquentielle des niveaux majeurs (N.M) et localisés de brachiopodes.

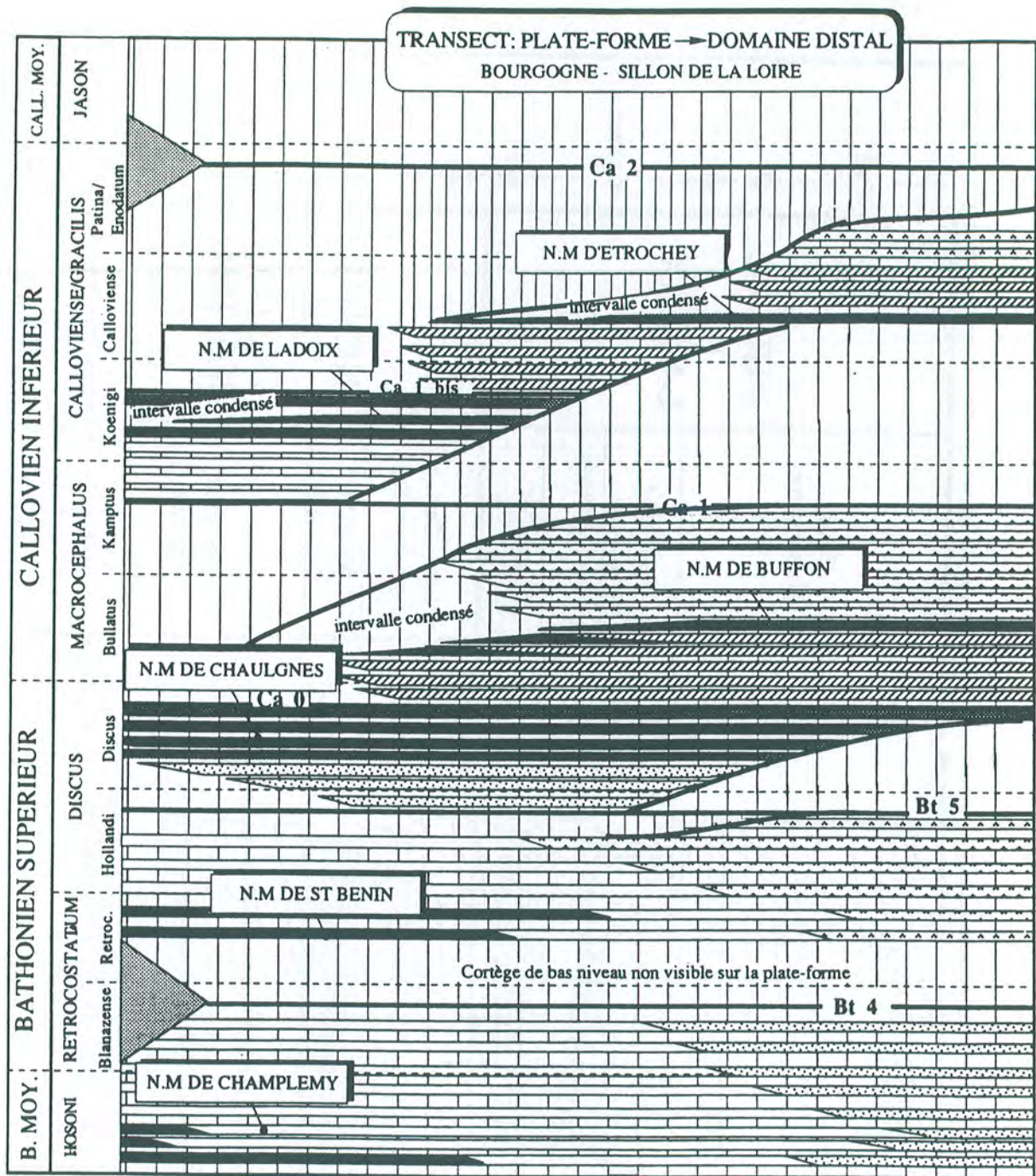


Fig. 26 - Schéma chronostratigraphique schématique du transect séquentiel précédent (fig. 23-25); même légende pour les faciès et les niveaux majeurs à brachiopodes. ▴: incertitude chronostratigraphique sur l'âge de la limite de séquence correspondante. Les hachures verticales matérialisent les lacunes de non-dépôt. En plus serré: lacunes dues à l'érosion postérieure.

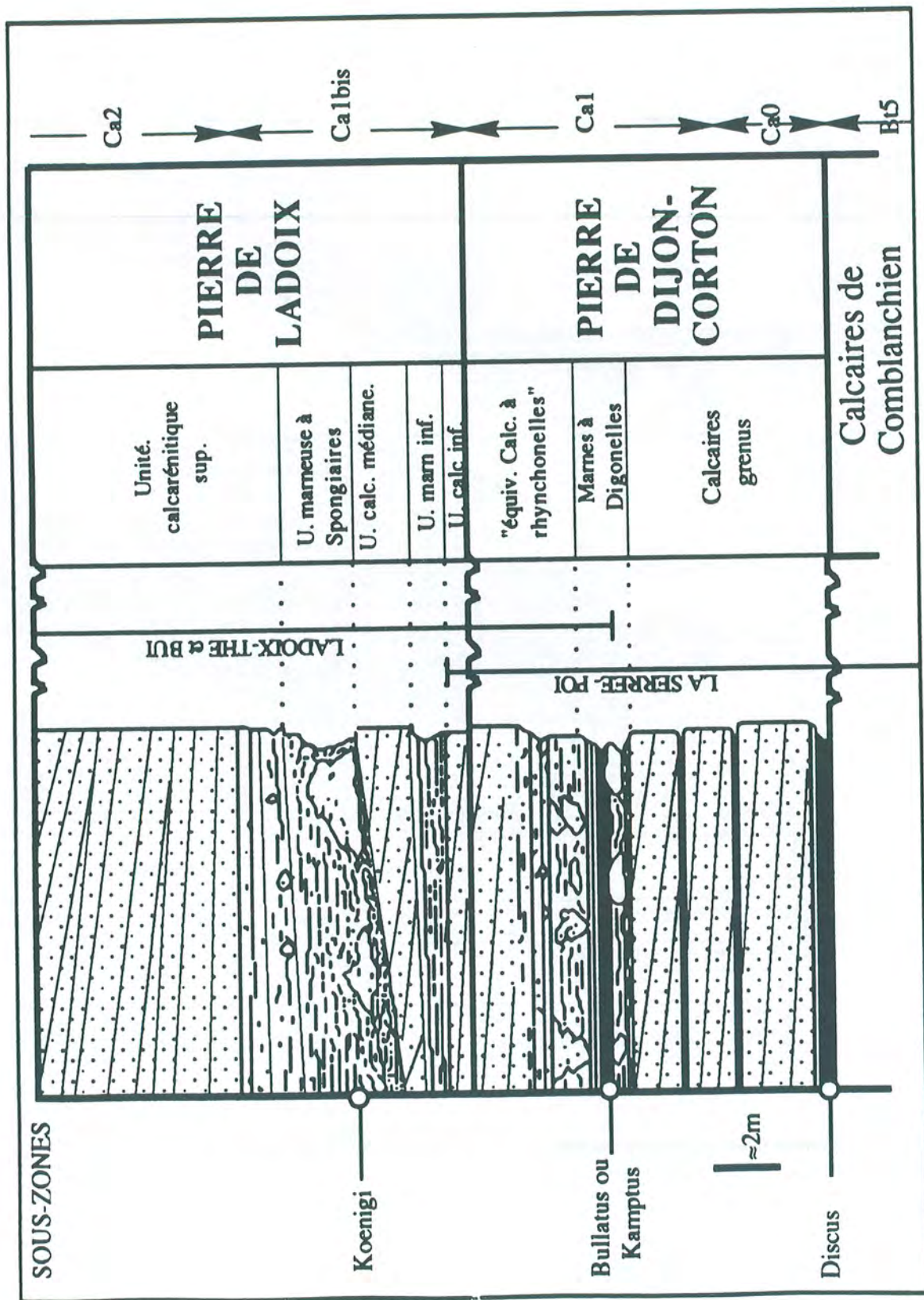


Fig. 27 -Série stratigraphique synthétique des formations carbonatées du Bathonien supérieur- Callovien inférieur de la côte bourguignonne (D'après Floquet et al., 1989, modifié quant à la position stratigraphique des calcaires à rhynchonelles); découpage du système Ladoix d'après Laville et al. (1990).

C/TRANSECT SEQUENTIEL : PLATE-FORME BOURGUIGNONNE-SILLON ALPIN

I/Séries de plate-forme de Côte-d'Or

Le long de ce transect, il conviendra de vérifier la validité des séquences établies précédemment. Pour cette raison, toutes les coupes ne seront pas exposées avec autant de détails. On s'attachera aussi à établir les correspondances entre les séries de plate-forme de l'un et l'autre transect. Enfin, les associations de brachiopodes définies seront replacées sur le cadre séquentiel afin de vérifier leur valeur de marqueurs biostratigraphiques.

Les séries bathonienne et callovienne de la Côte affleurent en de très nombreuses carrières (fig. 9). Elles comprennent trois grands ensembles sédimentaires (fig. 27): Calcaire de Comblanchien, Pierre de Dijon-Corton, Pierre de Ladoix définies à Ladoix (Floquet *et al.*, 1989; Laville *et al.*, 1990)

1/Coupe de La Serrée (carrière Poillot)

a/description

Cette vaste carrière (fig. 9 et photo n° 1) permet de reconnaître:

-un **Calcaire de Comblanchien** (fig. 28) épais, séparé en deux ensembles par une surface d'érosion située environ 35 m sous la surface sommitale; celle-ci affecte une micrite à terriers ouverts de la zone intertidale à supratidale; au-dessus, le faciès est nettement plus marin avec des grainstones à lithoclastes, huîtres, coraux, brachiopodes (térébratules, *Burmirhynchia cf. thierachensis*). Vers le haut, les faciès indiquent des milieux moins profonds en particulier des milieux de plage (beach-rocks et grainstones à litage oblique d'angle faible).

-les "**Marnes à Eudesia**" immédiatement au-dessus de la surface sommitale, réduites, contenant des brachiopodes. En d'autres points d'affleurement, elles peuvent être localement plus épaisses.

-**La Pierre de Dijon-Corton** est peu épaisse, organisée en 3 ou 4 paraséquences, terminées chacune par des calcarénites oobioclastiques et une surface de troncature. Par effet de compensation, la paraséquence marneuse principale (Marnes à digonelles) est très épaisse (environ 5 m). Les faciès biomicritiques de base sont riches en brachiopodes; au-dessus, les alternances marno-calcaires contiennent des *Pholadomya*. Un niveau de bioconstructions, comprenant chacune plusieurs "patches" coralliens se place au sommet des marnes (photo n° 2). Les coraux sont entourés de lits de digonelles et de *Plagiostoma subcardiiformis* (bivalves). Ils sont recouverts par des biomicrites à digonelles, plagiostomes, petits coraux, bryozoaires; puis par des calcarénites oobioclastiques à litages obliques, tronquées au sommet par une surface perforée. Une dernière paraséquence termine la série avec des bioomicrites argileuses bioturbées à petits oncoïdes millimétriques passant à des biomicrites à coraux puis à des calcarénites tronquées et érodées au sommet. La base est riche en bivalves fousseurs et brachiopodes, oursins fousseurs de fonds graveleux (*Nucleolites*) et en bivalves.

-**La Pierre de Ladoix** débute au-dessus d'une surface d'érosion.

Elle comprend:

-une série de deux séquences (marnes bioclastiques bioturbées à bryozoaires ou spongiaires et brachiopodes suivies de calcarénites oobioclastiques à litages obliques d'origine tidale (Laville *et al.*, 1990);

-une série de calcarénites épaisses constituée de dunes tidales à litages opposés, débutant par un niveau à coraux remaniés et roulés. Au sommet, une surface d'érosion, perforée, supporte l'Oolithe ferrugineuse et les dépôts réduits du Callovien supérieur.

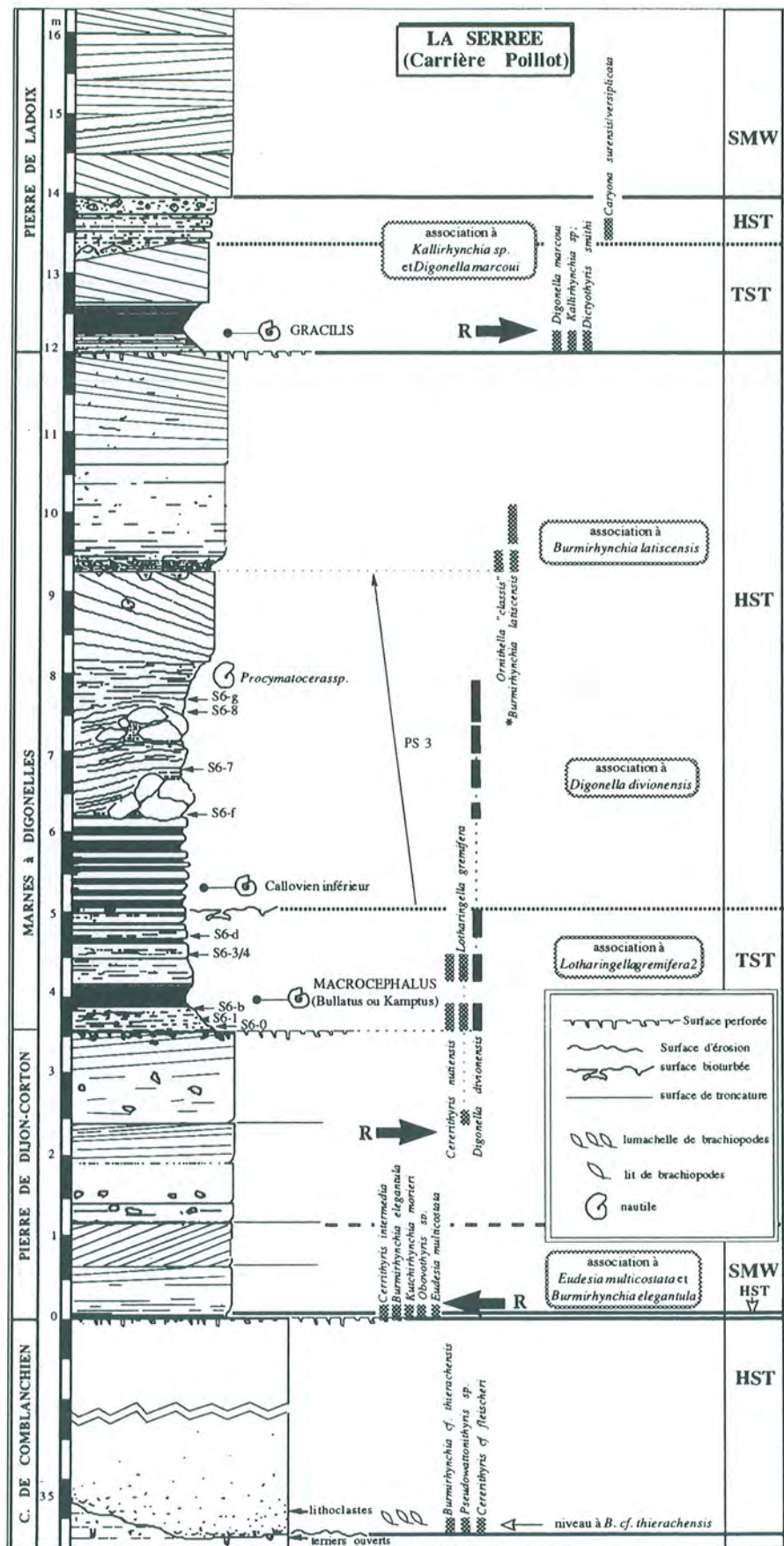


Fig. 28 - Coupe de la carrière Poillot (POI) à la Serrée près de Nuits-St-Georges. R: renouvellement de faune; *: brachiopodes récoltés sur une coupe proche (Vosne-Romanée ou Concoeur) en position stratigraphique identique.

b/associations de brachiopodes

On retrouve la succession d'associations de brachiopodes du domaine de plate-forme du transect précédent (cf. coupes de Buffon et Chassignelles- fig. 11-12):

- le niveau à *Burmihynchia cf. thierachensis* dans le Calcaire de Comblanchien;
- l'association à *Burmihynchia elegantula* et *Eudesia multicostata* ;
- l'association à *Lotharingella gremifera 2* , comme dans le secteur nord-ouest, à la base de la paraséquence la plus marneuse (PS 3); à Concoeur, près de la Serrée, une *Lotharingella gremifera* a été récoltée dans la paraséquence située sous la PS 3; elle pourrait être un élément de l'association à *Lotharingella gremifera 1* de la PS 2;
- l'association à *Digonella divionensis* immédiatement au-dessus;
- l'association à *Burmihynchia latiscensis* avec *Ornithella "classis"* (cf. Chassignelles); bien qu'en petit nombre, les *B. latiscensis* sont présentes le long des affleurements entre Nuits-Saint-Georges et le Nord de Dijon (Vosne-Romanée, Morey-Saint-Denis, Chenôve, Talant, Is-sur-Tille; cf. fig. 9 pour la localisation)
- l'association à *Kallirhynchia sp.* et *D. marcoui* , reconnue seulement par quelques-unes des espèces indices en raison des conditions d'affleurement.

c/variations de la paraséquence PS3

La paraséquence PS3, très caractéristique par son faciès, a été suivie tout au long des affleurements sur la côte (fig. 9), afin de tester la généralité des 2 associations de brachiopodes qui y figurent et de documenter la transition entre les deux associations. Trois exemples (La Serrée, Morey-Saint-Denis, Talant) différant par l'épaisseur des termes, les faciès, l'absence ou la présence de bioconstructions illustrent ces variations (fig. 29). L'association à *Lotharingella gremifera 2* est toujours présente à la base, plus ou moins développée, voire presque oblitérée et recluse dans les terriers qui affectent les calcarénites sous-jacentes (Talant). Elle est reconnue par ses trois espèces caractéristiques même si des différences de proportions peuvent exister: digonelles abondantes à la Serrée où le faciès est le plus marneux; *Lotharingella gremifera* fréquentes dans les faciès oomicritiques les plus grossiers (Combe à la Serpent à Dijon- CSP); *Cererithyris nutiensis* dominantes au voisinage des bioconstructions quand celles-ci existent (Combe Saint-Joseph-SJO). L'association à *Digonella divionensis* lui succède dans tous les cas, parfois accompagnée de coraux.

La transition peut paraître brusque là où la paraséquence est réduite; quand celle-ci est développée, elle survient après un hiatus sans brachiopodes, dans les termes marneux alternants médians à *Pholadomya sp.*. On vérifie, dans ce secteur comme dans le précédent, que la transition, traduite par la **dominance exclusive des digonelles semble être en relation avec la généralisation des fonds boueux argileux**. Leur abondance dans la première association, au sein des faciès les plus marneux, annonce cette dominance.

L'image donnée par les corrélations des associations est celle d'une sorte de compensation de l'épaisseur réduite (resp. importante) des calcarénites inférieures par la grande (resp. faible) épaisseur de la séquence PS3 marneuse. Ce fait pourrait être expliqué par le nappage d'une morphologie préexistante par les marnes de la paraséquence PS3, plus épaisses dans les creux. Le recouvrement de cette paléomorphologie met en relief **l'enneolement et la disparition des dépôts carbonatés à la base de PS3**.

d/enseignements et questions

- les **importants renouvellements de faune** sont associés à des ruptures sédimentaires analogues à celles des coupes précédentes.
- Les associations se succèdent dans le **même ordre** que sur le transect précédent.
- La transition association à *Lotharingella gremifera 2* /association à *Digonella divionensis* est toujours observée au sein de la paraséquence PS 3 dans tous les affleurements.
- Les *Burmihynchia latiscensis* sont discrètes même si leur répartition a pu être étendue, du Châtillonnais où elles semblaient restreintes (Laurin, 1972, 1974), au sud de la Côte-d'or; la faune associée est nettement plus diversifiée que dans les Calcaires à rhynchonelles; ce fait est à mettre en relation avec le phénomène de condensation à la base de la dernière paraséquence. De plus, l'association à *Burmihynchia latiscensis* est séparée, ici, de l'association à *Digonella divionensis* par des calcarénites sans faune et par un hiatus matérialisé par la discontinuité au sommet de PS3.

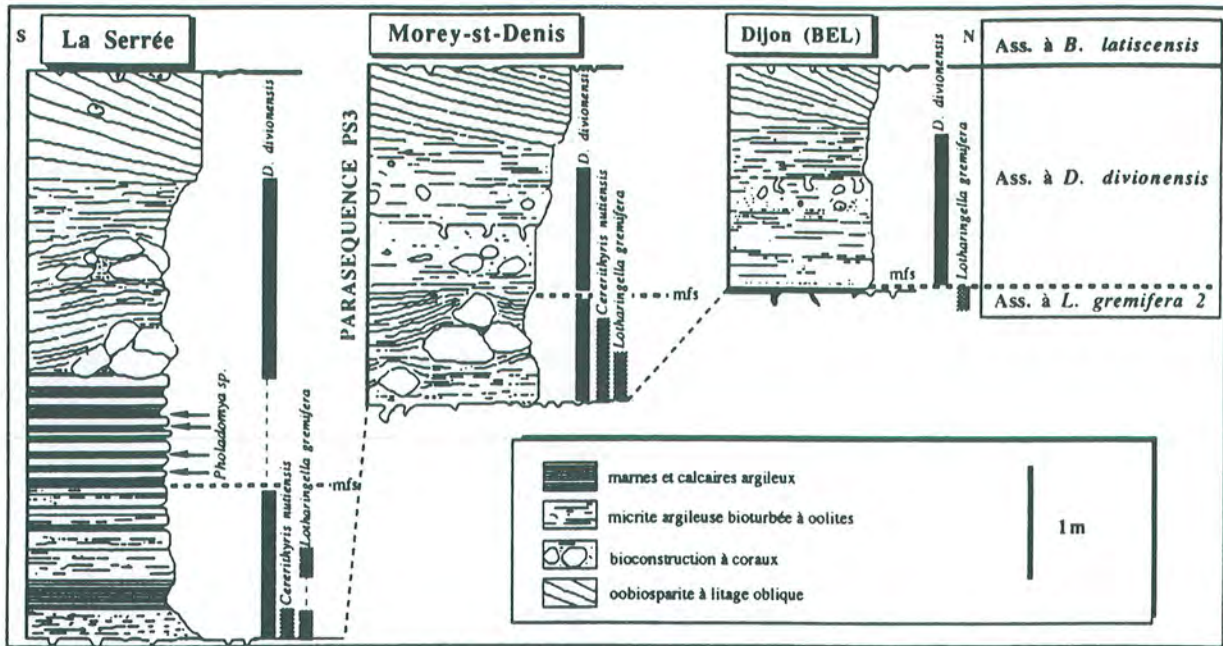


Fig. 29 - Variations d'épaisseur, de faciès de la parasequence PS 3 et permanence des deux associations caractéristiques. La différenciation des deux associations a lieu au niveau de la surface d'inondation maximale (mfs).

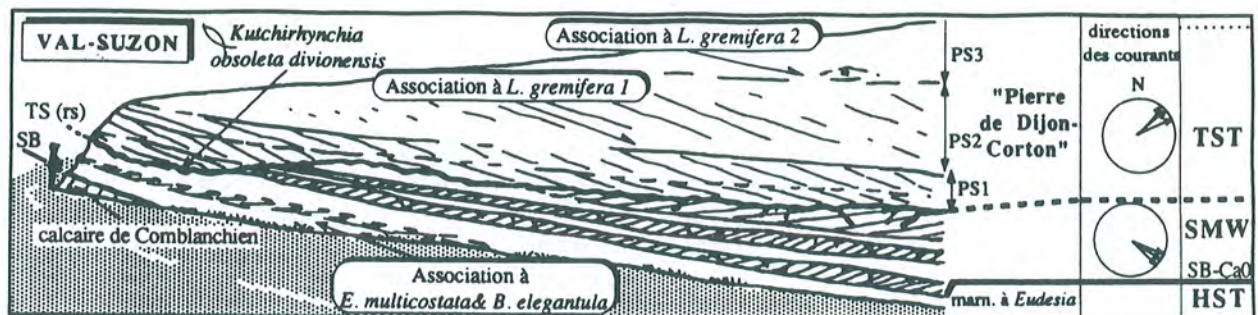


fig. 30- Vue générale de l'affleurement de Val-Suzon, montrant la surface d'érosion au dessus des marnes à *Eudesia* épaisses, et une série de plusieurs séquences marnes/calcarénites stratocroissantes. Au dessus, deux des associations définies à Chassignelles sont reconnues. Elles identifient les parasequences PS2 et PS3. La première association, absente ici, ne serait représentée que par quelques individus de *K. obsoleta divionensis*, trouvés à la base de la PS 1 à Chassignelles.

On a vu que le cortège transgressif TST de la séquence Ca1 (Pierre de Dijon-Corton et Marnes à digonelles) du domaine de plate-forme au nord-ouest est constitué de 3 paraséquences rétrogradantes (PS1, PS2, PS3- caractérisée chacune par une association de brachiopodes particulière (cf. fig. 11). Au sud-est, seule la dernière (association à *Lotharingella gremifera 2*) a pu être identifiée dans son entier. Le problème est donc de corréliser les deux séries sur 100km et d'expliquer l'absence des deux premières associations. Celle-ci peut s'expliquer de deux manières:

-1/les faunes sont absentes car les paraséquences PS1 et PS2 sont représentées au sud-est par leurs termes calcarénitiques seulement (non dépôt et/ou érosion des termes marneux de base);

-2/les paraséquences dans leur entier ne se sont jamais déposées dans la région (lacune).

Tester et proposer une interprétation nécessite le suivi des paraséquences identifiées par leurs associations respectives d'affleurement en affleurement de Chassignelles à la région dijonnaise; l'interprétation aboutit à proposer une attribution des calcarénites de la Pierre de Dijon-Corton aux séquences Ca0 ou Ca1. L'affleurement de Val-Suzon, en position intermédiaire apporte des arguments de corrélation.

2/Coupe de Val-Suzon

Cet affleurement montre des "Marnes à *Eudesia*" relativement épaisses avec l'association à *Burmirhynchia elegantula* et *Eudesia multicosata*. Les rares ammonites datant les Marnes à *Eudesia* de la sous-zone à *Discus* ont été trouvées dans cette formation (J. Thierry, comm. pers.). Au-dessus, une série de paraséquences stratocroissantes est tronquée par une surface d'érosion (fig. 30 et photo 3). Sur cette surface de ravinement, reposent trois paraséquences dont les deux dernières (PS2, PS3) livrent, dans leur terme inférieur bioturbé, les associations resp. à *Lotharingella gremifera 1* et à *Lotharingella gremifera 2*. Comme à Chassignelles, des individus de *Kutchirhynchia obsoleta divionensis* se trouvent à la base de la première paraséquence (fig. 11).

Les calcarénites des paraséquences PS2 et PS3 ont une matrice boueuse plus importante que celle des calcarénites situées sous la surface de ravinement. A une différence de composition, s'ajoutent:

- une différence de direction de transport des sables oobioclastiques (fig. 30);

- une différence de types de corps: mégarides progradant sur les marnes, érodées et pénétrées par de profonds terriers, sans terme biomicritique basal vs grandes dunes épaisses moins érodées, à terme basal remanié et bioturbé.

Ces différences de macro- et strato-faciès montrent une différence d'espace disponible de part et d'autre de la surface d'érosion:

-espace disponible faible à chaque paraséquence, avec érosion en fin de cycle dans un contexte de bas niveau marin (sous la surface d'érosion);

-au-dessus de la surface, création d'un espace disponible plus important avec surface de ravinement, remaniements et bioturbation à la base, et grands corps calcarénitiques; cette situation est réalisée pendant le dépôt d'un cortège transgressif.

3/Relations entre les associations des transects NW et SE

Le long d'une coupe NW-SE d'environ 100 km on observerait ainsi (fig. 31):

-la généralité de l'association à *Burmirhynchia elegantula* et *Eudesia multicosata*;

-la localisation de l'association à *Cererithyris nutiensis* de PS1 au NW et son absence à La Serrée; à Val-Suzon, *Kutchirhynchia obsoleta divionensis* pourrait en être la relique à la base de la première paraséquence au-dessus de la surface de ravinement.

-la plus grande extension de l'association à *Lotharingella gremifera 1* (présente dans son entier à Val-Suzon, quelques *Lotharingella gremifera* au sud-est); cette situation se répète de façon remarquable, symétriquement à l'axe de la plate-forme, puisqu'on retrouve l'association à *Lotharingella gremifera 2* succédant à l'association à *Lotharingella gremifera 1*, à Boudreville et dans la région d'Is-sur-Tille (cf carte, fig. 9);

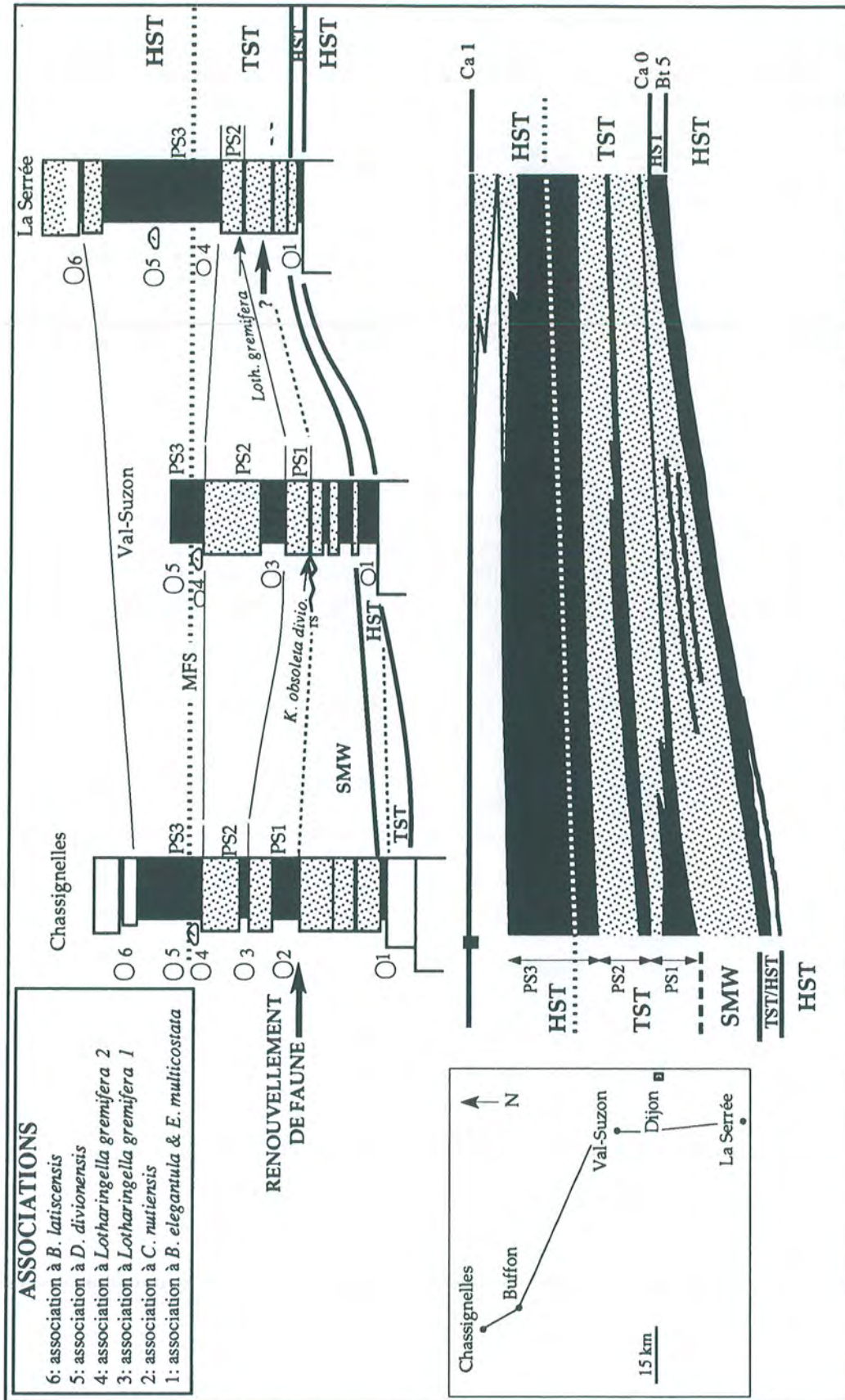


Fig. 31 - Essai de corrélation des séquences Ca 0 et Ca 1 en domaine de plate-forme entre les deux transects. Les associations de brachiopodes et les éléments de faunes qui leur appartiennent, retrouvés à l'Est, permettent de corréler les 3 paraséquences rétrogradantes du TST de la séquence Ca 1.

-l'ubiquité de l'association à *Lotharingella gremifera* 2 sur toute la plate-forme à laquelle succède l'association à *Digonella divionensis* après un maximum d'inondation.

Au-dessus de l'association à *B. elegantula* et *E. multicosata*, on voit donc disparaître successivement les associations de plus en plus jeunes à mesure qu'on se déplace vers le sud-est, -représentées là par quelques faunes reliques- avec conservation plus fréquente des termes de base sur le domaine plus distal au NW. L'image obtenue est alors conforme à celle de la rétrogradation des paraséquences attendue dans un cortège transgressif (fig. 31).

4/Coupe de Ladoix (carrière de la Thébaïde) et relations spatiales entre les séquences Ca 1 bis et Ca2

Au-dessus des Calcaires à rhynchonelles ou de leur équivalent viennent, au sud, le système "Pierre de Ladoix" (séquences Ca 1 bis et Ca 2) et au nord les Calcaires à coraux d'Étrochey (Ca 2). Aucune coupe ne montrant leur superposition, il est nécessaire de préciser leurs positions stratigraphiques respectives par les informations biostratigraphiques (fig. 32) et par leurs relations géométriques.

a/Biostratigraphie

Les associations resp. à *Digonella marcoui* & *Kallirhynchia* sp. et à *Torquirhynchia* sp. caractérisant chacune l'un et l'autre système, sont taxonomiquement différentes. Un renouvellement de faune survient avec l'installation de chacune des associations. Les ammonites montrent que la première est plus ancienne (sous-zone à Koenigi) que la seconde (zone à Gracilis, sous-zone à Gracilis ou Patina).

b/Extension (fig. 33)

Les affleurements des deux formations sont replacés sur une reconstitution 3D du toit des Calcaires à rhynchonelles (représentant la surface d'érosion correspondant à la limite de séquence Ca1). La référence horizontale est la surface d'inondation de la séquence Ca 1. Les affleurements et les épaisseurs des deux ensembles montrent la **ségrégation en deux aires géographiques**: La Pierre de Ladoix est située aux points les plus bas et n'est représentée au nord de Dijon que par la série calcarénitique supérieure; les Calcaires à coraux d'Étrochey se placent plus haut; ils sont absents là où les Calcaires à rhynchonelles sont les plus épais (Châtillon). Des reliques lenticulaires datés de la sous-zone à Patina existent au toit des calcarénites de Ladoix dans la région de Dijon (Hauteville).

L'image donnée est le comblement de l'espace créé par la baisse du niveau marin après la séquence Ca1, par les dépôts des séquences Ca 1 bis et Ca 2. **Ces séquences tendent à recouvrir de plus en plus largement la paléomorphologie résultante, en accord avec la rétrogradation généralisée des séquences qui conduit à l'ennoiement de la plate-forme.**

Ces faits sont en accord avec l'interprétation de ces deux ensembles sédimentaires comme deux séquences dans un contexte de rétrogradation rapide:

- Ca 1 bis: marnes à biohermes à spongiaires de la Pierre de Ladoix;
- Ca 2: calcarénites de la Pierre de Ladoix et Calcaires à coraux d'Étrochey.

5/Interprétation séquentielle

On peut reconnaître successivement, dans le domaine de plate-forme au sud-est, les séquences établies sur le transect NW:

-la séquence Bt5 dans le Calcaire de Comblanchien avec le niveau à *Burmirhynchia* cf. *thierachensis*.

-l'inondation maximale de la séquence Ca0 et le cortège de haut niveau (Marnes à *Eudesia*) avec l'association à *Burmirhynchia elegantula* et *Eudesia multicosata*; le cortège de bas niveau de la séquence suivante serait représenté par la base de la Pierre de Dijon-Corton et par la série de paraséquences sous la surface de ravinement à Val-Suzon; ce cortège de bas niveau situé sur le

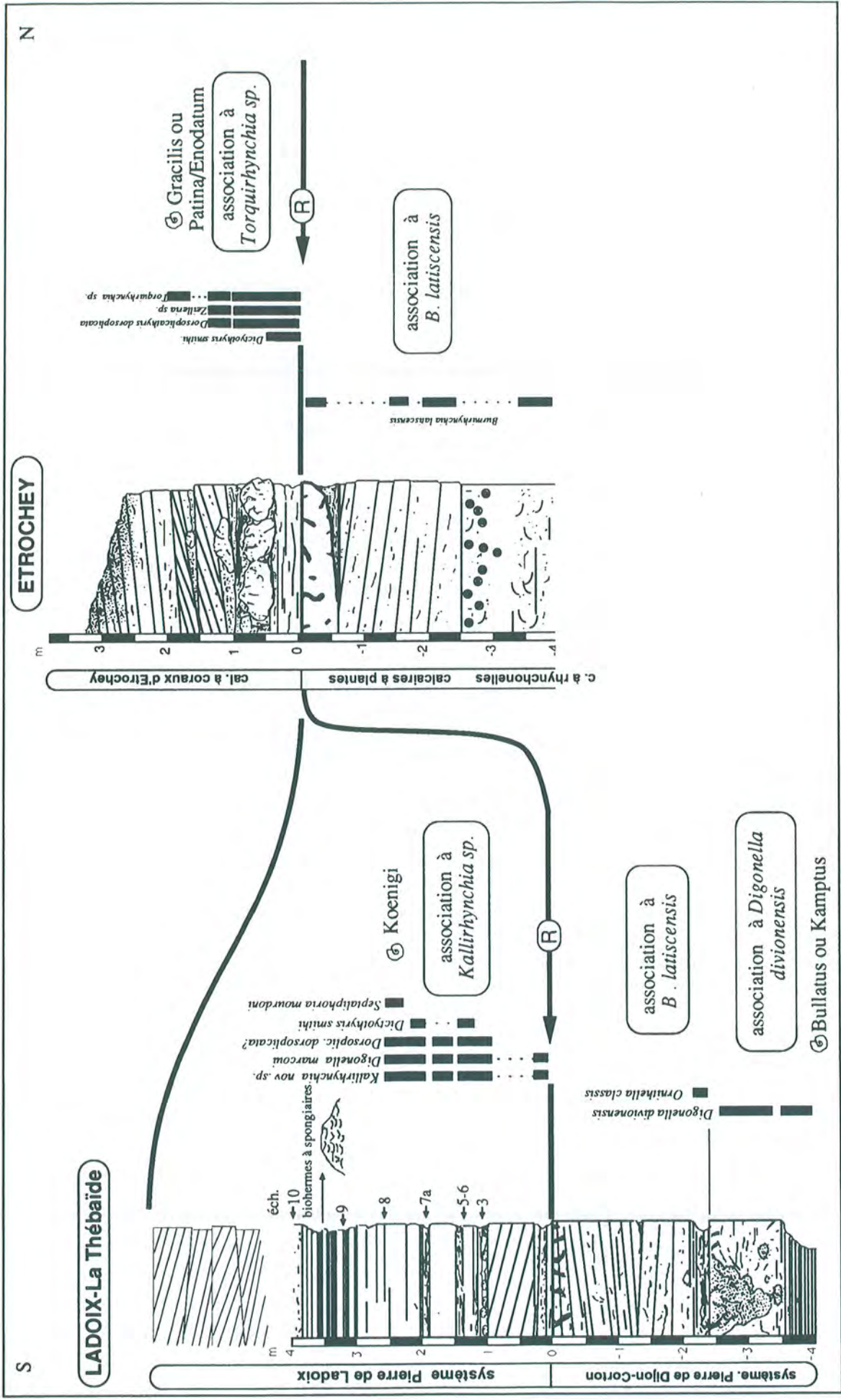


Fig. 32- Corrélatons biostratigraphiques des coupes de Ladoix et Etrochey. L'association à *B. laticensis* sous ces deux discontinuités, est bien développée au nord, localisée en quelques points au sud près de Ladoix (VR, MSD, Dijon). Au dessus, un renouvellement de faune intervient avec l'association à *Kallirhynchia sp.* et *Digonella marcou*, et à la base des calcaires à coraux d'Etrochey, avec l'association à *Torquirhynchia sp.* Les datations par ammonites indiquent que le premier est plus ancien que le second.

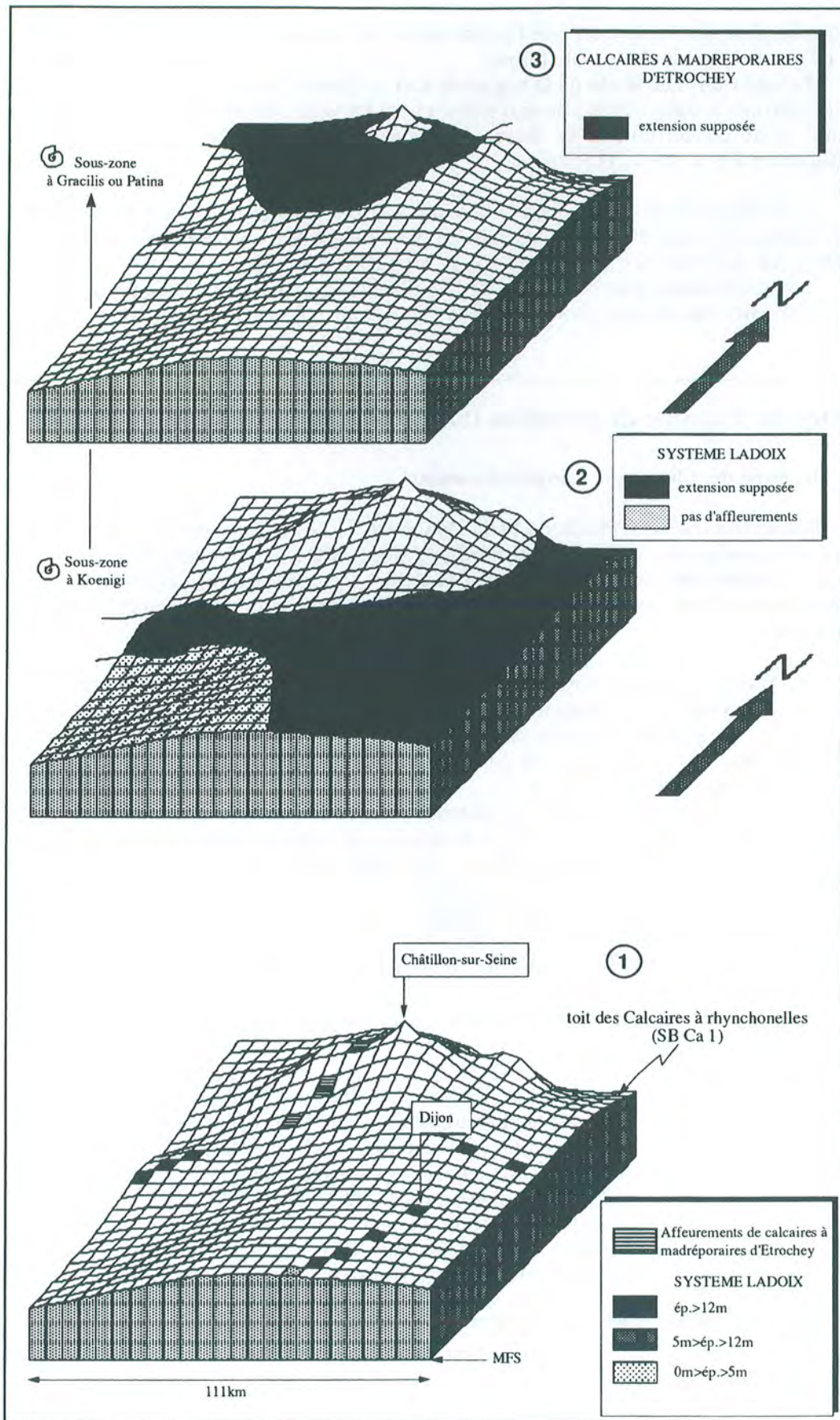


Fig. 33 - Extension de la Pierre de Ladoix et des Calcaires à coraux d'Etrochey sur la surface d'érosion matérialisant la limite de séquence Cal 1 (1). Le premier système se place dans les zones les plus basses (2) et le second ne recouvre que postérieurement les points hauts (3). Cette distribution géographique illustre une rétrogradation généralisée des séquences

domaine de plate-forme, montre que l'accentuation de la baisse du niveau marin associée à Ca 0 n'exonde pas l'ensemble de la plate-forme.

-l'inondation maximale de la séquence Ca1 localisée, comme dans le transect précédent au sein des Marnes à digonelles, à la transition entre les deux associations caractéristiques; leurs datations sont concordantes; le cortège transgressif est constitué de trois paraséquences rétrogradantes PS 1, PS 2, PS3; le cortège de haut niveau (Calcaire à rhynchonelles) apparaît réduit.

-Le système Ladoix marneux à la base est, comme à Chateauvillain et à la ferme de Blin, le cortège transgressif et le cortège de haut niveau de la séquence Ca1bis, caractérisés par l'association à *Kallirhynchia* sp. et *D. marcoui* et datés de la sous-zone à Koenigi.

-Les calcarénites sont le cortège de bas niveau de la séquence Ca2 avant les Calcaires à coraux d'Etrochey développés plus haut sur la plate-forme (cf. infra).

II/Séries du domaine de transition (Saône-et-Loire)

1/Coupe de Chassagne (carrière Rocamat)

Récemment révisée (Pluchery, 1990; Floquet *et al.*, 1991), cette coupe est la référence pour le Bathonien supérieur dans le domaine de transition (fig. 34). Des informations fournies par les coupes voisines et d'autres affleurements y ont été cependant reportées. Comme la coupe de la Manse du précédent transect, elle expose la totalité des Marnes à *bellona* et de l'équivalent du Calcaire de Comblanchien.

Les Marnes à *bellona* sont séparées en deux ensembles par un banc à géodes de calcite, bioturbé, à surface perforée, ferruginisée.

-Un premier ensemble de calcaires argileux bioclastiques stratodécroissant montre un maximum argileux à mi-hauteur. Il contient des ammonites à la base et des brachiopodes (*Globirhynchia* sp., *Kallirhynchia* sp.).

-Un second ensemble est nettement stratocroissant après un maximum d'argilosité; l'épaississement des bancs calcaires fait la transition avec les calcaires compacts et dolomitiques, équivalents du Calcaire de Comblanchien. Une riche faune de brachiopodes (à nombreuses *Ornithella* sp.) a été récoltée avec des ammonites au voisinage du maximum argileux. Au-dessus ou à ce niveau, une population de *Rhynchonelloidella curvovarians* est citée par Laurin (1984). Enfin, des *Burmirhynchia* cf. *thierachensis* de petite taille ou *B. proteiformis* existent au sommet des calcaires compacts à rides de vagues et faciès de beach-rock au sommet.

Les calcaires compacts sont recouverts par les Marnes à *Eudesia* et la Pierre de Dijon-Corton (carrières de Santenay).

L'ensemble décrit au-dessus de l'Oolithe blanche montre deux cycles d'évolution de la profondeur des dépôts, ponctués chacun par un maximum argileux à faune pélagique et brachiopodes d'âge différent; ils sont séparés par une surface perforée. On pourrait les interpréter en première approche, comme deux séquences de dépôts correspondant aux Marnes à *bellona* et aux Calcaires compacts. L'évolution des cortèges argileux au sein des Marnes à *bellona* mise en évidence par Pluchery (1990) et Floquet *et al.* (1991) évoque un seul cycle avec une phase d'approfondissement suivie d'une phase de diminution de profondeur; cependant, l'interprétation de deux cycles ne peut être contredite par ces résultats, en raison de l'échantillonnage trop lâche dans la partie inférieure de la formation. Elle permet d'établir la correspondance avec les deux séquences trouvées, au-dessus de l'Oolithe blanche, dans le Calcaire de Comblanchien (La Serrée, fig. 28) qui a une épaisseur voisine de celle de l'ensemble Marnes à *bellona* + Calcaires compacts.

2/Coupe de Rimont : tempestites et slumps

La coupe de Rimont apporte surtout des informations sur l'équivalent des Calcaires de Comblanchien dans le domaine de transition (calcaires quartzeux à filaments-fig. 35 A). Au-dessus,

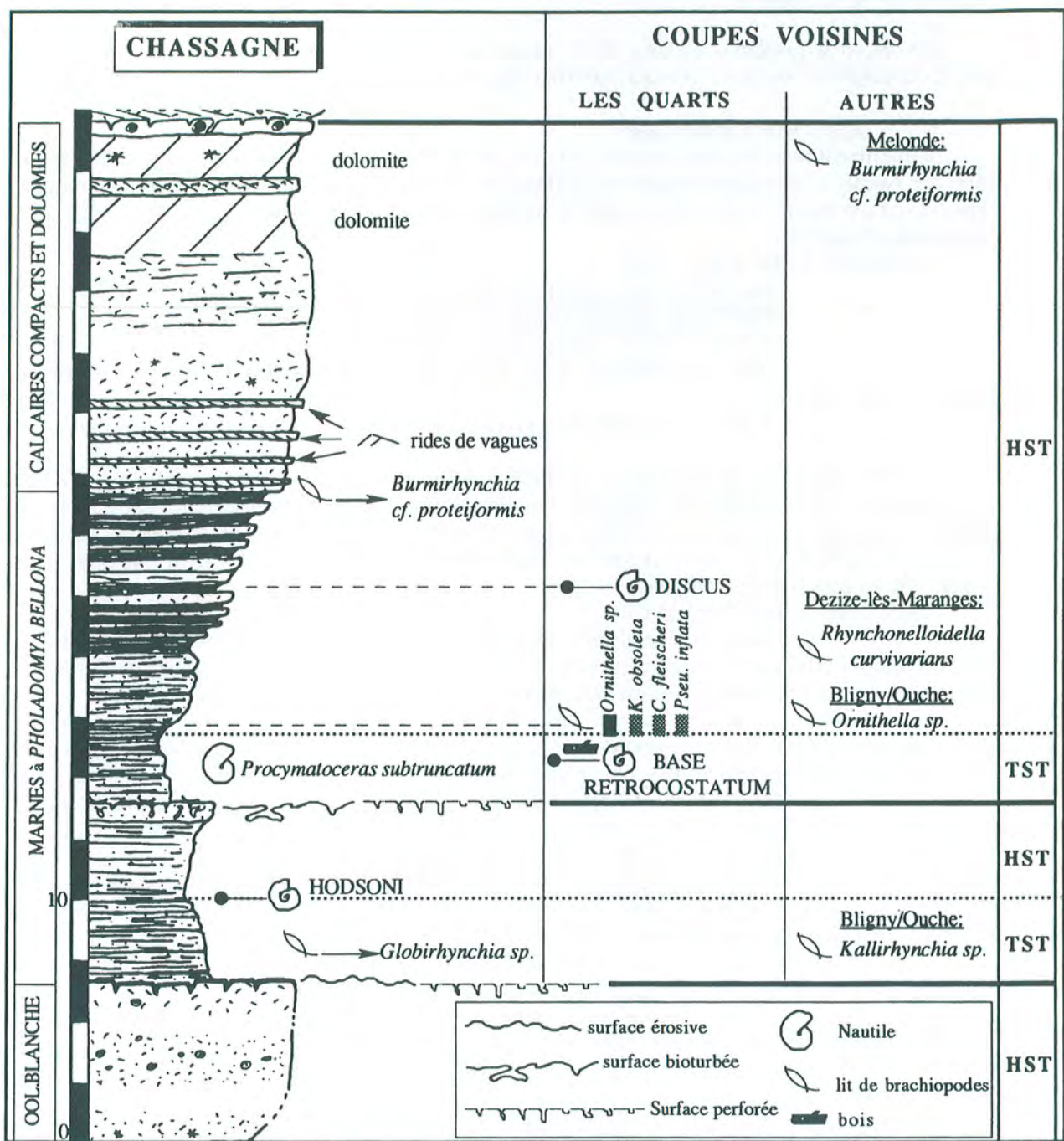


Fig. 34 - Stratigraphie des formations du Bathonien moyen et supérieur au sud de Beaune. La coupe de Chassagne est prise comme référence pour la lithostratigraphie et les structures sédimentaires (D'après Pluchery, 1990 et Floquet *et al.*, 1991). Information biostratigraphique (*ibidem*) modifiée et complétée par des récoltes personnelles. Position des ammonites et lits de brachiopodes de plusieurs coupes voisines (cf. fig.). Position de *R. curvivarans* d'après Laurin (1984 et comm. pers.)

quelques mètres de calcarénites sont attribués au système Pierre de Dijon-Corton par comparaison avec les coupes voisines. Les alternances marno-calcaires du Callovien moyen et supérieur surmontent la série calcaire.

Les calcaires quartzeux à filaments montrent deux types de structures particulières: des bancs perturbés (slumps) et des bancs granoclassés (BG -fig. 35 A).

a/ Les bancs granoclassés

Ils montrent tous une base érosive et tranchent par leur nature bioclastique granoclassée sur la série des calcaires micritiques quartzeux à filaments (*i.e.* prodissoconques de larves planctoniques de bivalves). Le banc BG 1 est le plus visible et semble plus étendu; il disparaît cependant après une cinquantaine de mètres.

- stratofaciès de BG 1 (fig. 35 B):
 - base érosive avec gouttières d'érosion;
 - dépôt granoclassé de coquilles allochtones contrastant avec la micrite;
 - sédiment silteux à litage oblique en mamelons;
 - rides symétriques dans le matériel fin ou rides dessinant un réseau polygonal à crêtes émoussées;
 - bioturbation à plusieurs niveaux descendant jusque dans le lit coquillier.

Ce banc peut s'interpréter comme celui d'un sédiment allochtone resédimenté sous très fort hydrodynamisme en domaine plus profond. La bioturbation étagée en plusieurs niveaux pourrait cependant indiquer l'amalgamation de plusieurs événements de ce type. Comparé à d'autres (Aigner, 1982- fig. 37) ou aux "lumachelles" de Guillocheau (1990), **le dépôt coquillier de base peut être attribué à l'action d'une tempête.**

- microfaciès de BG 1 (fig. 35 C):
 - sédiment constitué essentiellement de coquilles (taille maximale environ 5 mm), en majorité d'ostréidés, à convexité tournée vers le haut, d'entrouques, de bryozoaires, de gastéropodes; bioclastes brisés, usés; matrice micritique absente à la base;
 - granodécroissance verticale générale parallèle à un changement de nature; coquilles abondantes à la base; bryozoaires, gastéropodes, entrouques et autres organismes à porosité interne ou loculaires plus fréquents vers le haut (effet de leur plus faible densité?);
 - galets mous et galets de micrite sans filaments ni quartz, allochtone; il existe toute une série d'intermédiaires entre galets mous à coquilles et coquilles enrobées de micrite ("mud-coated shells"-Kreisa et Bambach, 1982);
 - caractères particuliers: micrite diffuse de plus en plus abondante vers le haut; figures d'abri ("shelter") observée sur la partie supérieure des coquilles avec un granoclassement de grains micritiques;
 - galets craquelés, fendus, de sédiment boueux allochtone ferme, déjà compacté, dont l'ablation a nécessité de forts courants.
 - terriers remplis par la micrite quartzeuse à filaments; reprise de coquilles orientées en vortex à l'intérieur du terrier.

b/ Interprétation

Le microfaciès confirme, par l'existence d'un granoclassement, l'allochtonie et l'état du matériel bioclastique, l'attribution à un ou plusieurs événements de haute énergie (tempête, tsunami) dans un milieu calme dans les conditions normales (Kreisa et Bambach, 1982; Aigner, 1982, Düringer, 1982; Guillocheau, 1990, 1991). Les mécanismes d'un tel dépôt ont été décrits à maintes reprises; on se réfèrera à Aigner (1982), Düringer (1982), Kreisa et Bambach (1982), Einsele et Seilacher (1991), Seilacher (1991), Seilacher et Aigner (1991)- et aux figures 36 et 37. Ce type de milieu caractérise le *milieu offshore* et sans doute sa partie proximale en raison de la lenticularité des strates (Guillocheau, 1990) et de l'amalgamation des événements de haute énergie (Aigner, 1982).

Einsele (1991, p. 314) cite parmi les causes des slumps, l'action **déstabilisatrice des tempêtes** sur le fond de la mer. Ainsi, pourrait être expliquée l'association de ces structures et des tempestites dans la même unité sédimentaire.

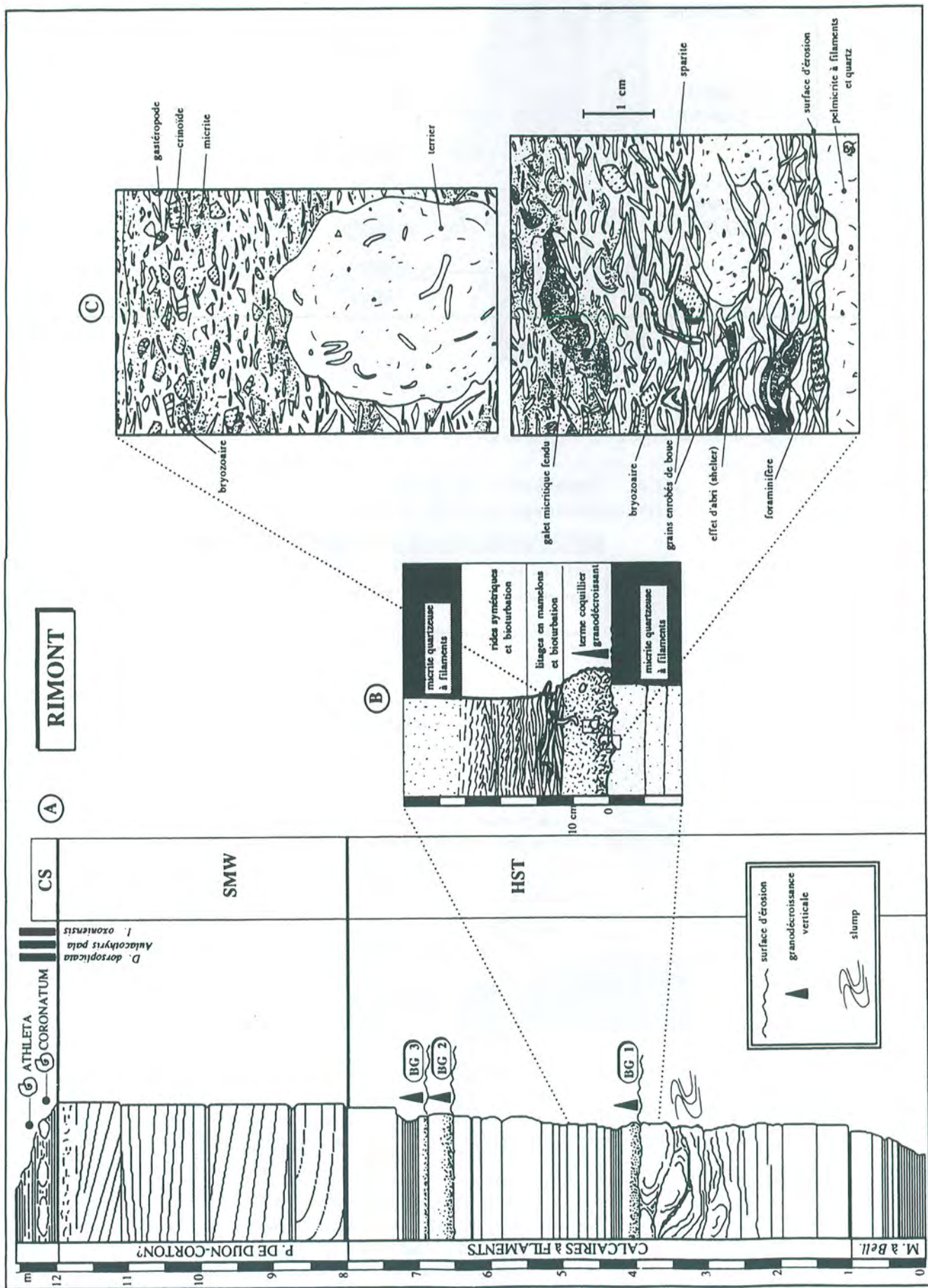


Fig. 35 - Coupe de Rimont (A), stratofaciès (B) et microfaciès (C) du banc granoclaissé (BG1). Ces dépôts sont attribués à des événements de haute énergie (tempêtes).

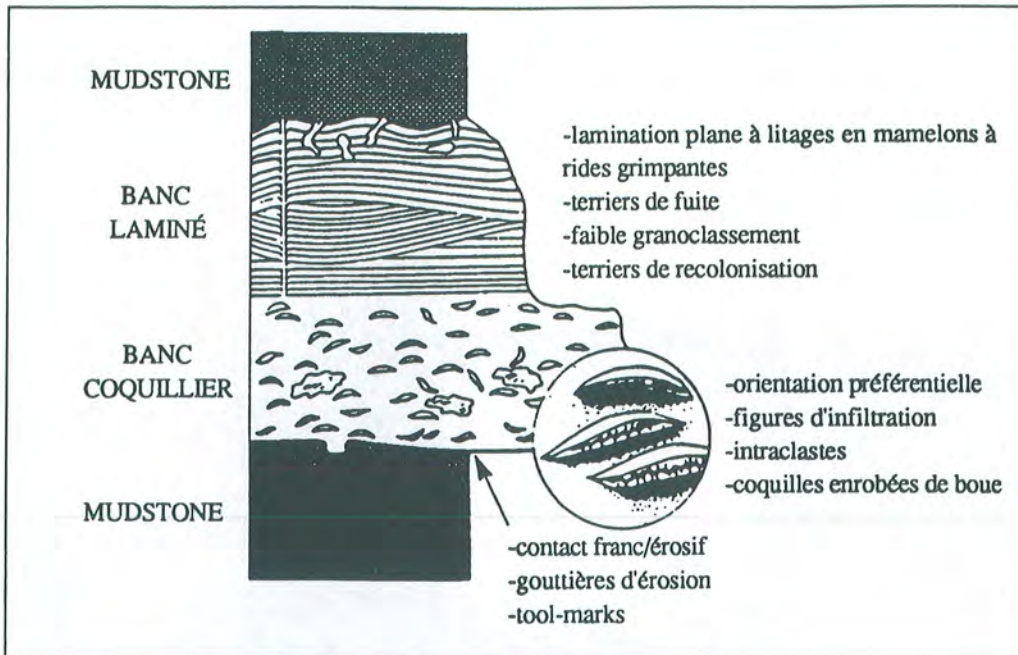


Fig. 36 - Modèle de séquence de tempête de Kreisa et Bambach (1982)

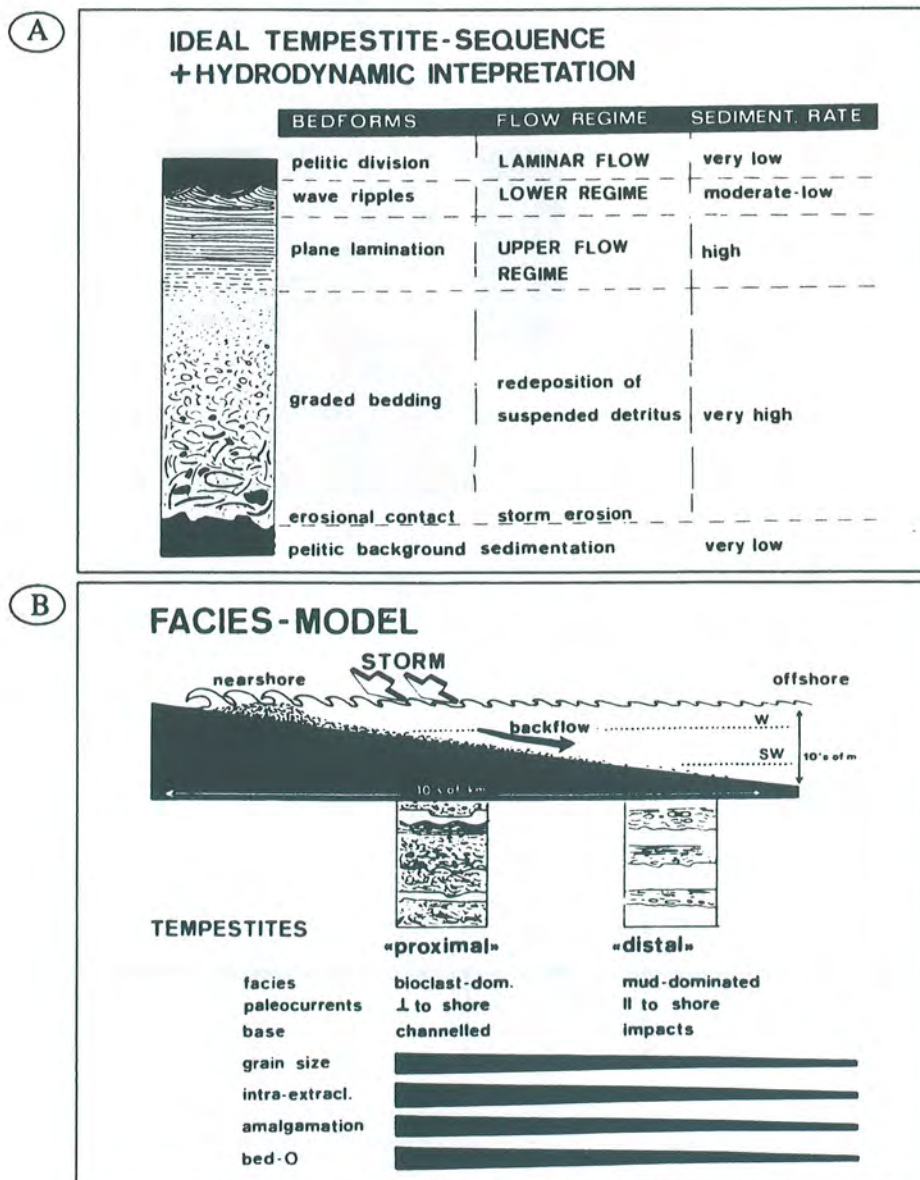


Fig. 37- A/ séquence-type de tempestite de Aigner (1982); B/ variations latérales suivant un gradient proximal-distal

Seuls les Calcaires de Comblanchien, en domaine de plate-forme, sont susceptibles de fournir le matériel coquillier et boueux, sans oolites, resédimenté en milieu plus profond; cette correspondance sédimentologique confirme la corrélation des Calcaires à filaments, des Calcaires compacts (milieu infratidal soumis à l'action des vagues) et des Calcaires de Comblanchien (milieu intertidal à supratidal, suivant un gradient paléobathymétrique de rampe, affecté de pentes locales (slumps)).

3/Coupes de Jugy-Laives et région de Tournus

a/description

Les deux carrières de Jugy et de Laives situées sur l'éperon de Tournus apportent les éléments de corrélation entre domaine de transition et domaine distal. Elles montrent toutes deux les mêmes ensembles sédimentaires qui seront représentés par une coupe synthétique (fig. 38).

Les Marnes à bellona: quelques mètres visibles de calcaires argileux à bancs de Calcaires à filaments, noduleux, stratocroissants, montrent plusieurs surfaces bioturbées. Ils contiennent de nombreux bivalves fouisseurs. A Jugy, dans les bancs calcaires, des lits de bioclastes allochtones (bryozoaires, entroques, gastéropodes) et extraclastes encroûtés par des nubéculaires indiquent la redistribution de matériel (apporté par des tempêtes en domaine profond ?) par des courants dans un contexte de sédimentation ralentie. L'observation d'une pholadomye en position de vie, tronquée renforce cette interprétation. Une ammonite de la base de la zone à *Discus* a été récolté à la base (J. Thierry- comm. pers.).

Le Calcaire de Comblanchien (ou son équivalent): calcaire micritique compact à filaments et quartz. Ce banc est affecté par une surface d'érosion ferruginisée. Les fossiles aragonitiques sont dissous et dolomités sur une épaisseur de 20cm sous cette surface, où existe un niveau de *Burmihynchia proteiformis*.

Calcaire oolitique et bioclastique: calcarénite à grands litages obliques plans réguliers correspondant à un seul corps sédimentaire massif, progradant vers le sud-est sur la surface d'érosion de l'unité précédente. Le toit est une surface de discontinuité, érosive (grandes gouttières métriques), perforée.

Un banc bioclastique peu épais, bioturbé, très riche en débris de brachiopodes, huîtres, crinoïdes et galets de calcaire oolitique (Laives). Il contient des éponges et de nombreux organismes constructeurs -non identifiés car recristallisés- en forme de boules et perforés, encroûtant des galets ou des bioclastes, concentrés dans les gouttières d'érosion des calcaires sous-jacents. L'état du matériel bioclastique et la richesse en faune s'expliquent par de multiples remaniements (enfouissement/exhumation) par des courants dans des conditions de bilan sédimentaire réduit (condensation). Souvent, seuls les crochets des valves de brachiopodes sont conservés. A Jugy, ceux-ci sont lités, indiquant l'action des courants, sans doute à l'origine de leur désagrégation. Cependant, dans l'actuel, la conservation de cette partie de la coquille, plus épaisse et souvent renforcée par des callosités, peut résulter de la biodégradation après un long temps de résidence sur le fond (Gaspard, 1989). Les mêmes observations concernent la thanatocénose würmienne à *Gryphus vitreus* en Méditerranée (Emig, 1985 et observations personnelles-campagne BATHYMED 1988).

En raison de la mauvaise conservation, les brachiopodes sont difficilement identifiables. On reconnaît de fréquentes térébratules (*Cererithyris intermedia* ou *D. dorsoplicata*) et des ornithellides (*Obovothyris* ou *Digonella*). Ces déterminations attribueraient ce niveau à l'association à *Burmihynchia elegantula* et *Eudesia multicostata* ou à l'association à *Kallirhynchia* sp. et *D. marcoui* sans plus d'arguments pour l'une ou pour l'autre, bien que *Dictyothyris coarctata* ait été cité dans ce niveau (Lacombe et al., 1985).

Des calcaires oolitiques et bioclastiques faits de l'empilement de dunes à litages obliques opposés (tidales) migrant vers le SW. Elles se recourent fréquemment et contiennent des galets mous lités de marnes à la base. Ceux-ci correspondent au remaniement des marnes sous-jacentes dont il ne

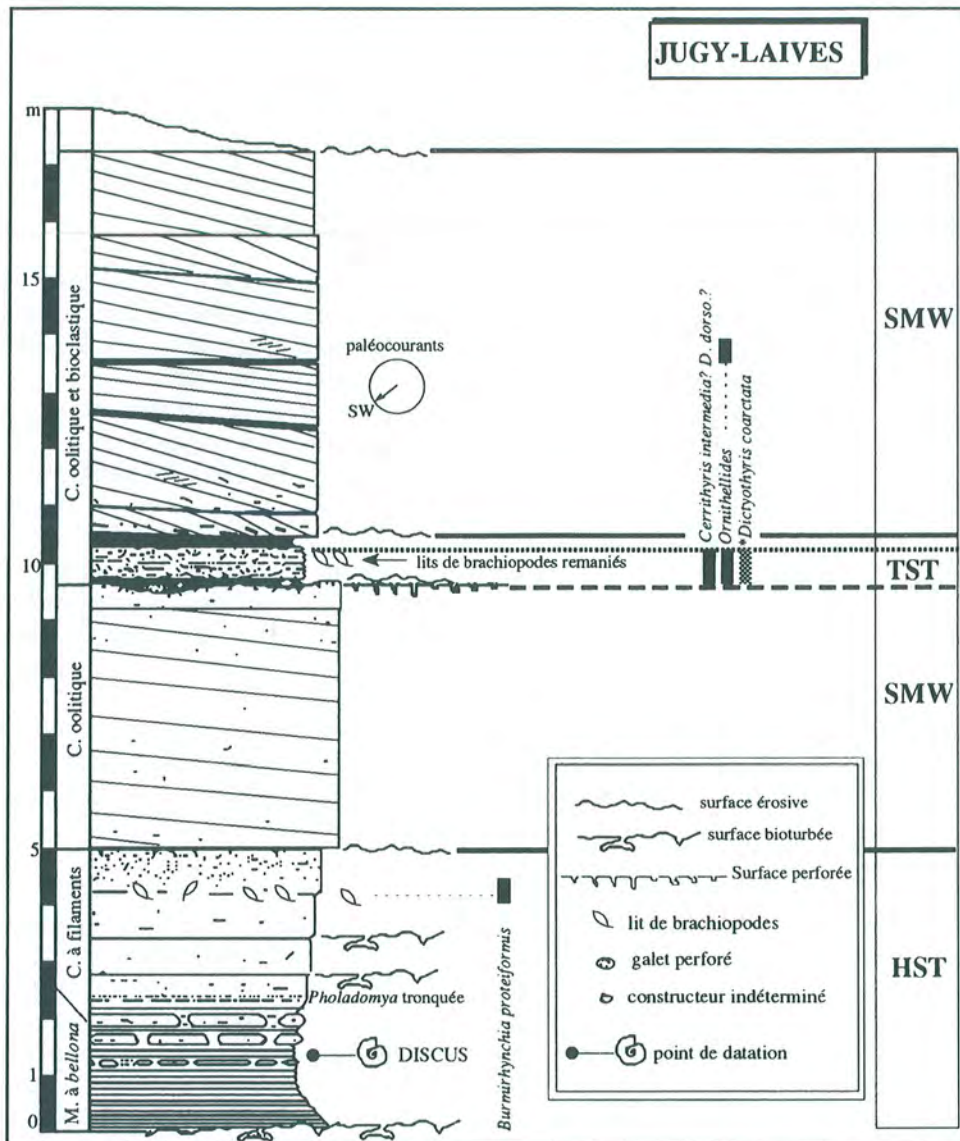


Fig. 38 - Coupe synthétique des carrières de Jugy et de Laives. Le niveau à *B. proteiformis* est retrouvé au sommet des calcaires à filaments, équivalents des calcaires de Comblanchien. Au dessus, un niveau de condensation à brachiopodes remaniés est d'attribution difficile. *: brachiopode cité par Lacombe *et al.* (1985) mais non retrouvé sur la coupe de Laives.

reste que quelques centimètres sur le banc bioclastique. Ils traduisent l'installation brusque d'un milieu de plus faible profondeur que celui qui le précède.

Au-dessus, des calcaires argileux à oolites ferrugineuses et des marnes sont attribués à la sous-zone à Enodatum et au Callovien moyen et supérieur (Thierry et Tintant, 1971).

b/ Apports des coupes de la région de Tournus

Les coupes de Beaufer et de Saint-Albain décrites par Thierry (1971) s'accordent avec la série stratigraphique de Jugy-Laives tout en les complétant pour la série des marnes calloviennes. Les faunes citées ont été révisées aussi bien pour leur âge que pour les brachiopodes à partir du matériel de collection; certaines réserves doivent cependant être apportées en raison d'éventuels mélanges. On trouve:

A Beaufer, sous les calcaires bioclastiques à entroques: *Eudesia multicosata*, *Kutchirhynchia morieri*, *Dictyothyris coarcata* et nombreux organismes de substrats durs (*Galeolaria socialis*, *Rastellum sp.*).

A Beaufer et Saint-Albain: au-dessus de la série calcaire, des calcaires argileux de la sous-zone à Koenigi à nombreux brachiopodes: *Kallirhynchia sp.*, *Dictyothyris smithi*, *D. dorsoplicata*, *Z. biappendiculata*, *Caryona cf. versiplicata*, *Sphenorhynchia ferryi*, *Robustirhynchia sp.*, *Formosarhynchia sp.*, *Torquirhynchia sp.*, *Perrierithyris sp.*; dans les calcaires argileux à oolites ferrugineuses de la sous-zone à Enodatum (=Patina): *Sphenorhynchia dominula*, *Robustirhynchia sp.*, *Formosarhynchia sp.*

Les attributions de ces faunes à une association sont sujettes à caution en raison des mélanges (*Torquirhynchia sp.* associée à *Kallirhynchia sp.* mais ne coexistant pas habituellement); **elles montrent cependant que le niveau majeur de Ladoix est représenté dans ce secteur par son association caractéristique tout comme le niveau majeur d'Etrochey (association à *Torquirhynchia sp.*).**

III/SERIES DU DOMAINE DISTAL (MACONNAIS)

Coupe de Sancé-lès-Mâcon (SAN)

a/description

Cette coupe est le seul affleurement qui expose la série du Bathonien supérieur à l'Oxfordien qui a pu être levée en continu dans le domaine distal (fig.39). On y distingue successivement:

1/une série de micrites quartzieuses, argileuses et de marnes quartzieuses alternantes, stratodécroissantes jusqu'à un niveau de nodules à échinides, rares brachiopodes et ammonites, à laquelle succède une série stratocroissante à rares brachiopodes au sommet, couronnée par une surface bioturbée.

2/un ensemble débutant par des biomicrites bioturbées et marnes à brachiopodes, terminé par un calcaire oobioclastique et une surface perforée.

3/une unité de calcaire argileux bioturbés à rares ammonites.

4/un ensemble limité à la base par une surface perforée et au sommet par une surface bioturbée ferruginisée montrant des galets perforés à la base, riche en brachiopodes. Un niveau argileux noir livre des fragments de bois, des os de crocodiliens (*Steneosaurus*), des nautilus.

5/une unité de marnes grises à rares brachiopodes à laquelle succède une série stratocroissante de calcaire micritique.

6-7/un ensemble de calcaires argileux à oolites ferrugineuses et marnes. Le premier banc (6.1), sans oolites ferrugineuses, peu épais et très riche en térébratules, est en continuité de faciès avec l'unité 5. Une surface perforée la limite des unités sus-jacentes à oolites ferrugineuses. Celles-ci sont riches en ammonites et bois (*Agathoxylon desnoyersi*, *Protocupressinoxylon sp.* -Philippe, 1991)

8/argiles bleues à fossiles pyriteux

b/associations de brachiopodes et datations

Hormis un niveau riche, les brachiopodes sont relativement rares; l'examen de leur distribution sur la coupe fait ressortir plusieurs niveaux différenciés dont les espèces permettent une attribution à une des associations précédemment définies.

-le premier niveau (1.8) peut être rattaché au **niveau majeur de Saint-Benin** par la présence de taxons de l'association à *R. curviviarians* et *D. digona* et surtout la concordance de datation; un niveau peu épais de brachiopodes ("*E. cardium*, *C. fleischeri*, *K. obsoleta*, *R. globosa*") de la zone à *Retrocostatum* est cité à Pouilly-Fuissé et Davayé (Alméras, 1970). Les collections de l'Université de Bourgogne contiennent *R. curviviarians* et "*R.*" *bradfordensis*.

-le second (1.21) est attribué à l'**association à *K. obsoleta***; la présence de *Goniorhynchia boueti* du Bathonien supérieur est remarquable puisqu'elle est fréquente en Normandie et absente au même niveau dans la Nièvre; de plus, la sous-espèce *G. boueti arenaemontis* n'était connue que dans la région de Falaise (Laurin, 1984); à ce niveau, existe aussi "*E. Cardium*" (Alméras, 1970) et de nombreux *Acanthothiris spinosa* (Coll. Univ. Bourgogne).

-le troisième (2.1) se rattache au **niveau majeur de Chaulgnes**;

-le quatrième (4), très riche, permet de reconnaître le **niveau majeur de Ladoix** (l'espèce *D. marcoui* manque cependant); il viendrait se corrélérer avec le niveau de condensation de la coupe de Jugy-Laives;

-plusieurs **niveaux monospécifiques à *Perrierithyris sp.*** existent dans le niveau marneux 5.1; l'espèce a été rencontrée à Etrochey dans l'équivalent de l'association à *Torquirhynchia sp.*. Elle est également très bien représentée dans le Cher dans un niveau stratigraphique de même âge.

-les niveaux 6.1 à 6.3 du Callovien moyen et supérieur correspondent à ceux de l'Oolithe ferrugineuse de Chateauvillain.

IV/ Conclusion: les séquences et les faunes

Les séquences établies précédemment peuvent être reconnues le long du transect en direction du sillon alpin, par l'existence de **surfaces particulières, les concordances de datation et les grands traits de l'évolution sédimentaire (fig. 40)**. De même, et parallèlement, ces corrélations permettent d'établir **les correspondances entre associations différentes** à un même niveau stratigraphique, que peuvent expliquer alors des différences de milieu (fig. 41).

1/les séquences

Séquence Bt4

Cette séquence initiale qui marque une inondation majeure postérieurement à l'Oolithe blanche est représentée à la base des "Marnes à *bellona*"(Chassagne). Elle doit correspondre en domaine de plate-forme à la première partie du Calcaire de Comblanchien, sous la surface d'érosion mise en évidence à la Serrée. Les datations la placent dans la fin du Bathonien moyen ou début du Bathonien supérieur selon les auteurs (zone à Hodsoni). Les brachiopodes sont rares et viendraient en équivalent du niveau majeur de Champlemy. *R. nivernensis*, caractéristique de ce niveau, existe dans le Mâconnais (Coll. Univ. Bourgogne)

Séquence Bt5 (MFS à la limite *Retrocostatum*/*Discus*)

Entièrement marneux et stratocroissant en domaine distal, le cortège transgressif de cette séquence est représenté en domaine de plate-forme par les faciès comblanchien à lithoclastes et oncoïdes au-dessus de la surface d'érosion. Le cortège de haut niveau calcaire finissant avec des faciès proches de l'émergence comprend de plus en plus d'interlits marneux vers le sud en direction du domaine distal. Parallèlement, les indices de plus grande profondeur apparaissent (rides de vagues d'avant-côte faisant place à des stratofaciès de tempêtes de domaine offshore) dans un sédiment comprenant une grande part d'organismes planctoniques (prodossoconques).

De telles corrélations mettent en correspondance les niveaux de *B. thierachensis* de plate-forme avec les niveaux à *Ornithella sp.*, *C. fleischeri*. Au-dessus, dans le cortège de haut niveau, les

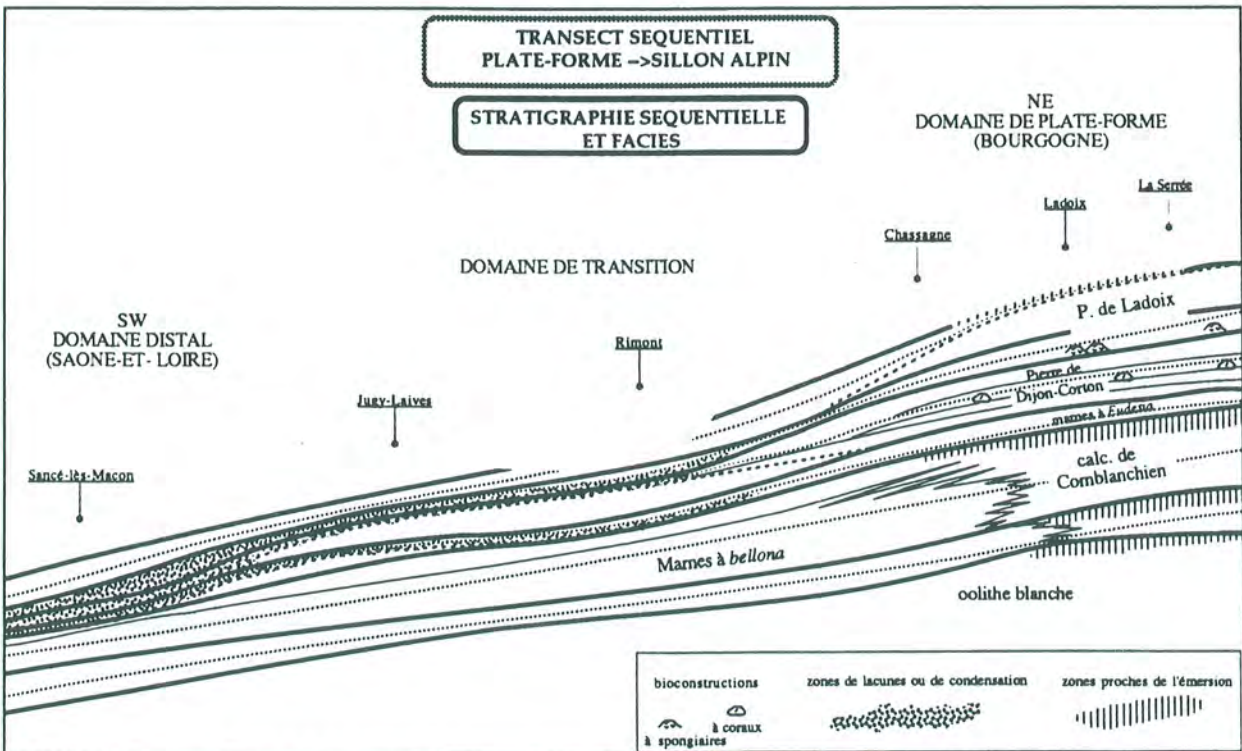
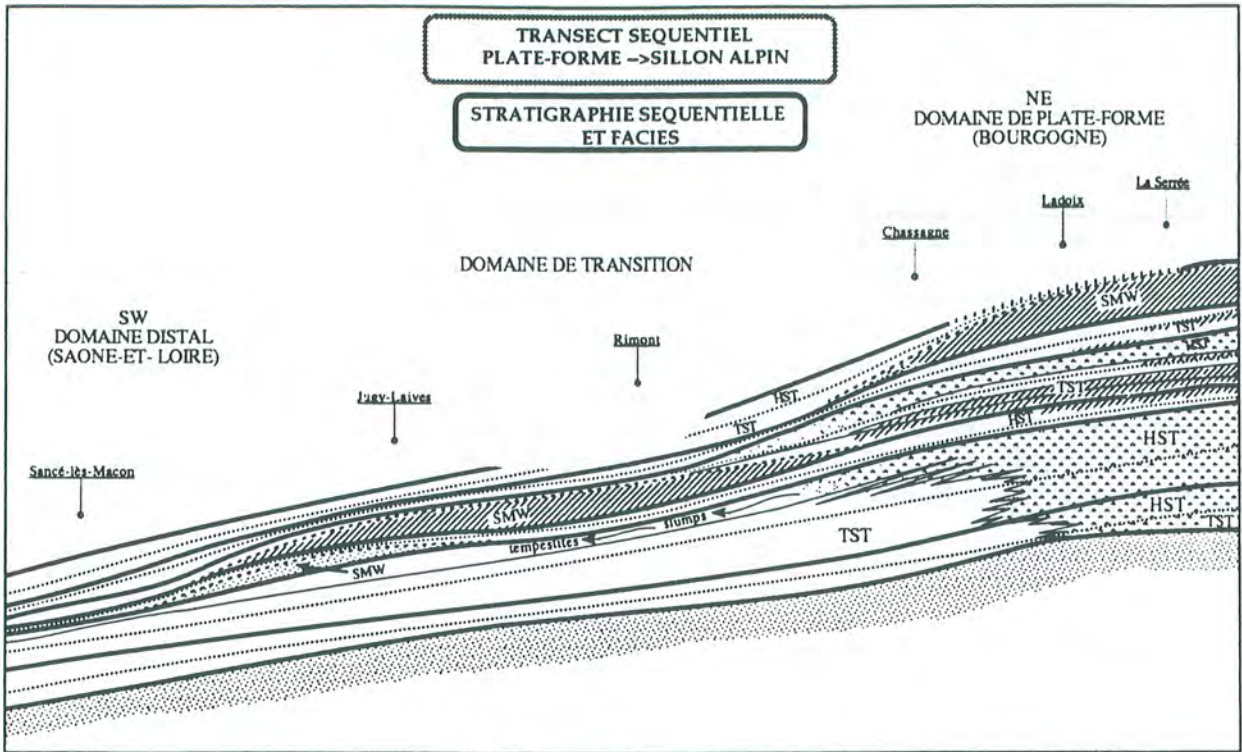


Fig.40-Synthèse séquentielle du transect de la plate-forme bourguignonne vers le sillon alpin. Les séquences identifiées sur le précédent transect sont retrouvées.

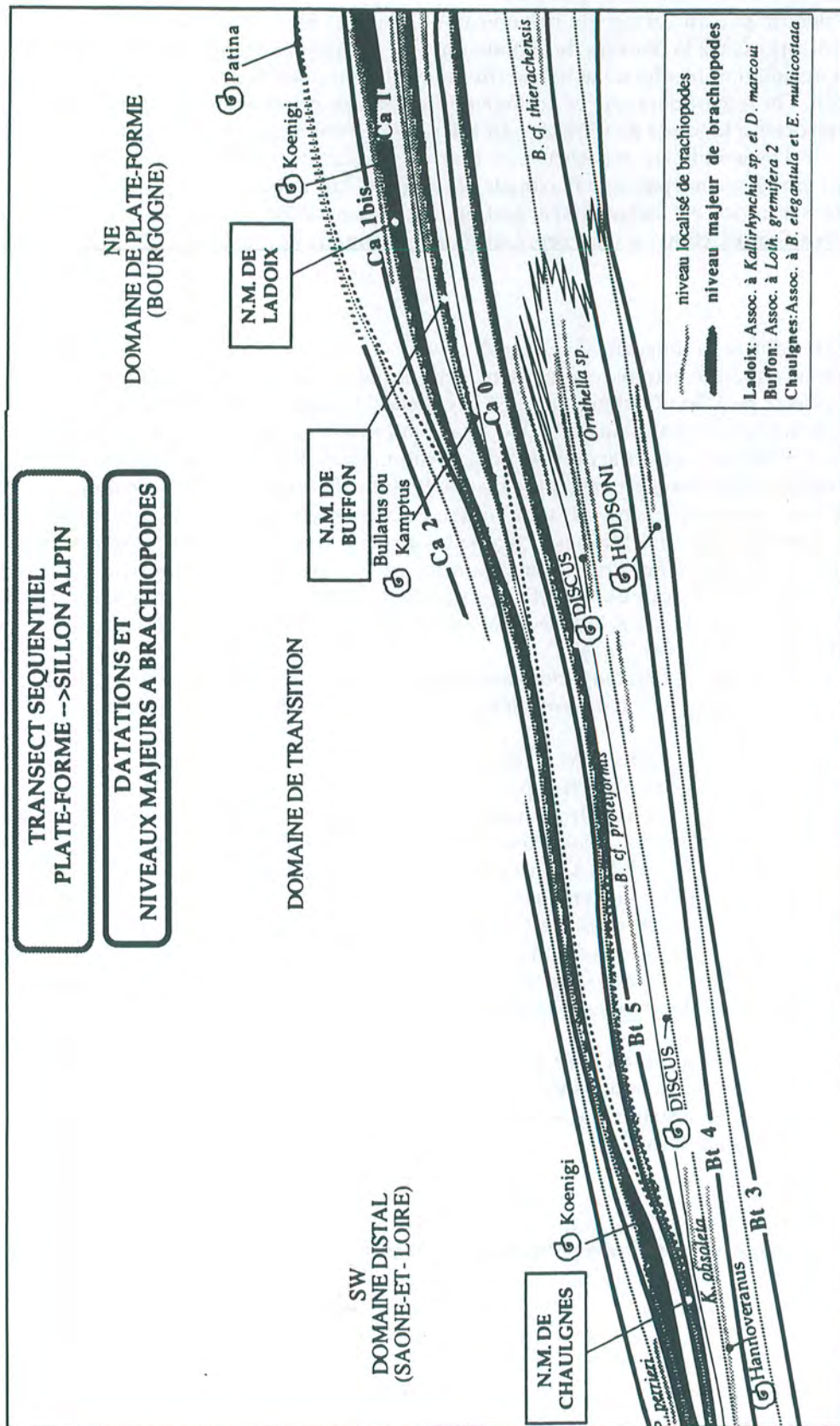


Fig.41 - Extension et position séquentielle des niveaux majeurs et localisés de brachiopodes

niveaux à *B. proteiformis* sont l'équivalent temporel des niveaux à *Kutchirhynchia* sp. et *Goniorhynchia boueti* en domaine plus profond dans le Mâconnais.

Séquence Ca0 (MFS *intra* sous-zone à Discus)

Elle débute par un cortège de bas niveau oolitique et bioclastique limité dans l'espace à ce qui devait correspondre à la bordure de la plate-forme. Ce corps calcarénitique prograde en direction du SSE. Son installation résulte de la baisse du niveau marin postérieure au dépôt des Calcaires de Comblanchien. On remarquera que ce cortège de bas niveau existe là où disparaissent les indices d'émersion associés à la limite de séquence au toit de cette formation. Le cortège transgressif est bien représenté sur l'ensemble du transect. Les Marnes à *Eudesia* sont le cortège de haut niveau; généralement érodées, son épaisseur maximale est observée sur la plate-forme.

Cette séquence est caractérisée partout par l'association à *Eudesia multicostata* et *B. elegantula*; les faunes étant mieux représentées cependant en domaines de plate-forme et de transition.

Séquence Ca1 (MFS *intra* sous-zone à Bullatus)

Comme l'a montré le transect précédent, cette séquence est surtout identifiable en domaine de plate-forme (Pierre de Dijon-Corton, Marnes à digonelles, Calcaires à rhynchonelles). Un cortège de bas niveau calcarénitique marquant la baisse du niveau marin au-dessus des Marnes à *Eudesia* plus ou moins érodées est présent sur le domaine de transition (Jugy-Laives). Il montre que la plate-forme n'a pas été entièrement émergée, consécutivement à la chute du niveau marin. Le cortège transgressif, composé de trois paraséquences rétrogradantes, est essentiellement calcarénitique; il aboutit à l'inondation maximale dans les Marnes à digonelles avant le cortège de haut niveau des Calcaires à rhynchonelles. L'identité d'âge ferait correspondre ce cortège de haut niveau avec le niveau 3 condensé de Sancé-lès-Mâcon; une Oolithe ferrugineuse datée de la sous-zone à Kamptus existe d'ailleurs en certains points, dans le Mâconnais et le Tournugeois (Thierry, 1971). C'est cette option de corrélation qui a été figurée (fig. 40).

Les associations de brachiopodes caractéristiques les plus répandues sont, en domaine de plate-forme, les associations à *Lotharingella gremifera* 2 et à *Digonella divionensis*.

Séquence Ca1 bis (MFS *intra* sous-zone à Koenigi)

Le cortège de bas niveau n'a pas été identifié, ni l'association à *R. spathica* qui le caractérise dans la Nièvre (coupe de Chaulgnes- fig. 22). Cette absence pourrait être due à une position plus proximale de la coupe de Sancé sur ce transect. Le cortège transgressif et le cortège de haut niveau sont clairement visibles à Sancé quoique réduits. Le cortège transgressif débute souvent par un lit de galets de remaniement basal; il est plus épais en domaine de plate-forme où il comprend des dunes calcarénitiques (Ladoix, La Serrée). Il est condensé en domaine de transition (région de Tournus). L'inondation maximale en plate-forme, postérieure aux biohermes à spongiaires, est traduite en domaine distal par un niveau riche en fossiles et en matière organique (SAN 4.2a). Le cortège de haut niveau est partout marneux et souvent érodé par la baisse du niveau marin consécutive.

Cette séquence est caractérisée partout par l'association à *Kallirhynchia* sp. et *D. marcoui* définie à Ladoix. Pour des raisons vraisemblablement écologiques, les espèces ne sont pas toutes trouvées ensemble à mesure que l'on se déplace vers les domaines distaux (absence de *D. marcoui* hors du domaine de plate-forme).

Séquence Ca 2 (MFS *intra* sous-zones à Gracilis ou Patina)

Un cortège de bas niveau épais calcarénitique fait de dunes tidales traduit l'accélération de la baisse du niveau marin associée à la limite de séquence Ca 1 bis. Les milieux tidaux de plus forte énergie se superposent brusquement aux milieux plus profonds à sédimentation argileuse (basinward shift). Des indices d'érosion ainsi que des galets de marnes issus du remaniement témoignent de ce brusque décalage des milieux. Ce prisme de bordure de plate-forme s'étend sur le domaine proximal et se réduit à des lits de galets oolitiques ou de polypiers à la limite avec le domaine de transition (carrière de Melonde près de Chagny). Il témoigne d'une baisse du niveau marin qui n'a sans doute pas conduit à l'émersion de la plate-forme, si ce n'est, peut-être, dans le Châtillonnais. En raison des érosions postérieures, le cortège transgressif et le cortège de haut niveau sont représentés:

-par quelques placages résiduels datés de la sous-zone à Patina, en domaine de plate-forme;
-en domaines de transition et distal, par des marnes et calcaires dont les brachiopodes figurent dans l'association à *Torquirhynchia sp.* à Etrochey.

En conclusion, les séquences établies sur le premier transect - et donc les variations du niveau marin inférées - sont confirmées sur le transect depuis la plate-forme en direction du domaine alpin. Les variations des séquences à l'échelle du 2^{ème} ordre sont retrouvées ici dans leurs grandes lignes. Cependant, si les corrélations sont exactes, des différences de subsidence causeraient un ennoiement des faciès de plate-forme par les Marnes à *bellona* - plus précoce sur la merge sud-est de la plate-forme

2/discussion

Comme précédemment, la limite de séquence Bt 5 est associée à des prismes de bordure de plate-forme en domaine de transition. L'absence de cortège de bas niveau lié à Ca 1 peut être expliquée par la moins grande extension de ce transect dans les domaines de transition et distal, qu'impose l'absence d'affleurements valables vers le sud. Cependant, le développement des Marnes à *R. varians auct.* vers le sud et vers le Jura laisse supposer l'existence de ce cortège de bas niveau entre le Mâconnais et le domaine alpin. Ces deux limites de séquences indiquent une exondation généralisée de la plate-forme.

Les limites de séquence Ca0 et Ca1 bis interviennent après les dépôts marneux de haut niveau qui ennoient les dépôts carbonatés de plate-forme. Les cortèges de bas niveau calcarénitiques qui leur sont associés ("forced regression"- Vail, 1991), situés sur le domaine de plate-forme montrent que la baisse relative du niveau marin n'a pas conduit à une émergence généralisée de la plate-forme. La mise en évidence des conséquences des baisses du niveau marin (i.e. exondation généralisée vs. dépôts marins de haute énergie sur la plate-forme) revêt une grande importance pour l'interprétation des variations des faunes de brachiopodes (fig. 42 à 44).

Ce transect confirme l'existence des niveaux majeurs de brachiopodes (fig. 41) définis précédemment même s'ils sont moins abondants (situation du transect et condition d'affleurement). Ils sont associés aux cortèges transgressifs et situés au voisinage de la surface d'inondation maximale, dans un contexte de sédimentation ralentie. Le contrôle par les datations et ammonites atteste de l'isochronie de ces niveaux, qui peut être étendue encore plus largement sur l'ensemble des domaines considérés (fig. 41). On notera toutefois l'existence de taxons particuliers qui traduisent les relations avec d'autres domaines paléobiogéographiques, comme le domaine souabe et oriental (cf. Rollier, 1916-1920) avec les genres *Sphenorhynchia*, *Formosarhynchia*, *Robustirhynchia*.... Les niveaux localisés se situent surtout dans les séries marneuses épaisses (Marnes à *bellona*, marnes du Callovien inférieur) en domaine de transition et en domaine distal, confirmant leur lien avec un contexte de sédimentation rapide.

V/Modélisation des séquences calloviennes et variations du niveau marin

1/Types de séquences

L'établissement des deux transects précédents montre qu'il existe 4 séquences calloviennes (Ca0, Ca 1, Ca 1 bis, Ca 2). Celles-ci correspondent à l'enneiement de la plate-forme bathonienne (backstepping sequences) et à l'implantation consécutive de nouveaux peuplements de brachiopodes en domaine de plate-forme, qui ne peuvent provenir que des domaines distaux. Il est donc nécessaire de comprendre dans le détail leur anatomie et les variations environnementales que celles-ci supposent. La comparaison de ces quatre séquences conduit à distinguer les deux types de séquences suivants (fig. 42).

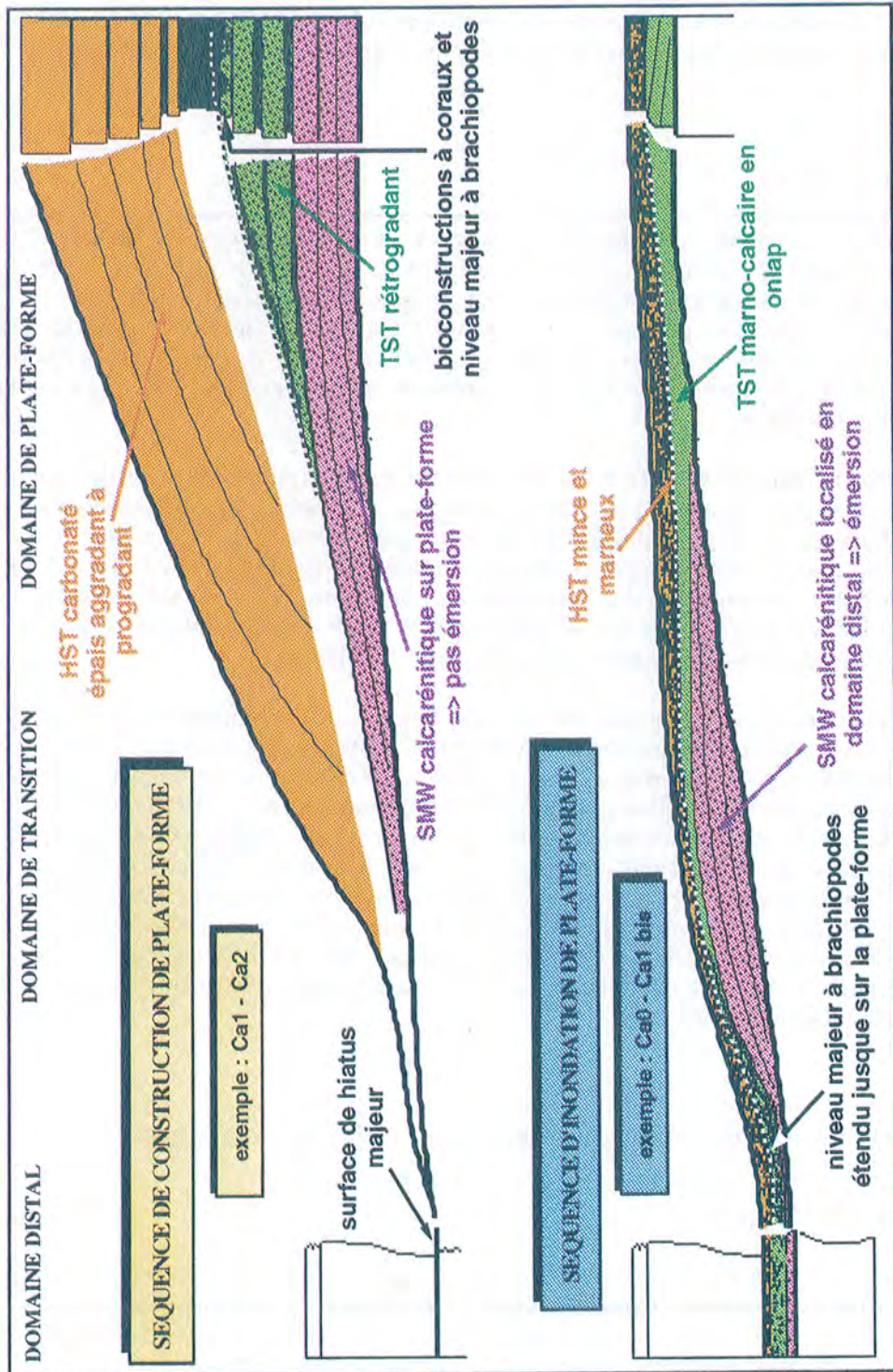


Fig. 42 - Anatomie des deux modèles de séquences calloviennes. Les faciès et les épaisseurs sont schématiques; pente des progradations très exagérée.

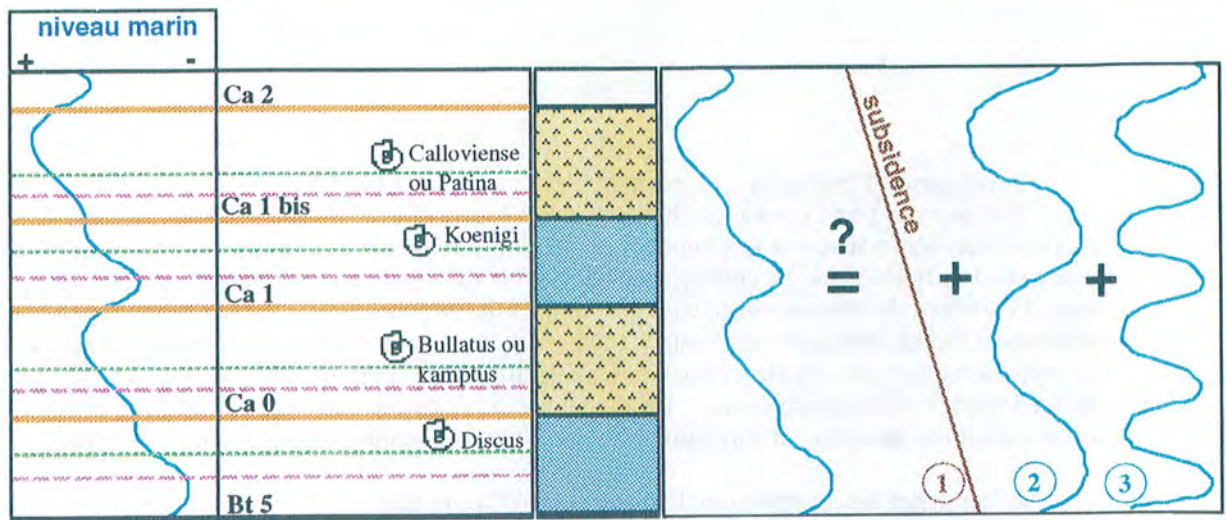


Fig. 43 - Variations du niveau marin déduites des séquences calloviennes. Ces variations pourraient être expliquées par la combinaison de la subsidence ① et de variations cycliques de longue ② et courte période ③.
 ■■ séquence de construction de plate-forme; ■■ séquence d'inondation de plate-forme.

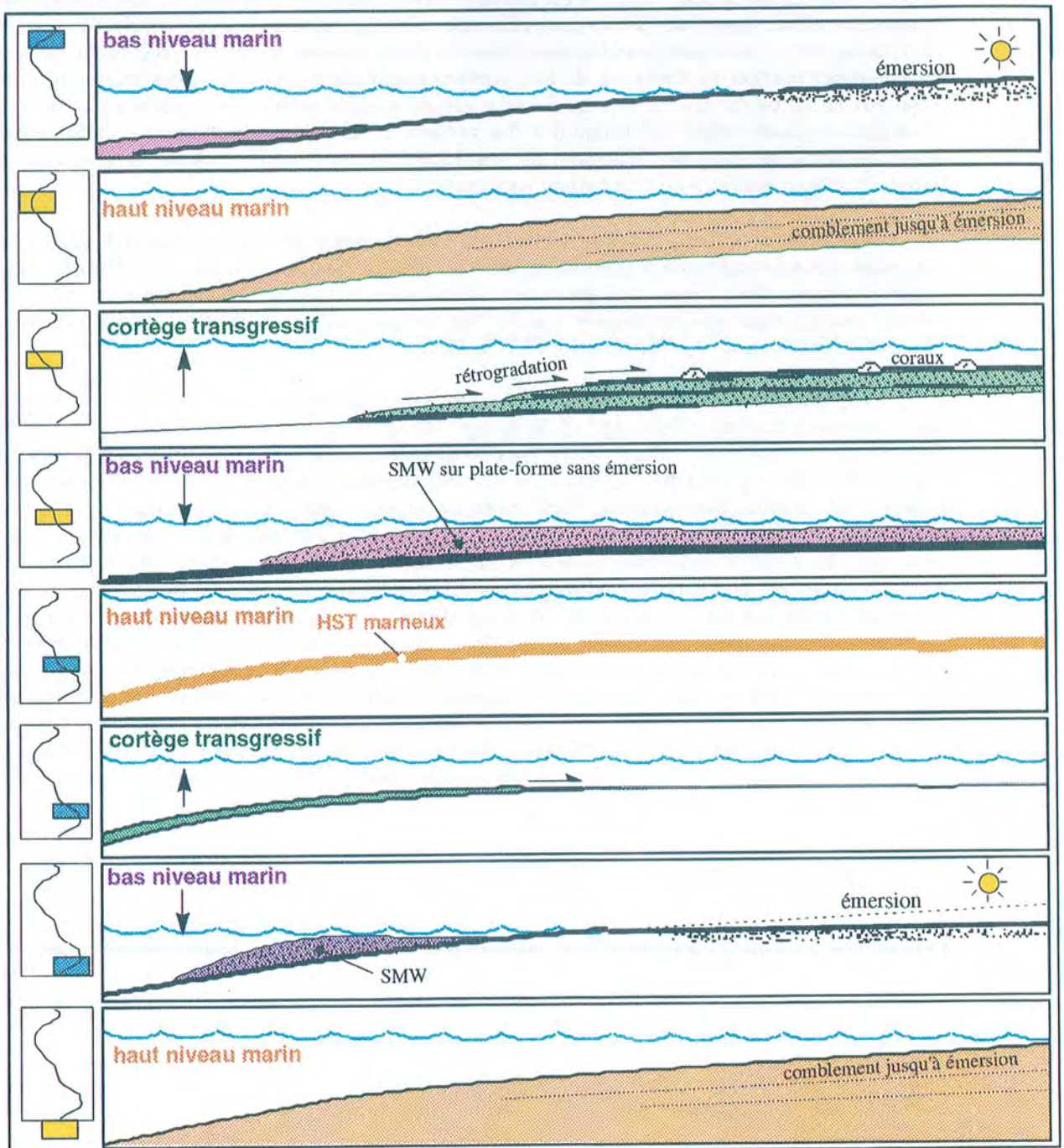


Fig. 44 - Description schématique d'une séquence d'inondation suivie d'une séquence de construction de plate-forme.

a/ séquence d'inondation de plate-forme (Ca 0 et Ca 1 bis):

Elle débute par un cortège de bas niveau localisé dans le domaine de transition ou distal, équivalent de l'émersion sur la plate-forme surmonté d'un **niveau majeur à brachiopodes étendu jusque sur la plate-forme**. Le cortège transgressif est mince et vient recouvrir (vraisemblablement en onlap) la surface de discontinuité correspondant à la limite de séquence précédente (fig. 42 A). Le maximum d'inondation ne montre pas de bioconstructions si ce n'est des biohermes à spongiaires dans un cas; l'absence de coraux peut être expliquée par l'établissement rapide de conditions bathymétriques incompatibles avec les exigences écologiques ces organismes. Le cortège de haut niveau est mince, marneux; il correspond au dépôt de décantation de sédiments détritiques.

b/ séquence de construction de plate-forme (Ca 1 et Ca 2):

Elle se développe sur le domaine de plate-forme et est totalement oblitérée en domaine distal, représentée par une **surface de hiatus majeur avec importante lacune** (cf. Chaulgnes - fig. 22). Le cortège de bas niveau calcarénitique en domaine de plate-forme correspond au dépôt de bas niveau marin relatif; **la plate-forme n'est pas émergée**. Ce cortège comprend de nombreuses surfaces de ravinement, recoupant des dunes progradantes. Le cortège transgressif est nettement rétrogradant; les paraséquences qui le composent débutent par un dépôt remanié issu du ravinement (transgressive lag). La condensation au voisinage de l'inondation maximale permet le développement de coraux coloniaux (zone photique). Le cortège de haut niveau relativement épais, carbonaté, correspond au comblement sédimentaire, aboutissant à des milieux proches de l'émersion. La chute du niveau marin consécutive entraîne l'émersion de ces dépôts qui subissent alors les actions mécaniques (érosion) et diagénétiques de l'exposition subaérienne.

Les niveaux majeurs à brachiopodes sont exclusivement situés en domaine de plate-forme au voisinage des bioconstructions qui offrent des substrats de fixation (rétroaction taphonomique). Les niveaux localisés des cortèges de haut niveau sont des lumachelles de *Burmirhynchia*; on retrouve là le trait caractéristique de cette lignée qui évolue dans les milieux superficiels depuis le Bathonien moyen (Delance et Laurin, 1983; Laurin, 1983; 1984).

Ces deux modalités de séquences à dominante carbonatée sont analogues aux séquences respectivement de type "give-up" et "keep-up" (Kendall et Schlager, 1981, Sarg, 1988; Schlager, 1989, Jacquin *et al.*, 1991, Vail, 1991). Ces deux cas extrêmes sont distingués en raison de la dépendance de la production carbonatée (essentiellement biologique) envers les conditions de profondeur, lumière, température, facteurs liés aux variations du niveau marin. *Le remplissage sédimentaire carbonaté est donc dépendant à la fois de l'espace disponible créé par ces variations mais aussi des facteurs écologiques contrôlés par le niveau marin*. Ce n'est pas le cas des séquences siliciclastiques où les apports sédimentaires sont externes au système de dépôt et contrôlés essentiellement par les variations de l'espace disponible. Le type "keep-up" correspond à un équilibre entre production carbonatée et montée du niveau marin. Cet équilibre produit un cortège de haut niveau marin carbonaté relativement épais, surtout agradant (**séquences de construction de plate-forme**). Pour le type "give-up", la montée rapide du niveau marin bloque la production carbonatée par l'acquisition rapide de conditions de profondeur impropres à la production biologique ("drowning unconformities" de Schlager, 1989). En haut niveau marin ne se déposent que les sédiments détritiques fins, peu abondants (**séquences d'inondation de plate-forme**).

2/Variations du niveau marin

L'enchaînement des 4 séquences calloviennes est la répétition alternante des deux types définis plus haut avec 2 séquences d'inondation (Ca 0 et Ca 1 bis) et 2 séquences de construction de plate-forme. **Cette répétition et leur intrication conduit à envisager deux cycles de variation du niveau marin** créant chacun une séquence d'inondation suivie d'une séquence de construction ou l'inverse (fig. 43). Chaque cycle comprend deux périodes de montée rapide du niveau marin, deux périodes de haut niveau marin, et deux périodes de bas niveau marin relatif. La première correspond à une baisse ou à un ralentissement de la montée créant une limite de séquence non émersion; et la seconde à une baisse plus prononcée avec émersion de la plate-forme.

La suite des quatre séquences pourrait s'interpréter aussi comme la modulation de cycles à longue période par des cycles à plus haute fréquence (fig. 43). La période respective de chacun de ces types de cycles est respectivement de l'ordre de la durée moyenne de la zone et de la sous-zone d'ammonites, soit, suivant les auteurs respectivement 1 Ma et 0,45 Ma (Westermann, 1984) ou 1,2 et 0,5 Ma (Thierry *et al.*, 1991). Sans reprendre le débat portant sur le moteur de tels cycles, on notera la remarquable correspondance avec la durée des cycles astronomiques de l'excentricité de l'orbite terrestre E3 (413ka) et E4 (1,3 Ma), évoqués dans la récente synthèse de Fischer (1991).

3/Conclusion

Les variations du niveau marin, qu'impliquent les deux cycles et la relation types de séquences/niveau marin, montrent qu'il existe **deux types de niveaux majeurs à brachiopodes**:

-**des niveaux majeurs étendus, condensés**, depuis le domaine distal jusque sur la plate-forme (N. M. de Chaulgnes, N. M. de Ladoix); ils correspondent, à deux reprises, à l'invasion de la plate-forme préalablement dénudée et exondée, par des faunes venues du domaine distal, plus profond.

-**des niveaux majeurs restreints au domaine de plate-forme, associés au phénomène bioconstruit**; leur relation avec les faunes de domaine distal, si de tels peuplements ont jamais existé, ne peut être évaluée puisqu'il n'existe pas d'enregistrement de ces faunes dans ce domaine.

La répétition et l'alternance des deux types de séquences imposent les conditions écologiques (profondeur, substrats...) et historiques (contingence, dépendance vis-à-vis des événements antérieurs) de l'évolution des peuplements de brachiopodes (cf. 2ème partie).

D / EXTENSION DES SEQUENCES ET DES NIVEAUX DE BRACHIOPODES AUX DOMAINES VOISINS DE LA PLATE-FORME BOURGUIGNONNE

I/JURA

Bien que situées hors du bassin de Paris, les séries du Jura méritent d'être étudiées pour au moins deux raisons:

-les séries du Bathonien supérieur-Callovien inférieur ("Dalle Nacrée") et les frontières paléogéographiques s'inscrivent dans la continuité de celles de la Bourgogne (Contini, 1979; synthèse SE, 1984), en les poursuivant vers le bassin alpin;

-des niveaux riches en brachiopodes ont été souvent cités (Contini et Rollet, 1968; Alméras, 1970); ils contiennent en particulier des digonelles du Callovien inférieur, *Digonella sinuata* décrite par Annick Rollet (1962); leurs affinités morphologiques avec *D. marcoui* restent à préciser.

Cependant, la rareté des coupes, surtout dans la "Dalle Nacrée", impose une démarche différente. L'exposé se fonde surtout sur les coupes qui ont pu être revues, complétées éventuellement par le matériel des collections du laboratoire de paléontologie de Besançon, voire par la bibliographie. Ces conditions autorisent cependant une revue des séries pour valider les séquences et la distribution des niveaux majeurs établis en Bourgogne.

I.A/ Description des séries suivant un transect domaine proximal/domaine distal

1/Le Jura du nord (plateau d'Ornans, faisceau bisontin, montagne de la Serre): domaine de plate-forme

Comme en Bourgogne, les séries du Bathonien supérieur-Callovien du Jura du nord se composent d'une épaisse formation carbonatée (Calcaires de la Citadelle, "Bathonien" des auteurs) à faciès Comblanchien, surmontée des Marnes de Champforgeron, de la "Dalle Nacrée" ou

"Callovien" des auteurs, puis de l'Oolithe ferrugineuse ou Calcaires d'Arnans. Il existe trop peu d'informations sur le "Bathonien" qui ne fera pas l'objet de cet inventaire, bien que des *Burmirhynchia decorata* ainsi que d'autres *Burmirhynchia* soient présentes en leur sein (Laurin, 1984 et Coll. Contini).

La "Dalle Nacrée" a été revue grâce aux coupes du plateau d'Ornans: Epeugney, Scey-en-Varais, Cléron, Maizières, Tarcenay (fig. 9). Celles-ci permettent de reconstituer une série voisine de celle de la Bourgogne avec, au-dessus des calcaires à faciès Comblanchien (fig. 45):

-des marnes bioturbées analogues aux Marnes de Chamforgeron dans lesquelles A. Rollet (1958) et B. Laurin (1984) citent *Kutchirhynchia morieri*, *Burmirhynchia elegantula*, *Dictyothyris coarctata*, *Obovothyris obovata*, *Cererithyris intermedia*, *Eudesia multicosata*; **soit l'association à *Burmirhynchia elegantula* et *Eudesia multicosata***;

-des calcaires oobioclastiques à litages obliques de dunes, et de rides à plus petite échelle, à surfaces de ravinement nombreuses; un niveau marneux plus important coupe la série au 2/3; cet ensemble est tout à fait semblable à la Pierre de Dijon-Corton; sa faune caractéristique à *Digonella divionensis* n'a pu être identifiée qu'au voisinage de la montagne de la Serre (Contini et Rollet, 1968);

-au-dessus, après une surface d'érosion, perforée, une série de paraséquences (marnes bioturbées à bryozoaires et lits de brachiopodes à valves dissociées/ calcaires bioclastiques à entroques à litages obliques, datées de la sous-zone à Koenigi (Contini et Rollet, 1968);

- une série de paraséquences sans base marneuse dont le dispositif sédimentaire est analogue à la Pierre de Ladoix.

Les brachiopodes sont fréquents dans les marnes à bryozoaires avec *Digonella marcoui/sinuata*; *Kallirhynchia sp.*, *Dictyothyris smithi*, *Dorsoplicathyris dorsoplicata*, *Caryona versiplicata*, *Formosarhynchia sp.*; à Cléron, les bryozoaires, abondants, sont identiques à ceux de Ladoix mais plus diversifiés (Walter, 1969 et comm. orale); à côté, on reconnaît une importante faune épibenthique de substrats durs avec des crinoïdes (*Apiocrinus*, *Pentacrinus*), spongiaires (*Peronidella*), ostreidae, pectinidae: *Camptonectes obscurus*, *Eopecten spondyloides*, espèces de fonds coralligènes coquilliers (Johnson, 1984). **Ce niveau majeur qui se rattache à celui de Ladoix par son association caractéristique - avec quelques taxons différents- vérifie une nouvelle fois le caractère hypertrophié de cette faune épibenthique de substrats durs et le phénomène de rétroaction taphonomique.**

L'Oolithe ferrugineuse de ce secteur condense les unités biostratigraphiques de la sous-zone à Medea jusqu'au Callovien supérieur (Contini et Rollet, 1968, Contini *et al.*, 1990)

2/Coupe de Crotenay (plateau de Champagne): domaine de transition

La coupe de Crotenay (fig. 45) en aval du barrage sur l'Angillon expose la "Dalle Nacrée" réduite et l'Oolithe ferrugineuse qui a fait l'objet d'une révision stratigraphique récente (Contini *et al.*, 1990). Cinq unités peuvent être distinguées:

- 1/à la base, les calcaires compacts bathoniens;
- 2/des calcaires argileux laminaires terminés par un banc micritique bioturbé;
- 3/un ensemble limité par une surface perforée ferruginisée composée de deux parties; à la base, une alternance de calcaires argileux laminaires et de calcaires à litages en mamelons (HCS) dont la surface en relief est conservée; au-dessus, un **conglomérat** bioturbé de galets oobioclastiques (majorité des tailles voisine de 10 cm) ovoïdes ou plats, perforés et encroûtés par des huîtres, parfois imbriqués, surmonté de calcaires oobioclastiques;
- 4/des calcaires et marnes à oolites ferrugineuses très riches en ammonites datés de la fin de la zone à Coronatum à la zone à Lamberti (Contini *et al.*, 1990);
- 5/des marnes gris-bleu à fossiles pyriteux oxfordiens.

L'unité 3 ne livre pas de fossiles mais est attribuée à la "Dalle Nacrée" par analogie de faciès. Les HCS et le conglomérat sont des dépôts soumis à l'action de tempêtes (domaine offshore). Les galets et leur imbrication résulteraient des multiples et fréquents remaniements et vannages par des courants de tempête d'énergie plus élevée que celle nécessaire pour créer les HCS; ils se seraient

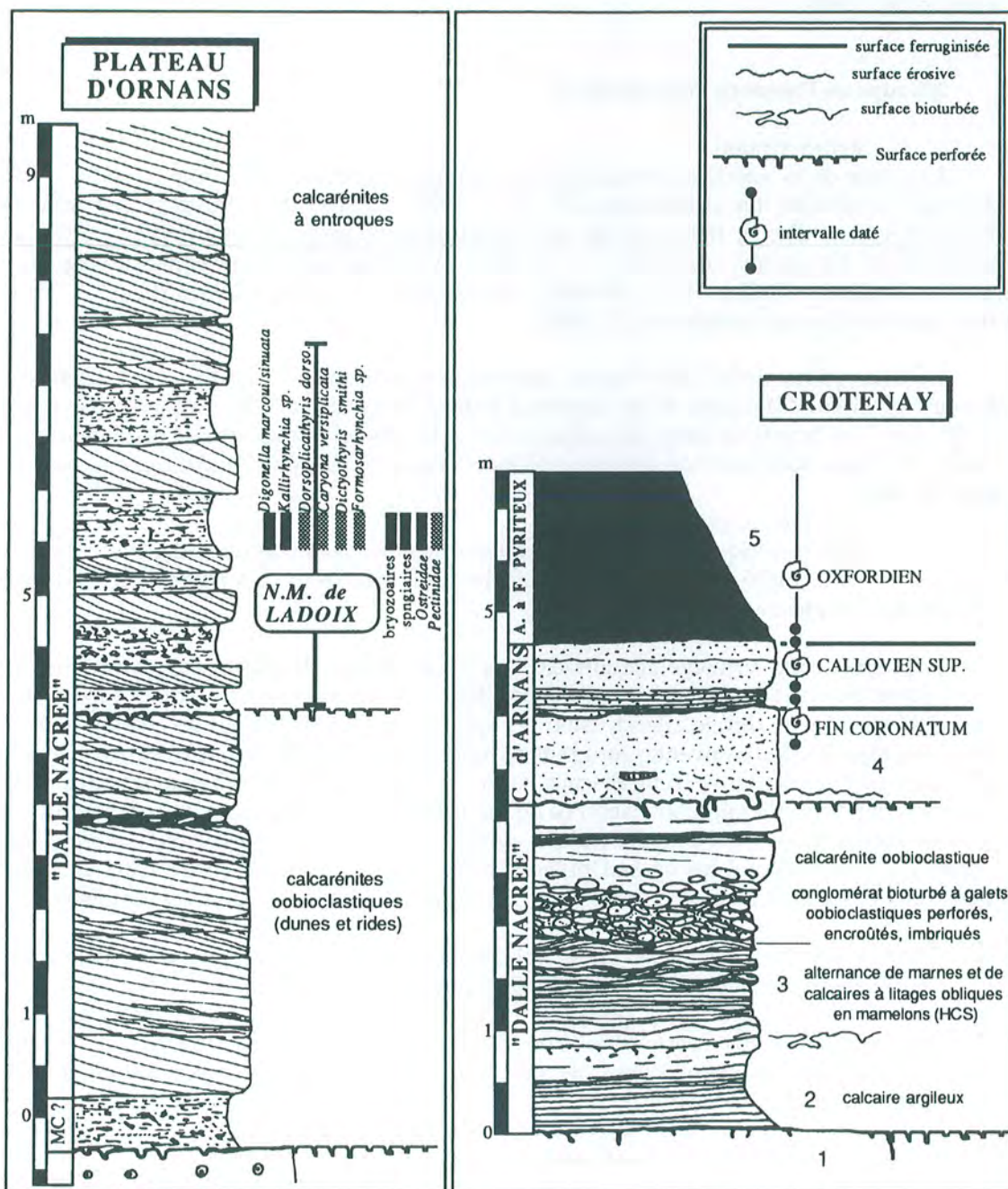


Fig. 45 - Deux coupes de la "Dalle Nacrée" du Jura du Nord. La coupe du plateau d'Ormans est conforme à la série bourguignonne de plate-forme avec, au dessus du calcaire à faciès Comblanchien, les marnes de Champforgeron (MC) équivalent des marnes à *Eudesia*, des calcarénites oobioclastiques semblables à la P. de Dijon-Corton, des calcarénites à entroques et l'association caractéristique de la P. de Ladoix. A Crotenay, plus au sud, la série réduite montre des tempestites et un conglomérat mis en place vraisemblablement à la suite de multiples événements de tempêtes, en milieu moins profond. En l'absence de faune, les corrélations séquentielles restent hypothétiques (cf. conclusion). Datations d'après Contini *et al.* (1990)

donc déposés en domaine **moins profond**. La superposition brusque de ces deux milieux illustrerait une baisse du niveau marin. L'unité 3 au moins pourrait montrer l'évolution de paléoprofondeur relative à un cortège de haut niveau (à HCS) suivi d'un cortège de bas niveau. L'absence de faune n'autorise cependant pas à caler cette limite de séquence avec celles que l'on a reconnues dans le Callovien, d'autant que tout ou partie de la "Dalle Nacrée" peut manquer par érosion sur certaines coupes (Contini *et al.*, 1990)

3/Coupe de Prénovel: domaine distal

a/description

La coupe de la scierie des Fans (fig. 46), commune de Prénovel, connue depuis le XIX^{ème} siècle pour ses ammonites et brachiopodes de la "Dalle Nacrée" et de l'Oolithe ferrugineuse ou Calcaires d'Arnans (Riché, 1893), n'a pas fait l'objet de publication récente depuis les travaux de Mangold (1971). Ce gisement est cité lors de l'étude systématique de certains genres de brachiopodes *Digonella* (Contini et Rollet, 1968), *Dorsoplicathyris* (Alméras, 1970), *Sphenorhynchia* (Alméras, 1980) ou encore *Caryona* (Boullier *et al.*, 1987).

La série réduite de la "Dalle Nacrée" repose sur des calcaires à bryozoaires et des marnes du Bathonien supérieur (Mangold, 1971) visibles à la base de la coupe. Elle n'a pas les caractères de celle du Jura du Nord: absence de calcarénites à litages obliques, absence de marnes; c'est essentiellement une succession de séquences élémentaires décimétriques composées chacune de trois termes (fig. 46):

- calcaire argileux laminaire;
- un ou quelques lits de brachiopodes et de faune benthique abondante;
- une unité de calcaire microbioclastique quartzeux à terriers reliés à la surface sommitale de la séquence.

Le premier banc surmonte une surface d'érosion au -dessus de calcaires argileux. Il montre à la base des **galets durcis et perforés** et de nombreuses figures de bioturbation. La surface supérieure de ce banc est bioturbée et durcie. Au-dessus, les quatre premières séquences élémentaires sont **stratocroissantes**; les deux suivantes sont plus réduites et ne montrent pas de terriers distincts, ni de litages, dans leur dernier terme; cette absence pourrait résulter d'une bioturbation totale du sédiment au cours du dépôt plutôt que d'une absence de bioturbation. Ces séquences ne comportent pas des structures sédimentaires de tempêtes, alors que le gradient environnemental envisagé, depuis Crotenay où elles existent, les laissait prévoir; cette absence, quoique constituant un argument négatif, indiquerait un milieu de dépôt sous la limite bathymétrique d'action des tempêtes (>80 m).

Chacune des séquences élémentaires est le **dépôt d'un cycle** comprenant successivement:

- la décantation de boues calcaréo-argileuses;
- l'installation de peuplements de brachiopodes, d'organismes épi- et endobenthiques pendant une courte période de ralentissement de la sédimentation;
- l'enfouissement rapide de ces peuplements suite à l'augmentation de l'apport sédimentaire (décharge bioclastique);
- un arrêt sédimentaire avec bioturbation *per descensum*;
- la décantation de boues calcaréo-argileuses.

Le déchiffrement de ces cycles explique la position des lits de brachiopodes. Ceux-ci sont l'enregistrement de la colonisation de fonds vierges entre deux phases de sédimentation importante, l'une détritique, l'autre carbonatée. **Ceci montre que le facteur déterminant pour ces peuplements est le taux de sédimentation** et non la qualité du sédiment ou encore la profondeur dont les variations supposées ne sont pas comparables aux valeurs absolues déduites précédemment.

b/associations de brachiopodes

Les Calcaires d'Arnans à oolites ferrugineuses sont très riches en ammonites de la sous-zone à Medea à la zone à Lamberti; les rares brachiopodes sont des *Formosarhynchia sp.* dans la zone à Medea et *Dorsoplicathyris dorsoplicata*, *Parvirhynchia minuta* dans la zone à Coronatum. Par

contraste, la faune de la "Dalle Nacrée" comprend surtout des brachiopodes et d'autres organismes benthiques. Deux associations peuvent être définies par leurs taxons caractéristiques:

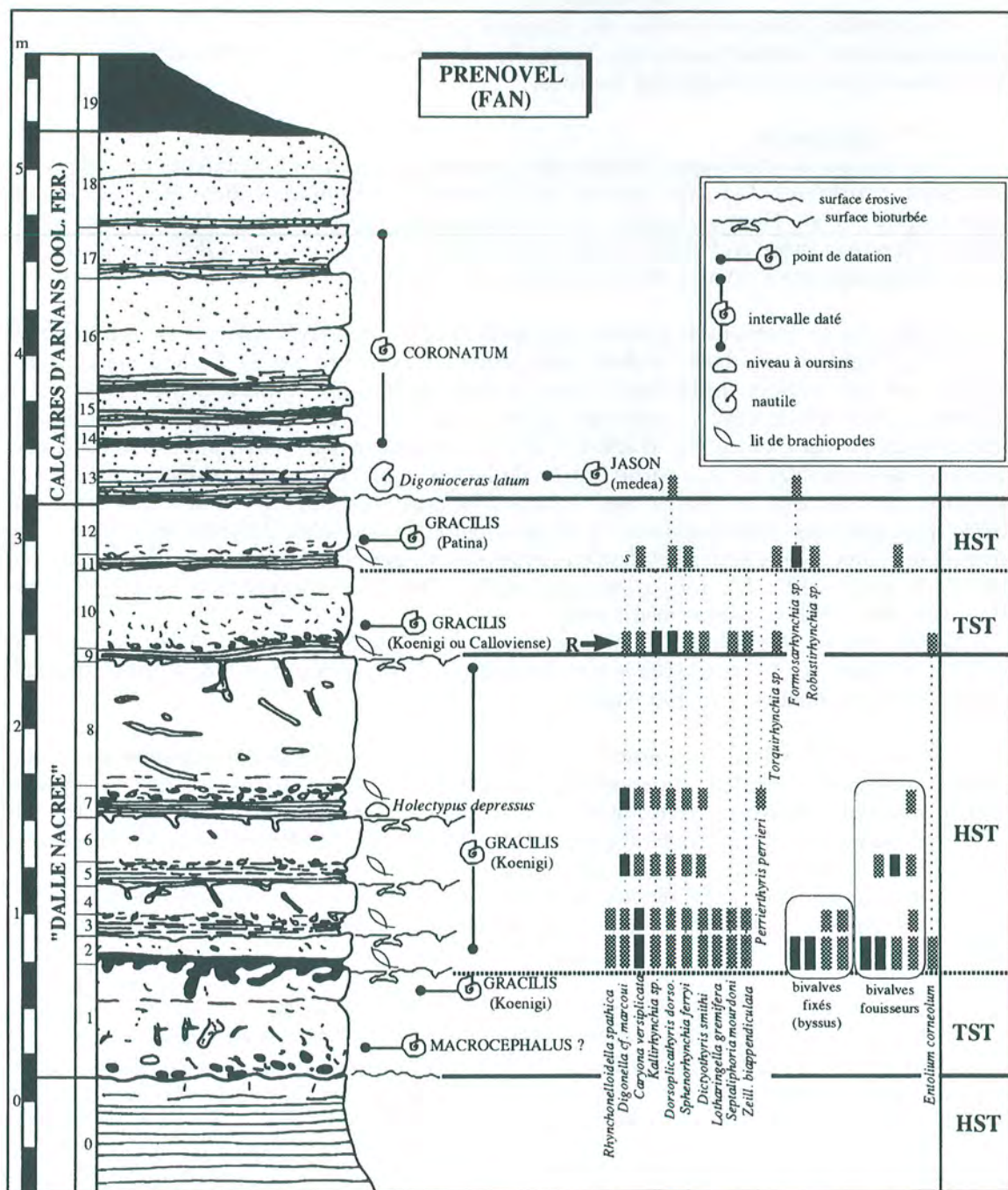


Fig. 46 - Coupe de la scierie ds Fans à Prénovel. Noter la richesse en brachiopodes de la "Dalle Nacrée" et la réduction du nombre des espèces dans les cortèges de haut niveau; le renouvellement (R) qui a lieu avec le 2ème cortège transgressif est moins tranché qu'en domaine de plate-forme. s: *Caryona saemanni*, qui remplace *C. versiplicata*

-l'association à *Kallirhynchia sp. et Digonella cf. marcoui*, (niveaux 2 à 7) avec outre ses deux taxons nominatifs *Dictyothyris smithi*, *Caryona versiplicata*, *Sphenorhynchia ferryi*, *Septaliphoria mourdoni*, *Zeillera biappendiculata*, *Dorsoplicathyris dorsoplicata*, *Perrierithyris perrieri*, *Rhynchonelloidella spathica*; cette association possède de nombreux taxons communs avec l'association à *Kallirhynchia sp. et Digonella marcoui /sinuata*, de Ladoix ou du domaine distal (cf. Saint-Benin, fig. 21, Sancé, fig. 39);

-l'association à *Torquirhynchia sp.*, (niveaux 9 à 12) avec la plupart des taxons précédents auxquels s'ajoutent *Formosarhynchia sp.*; *Torquirhynchia sp.* a été rencontrée à Etrochey et aussi dans le domaine distal dans la région de Tournus.

c/discussion

-1/les taxons caractéristiques de **deux des associations des niveaux majeurs** précédemment définis sont retrouvés. D'autres taxons s'y ajoutent, notamment des espèces souabes (*Sphenorhynchia ferryi*, *Formosarhynchia sp.*, connus sur la marge nord de la Téthys depuis la Nièvre, le Mâconnais jusqu'en Pologne (Tarkowski *et al.*, 1992). *D. cf. marcoui* à Prénoval possède les caractères morphologiques externes de *D. marcoui*; le pli étant amorcé chez quelques individus.

-2/Bien que comprenant de nombreuses espèces (6 à 9), **l'une d'elles domine assez largement les autres à chaque niveau dans les deux associations** (cf. niveaux 5 et 7). Cette dominance sera quantifiée par les indices de diversité dans la 2ème partie. Elle traduit des *peuplements en déséquilibre en l'absence de substrats suffisants* notamment pour la faune de brachiopodes; l'espèce dominante *D. cf. marcoui* devait d'ailleurs vivre secondairement libre sur le fond d'après l'importance des callosités dans la partie proximale de la coquille (cf. coupes sériées, fig. 130). Leur coexistence avec des espèces fouisseuses (bivalves Myacea, gatéropodes, échinides, *Nucleolites sp.*, *Holectypus depressus*, abondants niv. 7), ou semi-enfouies (*Modiolus*, *Trigonia*) et la pauvreté en bivalves épibyssaux appuie l'interprétation en termes de **carence de substrats durs**. La présence d'un pectinidé de petite taille *Entolium corneolum*, espèce libre d'environnements instables à forte turbidité (Johnson, 1984) va dans le même sens.

Ces faunes ne forment pas de niveau majeur mais plutôt des lits localisés qui n'ont pas -hormis les niveaux 2 et 3 - les caractères taphonomiques, de diversité, ou écologiques (cf. guildes, fig. 46) des niveaux majeurs de brachiopodes.

3/ **La première association montre une stabilité voire une réduction du nombre des espèces nouvelles sans changement de la structure taxonomique fondamentale de l'association.** Le passage à la seconde association (niveau 9) s'effectue par une abondance accrue des taxons, une répartition plus équitable accompagnée de quelques espèces nouvelles. *Il semble donc que les cycles d'événements imposés par la sédimentation ne soient pas assez perturbateurs et qu'ils se succèdent de façon suffisamment continue pour autoriser une nouvelle colonisation du fond sans bouleverser la faune préexistante; le facteur important étant plus la régularité des perturbations que le déséquilibre en lui-même.*

-4/l'apparition de la deuxième association, concomitante de la fin de la tendance stratocroissante est un événement qui ressortit à **un phénomène de plus grande ampleur** et de plus grande durée pour causer la disparition de certains taxons et l'apparition de nouveaux. On rappellera qu'en Bourgogne, les deux associations appartiennent à deux séquences différentes et qu'un *renouvellement important* s'effectue entre les deux.

-5/**Le renouvellement apparaît moins tranché** ici qu'en domaine de plate-forme, comme le montrent la coexistence d'espèces trouvées habituellement dans l'une et dans l'autre association (notamment *D. marcoui*, *Kallirhynchia sp.*, *Torquirhynchia sp.* et *Perrierithyris sp.*). Ces faits avaient déjà été mentionnés dans la région de Tournus et Mâcon (cf. fig. 39). Cela est dû à la fois à l'absence de discontinuités significatives et à celle de corps calcarénitiques importants. Ces remarques ont deux conséquences pour l'interprétation des changements de faune: *les faunes de domaine distal se renouvellent de façon plus continue au cours du temps et semblent s'étendre et recoloniser la plate-forme à la faveur d'événements d'inondation généralisée; d'où des renouvellements en apparence plus brutaux liés aux surfaces significatives de l'analyse séquentielle.*

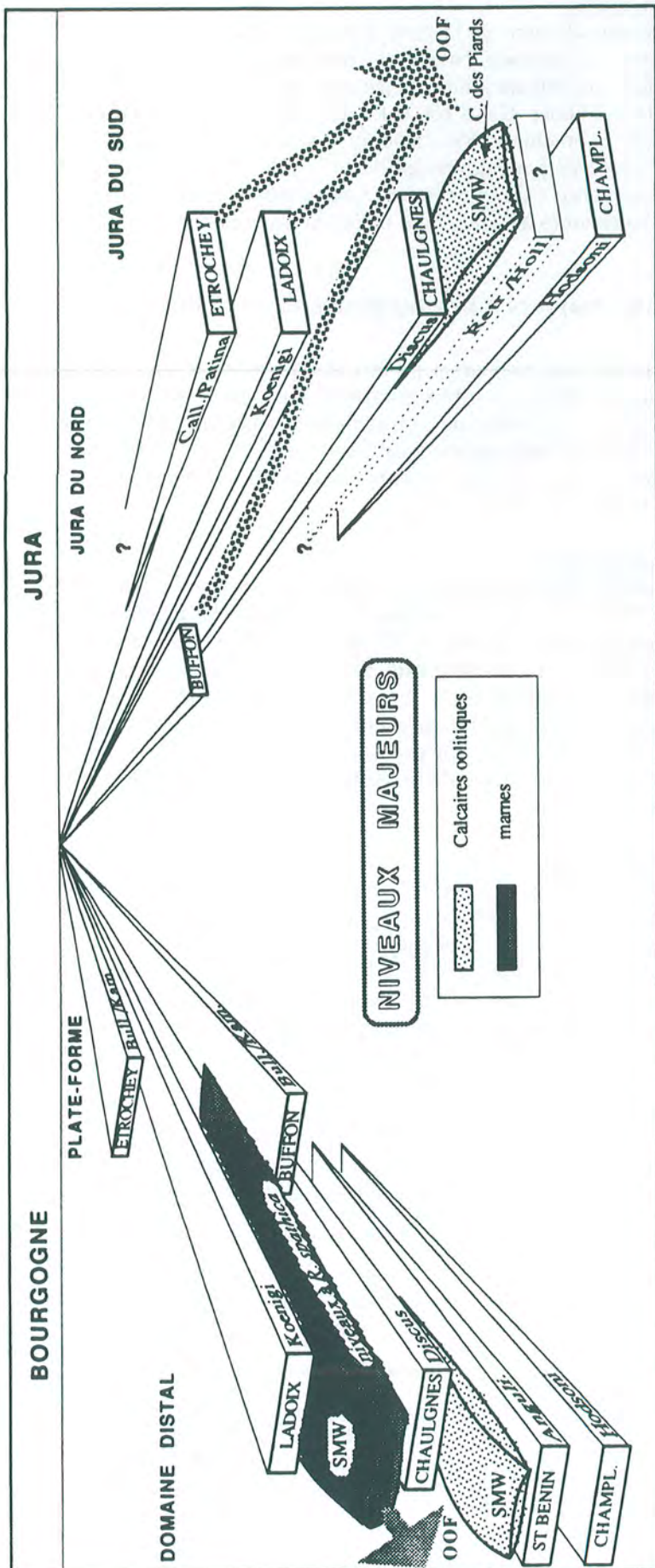


Fig. 47 - Succession et distribution des niveaux majeurs en Bourgogne comparés à ceux qui ont été reconnus dans le Jura. On notera la similitude de distribution, d'âge et d'extension suivant le gradient plate-forme-domaine distal (OOF : dépôts condensés de l'oolithe ferrugineuse et de la lumachelle à *R. varians*)

d/interprétation séquentielle

Le banc 1 (daté vraisemblablement de la zone à *Macrocephalus*) est interprété comme un cortège transgressif condensé. La surface basale est une surface de ravinement avec galets (transgressive lag) et la surface supérieure une surface avec omission sédimentaire. Elle traduit l'inondation maximale de la séquence Ca 1 bis (=P. de Ladoix). La série de paraséquences stratocroissantes à lits localisés de brachiopodes, datée de la sous-zone à Koenigi, serait le cortège de haut niveau. Les deux dernières paraséquences de la "Dalle Nacrée" forment un intervalle condensé correspondant à la séquence Ca 2 qui contient une association voisine de celle d'Etrochey, datée de façon identique des sous-zones à Calloviense et Patina (Mangold, 1971 et dét. J. Thierry).

I. B/Extension des niveaux majeurs à brachiopodes dans le Jura

L'extension de certains niveaux majeurs a pu être validée dans le Jura (fig. 47) à partir de données d'affleurements ou de données bibliographiques et de collections. Cependant, la méconnaissance actuelle des séries et le cadre de ce travail ne permettent pas de pousser plus loin l'extension des séquences dans les séries bathoniennes, carbonatées du Jura du Nord ou marneuses dans le Jura du sud. Là où la présence de ces niveaux majeurs est affirmée, on pourra suspecter l'existence des séquences reconnues dans le bassin de Paris.

-Niveau majeur de Champlemy

Les espèces de l'association caractéristique sont fréquemment citées dans le Jura méridional (Alméras, 1970; Mangold, 1971). Ce sont *Cererithyris fleischeri*, *Pseudowattonithyris inflata*, *Acanthothyris spinosa*, *Rhynchonelloidella smithi* (= *R. nivernensis*), *Dictyothyris* sp.. Ce niveau constant, peu épais, étendu, porte le nom évocateur de "niveau fossilifère supérieur du Choin"; il est daté des horizons à *Wagnericeras*, *Mirabilis* (= zone à Hodsoni) tandis que des lumachelles monospécifiques d'*Acanthothyris spinosa* qui lui succèdent appartiennent à l'horizon à *Blanazense* de la zone à *Retrocostatum* (Mangold, 1971). La présence d'oolites ferrugineuses par endroits et l'abondance des ammonites confirment sa position séquentielle au maximum d'inondation de la même séquence identifiée dans la Nièvre.

-Niveau majeur de Saint-Benin

Les brachiopodes sont rares et ne permettent pas d'affirmer l'existence de ce niveau majeur bien qu'il existe en Mâconnais. Des *Collyrites analis* associés à des ammonites de la zone à *Retrocostatum* et de la sous-zone à *Hollandi* signent le maximum d'inondation de la séquence correspondante dans les Marnes des Monts d'Ain (Mangold, 1971). En dépit d'un manque d'affleurements, on peut supposer que son absence est due à des conditions éco-taphonomiques inadéquates créées par un taux de sédimentation élevé, comme tendrait à le confirmer l'épaisseur de la formation en regard de l'intervalle de temps considéré.

-Niveau majeur de Chaulgnes

Il n'est pas reconnu dans le Jura du sud où quelques *Acanthoris spinosa* et de fréquents bryozoaires sont cités dans la sous-zone à *Discus* (Alméras, 1971). Dans le Jura du Nord, il est bien caractérisé (faune des Marnes de Champforgeron), quoique postérieurement érodé.

-Niveau majeur de Buffon

Ce niveau n'existe pas sur le Jura et semble limité par la Montagne de La Serre près de Dole. Dans le Jura du Sud, aucun brachiopode n'a été répertorié dans la sous-zone à *Bullatus* condensée (Alméras, 1970).

-Niveau majeur de Ladoix

Comme en Bourgogne, il est très étendu depuis le domaine de plate-forme jusqu'au domaine distal où l'association à *Kallirhynchia* sp. et *D. marcoui* est retrouvée, comme à la base de la coupe Prénovel. On remarquera qu'à Prénovel, au-dessus, l'association n'a plus les caractères écotaphonomiques des niveaux majeurs mais est très déséquilibrée avec des peuplements à forte dominance.

-Niveau majeur d'Etrochey

Retrouvé seulement à Prénovel, il est absent en raison des érosions postérieures au toit de la série carbonatée calloviennne. Comme dans le Mâconnais et Tournugeois, l'association à *Torquirhynchia sp.* n'a pas les caractères taphonomiques de l'association liée aux bioconstructions d'Etrochey.

-Les faunes condensées de l'Oolithe ferrugineuse du Callovien inférieur du Jura du Sud (Oolithe ferrugineuse du Bugey et lumachelles à *R. varians*).

Les brachiopodes cités (Alméras, 1970) comprennent de nombreuses espèces des associations des niveaux majeurs de Ladoix ou d'Etrochey auxquelles s'ajoutent *R. spathica* (présente à Prénovel), *Aulacothyris pala*, *R. funiculata*... Le manque de fiabilité d'anciennes déterminations empêche cependant d'affiner la distinction des associations. La condensation semble affecter au moins par endroits les trois séquences du Callovien inférieur.

Les niveaux majeurs à brachiopodes du Jura du Sud s'accordent avec ceux qui ont été définis en domaine distal (Nièvre, Mâconnais) tandis que ceux du Nord se rattachent surtout à ceux du domaine de plate-forme en Bourgogne.

Le dispositif est semblable à celui qui a été défini, avec des niveaux majeurs bathoniens connus surtout en domaine distal, et pour les séquences calloviennes, deux niveaux majeurs très étendus alternant avec deux niveaux restreints au domaine de plate-forme (cf. fig. 47).

Cette revue -non exhaustive- permet de prouver l'extension et la quasi isochronie de la plupart des niveaux majeurs à brachiopodes.

I. C/Conclusion

Les coupes présentées et les niveaux majeurs étendus permettent de soupçonner sinon de reconnaître les séquences de la plate-forme bourguignonne.

-La séquence Bt 4 (MFS Hodsoni) est reconnue par un niveau de condensation dans le Choin.

-La séquence Bt 5 (MFS Retrocostatum/Hollandi) correspond au moins à une partie des calcaires à faciès Comblanchien du Jura du Nord passant latéralement au Sud, à la partie supérieure des Marnes des Monts d'Ain qui contient des ammonites de la sous-zone à Retrocostatum et de la sous-zone à Hollandi (Mangold, 1971); avec ces marqueurs, figurent *Collyrites analis* et *Pholadomya bellona*.

-La séquence Ca0 (MFS Discus) est identifiée sur le Jura du sud, par un corps oolitique à litages obliques (Calcaires des Piards, région de Saint-Claude -Nantua- La Chaux du Dombief) se superposant brusquement aux Marnes des Monts-d'Ain sous-jacentes (SMW); ce corps qui contient des *Eudesia* et *Dictyothyris coarctata* (Riché, 1893 cité par Mangold, 1971) est daté de la sous-zone à Retrocostatum voire de la zone à Discus; au nord, cette séquence est réduite aux Marnes de Champforgeron avec sa faune caractéristique de brachiopodes (cortège transgressif et cortège de haut niveau); en allant vers le domaine distal, ces dépôts peuvent manquer, vraisemblablement à la suite d'érosions; cependant, des calcaires à entroques équivalents, datés de la zone à Discus au-dessus des Marnes des Monts d'Ain et des Calcaires des Piards existent dans le domaine distal (Mangold, 1971).

-La séquence Ca1 (MFS Bullatus) est reconnue par sa faune jusqu'aux abords de la montagne de la Serre; comme l'ont montré les deux transects principaux en Bourgogne, elle est très condensée (lumachelles à oolites ferrugineuses à *Rhynchonella varians* ou Marnes à *spathica*) voire lacunaire en domaine plus distal où ne se trouverait que le cortège de bas niveau ("Calcaires spathiques à bryozoaires" de Saint-Claude, Nantua).

-La séquence Ca1 bis (MFS Koenigi) est condensée en domaine distal (Oolithe ferrugineuse du Bugey); ses cortèges transgressif et de haut niveau sont reconnus à Prénovel et sur le Jura du nord ("Dalle Nacrée") par le niveau majeur de Ladoix avec l'association à *Kallirhynchia sp.* et *D. marcoui/sinuata*; à Crotenay, malgré l'absence de faune, les dépôts de haut niveau pourraient être représentés par les alternances à tempestites suivis des dépôts de bas niveau conglomératiques.

-La séquence Ca2 (MFS Calloviense/Patina) est identifiée par sa faune caractéristique à *Torquirhynchia sp.* en domaine distal et manque en raison des érosions postérieures en domaine de plate-forme sur le Jura du nord. Les datations les plus récentes de la "Dalle Nacrée" (Mangold, 1971) sont en accord avec cette interprétation (sous-zone à Patina).

La revue -incomplète- des séries du Bathonien et du Callovien du Jura a apporté des enseignements pour les trois parties principales de ce travail:

-la plupart des séquences ont été retrouvées, ce qui valide leur généralité; leur faciès et leur évolution s'accordent avec le cadre mis en place précédemment en Bourgogne;

-les niveaux majeurs de brachiopodes reconnus s'étendent au-delà du bassin de Paris proprement dit; leur composition taxonomique varie aux limites du domaine considéré; le mode de renouvellement ainsi que la structure des associations ont pu être décrites en domaine distal;

-*Digonella sinuata* existe dans une association et un contexte environnemental très voisins de ceux de la Pierre de Ladoix et, en outre, de même âge; ces arguments peuvent renforcer une interprétation en synonymie avec *Digonella marcoui*; ces attributs entreront dans l'interprétation de ses relations avec les autres ornithellides et notamment avec *Digonella marcoui*.

les *D. cf. marcoui* de Prénovel sont situées dans le temps (sous-zone à Koenigi) et mis en relation avec l'association à *Kallirhynchia sp.* et *D. marcoui/sinuata*.

II/CHER

II. A/ Les coupes

Les séries du Cher s'inscrivent dans la suite logique des séries du sillon marneux de la Loire, d'autant que la bande d'affleurement (fig.9) couvre approximativement un gradient paléogéographique du domaine distal vers la plate-forme centralienne. Sur ce transect, un compartimentage tectonique délimitant des secteurs différents a été mis en évidence (Debrand-Passard *et al.*, 1978, Lorenz, 1989; Lablanche *et al.*, 1991). La reconnaissance des niveaux à brachiopodes offre des jalons de corrélations avec les séries de l'ouest du bassin de Paris (Maine, Normandie).

Les données disponibles sont de plusieurs types. Les coupes naturelles ou de carrières sont inexistantes sauf dans la partie sud-ouest du secteur. La plus grande part des données provient de la cartographie géologique fine effectuée par G. Lablanche (BRGM), bénéficiant des datations fournies par D. Marchand pour les cartes (fig. 48) de Nérondes (Lablanche *et al.*, 1992), Dun-sur-Auron (à paraître, 1993), Saint-Amand-Montrond (en cours). Sur les deux dernières, les niveaux de brachiopodes ont d'ailleurs daté des séries dépourvues d'ammonites. Des informations sont fournies par la thèse de J. Lorenz (1989), et les publications des résultats du forage de Couy visant l'anomalie magnétique du bassin de Paris.

Comme celle du Jura, cette revue partira de coupes précises pour finir par la reconnaissance des niveaux à brachiopodes sur toute la région concernée.

1/Coupe de la Celle

a/description

Cette coupe (fig. 49) a été levée à l'est de Bruère-Allichamps sur la carte de Saint-Amand-Montrond (gisement SA 305, fig. 48). Elle expose sur 15 m les calcaires à entroques calloviens (Lorenz, 1989) qui reposent sur les calcaires oolitiques attribués au Bathonien.

Les calcaires à entroques sont constitués à la base (unités 1 et 2), d'un empilement de grandes dunes calcarénitiques décamétriques, à crêtes sinueuses, progradant vers le nord-est sur des lentilles marneuses résiduelles. Les directions opposées de courants tidaux sont visibles. Ces dunes se recoupent fréquemment.

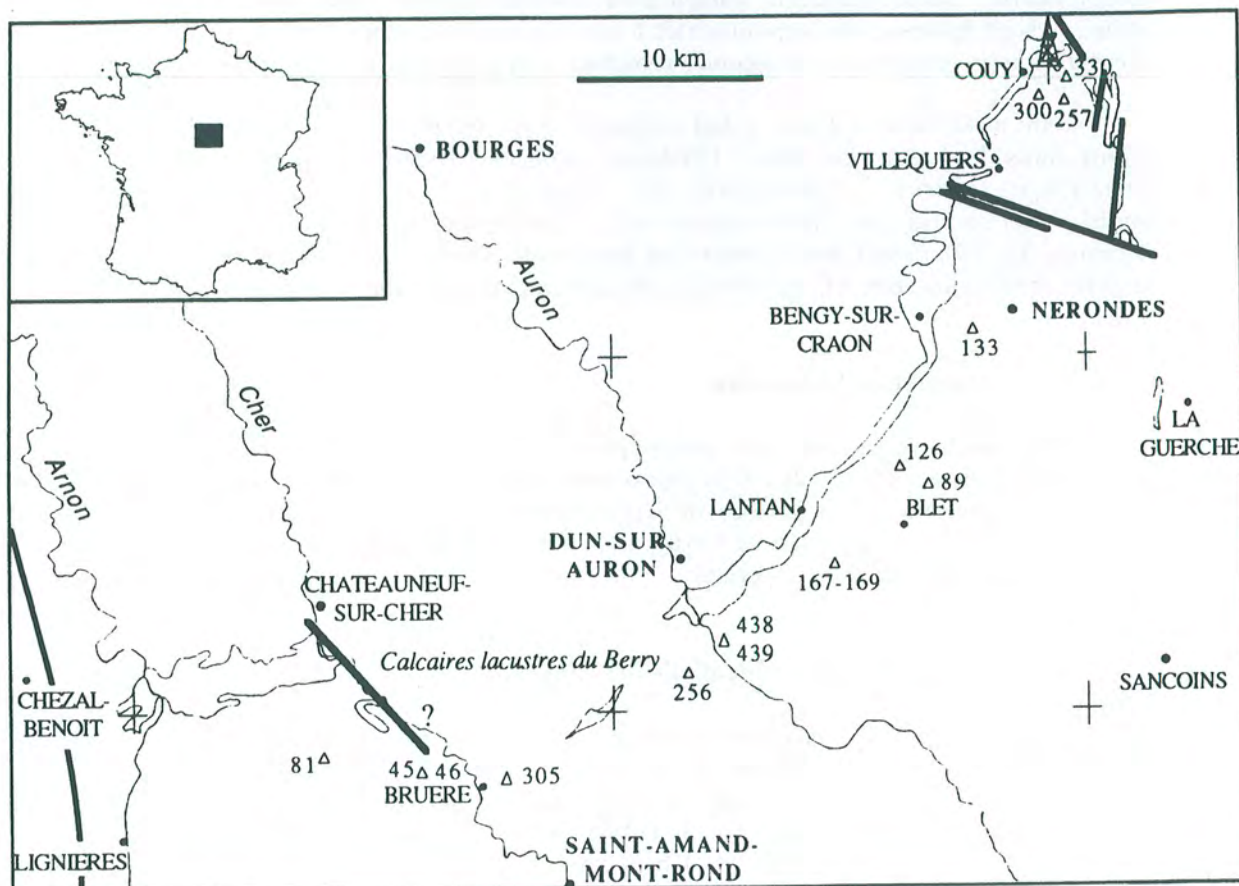


Fig. 48 - Carte des affleurements oxfordiens et localisation des gisements cités dans le Cher sur les cartes Nérondes, Dun-sur-Auron, Saint-Amand-Mont rond. Les principaux accidents sont indiqués.

Dans la seconde moitié de l'affleurement (unités 3, 4, 5, 6), elles ont une surface convexe non érodée, et sont nettement individualisées au sein d'unités marneuses plus importantes. Des niveaux rognonneux, bioturbés sont présents. La partie supérieure, bioturbée, à corps calcarénitiques réduits, est riche en brachiopodes. Deux niveaux principaux peuvent être individualisés (CEL 2 et CEL 4, fig. 49). Des ammonites de la fin du Callovien inférieur (sous-zone à Enodatum) et des belemnites les accompagnent.

b/associations de brachiopodes

Les brachiopodes constituent une association non encore rencontrée sur la plate-forme bourguignonne ou le Jura: **association à *Perrierithyris perrieri* et *Aulacothyris pala***, avec les deux espèces nominales et *Sphenorhynchia* aff. *dominula*, *Septaliphoria* aff. *orbignyana*, *Zeilleria biappendiculata*, *Dorsoplicathyris dorsoplicata*, "*Capillirhynchia*" *funiculata*. Les deux niveaux principaux sont les restes de communautés à forte dominance, l'un à *Perrierithyris perrieri* et l'autre à *Dorsoplicathyris dorsoplicata*; la seconde remplaçant la première au cours du temps.

Cette association est tout à fait originale et ne semble pas avoir été mentionnée jusqu'à présent dans le bassin de Paris. Quelques espèces existent en petit nombre d'individus (*Perrierithyris perrieri*, *Septaliphoria* aff. *orbignyana*) à Etrochey dans l'association à *Torquirhynchia* sp. ou avec *Sphenorhynchia* aff. *dominula* dans le Jura à Prénovel (fig. 46). Dans le Mâconnais (fig. 39), *Perrierithyris perrieri* est dominante. Toutes ces occurrences sont datées, comme à la Celle, de la sous-zone à Calloviense ou Enodatum, voire Medea.

2/Coupe de La Soulainne

Cette petite coupe (fig. 50), située plus à l'Ouest, complète la coupe de la Celle. Les calcarénites à la base sont absentes. **Seuls les niveaux à brachiopodes du sommet sont représentés** et reposent directement sur la surface de discontinuité majeure au toit des calcaires oolitiques bathoniens. Une surface d'érosion et ferruginisée sépare les niveaux à brachiopodes calloviens des calcaires argileux du callovien supérieur.

3/Interprétation séquentielle des coupes

Les unités 3 à 6 des calcaires à entroques de la Celle montrent les tendances d'un **cortège transgressif (TST)**: niveaux marneux de plus en plus importants, bioturbation, concentration de la faune benthique, présence de la faune necto-pélagique au sommet. En dessous, les calcarénites massives forment le **cortège de bas niveau (SMW)**. Celui-ci est absent à La Soulainne et semble limité à l'Est du Cher (rivière). La faille du Cher (Lablanche *et al.*, 1991; fig. 48) occasionnerait une flexure sur lequel s'appuierait ce prisme de bas niveau. Le dispositif est semblable à celui établi pour la Pierre de Ladoix recouverte par le niveau majeur d'Etrochey.

II. B/Extension des niveaux majeurs de brachiopodes et stratigraphie séquentielle

Compte-tenu de l'absence de coupes dans la série marneuse bathonienne et calloviennne du Cher, la démarche suivie se bornera à répertorier et valider l'extension des niveaux majeurs reconnus en Bourgogne. Cette reconnaissance s'effectue par le suivi du très dense réseau de gisements du levé des cartes (G. Lablanche) et ceux de D. Marchand (fig. 51). Seuls les principaux gisements sont reportés sur la figure 48.

-Niveau majeur de Champlemy

On ne peut rattacher à ce niveau majeur, reconnu dans le sillon de la Loire, que les lumachelles monospécifiques à *Rhynchonelloïdella nivernensis* rencontrées dans le secteur de Dun (fig. 51). Ces niveaux localisés sont datés directement ou encadrés par des ammonites de la zone à Hodsoni. Le maximum d'inondation correspondant est attesté par la glauconie et daté de la même zone dans le sondage de Couy (Lorenz *et al.*, 1987, Gely et Lorenz, 1991). Dans le Cher, les mêmes ammonites sont citées par J. Lorenz (1989) mais non en place. Leur position reste ambiguë puisque les

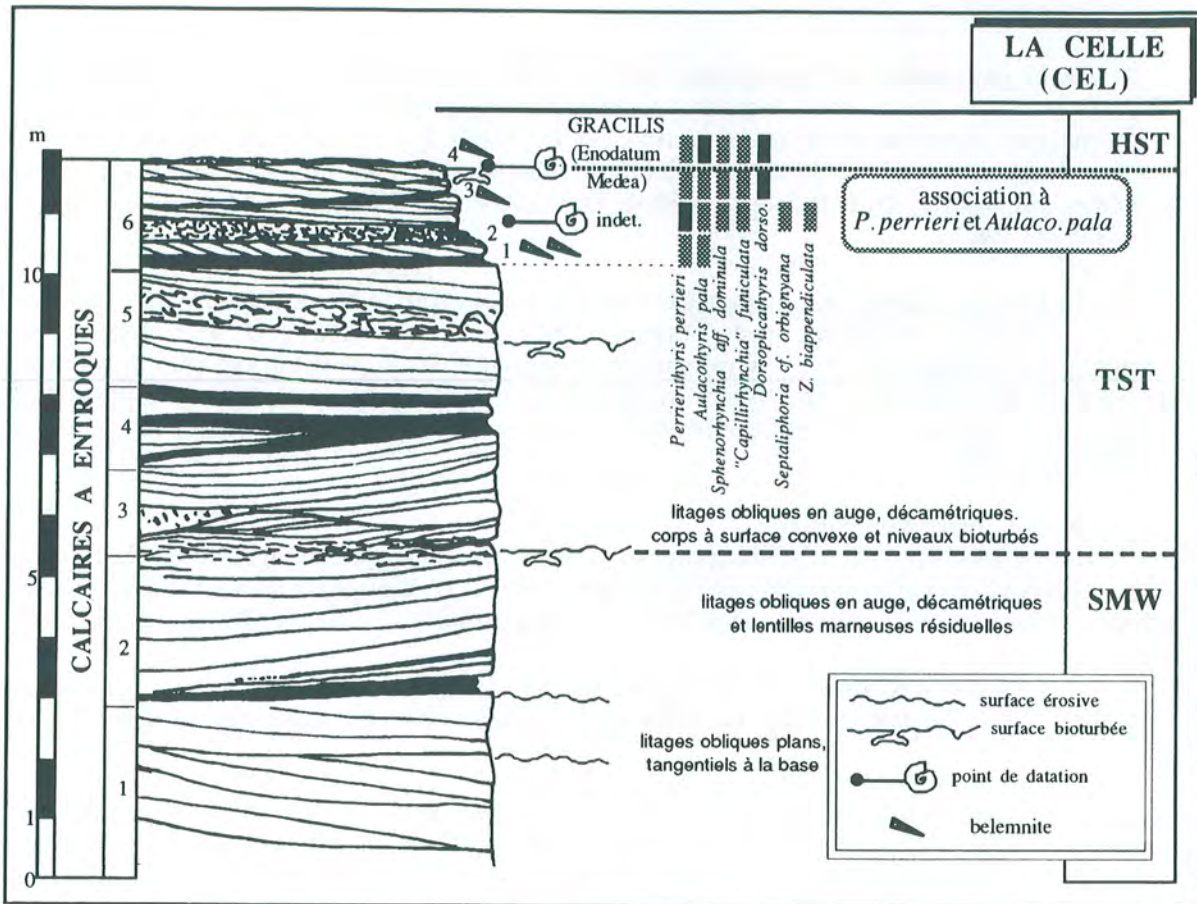


Fig. 49 - Coupe des carrières de la Celle près de Bruère (Cher).

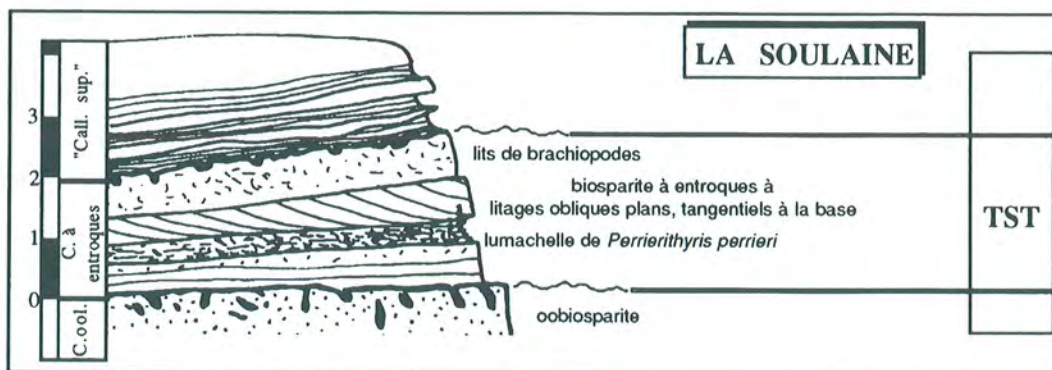


Fig. 50 - Coupe de la carrière du Plessis près de La Soulaïne (Cher). Légende identique à celle de la figure 49

calcaires à entroques d'où elles proviendraient sont indiscutablement d'âge callovien. Elles pourraient cependant être issues de niveaux lenticulaires plaqués sur les calcaires oolitiques; cette hypothèse reste encore à vérifier.

-Le niveau majeur de Saint-Benin est bien connu dans la région de Nevers (Delance *et al.*, 1988). Il se résout en niveaux localisés de lumachelles d'espèces figurant dans l'association caractéristique: *Rhynchonelloïdella curvivarians* et *Digonella digona* (fig. 51). Ceux-ci sont datés du même horizon (Angulicostatium). Un maximum d'inondation (Gely et Lorenz, 1991) est daté par les mêmes ammonites, du Bathonien supérieur (sans plus de précision) dans le sondage de Couy (Lorenz *et al.*, 1987).

-Le Niveau majeur de Chaulgnes est étendu sur la carte de Nérondes où il est identifié au nord des failles de Villequiers en de nombreux gisements, très proches de la localité-type de *Goniorhynchia maxima ligerica* qui le caractérise en domaine distal. Au sein des marnes blanches, au sud de Villequiers, il semble disparaître et n'est représenté que par quelques individus isolés (*Goniorhynchia maxima ligerica*, *Eudesia multicosata*) sous une surface perforée, encroûtée (cf. Chaulgnes, fig. 22)

-Niveau majeur de Buffon

Inconnu dans le Cher, il semble propre à la plate-forme bourguignonne. Comme dans le Jura, différents niveaux à oolites ferrugineuses datés de *Bullatus* et de *Kamptus* viennent en équivalent du cortège transgressif et de haut niveau dont la plus grande partie des dépôts s'effectue sur la plate-forme.

L'association à *R. spathica* du cortège de bas niveau argileux postérieur à la séquence Ca 1 à Chaulgnes (fig. 22) existe dans des calcaires argileux ou à oolites ferrugineuses dans le Cher (fig. 51).

-Le Niveau majeur de Ladoix identifié dans le sillon de la Loire est connu seulement sur la feuille de Nérondes avec les espèces *Kallirhynchia sp.*, *Septaliphoria mourdoni*, *Dictyothyris smithi*, *Caryona aff.versiplicata*... *D. marcoui* est pourtant absente. Les ammonites associées sont, dans tous les gisements, de la sous-zone à Koenigi.

-Niveau majeur d'Etrochey

Les calcarénites du cortège de bas niveau qui viennent au-dessus du niveau majeur de Ladoix en Bourgogne seraient l'équivalent des calcarénites tidales de La Celle. Le cortège transgressif qui le surmonte contient une association où sont reconnus de nombreux taxons figurant dans l'association à *Torquirhynchia sp.* du niveau majeur d'Etrochey. Les caractères éco-taphonomiques sont semblables: hypertrophie de la faune épibenthique, nombreux encroûtants (spongiaires, bryozoaires). On notera cependant l'absence de bioconstructions.

Le dispositif mis en évidence montre à la fois l'**analogie des processus - liés à la condensation-** qui confèrent aux deux associations des caractères écologiques et taphonomiques voisins et la **ségrégation géographique des espèces de deux associations isolées par un domaine distal profond.**

II. C/Conclusion

Les différents niveaux de faune, datés le plus souvent avec précision signent les cortèges transgressifs et les inondations maximales des séquences Bt4, Bt5, Ca 0, Ca1, Ca 1 bis, Ca2 établies en Bourgogne. Les conditions d'affleurement permettent seulement de valider l'existence de ces séquences en l'absence de coupes dans les séries marneuses.

Trois conclusions se dégagent.

1/ Comme en Bourgogne, les niveaux majeurs les plus étendus sont ceux de Chaulgnes et de Ladoix. Ils confirment leur appartenance à **deux séquences d'ennoiement de plate-forme**. Leur absence au Sud-Ouest dans le Cher peut être expliquée par le jeu positif du sous-bloc biturige au Bathonien et Callovien (Lablanche *et al.*, 1991).

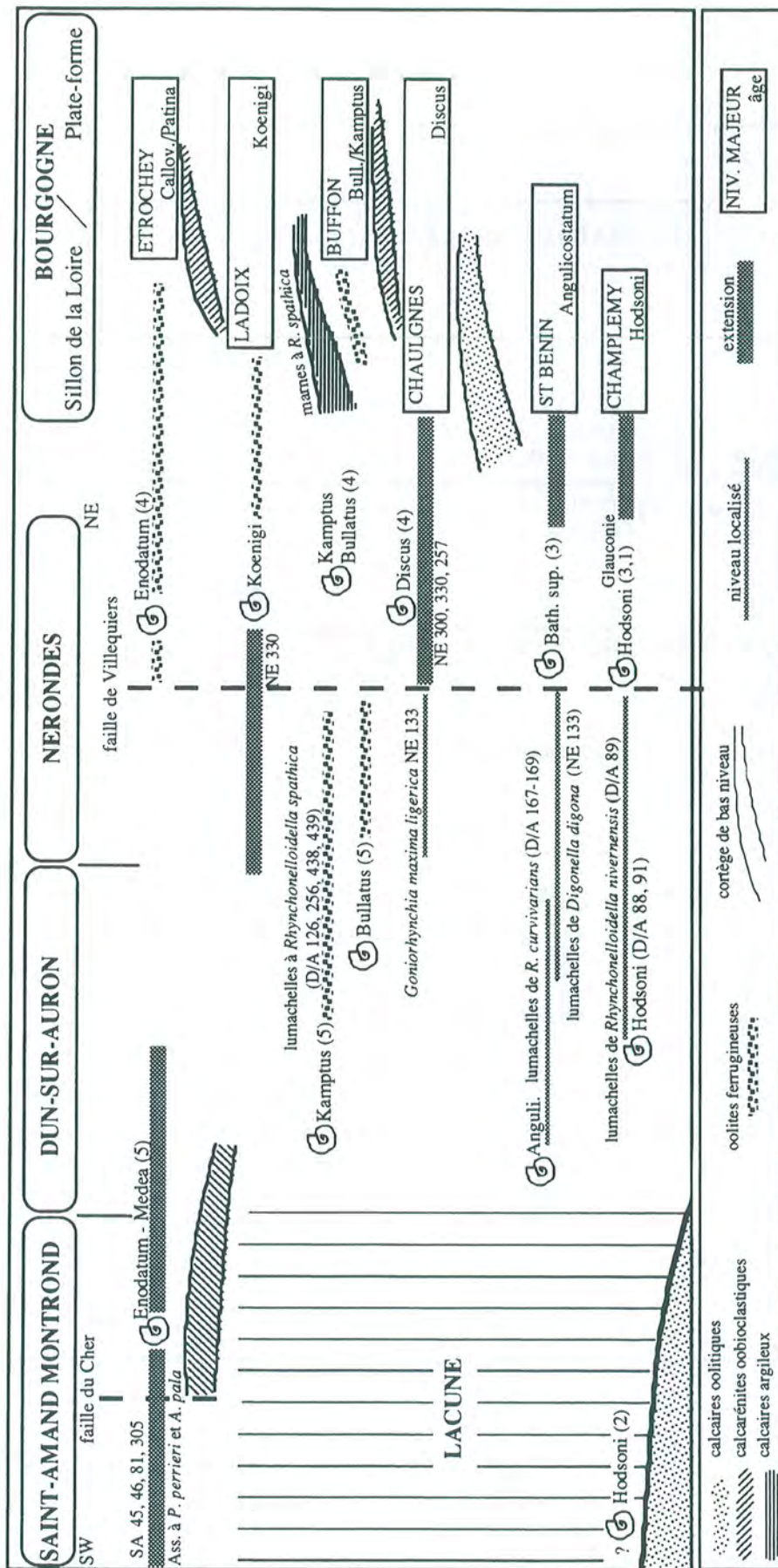


Fig. 51 - Extension des niveaux majeurs et niveaux localisés de brachiopodes depuis le sillon de la Loire en direction du Cher, suivant un transect correspondant aux trois cartes géologiques concernées. On remarquera 1/ la grande extension des niveaux majeurs de Chaulgnes et de Ladoix, 2/ le passage des niveaux majeurs à des niveaux localisés surtout à *Rhynchonelloidella*, 3/ la symétrie de disposition concernant les 3 niveaux majeurs Chaulgnes, Ladoix, Etrochey, évoquant l'enneigement simultané de la plate-forme centralienne et de la plate-forme bourguignonne, enfin, 4/ la grande lacune de dépôts entre le Bathonien moyen et la fin du Callovien inférieur sur la plate-forme centralienne. Les codes sont ceux des échantillons figurant sur la carte (fig. 48).
 Références: (1)= Gély & Lorenz (1991), (2)= Lorenz (1989), (3)= Lorenz (1987), (4)= Lablanche *et al.* (1992), (5)= Lablanche *et al.* (1991)

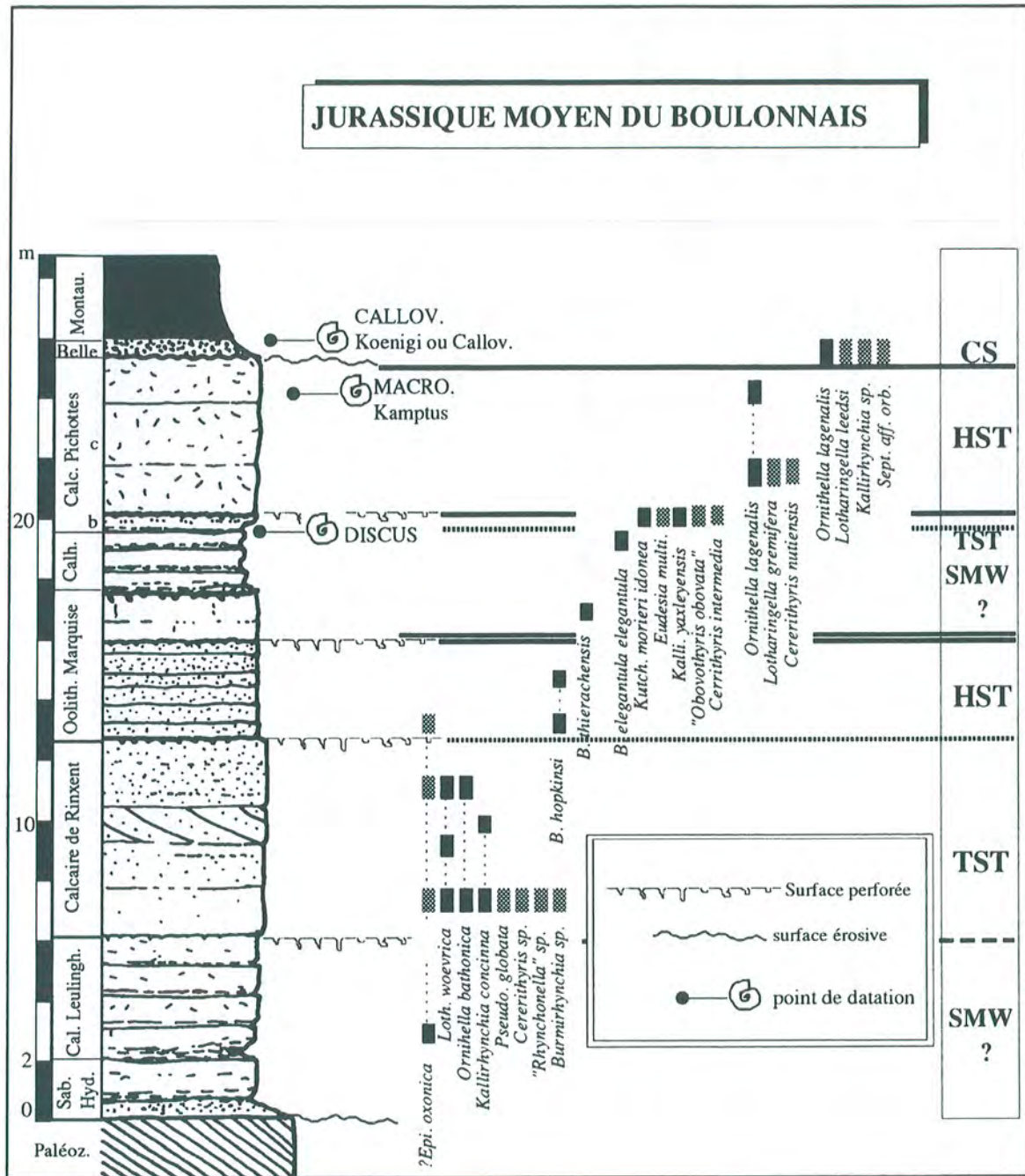


Fig. 52 - Coupe synthétique du Jurassique moyen du Boulonnais (d'après J.-P. Vidier) et distribution des brachiopodes.

2/Les niveaux majeurs de Champlemy, Saint-Benin, Buffon (?), Ladoix identifiés dans la Nièvre et au Nord sur la carte de Nérondes, passent vers le Sud-Ouest à des niveaux localisés. Cette **différence de mode d'occurrence** peut s'expliquer par le maintien d'un taux de sédimentation plus important dans le secteur Dun-Nérondes. On remarquera le maintien de la lignée *Rhynchonelloidella* dans ce contexte.

3/La symétrie de la disposition des niveaux majeurs de Chaulgnes, Ladoix, Etrochey entre la Bourgogne et le Cher évoque l'**ennoisement simultané de la plate-forme bourguignonne et de la plate-forme centralienne**; toutefois, celui-ci est achevé seulement à la fin du Callovien, sur la plate-forme centralienne, après la grande lacune du Bathonien supérieur et Callovien inférieur. La présence éventuelle de dépôts à ammonites de la zone à Hodsoni à l'ouest du Cher traduirait la première inondation reconnue sur la plate-forme bourguignonne au-dessus de l'Oolithe blanche (cf. coupe de Chassagne, fig. 34).

E / EXTENSION DES NIVEAUX A BRACHIOPODES DANS LE BOULONNAIS

Le Jurassique du Boulonnais a fait historiquement l'objet de nombreuses études. Cette boutonnière anticlinale offre un jalon d'affleurements jurassiques entre ceux du bassin de Paris et ceux de Grande-Bretagne. Les coupes historiques, non visibles, provenaient de carrières et de découverts de carrières exploitant les marbres paléozoïques. De nombreux auteurs ont consacré des mémoires à la stratigraphie ou aux brachiopodes, abondants dans cette série. La première synthèse du Jurassique moyen est celle de Bonte *et al.* (1958), modifiée mais reprise dans ses grandes lignes en l'absence de nouvelles coupes dans la synthèse du bassin de Paris (Laurin, 1980) ou plus récemment (Bonte *et al.*, 1985). Une révision des collections du Musée de Boulogne a donné lieu à quelques précisions sur la distribution des ammonites de la série (Magniez *et al.*, 1984).

Récemment des travaux routiers et ferroviaires liés à la liaison trans-Manche ont offert l'opportunité d'une étude détaillée de stratigraphie, des faciès et des niveaux de faune de l'ensemble de la série jurassique. Ce travail est en cours (J. -P. Vidier); ma contribution apporte des éléments de datation, à partir des autres niveaux de faune établis dans le bassin de Paris, dans une série où les ammonites sont très rares.

I/Série du Jurassique moyen du Boulonnais

Les nouvelles coupes ont conduit J. -P. Vidier à la définition de nouvelles formations ou unités lithologiques, limitées par des discontinuités et à la précision des caractères ou limites des autres formations, restées floues jusqu'à lors. Je reprends ici ses principales observations. Les formations concernées sont successivement (fig. 52): des Sables et Marnes d'Hydrequent, Calcaires de Leulinghen, Calcaires de Rinxent, Oolithe de Marquise, Marnes des Calhaudes, Calcaire des Pichottes, Marne ferrugineuse de Belle.

Les Sables et Marnes d'Hydrequent ne sont pas détaillés ici; ce sont des dépôts transgressifs sur le socle paléozoïque et jusqu'à lors non véritablement datés. Les Calcaires de Leulinghen sont un empilement de séquences calcarénitiques à base sableuse surmontées chacune par une surface perforée; Elles contiennent du quartz et des niveaux d'huîtres (*Ostrea sowerbyi*), polypiers et térébratules (*Epithyris oxonica*). Un niveau ligniteux et une surface durcie régionalement continus séparent cette formation des Calcaires de Rinxent.

Les Calcaires de Rinxent sont organisés en séquences élémentaires marnes bioturbées/calcaire, stratodécroissantes, glauconieuses, jusqu'à une surface durcie, perforée, encroûtée, colonisée par des huîtres. Sur une des coupes, au niveau de cette surface, existe un lit

marneux verdâtre à oolites ferrugineuses. Au-dessus de cette surface, les séquences sont plus épaisses et oolitiques jusqu'à une surface perforée. Les brachiopodes sont abondants et diversifiés jusqu'à la surface perforée. Au-dessus, on retrouve les mêmes brachiopodes en niveaux localisés et une lumachelle au sommet sous la surface sommitale. Les Calcaires de Rinxent représentent une tendance transgressive jusqu'à l'Oolithe de Marquise; l'inondation maximale interviendrait à la surface perforée d'omission sédimentaire;

L'Oolithe de Marquise est constituée de bancs oolitiques, micro-oncolitiques et bioclastiques peu cimentés. Ces faciès de milieux peu profonds constitueraient le cortège de haut niveau qui fait suite au Calcaire de Rinxent. Une surface d'érosion majeure coiffe la formation. Elle affecte une unité de calcaires pelletoidal, micritique, à rhynchonelles, qui peut être absente par endroits. Cette unité calcaire, au faciès différent, est séparée des faciès oolitiques sous-jacents par une surface de discontinuité durcie et perforée (fig. 52).

Les Marnes des Calhaudes sont peu épaisses et correspondent au premier terme (a) des calcaires des Pichottes des auteurs. Ce sont quatre rythmes marno-calcaires (a, b, c, d). Le premier terme montre des argiles ligniteuses très étendues à ostracodes d'eau douce et saumâtre (cf. Bonte *et al.*, 1958). En-dessous, des niveaux d'argiles versicolores lenticulaires existent au sein des irrégularités du toit des formations carbonatées. Le second terme (b) contient des huîtres, des coraux et de rares rhynchonelles. Le troisième terme (c) est une lumachelle de *Burmirhynchia elegantula* de petite taille. Le dernier terme, affecté par une surface perforée, contient en abondance des bivalves ptéridés.

Le Calcaire des Pichottes est composé de deux termes (b et c) très différents quant à leur faciès et à leur faune. Le terme b comprend un ou deux niveaux minces de calcaire argileux bioturbé, très dense en faune, à oolites ferrugineuses et glauconie et galets issus du ravinement de la formation précédente. Le terme c est une lumachelle de brachiopodes, bioturbée, à polypiers suivie de calcaires bioclastiques. Une discontinuité majeure affecte le Calcaire des Pichottes. Ces deux dernières formations sont interprétées comme les dépôts d'une séquence débutant par des milieux saumâtres puis marins d'un cortège de bas niveau (Marnes des Calhaudes) surmonté d'un intervalle condensé (Calcaires des Pichottes (b)). Le terme c constitue un autre cycle tronqué par une limite de séquence majeure.

La Marne ferrugineuse de Belle est un niveau peu épais, discontinu, de marne à oolites ferrugineuses et fossiles ferrugineux et phosphatés. Les ammonites et brachiopodes sont fréquentes dans ces dépôts visiblement condensés.

II/Niveaux de brachiopodes

La coupe synthétique du Jurassique du Boulonnais montre la succession de niveaux à brachiopodes suivante:

*lumachelles à *Epithyris oxonica* (Calcaire de Leulinghen)

*Association à *Lotharingella woevrica* et *Ornithella bathonica* (Calcaire de Rinxent) avec *Lotharingella woevrica*; *Ornithella bathonica*, *Kallirhynchia concinna*, *Pseudotubithyris globata*, *Cererithyris sp.*, *Epithyris oxonica*, "*Rhynchonella*" *indet.*, *Burmirhynchia sp.*

Vers le haut de la formation, *K. concinna*, *L. woevrica*, *E. oxonica* peuvent apparaître en niveaux localisés monospécifiques mais aussi en lumachelles sous la surface de discontinuité sommitale. Cette faune est très constante sur toutes les coupes qui exposent les Calcaires de Rinxent. Cette association nouvelle n'a pas jusqu'à présent été décrite; elle est plus complète que les seuls niveaux à *K. concinna* cités dans cette formation (Bonte *et al.*, 1958; Laurin, 1980, 1984). Elle regroupe des espèces (*L. woevrica*, *K. concinna*) connues dans le Bathonien moyen voire supérieur de Lorraine (Laurin, 1984). *Ornithella bathonica* et *K. concinna* sont des espèces fréquentes du Fuller's Earth Rock en Angleterre (Arkell, 1933; Muir-Wood, 1936; Mc Kerrow, 1953) daté de la zone à Hodsoni (Cope *et al.*, 1980)

* lumachelles à *Burmirhynchia hopkinsi* (Oolithe de Marquise). Il existe le plus souvent deux niveaux localisés de lumachelles à *Burmirhynchia hopkinsi*, rhynchonelle caractéristique de l'Oolithe de Marquise (Bonte *et al.*, 1958 ; Laurin, 1980, 1984). Les coquilles sont en majorité entières, et non remplies par le sédiment, ou en moins grand nombre, brisées, les valves dissociées. Certains individus du premier niveau, à côtes fines et nombreuses de *B. hopkinsi* ont cependant les caractères du contour et de biconvexité de valves de la coquille de *Burmirhynchia turgida*, *Burmirhynchia turgida latifrons*, espèce et sous-espèce décrites dans les Ardennes et dans le Bathonien de la Creuse (Laurin, 1984). La reconnaissance de morphologies *turgida* dans la variabilité de *hopkinsi* confirme l'équivalence des deux espèces et la plasticité morphologique du groupe *turgida* -*hopkinsi* dont la variation est surtout géographique (Laurin, 1984). Par ailleurs, *B. hopkinsi* est citée dans la Great Oolite (Arkell, 1933) au-dessus des niveaux à *K. concinna* et *Ornithella bathonica*.

* niveau à *Burmirhynchia thierachensis*. Au sommet de Oolithe de Marquise, entre les deux discontinuités qui délimitent les calcaires pelletoidaux, des rhynchonelles relativement rares sont attribuables à *Burmirhynchia thierachensis*. Cette espèce rencontrée uniquement dans les Ardennes et dans la partie supérieure des Calcaires de Comblanchien (cf. transects de la plate-forme bourguignonne) n'avait jamais été citée dans le Boulonnais; seules de bonnes conditions d'affleurement ont pu confirmer son existence en plusieurs coupes, dans un niveau de calcaires qui peut manquer à la suite des érosions qui affectent le toit des formations carbonatées bathoniennes. Une comparaison directe fait correspondre les niveaux à *B. hopkinsi* de la séquence sous-jacente avec les niveaux à *Burmirhynchia icaunensis* ou *semiglobosa* de l'Oolithe blanche de la partie occidentale de la plate-forme bourguignonne, eux aussi surmontés par les faciès Comblanchien à *B. thierachensis*. Les relations phylogénétiques entre *hopkinsi-turgida* et le groupe *icaunensis-semiglobosa* pourraient être testées, guidées par ces nouvelles contraintes stratigraphiques.

* lumachelles à *Burmirhynchia elegantula* (Marnes des Calhaudes c). Cette espèce de petite taille, à côtes fines, forme des lumachelles monospécifiques très denses en individus. Sous le niveau principal, existe un niveau à faune plus dispersée (Marnes des Calhaudes b), à *B. elegantula* juvéniles, et à *Burmirhynchia* adultes à côtes plus fortes et moins nombreuses. La signification de ces individus est encore douteuse: certains ont en effet une partie proximale (juvénile) à côtes fines et acquièrent brusquement après une strie d'accroissement très marquée des côtes moins nombreuses, et par compensation, plus fortes. Ces caractères pourraient être tératologiques, ou particuliers à un milieu très peu profond, proche de l'émersion comme l'indiquent les faciès et les faunes associées du terme a des Marnes des Calhaudes.

* Association à *Kutchirhynchia morieri* et *Eudesia multicosata* (Calcaire des Pichottes b) avec *Kutchirhynchia morieri idonea*, *Eudesia multicosata*, *Kallirhynchia yaxleyensis*, *Cererithyris intermedia*, "*Obovothyris obovata*". Tous les individus sont encroûtés par des serpules, des huîtres, des bryozoaires qui impliquent un long temps de résidence des coquilles sur le fond. *Dictyothyris coarctata* cité à ce niveau (Magniez *et al.* 1984) n'a pas été retrouvé dans les nombreux échantillons étudiés, ni par Laurin (1984, p. 245). *B. elegantula* incluse dans cette association en raison de mauvais affleurements (Laurin, 1984) est en réalité restreinte aux Marnes des Calhaudes c et absente de l'association dans le Boulonnais. En Bourgogne, elle est représentée par sa sous-espèce *B. elegantula burgundiae* au sein de la même association faunique. L'établissement de ces corrélations montre que les deux sous-espèces interprétées comme des variations géographiques sont aussi décalées dans le temps. Comme les précédents résultats l'ont montré, l'association décrite est très répandue et reconnue en Bourgogne, dans les Ardennes (Laurin, 1984) et en Angleterre (Lower Cornbrash, *intermedia* beds, *obovata* beds - Douglas et Arkell, 1932; Page, 1989), associée comme dans le Boulonnais (Magniez *et al.*, 1984) à des ammonites de la sous-zone à Discus.

* Association à *Ornithella lagenalis* et *Lotharingella gremifera* avec *Cererithyris nutiensis* (Calcaire des Pichottes c). *Ornithella lagenalis* est très abondante et forme localement, vers le haut, des lumachelles monospécifiques. Deux de ces trois espèces (*Lotharingella gremifera*, *Cererithyris nutiensis*) sont abondantes, en Bourgogne dans l'association à *L. gremifera* 2 ou un individu à morphologie *lagenalis* a en outre été mentionné à Buffon. Cette faune est identique à la faune du Cornbrash supérieur d'Angleterre (Douglas et Arkell, 1932). Les ammonites à ce niveau en Boulonnais (Magniez *et al.*, 1984) indiquent le même âge que dans les autres régions.

*Faune de la Marne ferrugineuse de Belle avec *Ornithella lagenalis* (ou *siddingtonensis*), *Septaliphoria aff. orbignyana*, *Kallirhynchia sp.* datée par les ammonites des sous-zones à Koenigi et Calloviense. Les taxons qui composent cette association sont très répandus dans les associations équivalentes de même âge du bassin de Paris (Bourgogne, Normandie, Maine, sondages du centre du bassin de Paris, cf. infra) et en Angleterre (Douglas et Arkell, 1932).

III/Conclusions

Les deux modes d'occurrence des associations de brachiopodes décelés dans les autres régions du bassin de Paris sont clairement visibles sur la coupe du Jurassique du Boulonnais: niveaux majeurs vs niveaux localisés. Cependant, le manque de points d'observations sur une large aire géographique ne permet pas à l'heure actuelle de caractériser des niveaux majeurs.

Les quatre associations resp. à *Lotharingella woevrica* et *Ornithella bathonica*, à *Kutchirhynchia morieri* et *Eudesia multicosata*, à *Lotharingella gremifera*, et à *Lotharingella leedsi*, sont diversifiées (3 à 8 espèces), présentes dans la plupart des coupes et très étendues, au delà du Boulonnais, dans le bassin anglo-parisien. Tous ces niveaux de faune sont associés à des phénomènes de condensation avec arrêts sédimentaires que traduisent des unités lithologiques peu épaisses, des encroûtements, surfaces perforées, oolites ferrugineuses, la présence de glauconie...

Les caractères biostratigraphiques des niveaux localisés s'opposent presque point par point à ceux des niveaux majeurs. Ce sont des lumachelles monospécifiques ou à forte dominance (à *Epithyris oxonica*, *Burmirhynchia hopkinsi*, *Burmirhynchia elegantula*, *Ornithella lagenalis*) dont les coquilles sont rarement encroûtées, non remplies, inconstants d'une coupe à l'autre. On les trouve dans les formations où la sédimentation semble plus abondante (eu égard à leur épaisseur relative), où les apports sont épisodiques mais importants (progradations oolitiques, apports détritiques), occasionnant la fixation de populations rapidement ensevelies. Les niveaux localisés à *B. elegantula* apparaissent directement liés à des milieux marins très peu profonds souvent considérés comme propices à l'explosion d'espèces opportunistes, de petite taille (Levinton, 1970). Comme on l'a déjà mentionné pour d'autres espèces de *Burmirhynchia*, ce type de milieu de vie est une des caractéristiques de la lignée dans tout le Bathonien (Laurin, 1984).

Les différents niveaux de faune sont séparés le plus souvent par des discontinuités importantes. Ces discontinuités physiques renforcent le renouvellement des espèces de brachiopodes particulièrement nets entre chacune des associations définies.

On constate la bonne correspondance entre la position séquentielle et les datations des associations de brachiopodes de la plate-forme bourguignonne et celles les associations équivalentes du Boulonnais, malgré une grande distance géographique et des domaines paléogéographiques différents (cf. fig. 4). Au cours du temps cependant, et au-delà des renouvellements imposés par les variations séquentielles, il apparaît que les associations de Bourgogne et celles du Boulonnais (de l'Oolithe de Marquise au Calcaire des Pichottes) d'abord très proches, divergent sensiblement à partir du Callovien. Les associations du Boulonnais possèdent alors des taxons que l'on verra caractéristiques de domaines distaux de la partie nord occidentale du bassin anglo-parisien.

F / LES SEQUENCES ET LES FAUNES BATHONO-CALLOVIENNES EN NORMANDIE ET DANS LE MAINE

I/ Présentation

La Normandie est une région d'élection des travaux stratigraphiques et paléontologiques du Jurassique du bassin de Paris. La qualité des affleurements tant naturels (falaises littorales) qu'artificiels et la richesse en fossiles ont suscité depuis le siècle dernier un grand nombre de travaux, participant à la définition de séries-types pour le Jurassique ou de nombreuses monographies paléontologiques concernant les ammonites, brachiopodes, échinides, spongiaires etc. Beaucoup de types de brachiopodes de la Paléontologie Française (Eudes-Deslongchamps, 1885) proviennent de cette région où *Digonella digona* est une espèce fréquemment citée. Cette région est aussi un jalon, avec les séries anglaises du Dorset, pour la corrélation des séries jurassiques du bassin anglo-parisien (Arkell, 1930).

Plus récemment, les études des auteurs normands sur le Jurassique ont précisé la distribution des faunes, les datations, les milieux de dépôt et la position des discontinuités sédimentaires de la série Jurassique (Fily, 1974; Rioult et Fily, 1975; Dugué, 1989). L'extension des formations sur toute la bordure occidentale du bassin de Paris a pu être envisagée grâce aux levés de la carte géologique. Les rhynchonelles de Normandie ont été largement revues dans la thèse de B. Laurin (1984). La stratigraphie séquentielle de cette série (Rioult *et al.*, 1991), qui est une des premières synthèses séquentielles dans le bassin de Paris, a été établie dernièrement, alors que la présente étude était en cours; elle sera par conséquent suivie presque entièrement avec les nuances que peuvent apporter les observations personnelles et les acquis de l'étude en Bourgogne.

1/Situation paléogéographique

Les séries du Bathonien et Callovien du Nord-Ouest du bassin de Paris sont des dépôts de **bordure d'un massif paléozoïque** (fig. 7, fig. 53), recouvert par la transgression jurassique, suivant les points, au Lias, au Jurassique moyen ou supérieur. Le gradient paléogéographique est de direction sensiblement W-E avec, un littoral qui devait se situer à l'ouest des limites d'affleurement actuelles et un **domaine profond au droit du sillon marneux Seine-Loire** à l'Est.

Les affleurements actuels, étendus du Nord vers le Sud, offrent peu de possibilités d'apprécier les variations environnementales suivant un gradient proximal/distal. Un autre gradient est donné par la **persistance de structures paléozoïques** -éperon du Perche entre Argentan et Alençon (fig. 53)- qui divisent les affleurements en deux régions naturelles (**Normandie et Maine**). Cette structuration a joué le rôle de **barrière biogéographique entre les faunes boréales et téthysiennes**. Symétriquement par rapport à cette structure, du nord vers le sud et du sud vers le nord, les séries bathono-calloviennes sont de plus en plus réduites en épaisseur - certaines formations pouvant manquer -, les milieux de moins en moins profonds. Au droit de cette structure, des paléo-écueils de roches paléozoïques pointent dans les formations bathoniennes et calloviennes (Rioult, 1985) et des galets issus de ces roches existent au sein des formations carbonatées (Fily, 1975). Cette bordure paléozoïque conditionne les domaines sédimentaires et la nature des dépôts détritiques qui, avec l'accentuation de la subsidence, **ennoient la plate-forme armoricaine à partir du Bathonien terminal** (Dugué, 1989, Rioult *et al.*, 1991). cette situation paléogéographique est différente de celle de la plate-forme bourguignonne qui, isolée des influences détritiques et moins subsidente, développe une sédimentation carbonatée autochtone jusqu'au Callovien moyen.

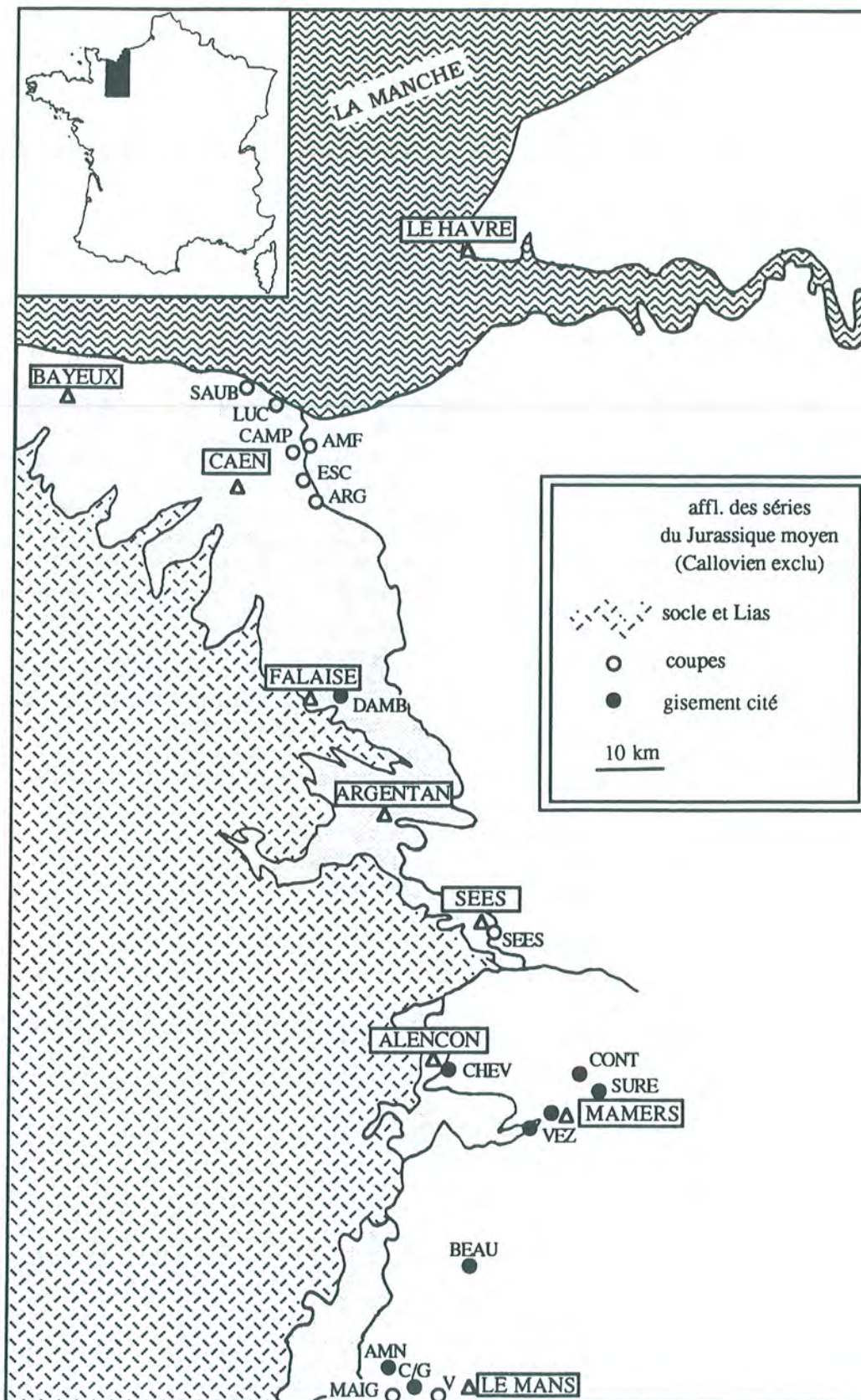


Fig. 53 - Carte de situation des coupes et gisements de Normandie et du Maine cités dans le texte (d'après Dugué, 1989). Les localités encadrées correspondent aux cartes géologiques du même nom. AMF: Amfreville, AMN: Amné, ARG: Argences, BEAU: Beaumont, C/G: Coulans-sur-Gée, CHEV: Chevain, CONT: Contilly, COUR: Courtomer, DAMB: Damblainville, ESC: Escoville, LUC: Luc-sur-Mer, MAIG: Maigné, SAUB: Saint-Aubin, SURE: Suré, V: Vendoeuvre, VEZ: Vezot

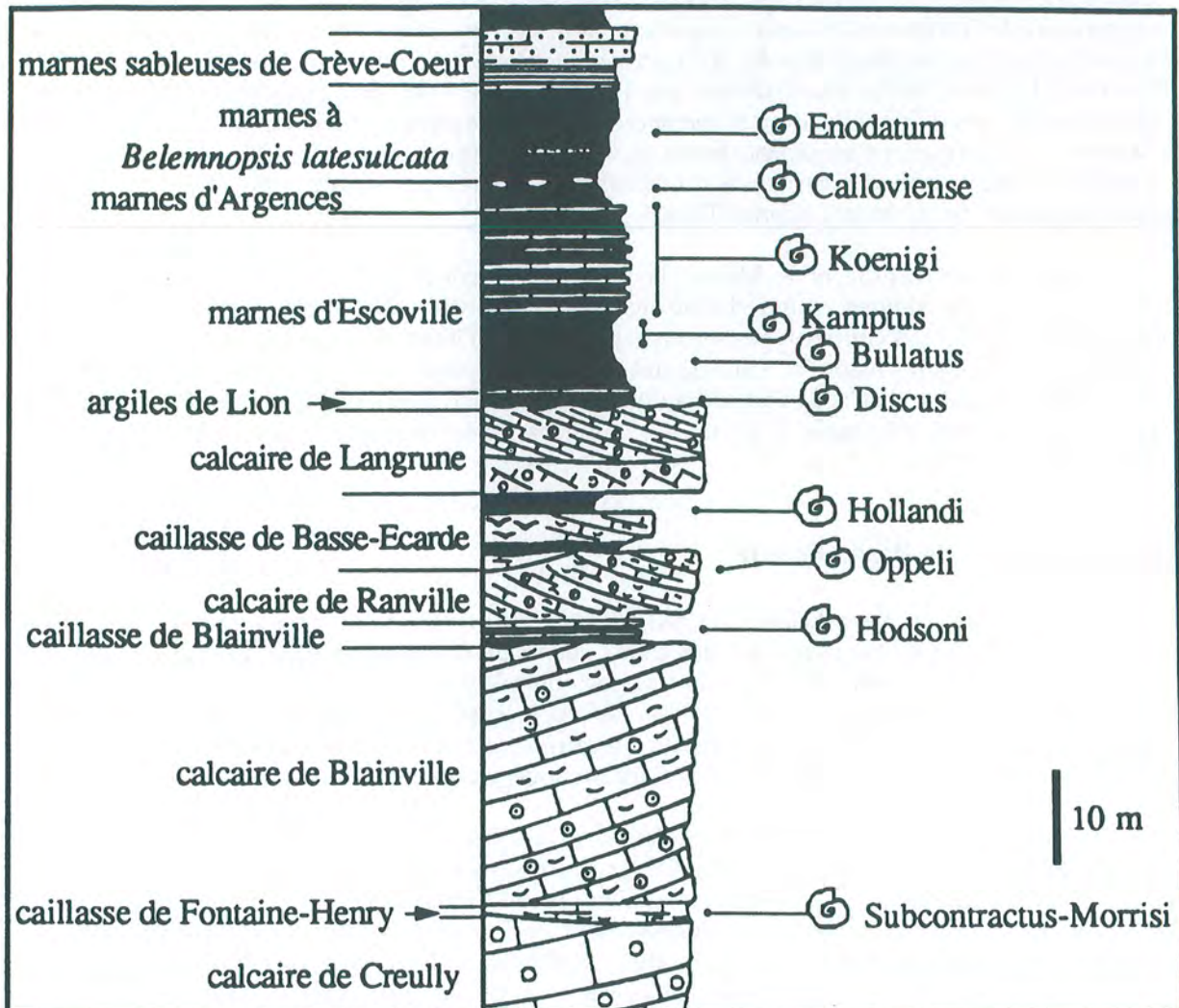


Fig. 54 - Série stratigraphique schématique des formations du Bathonien moyen au Callovien moyen du nord de la Normandie. (d'après Rioult *et al.*, 1991)

2/La série bathono-callovienne de Normandie (d'après Rioult *et al.*, 1991)

La série bathonienne (fig. 54) est à dominante carbonatée et la série callovienne (incluant le bathonien terminal) est surtout détritique (marnes et argiles quartzieuses). A partir du Bathonien moyen, les formations bathoniennes constituent une **alternance de calcarénites** oolitiques et bioclastiques à litages obliques relativement épaisses (Calcaires de Blainville, de Ranville, de Langrune) **et de "caillasses"** (niveaux coquilliers bioturbés, très riches en macrofaune): caillasses de Blainville, Caillasse de Basse-Ecarde, d'où proviennent la plupart des brachiopodes cités dans la littérature. La série "callovienne" débute par les Argiles de Lion, peu épaisses, à brachiopodes, suivies des Marnes d'Escoville, dont le membre supérieur est riche en brachiopodes, et des Marnes d'Argences. Les formations suivantes, datées du Callovien moyen, sont peu visibles. Dans cette série en apparence monotone, des variations du détritisme, des cortèges argileux, et celles des éléments géochimiques ont été mises en évidence (Dugué, 1989).

Pour la Normandie et le Maine, la plupart des coupes visibles de la série bathono-callovienne ont été revues et ont donné lieu à un échantillonnage des niveaux de faune à brachiopodes. Seules les coupes-types seront exposées afin d'illustrer la position séquentielle et les caractères sédimentaires associés. Après la **description de coupes** aux extrémités de l'aire étudiée, au nord dans la région de Caen et au sud autour du Mans, une **revue de l'extension des niveaux à brachiopodes** sera envisagée à partir des données de la littérature, des collections et des affleurements étudiés.

II / La Caillasse de Basse-Ecarde

La Caillasse de Basse-Ecarde (fig. 54) fait l'objet d'une étude de détail car elle contient en abondance *Digonella digona* et montre des changements de faciès importants. Elle se compose de deux unités marneuses (Marnes à *boueti* et Marnes blondes) encadrant une unité de calcarénites bioclastiques à litages obliques (Pierre de Ranville supérieure) et de biohermes à spongiaires. Elle repose sur une surface d'érosion au toit du Calcaire de Ranville et des unités lenticulaires qui moulent les irrégularités de cette surface ("Caillasse à céphalopodes", Rioult *et al.*, 1991).

1/Les Marnes à *boueti* affleurent au-dessus de la surface d'érosion durcie, perforée au toit du Calcaire de Ranville, dans la carrière des Campagnettes près de la Basse-Ecarde (fig. 57 et photo n° 9) . Dans cette carrière, ce sont des marnes bioturbées à oncoïdes et des calcaires bioclastiques bioturbés, très riches en faune et particulièrement en bryozoaires. Les brachiopodes sont très abondants et forment des lits plus ou moins distincts de valves entières, non remplies par le sédiment. Vers le haut, les coquilles sont dissociées et de plus en plus brisées voire triées dénotant des épisodes de dépôts de forte énergie, passant aux calcarénites de la Pierre de Ranville supérieure.

"On ne les avait pas trompés. La côte (...) offrait des cailloux bizarres, et, sur les indications de l'aubergiste, ils atteignirent la grève.

La marée étant basse, elle découvrait tous ses galets, avec une prairie de goémons jusqu'aux bords des flots.

Des vallonnements herbeux découpaient la falaise, composée d'une terre molle et brune et qui, se durcissant, devenait, dans ses strates inférieures une muraille de pierre grise.(...)

Puis ils rencontrèrent des éponges, des térébratules, des orques et pas de crocodile!"

Flaubert (Bouvard et Pécuchet)

2/Les biohermes à spongiaires des falaises de Saint-Aubin ont été mentionnés à de nombreuses reprises depuis le siècle dernier et replacés récemment dans leur cadre sédimentaire (Fily et Rioult, 1978). Une étude paléocéologique exhaustive leur a été consacrée (Fürsich & Palmer, 1979; Palmer & Fürsich, 1981) qui aboutit à une interprétation différente de celle des précédents auteurs. Ces biohermes se développent:

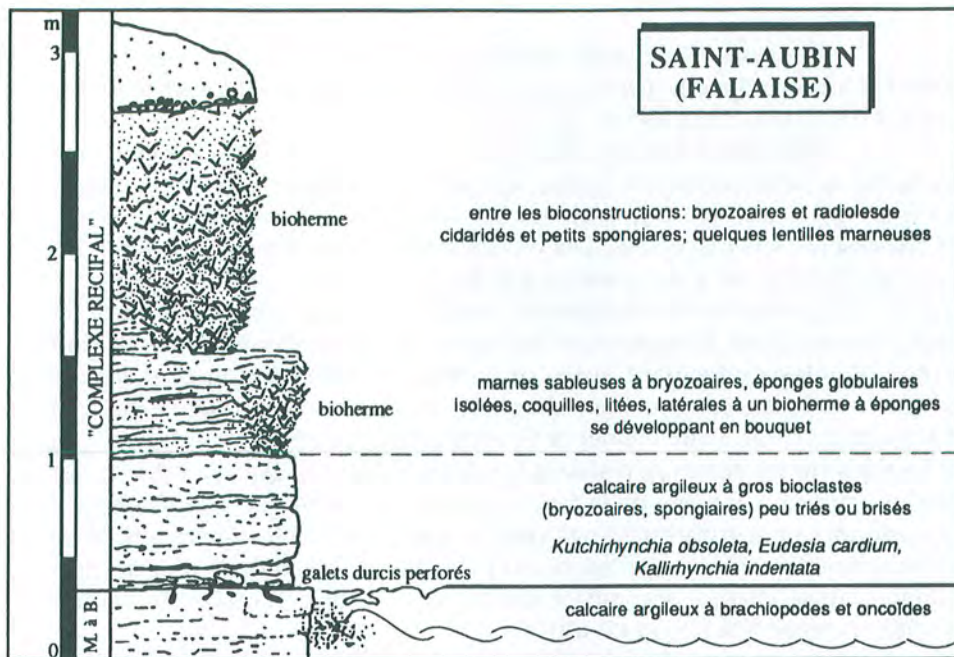


Fig. 55 - Coupe de la falaise de Saint-Aubin-sur-Mer montrant la position des biohermes à spongiaires qui se développent au sein de la Caillasse de Basse-Ecarde.

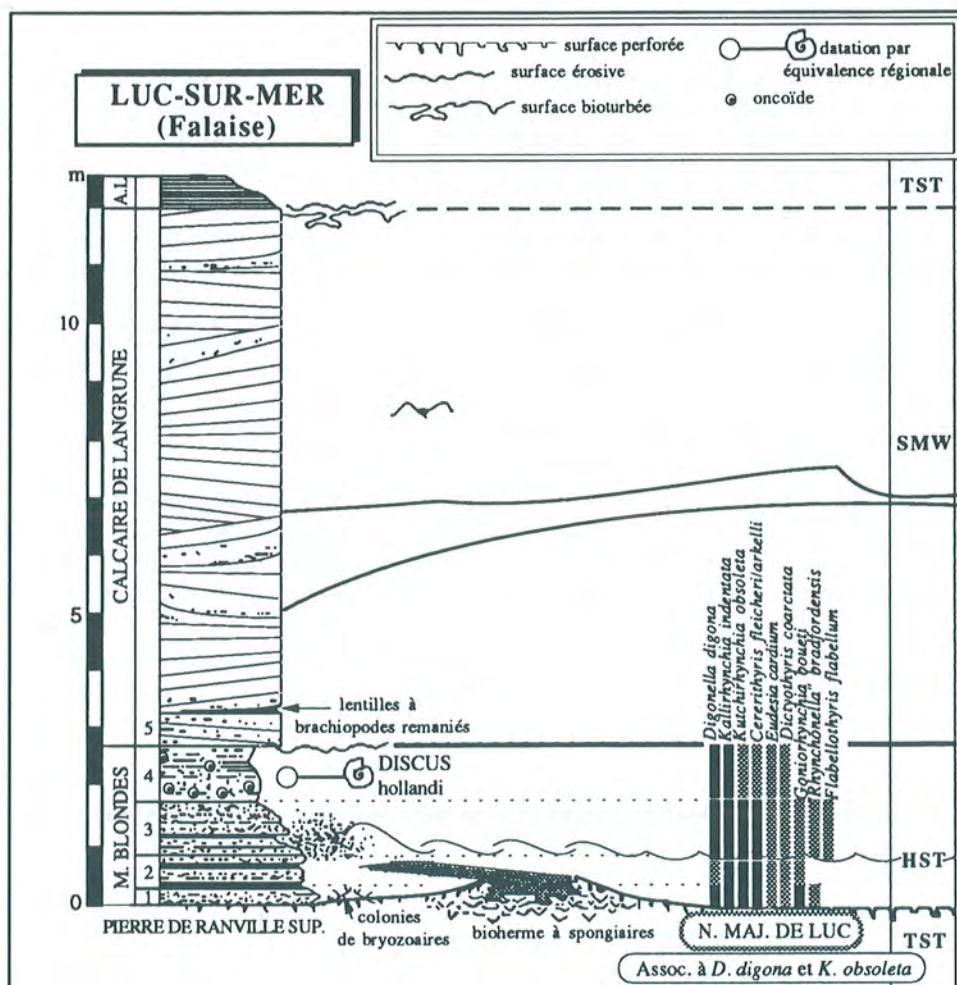


Fig. 56 - Coupe de la falaise de Luc-sur-Mer montrant le sommet de la caillasse de Basse-Ecarde (marnes blondes) au dessus des biohermes à spongiaires et la surface d'érosion sous le calcaire de Langrunne. Le long de cette falaise, les marnes blondes disparaissent d'ailleurs par érosion. Une très riche association diversifiée caractérise le niveau majeur de Luc. Interprétation séquentielle d'après Rioult *et al.* (1991).

- au-dessus d'une unité de calcaires argileux à bioclastes grossiers (de bryozoaires et spongiaires) et à brachiopodes; cette unité repose sur une surface bioturbée à galets perforés au toit des Marnes à *boueti* (fig. 55 et photo. 11, 12);

- latéralement à des sables marneux à bryozoaires, éponges en boules, coquilles triées. La racine de ces biohermes en gerbes (photo n° 11 et 12), semble être le plus souvent une éponge unique, en forme d'assiette ou globuleuse sur lesquelles les suivantes se fixent. Vers le haut, ces éponges paraissent plus dispersées. Les bioconstructions qui forment des reliefs allongés à surface perforée et encroûtée, sont recouvertes par les Marnes blondes (cf. coupe de Luc, fig. 56). Les biohermes à spongiaires ont été interprétés comme le résultat de la croissance de "récifs" entre des dunes calcarénitiques qui finiraient par les tuer en les ensevelissant (Fily et Rioult, 1978); le dépôt des Marnes blondes s'effectuant après une phase de cimentation et d'érosion qui préserve la morphologie initiale des constructions allongées en "micro-atolls" (Fily et Rioult, 1981 en réplique à Fürsich & Palmer, 1979). Pour Palmer & Fürsich (1981), ils résulteraient de la capacité des éponges à croître les unes sur les autres en résistant à des épandages bioclastiques de tempêtes contemporaines; le matériel est directement issu de la faune associée aux biohermes; les biohermes sont un résultat visible à posteriori, et ne constituent pas, dans ce cas, de véritables constructions en relief sur le fond. Les dômes allongés qu'ils forment (pseudoanticlinaux) résultent de la diagenèse et de la compaction différentielles de la surface sommitale durcie et bioturbée (Fürsich & Palmer, 1979; Palmer & Fürsich, 1981 en réponse à Fily et Rioult).

Les implications environnementales pour la faune associée sont en effet différentes, qu'il s'agisse de l'une ou de l'autre interprétation: dans le premier cas, les perturbations du milieu pendant la croissance des bioconstructions, sont mineures; les fonds alentour, stabilisés, pouvant être fermes voire durcis; dans l'autre cas, des épisodes de haute énergie et de dépôts relativement abondants viennent fréquemment arracher la faune associée, et l'ensevelir en ne laissant subsister que des fonds meubles et mobiles.

La faune associée aux biohermes comprend de très nombreux organismes encroûtants diversifiés (éponges, serpules bryozoaires), perforants (vers, crustacés, *Lithophaga*), ou cimentés (brachiopodes, bivalves) et d'une manière générale, une prédominance de l'épifaune sessile (épibyssale, pédonculée) sur l'endofaune ou l'épifaune vagile (voir listes de faunes *in* Palmer & Fürsich, 1981). Les proportions sont quasi inversées dans les sédiments interbiohermes. Les auteurs concluent à la différenciation d'une communauté sessile de substrats durs au sein des biohermes, liée à la présence de substrats biologiques et à la protection contre les actions hydrodynamiques. Les brachiopodes sont représentés par d'innombrables petites formes juvéniles ou micromorphes dans les biohermes eux-mêmes, accompagnés de quelques adultes; ce fait est observé également à Ladoix dans les biohermes à spongiaires calloviens. Selon Palmer & Fürsich (1981), l'exclusion des formes adultes normales connues ailleurs dans les niveaux équivalents et à quelques exemplaires dans les sédiments interbiohermes, serait due à la forte pression spatiale de l'épifaune. De plus, on peut imaginer que l'action de courants de tempêtes pourrait aussi être responsable des perturbations qui occasionnerait une forte mortalité juvénile. Ces actions hydrodynamiques, en assurant la persistance de fonds trop mouvants empêcheraient également l'expansion de peuplements denses de brachiopodes adultes. **Du pont de vue écotaphonomique, les biohermes de Saint-Aubin ne semblent donc pas différents des autres bioconstructions à coraux ou spongiaires déjà décrits dans cette étude, où le phénomène de rétroaction taphonomique favorise le développement de l'épifaune. Cependant dans ce cas, il semble bénéficier aux encroûtants et organismes cimentés plus qu'aux brachiopodes qui sont soit exclus par concurrence spatiale, soit soumis à des perturbations trop fréquentes pour laisser le phénomène aboutir à son terme.**

3/ Les Marnes blondes affleurent le long des falaises et sur la plage entre Luc et Lion-sur-Mer (fig. 53 et photo 8). A Luc, les Marnes blondes sont surmontées brusquement par le Calcaire de Langrune au-dessus d'une surface d'érosion et par les Argiles de Lion qui font le lien avec la série marneuse calloviennne (fig. 56, 57). Les Marnes blondes reposent sur la surface durcie et perforée de la Pierre de Ranville supérieure et sur les dômes allongés des biohermes à spongiaires. Cette unité est formée de marnes et calcaires argileux à nombreux brachiopodes et organismes benthiques alternant avec des calcaires bioturbés à petits oncoïdes (photo n° 7). A la base, des colonies érigées de

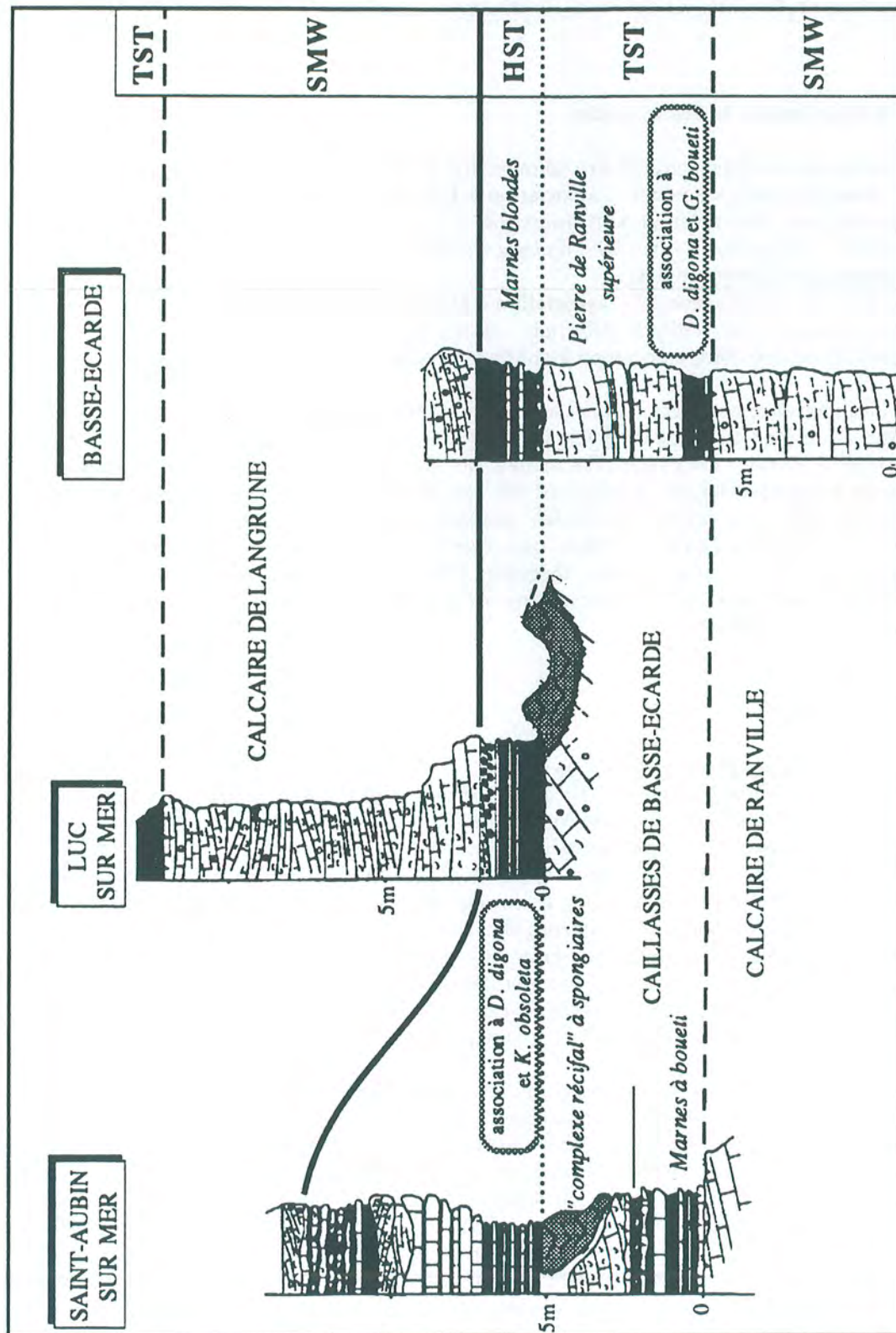


Fig. 57 - Corrélation et interprétation séquentielle des formations du Bathonien supérieur de Normandie (d'après Rioult *et al.*, 1991, modifié). Position des deux associations de brachiopodes définies dans le texte. L'échantillonnage de la première a été effectué dans la carrière des Campagnettes très proche de la carrière de Basse-Ecarde.

bryozoaires sont couchées à proximité de leur point de fixation et ont été fossilisées sur place. Vers le haut, les brachiopodes entiers sont plus rares; les valves dissociées servent souvent de nucléus à des oncoïdes plus gros (banc 4, photo 7) parfois imbriqués démontrant l'action de courants pouvant être momentanément plus forts sur des fonds à sédimentation réduite.

4/Associations de brachiopodes

Deux associations peuvent être définies (fig. 56, 57):

-dans les Marnes à boueti, l'association à *Digonella digona* et *Goniorhynchia boueti*; avec les deux espèces nominales et *Kutchirhynchia obsoleta*, *Kallirhynchia indentata*, "*Rhynchonella*" *bradfordensis*, *Dictyothyris coarctata*, *Eudesia cardium*, *Cererithyris fleischeri*; elle caractérise le niveau majeur des Campagnettes;

-dans les Marnes blondes, l'association à *Digonella digona* et *Kutchirhynchia obsoleta* avec ces deux espèces, *Flabellothyris flabellum* et les mêmes espèces que celles de l'association précédente. Cette deuxième association identifie le niveau majeur de Luc.

La différence entre ces deux associations tient à une différence de proportion des taxons dominants au sein d'un groupe d'espèces stable et non à un profond renouvellement des espèces. Les mêmes espèces sont retrouvées dans des lentilles de coquilles remaniées au sein et surtout à la base du Calcaire de Langrune (fig. 56, et photo n° 10). Les brachiopodes trouvés au sein des biohermes à spongiaires sont des formes juvéniles innombrables rapportées à *Dictyothyris coarctata*, *Flabellothyris flabellum*, *Eudesia cardium*, une térébratule et une térébratelle indéterminées et des espèces micromorphes fixées: *Crania*, thécidées (Palmer & Fürsich, 1981). Cette faune se rattache taxonomiquement aux deux associations déjà citées bien que les rhynchonelles soient systématiquement absentes.

5/Conclusion

a /Séquences et datations

L'interprétation séquentielle de Rioult *et al.* (1991) est reprise dans ses grandes lignes et reportée sur les coupes (fig. 55, 56). Au-dessus de la Pierre de Ranville (SMW), la Caillasse de Basse-Ecarde forme un cortège transgressif et un cortège de haut niveau. Le cortège transgressif (sous-zone à Hollandi) est reconnu par un ennoisement généralisé de la plate-forme, les nombreuses surfaces de ravinement, l'abondance de la faune. Le cortège de haut niveau (Rioult *et al.*, 1991) est très riche en faune et réduit par condensation (Marnes blondes). Le Calcaire de Langrune arrive sur une surface d'érosion qui peut faire disparaître la totalité des Marnes blondes; leur épaisseur relicte est de plus en plus importante vers l'ouest. Ces calcarénites à litages obliques (vraisemblablement d'origine tidale, d'après la description de Fily, 1978) marquent le décalage brusque des milieux profonds vers les milieux moins profonds et donc la limite de séquence créée par la chute du niveau marin.

Cette interprétation séquentielle amène cependant des remarques qui, sans la remettre en cause fondamentalement, incitent à nuancer et à préciser l'interprétation. Il existe en effet deux niveaux de condensation de faune dans cette séquence: l'un à la base du cortège transgressif (Marnes à Boueti) et l'autre dans le cortège de haut niveau (Marnes blondes). Ce dispositif n'est pas sans rappeler les séquences calloviennes à courte période de Bourgogne, avec une première inondation et condensation très étendues (Marnes à Boueti, TST + HST), un cortège de bas niveau calcarénitique (Pierre de Ranville supérieure) sur la plate-forme suivi d'une inondation plus limitée (Marnes blondes TST + HST). Le manque d'arguments supplémentaires oblige à garder cette interprétation comme une hypothèse impossible, pour l'heure, à tester.

b /Associations

Les associations définies en Normandie constituent un ensemble de faune qui a de nombreux taxons communs avec ceux de l'association à *D. digona* et *R. curvivarans* du sillon de la Loire,

prouvant l'homogénéité du peuplement benthique de cette zone paléogéographique. Certains taxons semblent s'exclure comme *Goniorhynchia boueti* en Normandie et *Rhynchonelloidella curviviarians* dans la Nièvre, bien que *G. boueti* ait été retrouvée au-delà en Mâconnais. L'équivalence de ces niveaux est assurée par la découverte de ces deux espèces associées, accompagnant les autres espèces de l'association, dans plusieurs puits pétroliers au centre du bassin de Paris (rapports inédits Elf-Aquitaine). Il y a donc équivalence stratigraphique des niveaux majeurs des Campagnettes et de Luc avec le niveau majeur de Saint-Benin.

En Bourgogne, en domaine distal, le cortège de haut niveau comprend des niveaux localisés à *Ornithella sp.*, *K. obsoleta*, *Eudesia sp.* ou *R. curviviarians*. En Normandie, beaucoup de ces espèces sont représentées dans le niveau majeur de Luc qui viendrait en équivalence de ces niveaux localisés.

Dans tous les niveaux de faune de la Caillasse de Basse-Ecarde, le phénomène de **rétroaction taphonomique** est particulièrement évident avec la concentration des brachiopodes, l'abondance de la faune épibenthique de substrats durs, la faune encroûtante associée etc. Comme dans les bioconstructions, la réutilisation biologique est toujours présente dans les niveaux majeurs de brachiopodes; elle montre que les substrats de fixation sont le premier facteur contrôlant leur développement.

Les abondantes *Digonella digona* dans les deux associations de la Caillasse de Basse-Ecarde constituent les populations de référence de l'espèce pour l'étude biométrique.

III/La série marneuse callovienne de Normandie

Les coupes classiques du Callovien de Normandie sont celles de la carrière des Ciments Français dite d'Escoville (commune de Touffréville) et de la carrière du Fresne d'Argences qui est aujourd'hui presque entièrement comblée (resp. ESC et ARG, fig. 53).

La coupe d'Escoville (fig. 58, photo 13), ainsi qu'une coupe complémentaire levée le long de la route d'Amfréville à la Basse-Ecarde (AMF, fig. 53), montrent, au-dessus du Calcaire de Langrune dont la surface supérieure est durcie et perforée: **les Argiles de Lion, les Marnes d'Escoville, les Marnes d'Argences**. Celles-ci sont suivies par les Marnes à *Belemnopsis latesulcata* (fig. 54), mal visibles au Fresne d'Argences.

1/Description

-Les Argiles de Lion sont des marnes et des calcaires argileux coquilliers très bioturbés, plus marneux à la base et plus calcaires vers le haut. Un niveau est riche en débris ligniteux et bois de grande taille. La surface supérieure représentée par un réseau de *Thalassinoides* (surface d'Escoville, Dugué 1989 et photo 14) est une surface d'arrêt de sédimentation et d'érosion sous-marine.

-Le membre inférieur des Marnes d'Escoville (Marnes bleu-noir pyriteuses à brachiopodes, fig. 58) est essentiellement argileux, avec des argiles schisteuses riches en matière organique, et contient de nombreux fragments de bois, parfois énormes. A la base, des lumachelles d'huîtres de petite taille (*Praexogyra hebridica?*) forment des agglomérats denses de milliers d'individus, le plus souvent fixés les uns sur les autres. D'autres individus et surtout des valves plates isolées sont associés aux masses lumachelliques accompagnés de *Meleagrinnella echinata* et de très rares brachiopodes. Les lumachelles sont localisées dans la moitié inférieure des marnes et discontinues à l'échelle de la carrière. Elles sont retrouvées pourtant sur la coupe d'Amfréville. L'interprétation immédiate de ces lumachelles est celle de la fixation d'individus de générations successives sur des congénères ou sur des valves vides, seuls supports possibles pour la fixation larvaire. Un taux de renouvellement important des générations d'huîtres relativement au taux de sédimentation pourrait expliquer la quasi absence des autres formes benthiques. Le fait a été établi pour les *Praexogyra acuminata* du Bajocien supérieur (Dumanois, 1982) et *Nanogyra* et *Ostrea hebridica* du Bathonien

(Kidwell, 1990). Vers le haut des Marnes bleu-noir apparaissent les brachiopodes en nombre significatif, assez dispersés, rarement remplis par le sédiment.

-Le membre supérieur des Marnes d'Escoville (alternances de marnes et calcaires silteux à brachiopodes, fig. 58) est une alternance marno-calcaire quartzeuse riche en lits de brachiopodes. L'évolution du détritisme (Dugué, 1989; Rioult *et al.*, 1991) montre (fig. 59) une proportion plus élevée des minéraux détritiques dans cette unité que dans les unités sous- et sus-jacentes. Dans cette série qui paraît monotone, plusieurs cycles d'évolution de la proportion des minéraux détritiques peuvent être mis en évidence. Ils peuvent être reliés aux événements biologiques (cf. infra). Les ichnofaciès sont diversifiés à la base avec *Thalassinoides*, *Planolites*, *Chondrites* et *Rhizocorallium* rare et uniquement à *Thalassinoides* vers le haut (Dugué, 1989).

-les Marnes d'Argences (fig. 58, 59) sont délimitées par deux surfaces : surface d'Argences 1 et surface d'Argences 2. Elles sont riches en brachiopodes surtout à la base. La surface d'Argences 2 est matérialisée par un cordon de nodules calcaires (le "Grugeon", Rioult et Fily, 1975; Rioult *et al.*, 1991). Le microfaciès témoigne d'un environnement de vase calme, recevant des apports organiques importants où la vitesse de sédimentation est ralentie (Dugué, 1989).

-les Marnes à *Belemnopsis latesulcata* contiennent de très rares brachiopodes et des lentilles bioclastiques de pectinidés et d'ostreidés dont les caractères sédimentologiques (Dugué, 1989) sont ceux des dépôts attribuables à des tempêtes. A mi-hauteur dans cette formation, la proportion de quartz détritique augmente brusquement (fig. 59).

2/ Interprétation séquentielle et datations (Rioult *et al.*, 1991)

L'interprétation est étayée essentiellement par l'évolution de la proportion du détritisme silto-sableux qui traduit l'éloignement des sources d'apport en fonction des variations supposées du niveau marin. Les Argiles de Lion et le membre inférieur des Marnes d'Escoville constituent respectivement un cortège transgressif et un cortège de haut niveau d'une séquence datée des zones à *Discus* et *Macrocephalus*. La surface d'Escoville, matérialise un arrêt de la sédimentation et la surface d'inondation maximale. La limite de séquence se traduit par une augmentation brusque de la proportion du détritisme silto-sableux qui reste importante dans les alternances du membre supérieur (SMW). Le cortège transgressif et le cortège de haut niveau qui suivent (sous-zones à *Michalkii*, Rioult *et al.*, 1991; ou sous-zones à *Koenigi* et *Michalskii*, J. Thierry d'après les listes de faune de Rioult *et al.*, 1989). La surface d'inondation maximale est la surface d'Argences 2. Une nouvelle arrivée brutale du détritisme plus grossier marque la limite de séquence (intra sous-zone à *Enodatum* -fig. 59) bien que Rioult *et al.* (1991) la placent plus haut.

3/ Association de brachiopodes (fig. 58)

-Association à *Goniorhynchia maxima*: à la base des Argiles de Lion;

-Association à *Kallirhynchia multicosta*: dans les Argiles de Lion, au-dessus de la précédente; d'autres coupes (à Lion, Colleville-sur-Mer) ont permis de détailler la stratigraphie et la distribution des faunes au sein de cette formation; Mercier (1927, 1928, 1929, 1932 a) distingue trois ensembles:

-une unité, à la base, avec "*Eudesia cardium*, *R. morieri*, *C. intermedia*, *C. fleischeri*, *Z. digona*"; tous les fossiles sont encroûtés par des épizoaires diversifiés;

-une unité à céphalopodes dont *C. discus*;

-un troisième ensemble argileux assez homogène, à lumachelles de *Z. obovata* et *R. gr. badensis* (= *K. multicosta*). Cet auteur ne cite *G. maxima* qu'au sommet de la formation.

Cette succession de faune est retrouvée surtout à l'W de l'Orne tandis qu'à l'Est, les dépôts sont réduits et seuls les niveaux supérieurs reposent sur la surface de Lion (Mercier, 1928, 1929); la coupe d'Escoville serait ainsi dans cette situation. Ces différences sont attribuées à l'irrégularité du toit du Calcaire de Langrune, par ailleurs visibles dans la carrière d'Escoville.

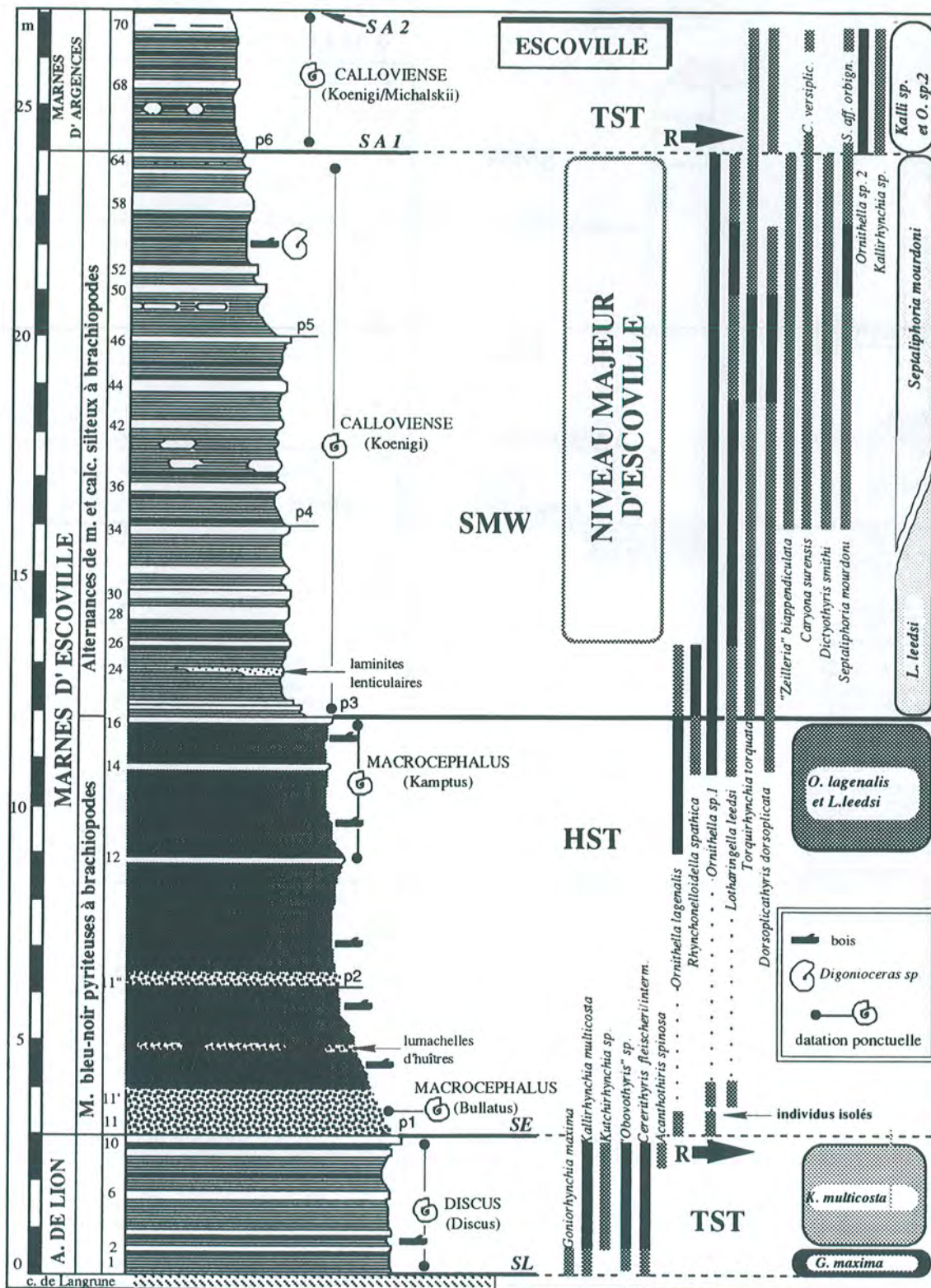


Fig. 58 - Coupe de la carrière d'Escoville (d'après Dugué, 1989; datations: Rioult et al., 1991 modifié) et associations de brachiopodes. On remarque: 1/ les renouvellements de faunes (R) à la fin du premier TST (limite Bathonien-Callovien) et au début du second TST (apparition de *O. sp. 2* et *Kallirhynchia sp.*); 2/ l'opposition du HST et du SMW quant à leur richesse en brachiopodes. SL: surface de Lion; SE: surface d'Escoville; SA: surfaces d'Argences. p1 à p6: paliers repères dans la carrière.

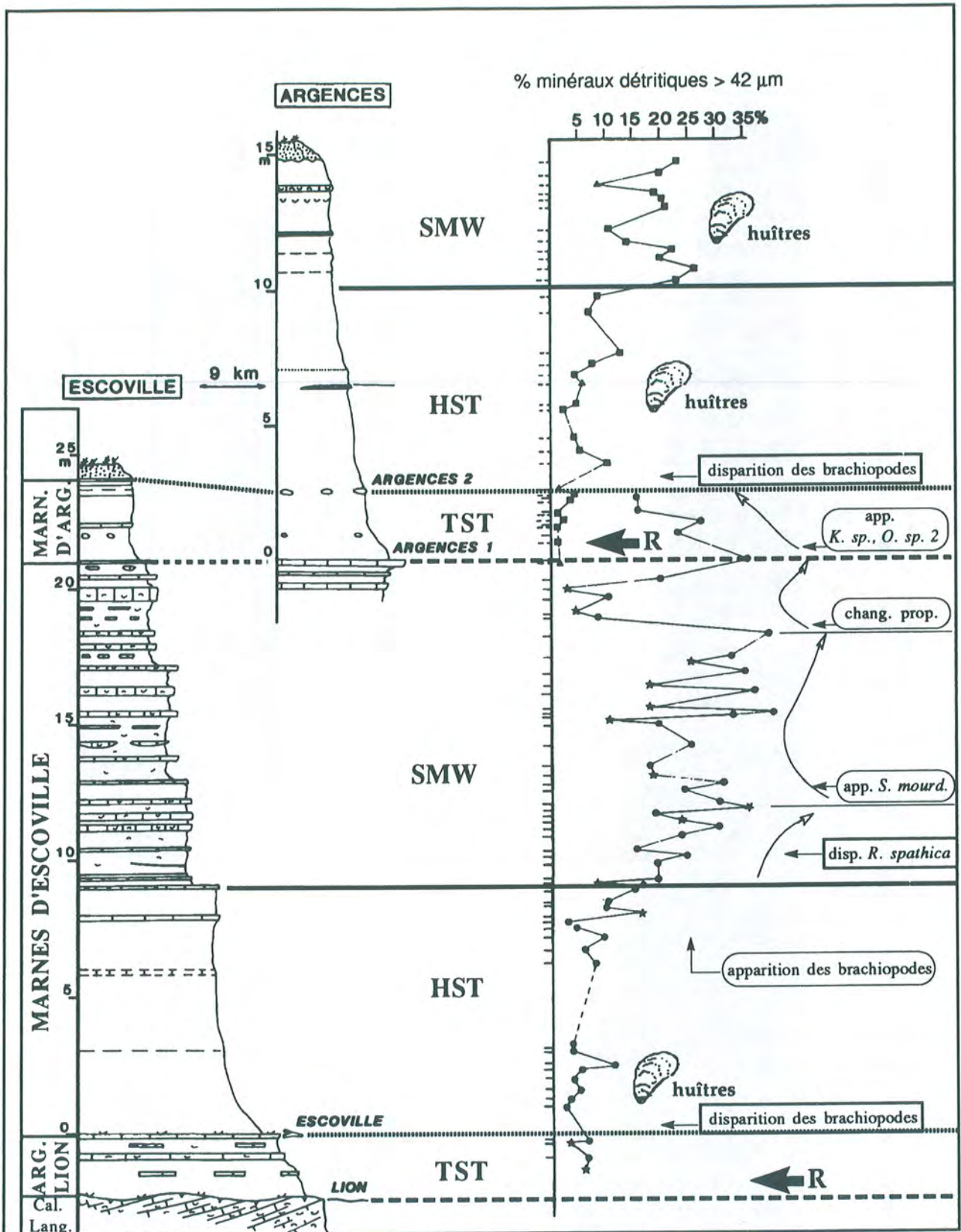


Fig. 59 - Coupes d'Escoville et d'Argences. Principaux événements biologiques chez les brachiopodes en regard des variations du détritisme silto-sableux (données Rioult *et al.*, 1991). On note 1/la disparition récurrente des brachiopodes suivie de l'abondance accrue des huîtres au-dessus des 2 MFS; 2/ les événements d'apparition et de disparition concomitants des inversions de tendances du détritisme, reflets possibles de variations du niveau marin à plus courte période; 3/ les renouvellements au dessus des 2 surfaces de transgression.

Quoiqu'il en soit, toutes les faunes décrites plus haut, ont des taxons communs avec ceux des *intermedia* beds et *obovata* beds d'Angleterre. L'association à *G. maxima* et *E. multicosata* de même âge dans la Nièvre. *A. spinosa* a été observée dans cette association dans le domaine distal (Mâconnais et Jura). Ces associations caractérisent le cortège transgressif et le cortège de haut niveau de la séquence Ca 0 en Bourgogne.

-Association à *Ornithella lagenalis* et *Lotharingella leedsi*: au sommet du membre inférieur d'Escoville. Comme le Boulonnais, les grandes formes *lagenalis* sont communes. Dans cette région, *L. leedsi* est remplacée par *L. gremifera*; cette équivalence renforcerait l'interprétation des deux formes comme des variations géographiques (Laurin, 1984). *R. spathica* est aussi présente dans la Nièvre et la Sarthe dans les dépôts à oolites ferrugineuses de même âge.

-Association à *Lotharingella leedsi* et association à *Septaliphoria mourdoni*: ces deux associations constituent les deux extrêmes d'un ensemble d'espèces qui apparaissent successivement, sans réelle coupure, au sein des alternances du membre supérieur des Marnes d'Escoville. Les apparitions d'espèces et les changements de proportions sont concomitants des variations du détritisme (cf. infra). La première association, en lits localisés, est voisine de l'association à *R. spathica* définie dans la Nièvre (cf. coupe de Chaulgnes, fig. 22). Ces deux associations constituent un niveau majeur (N.M d'Escoville) qui a l'extension, et la densité de faune, surtout au sommet, des niveaux majeurs définis précédemment.

-Association à *Kallirhynchia* sp. et *Ornithella* sp. 2 dans les Marnes d'Argences. Les deux taxons nominaux apparaissent au-dessus de la surface d'Argences 1. Certains taxons de l'association précédente disparaissent (e. g. *L. leedsi*). On observe également des différences morphologiques chez *Caryona versiplicata* ou *Septaliphoria* aff. *orbignyana*, formes de grande taille par rapport à *S. mourdoni*, à sinus plus large et côtes plus fortes. L'étude de ces changements reste à entreprendre. *Septaliphoria* aff. *orbignyana* et *Ornithella* sp. sont retrouvées dispersées, au-dessus, dans les Marnes à *B. latesulcata*.

4/Discussion-conclusion

La série callovienne normande montre à la fois une récurrence de faunes et des événements biologiques: apparition, disparition, variations des proportions des espèces dans les cinq associations (fig. 59). La généralité de ces faits a été confirmée par la coupe d'Amfréville et les séries plus lointaines du Maine (cf. infra).


a /Récurrences de faunes:


Si l'on compare la représentation des faunes dominées soit par les huîtres, soit par les brachiopodes, il apparaît plusieurs faits importants pour l'interprétation des variations environnementales.


1/ La présence de niveaux denses à huîtres et brachiopodes dispersés, à la fois dans le membre inférieur d'Escoville et dans les Marnes à *B. latesulcata*. Dans ce dernier cas, les dépôts doivent leur origine à des tempêtes qui auraient concentré les coquilles sous forme de lentilles. Ces deux membres sont deux cortèges de haut niveau marin à apports détritiques grossiers réduits. Les caractères morphofonctionnels des huîtres (analogues à ceux de *Praeexogyra acuminata*, Dumanois, 1982) et leur mode d'occurrence (lits localisés) indiquent des milieux relativement profonds, à taux de sédimentation élevé.


2/Des niveaux à brachiopodes denses et diversifiés dans les Argiles de Lion, le membre supérieur des Marnes d'Escoville et les Marnes d'Argences. Les ostréidés ne sont représentés que par des espèces épizoaires sur les brachiopodes ou sur des congénères (*Catinula knorri*, ou des formes libres ou secondairement libres (*Lopha costata*, *Ratellum gregarum*...)). Cette opposition entre le mode d'occurrence des ostréidés et celui des brachiopodes et la récurrence de chacune de ces faunes, est en accord avec les variations des apports détritiques (fig. 59), considérés comme le signal des variations du niveau marin.


b / Événements biologiques chez les brachiopodes:

 **Des renouvellements brusques** sont mis en évidence; ils se placent à la base des cortèges transgressifs et se traduisent par l'apparition brutale de nouvelles espèces. C'est le cas à la base des Argiles de Lion, par comparaison avec le Calcaire de Langrune, et à la base des Marnes d'Argences (fig. 58). Ces renouvellements s'accompagnent de la disparition de certaines des espèces qui les précèdent.

 **Un renouvellement plus continu des espèces** a lieu au cours de la période de bas niveau marin. Des espèces nouvelles apparaissent causant un enrichissement en espèces qui s'effectue en plusieurs étapes, accompagné du changement des espèces dominantes. **Chacun de ces événements biologiques (disparition de *R. spathica*, apparition de *S. mourdoni*, changement de proportions des taxons) est corrélé avec une inversion de tendance dans l'évolution du détritisme silto-sableux (fig. 59).** Ces variations peuvent être interprétés comme le reflet de variations du niveau marin d'un ordre inférieur -peut être paraséquentiel- mais toutefois étendus jusqu'au Maine. **Cette corrélation permet de relier ces événements biologiques avec les inondations marines qui se traduisent par un éloignement des sources d'apports détritiques. A une autre échelle, elle renforce l'interprétation des renouvellements de faune accompagnant les cortèges transgressifs au-dessus des surfaces de transgression.** Des renouvellements analogues, liés aux événements transgressifs, sont décrits dans le Dévonien des Etats-Unis (Mc Ghee *et al.*, 1991- v. fig. 68).

 **les renouvellements en domaine de plate-forme** (cf. transects bourguignons) peuvent être interprétés comme résultant à la fois de l'apparition brusque de nouvelles espèces et du hiatus correspondant aux dépôts de bas niveau non représentés sur la plate-forme. L'examen des modalités de renouvellement sur les coupes de Normandie permet de préciser l'interprétation des renouvellements. Dans cette série continue qui connaît successivement des dépôts de bas niveau marin, des dépôts transgressifs et de haut niveau marin, on observe que **le renouvellement des espèces débute dès le cortège de bas niveau marin**, par l'apparition continue d'espèces nouvelles. Celui-ci est cependant renforcé par le renouvellement brusque au-dessus de la surface de transgression qui voit à la fois l'apparition d'espèces nouvelles mais aussi la disparition de certains taxons. **C'est cette faune, renouvelée, qui s'étend à ce moment, avec le cortège transgressif, sur la plate-forme depuis le domaine distal.** Cette interprétation s'applique particulièrement aux associations à *Goniorhynchia maxima*, à *Goniorhynchia maxima* et *Eudesia multicosata*, à *Burmiorhynchia elegantula* et *Eudesia multicosata*; ou encore à l'association à *Kallirhynchia sp.* et *Digonella marcoui*. Ces interprétations seront reprises dans la seconde partie de ce mémoire.

 **La limite de séquence n'est comparativement accompagnée d'aucun renouvellement** si ce n'est une redistribution des espèces dominantes. Cette observation peut s'expliquer par la position de la coupe, en domaine distal, où les variations du niveau marin ont moins de répercussion qu'une émergence généralisée sur la plate-forme.

 **Ces faits montrent en dernier ressort que les renouvellements d'espèces tiennent plus aux inondations marines à toutes les échelles qu'aux effets de la baisse du niveau marin, pourtant drastiques, en cas d'émergence, pour les faunes benthiques en domaine de plate-forme.**

c/conséquences pour l'interprétation séquentielle

L'interprétation séquentielle qui précède, reprise de Rioult *et al.* (1991), fait apparaître deux séquences dans un intervalle de temps où en Bourgogne quatre séquences et quatre variations significatives du niveau marin ont été établies. Cette discordance peut laisser supposer le rôle seulement local de certaines de ces variations. Cependant, on doit remarquer:

1/ toutes les séquences établies en Bourgogne ont été retrouvées en Boulonnais avec leur faune caractéristique, malgré un faciès différent et une épaisseur réduite;

2/ les deux séquences de Normandie correspondent par leur âge et les associations de brachiopodes aux deux séquences d'inondation de plate-forme (Ca 0 et Ca 1 bis). **Ainsi, seul l'écho des événements transgressifs les plus marquants en Bourgogne serait répercuté jusqu'à la Normandie.** Manquent les deux séquences de construction de plate-forme (Ca 1 et Ca 2), limitées aux domaines les plus élevés de la plate-forme. Où placer ces séquences et leur faunes caractéristiques en Normandie?

La correspondance de datation oblige à chercher la séquence Ca 1 (niveau majeur de Buffon) dans le membre inférieur des Marnes d'Escoville. Dans cette unité, apparaît *Lotharingella leedsi* en même temps que *L. gremifera* en Bourgogne qui en serait la variation géographique (Laurin, 1984). *O. lagenalis*, qui vient au-dessus, existe en de très rares exemplaires dans l'association à *L. gremifera* 2 à Buffon mais constitue l'élément dominant de l'association correspondante dans le Boulonnais. L'association à *Torquirhynchia* sp. de la séquence Ca 2 est absente dans les Marnes à *B. latesulcata*, où les brachiopodes sont quasi absents. Elle est présente cependant dans le domaine distal et au centre du bassin de Paris en subsurface (cf. sondages § suivant)

Il existe donc, en particulier pour la première séquence, une certaine concordance de faune entre les deux régions. Le manque de repères physiques et les caractères stratonomiques du membre inférieur des Marnes d'Escoville rendent cependant illusoire, à l'heure présente, la reconnaissance d'une séquence dans cette unité. Les seules pistes pour une analyse plus fine ultérieure sont:

-d'après les coupes de Mercier (1927), une inondation maximale au sein des Argiles de Lion (niveau à céphalopodes) séparant un cortège transgressif (marnes à brachiopodes diversifiés) d'un cortège de haut niveau (lumachelles monospécifiques à *Kallirhynchia multicosta* ou *Z. obovata*).

-la présence de niveaux ligniteux ou d'argiles schisteuses riches en matière organique à mi-hauteur au sein des Marnes bleu-noir, qui peuvent représenter un niveau d'inondation maximale; celui-ci serait daté, comme en Bourgogne, de la sous-zone à *Bullatus*;

-les lumachelles à huîtres qui marqueraient la relative condensation dans un contexte de sédimentation trop abondante pour la fixation des brachiopodes, mais tolérable pour les huîtres. A l'appui de cette interprétation est la dilatation de l'alternance calcaire/marne dans le membre inférieur en comparaison des alternances moins épaisses dans le membre supérieur des Marnes d'Escoville.

Dans l'état actuel de l'étude, ces hypothèses de corrélation ne peuvent être poussées plus loin, ni testées par d'autres analyses. Elles resteront dans cet état et l'interprétation séquentielle de Rioult *et al.* (1991) est maintenue. **Les variations du niveau marin correspondant aux séquences non clairement perçues en Normandie mais dont les signaux fauniques persistent, pourraient exister néanmoins, dénuées de traduction sédimentaire en raison d'un taux de sédimentation élevé.**

IV/La série marneuse callovienne du Maine

Des travaux autoroutiers (autoroute A 11) dans la région du Mans ont permis l'étude de coupes nouvelles dans la série marneuses callovienne, habituellement masquée. Deux coupes (Maigné et Vendoeuvre, fig. 53) ont été levées, resp. à la base de la série (Banc de Pêcheuseul et Marnes de Domfront) et au sommet (Marnes et Calcaires sableux d'Assé-Le-Riboul, fig. 60).

1/Coupe de Maigné

Au-dessus des calcaires bathoniens (Calcaire à *Montlivaltia sarthacensis*), on observe:

-un niveau de calcaire argileux bioturbé à oolites ferrugineuses (Banc de Pêcheuseul, daté de *Discus* et *Bullatus* - Rioult *et al.*, 1991) très riche en fossiles, notamment *R. spathica*;

-des marnes et calcaires argileux alternants à ammonites (fin *Bullatus* et *Kamptus*) et échinides; des lumachelles de *R. spathica* sont irrégulièrement réparties dans ces marnes.

2/Coupe de Vendoeuvre

La série de marnes et micrites quartzieuses alternantes est divisée en deux ensembles par une surface bioturbée (toit du banc 16- fig. 60) avec terriers de *Rhizocorallium*.

L'ensemble inférieur est plus marneux, à fragments ligniteux; les ammonites apparaissent et les calcaires sont plus bioclastiques à l'approche de la surface bioturbée; tandis que les brachiopodes sont plus riches et abondants. Chez les ostreidés, l'enrichissement suit un gradient depuis des espèces

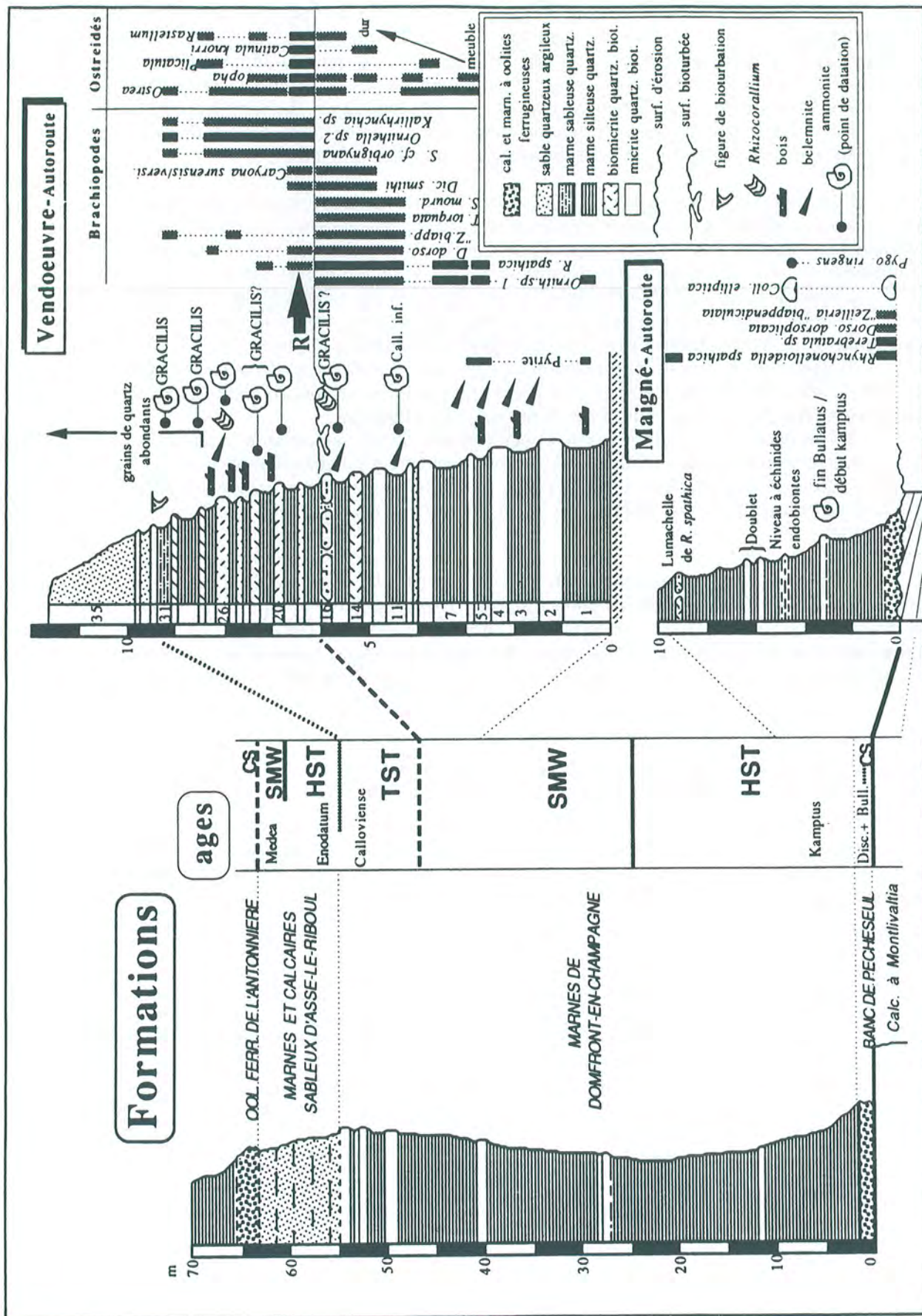


Fig. 60 - Formations bathono-calloviennes de la Région du Mans (Datations d'après Boullier et al., 1987 et Rioult et al., 1991 - (banc de Pêchesseul)) et position des coupes étudiées. On remarque:

1/ l'opposition entre niveaux riches et diversifiés et niveaux monospécifiques localisés; 2/ le renouvellement de faune après la surface bioturbée du banc 16, et la fréquence des ammonites;

3/ l'enrichissement en brachiopodes corrélatif d'un enrichissement en Ostreidés dont l'ordre d'apparition suit un gradient d'espèces tolérant les fond meubles > espèces de substrats durs ou épizoaires.

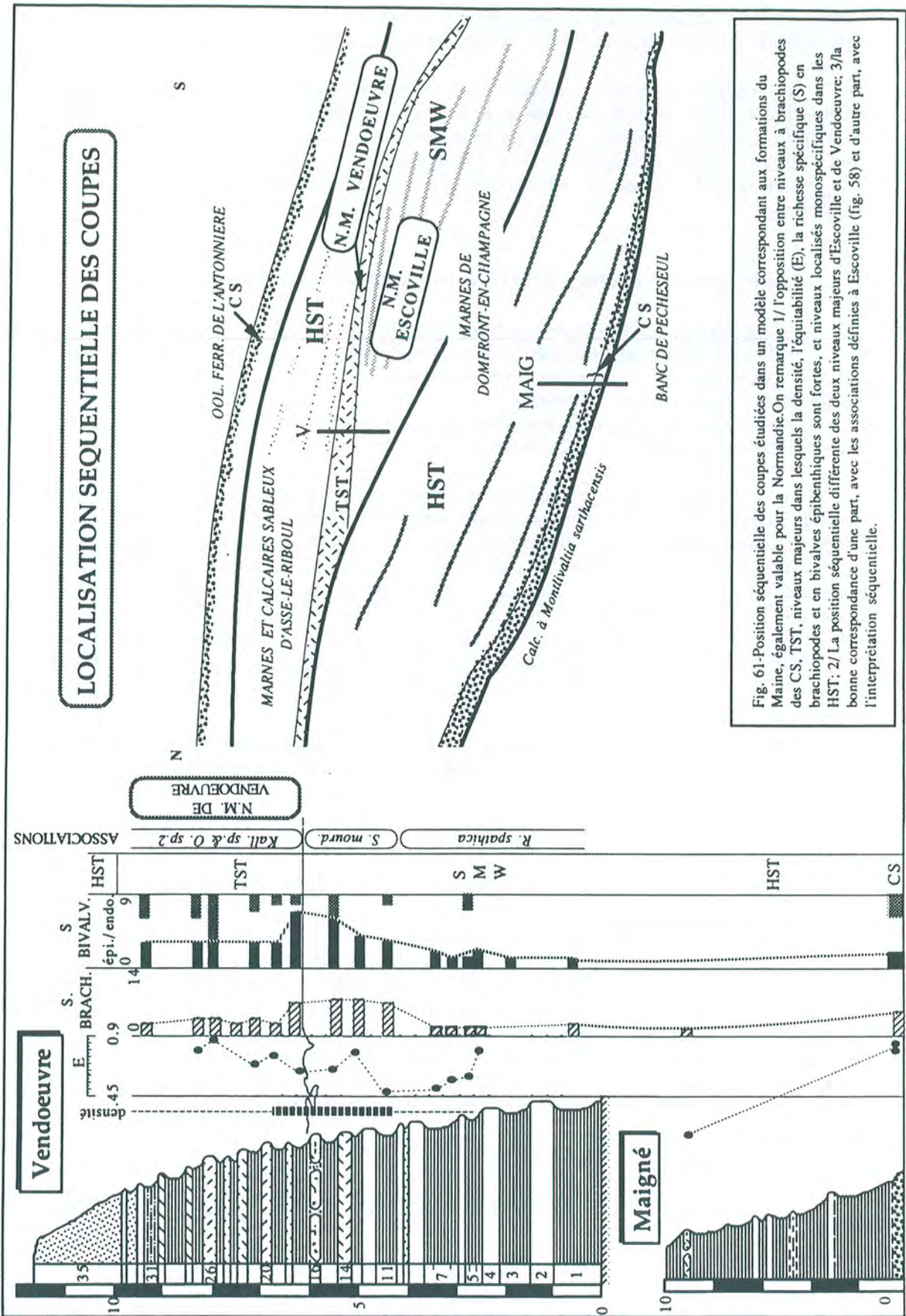


Fig. 61-Position séquentielle des coupes étudiées dans un modèle correspondant aux formations du Maine, également valable pour la Normandie. On remarque 1/ l'opposition entre niveaux à brachiopodes des CS, TST, niveaux majeurs dans lesquels la densité, l'équité (E), la richesse spécifique (S) en brachiopodes et en bivalves épibenthiques sont fortes, et niveaux localisés monospécifiques dans les HST; 2/ La position séquentielle différente des deux niveaux majeurs d'Escoville et de Vendoeuvre; 3/ la bonne correspondance d'une part, avec les associations définies à Escoville (fig. 58) et d'autre part, avec l'interprétation séquentielle.

tolérant les fonds meubles jusqu'à des espèces de substrat dur ou épizoaires; cette observation laisse supposer l'existence de phénomènes de rétroaction taphonomique.

Au-dessus de la surface bioturbée, les micrites sont bioclastiques et la part détritique de plus en plus importante assurant le passage aux Marnes et Calcaires sableux d'Assé-Le-Riboul. Les ammonites sont plus fréquentes. Chez les brachiopodes, on assiste à un renouvellement des espèces avec l'apparition de *Ornithella sp. 2* et *Kallirhynchia sp.*. Chez les ostreidés, il n'y a pas de changement notable si ce n'est leur grande abondance immédiatement au-dessus de la surface bioturbée.

3/Associations de brachiopodes et événements biologiques (fig. 60 et 61)

- Une première association est reconnue dans le banc de Pécheseul (association à *R. spathica*).
- L'ensemble de faune qui s'enrichit vers le haut (fig. 60) constitue 2 associations avec au départ l'association à *R. spathica* (avec *Ornithella sp. 1*) et à la fin, une association riche (association à *Septaliphoria mourdoni*).
- Au-dessus de la surface bioturbée, une nouvelle association est créée par l'apparition conjointe de *Kallirhynchia sp.* et *Ornithella sp. 2*.

Les événements biologiques sont hautement semblables à ceux décrits en Normandie. L'enrichissement en espèces sous la surface bioturbée du banc 16 est comparable à celui des alternances des Marnes d'Escoville sous la surface d'Argences 1. La seule différence concerne le remplacement strict de *Lotharingella leedsi* en Normandie par *Rhynchonelloidella spathica* en Normandie. L'enrichissement va de pair avec un enrichissement en organismes épibiontes et en bioclastes. Le renouvellement brusque des espèces au-dessus de la surface bioturbée marque l'apparition conjointe de plusieurs espèces nouvelles, identiques à celles qui apparaissent au-dessus de la surface d'Argences 1 en Normandie. Ces deux surfaces sont donc corrélables. **L'association correspondante caractérise donc un nouveau niveau majeur (N. M. de Vendoeuvre).**


 Ces événements biologiques et l'installation des peuplements de brachiopodes semblent généraux et synchrones sur la totalité de la bordure occidentale du bassin de Paris.

4/Interprétation séquentielle (fig. 60 et 61)

Le Banc de Pécheseul est un intervalle condensé. Les datations (sous-zones à *Discus* et zone à *Bullatus*) données par Rioult *et al.* (1991) n'ont pu être affinées par les ammonites récoltées. Toutefois, aucun brachiopode bathonien, en particulier les espèces de l'association à *Goniorhynchia maxima*, n'a été récolté dans cette unité. Le toit du calcaire bathonien à *M. sarthacensis* sous le banc de Pécheseul, peut présenter de surcroît un faciès à oolites ferrugineuses (Guillier, 1886). Ici, la condensation affecterait d'après ces datations, les deux séquences Ca 0 et Ca 1 *pars*. Le cortège de haut niveau et le cortège de bas niveau sont représentés par les Marnes de Domfront. La partie supérieure du cortège de bas niveau, daté de la sous-zone à *Koenigi*, est visible à Vendoeuvre. La surface bioturbée corrélée à la surface d'Argences 1, est la surface de transgression. Les dépôts suivants sont ceux d'un cortège transgressif (plus grande abondance d'ammonites, bioturbation etc.).

Comme en Normandie, l'interprétation séquentielle de ces deux coupes (fig. 61) illustre l'opposition entre niveaux majeurs à brachiopodes et niveaux condensés (riches en espèces, à équitabilité forte [voir seconde partie], étendus, montrant de indices de rétroaction taphonomique) et niveaux localisés monopécifiques ou à forte dominance comme les *R. spathica*.

Cette dualité s'accorde avec la présence respective de tels niveaux dans les intervalles condensés et cortèges transgressifs ou dans les prismes de bordure de plate-forme et cortège de haut niveau (fig. 61).

 L'association des phénomènes de condensation et des niveaux majeurs montre que les variations du taux de sédimentation semblent être le facteur principal contrôlant les caractères biologiques et stratigraphiques des niveaux à brachiopodes.

V/Relation Normandie-Maine-Angleterre

La liaison entre Normandie et Maine passe par la corrélation précise des coupes décrites et par la revue des niveaux majeurs de brachiopodes à partir des références publiées, des gisements et des collections de différents auteurs. Les collections revues sont celles de Luc Vallée (Caen) et celles de Lebert, Marchand, Laurin (Dijon). Une première comparaison avec les faunes de brachiopodes d'Angleterre (Dorset) est également tentée.

1/Le niveau majeur de Champlemy, le plus ancien reconnu dans cette étude, est daté de la zone à Hodsoni. Sur la marge ouest du bassin de Paris, aucune coupe n'a fourni l'opportunité d'effectuer un échantillonnage important des niveaux de cet âge. En Normandie, dans la région de Caen, la Caillasse de Blainville datée de la zone à Hodsoni a fourni "*Pseudowattonithyris circumdata*, *Dictyothyris coarctata*, *Digonella*, *Kallirhynchia*" (Riout et al., 1989). L'imprécision de ces déterminations empêche une comparaison avec l'association à *Rhynchonelloidella nivernensis* du niveau majeur de Champlemy. Vers le Maine, ce niveau existe dans la région de Mamers dans le Calcaire de Valframbert (Juignet et Lebert, 1986); la reconnaissance et la corrélation des niveaux à brachiopodes qui viennent au-dessus, placent les *Burmhirhynchia* du Calcaire de Valframbert de la région de Sées (Fily, 1975; Laurin 1984) en équivalence avec ce niveau de faune. Cette formation, dont les faciès dénotent des milieux très peu profonds voire émergés, doit être un équivalent de ces niveaux de faune sur le domaine du Perche structuralement plus haut.

En Grande-Bretagne, *Rhynchonelloidella smithi*, *Rhynchonelloidella wattonensis* décrites par Muir-Wood (1936) qui constituent une entité différente mais contemporaine de *R. nivernensis* (Laurin, 1984), sont caractéristiques avec *Ornithella bathonica*, du Fuller's Earth Rock et des *Ornithella* beds (Arkell, 1933) de la fin du Bathonien moyen et de la zone à Hodsoni (Cope et al., 1980). *B. hopkinsi* est citée dans la Great Oolite (Arkell, 1933). Bien que la distribution de ces niveaux à brachiopodes reste à revoir, il apparaît que les espèces citées en Angleterre viennent en équivalent, dans la même séquence, des associations du Boulonnais, de la Nièvre ou de Normandie.

2/Les niveaux majeurs des Campagnettes et de Luc sont très étendus en direction du Sud jusqu'au massif du Perche quoiqu'ils ne soient plus aisément distincts l'un de l'autre. Ils sont identifiés par les mêmes brachiopodes, en particulier *Digonella digona* et *Goniorhynchia boueti*, dans des niveaux minces, bioturbés, qui portent des noms locaux : Caillasse de Belle-Eau (près d'Argentan - Kuntz et al., 1989), Caillasse du Fourneau (dans la région d'Alençon - Dassibat et al., 1982), Caillasse des Baronnières à Mamers (Juignet et Lebert, 1986) et Fresnay -sur-Sarthe (Juignet, et al., 1984). Tous ces niveaux à brachiopodes sont datés par des ammonites de la sous-zone à Hollandi ou de la zone à Aspidoides (=Retrocostatum). Le gisement de Damblainville, près de Falaise, a pu être revu; c'est le gisement type de la sous-espèce *Goniorhynchia boueti arenaemontis* (Laurin, 1984) qui a été retrouvée dans le Mâconnais dans un niveau au-dessus de l'horizon à Retrocostatum(cf. fig. 39); les espèces associées ("*Rhynchonella*" *bradfordensis*, *Eudesia cardium*, *Kallirhynchia indentata*, *Cererithyris* sp.) sont conformes à celles des associations types de Normandie.

Au-delà de l'axe structural du Perche, au sud de Mamers, ces niveaux de faune ne sont pas identifiables, soit par manque d'affleurements cartographiques, soit par érosion.

Ces niveaux majeurs sont directement en relation avec le niveau majeur de Saint-Benin de même âge. Nombreuses sont les espèces communes aux deux associations, présentes dans tout le sillon marneux de la Loire. Les sondages Elf-Aquitaine où ces niveaux sont identifiés, fournissent un jalon pour le centre du bassin de Paris (cf. § suivant).

En Angleterre, les Boueti beds (zone à Aspidoides) et les Digona beds (sous-zone à Hollandi-Cope *et al.*, 1980) constituent ce niveau majeur avec les mêmes espèces au sud de l'axe des Mendips (Holloway, 1983). *G. boueti* est représentée là par la sous-espèce *G. b. goniae* (Laurin, 1984). Tous ces niveaux sont en outre de même âge ; cette équivalence avait déjà été établie par Arkell (1930).

Ces niveaux majeurs définis par leurs associations de brachiopodes caractéristiques ont donc une très large extension géographique dans le bassin anglo-parisien.

3/Niveau majeur de Chaulgnes et association à *Goniorhynchia maxima*

Les espèces du niveau majeur de Chaulgnes, notamment *C. intermedia*, *Kutchirhynchia morieri*, *Obovothyris obovata*, *E. multicostata*, *D. coarctata* sont citées au nord de l'axe du Perche dans la région d'Argentan (Marnes du Moncel - Kuntz *et al.*, 1989), au sud près de Mamers (gisement de Vezot FS 302, coll. Lebert, fig. 53) et dans la région de Fresnay-sur-Sarthe (Marnes de Bourg-Le-Roi contenant notamment *Eudesia multicostata* et datées de la sous-zone à Discus - Juignet, Lebert et Le Gall, 1984). Au droit de l'éperon du Perche, ce niveau est absent et manifestement érodé avant le dépôt des marnes calloviennes. *Goniorhynchia maxima* qui fait partie de l'association à Escoville semble restreinte à la partie Nord de la Normandie. Sa distribution sur la bordure occidentale du bassin de Paris confirme son caractère d'espèce de milieu relativement profond comme l'a montré sa répartition, dans le sillon marneux (Nièvre), par rapport à la plate-forme bourguignonne.

En Angleterre, deux niveaux de faune successifs et parfois indistincts ont été définis dans le Lower Cornbrash (Intermedia beds, Obovata beds) avec les espèces du niveau majeur de Chaulgnes (dont *Kutchirhynchia morieri idonea*, *Kallirhynchia yaxleyensis*) datés de la sous-zone à Discus (Douglas et Arkell, 1928, 1932; Arkell, 1933; Cope *et al.*, 1980; Page, 1989). Ces deux niveaux ont été retrouvés sur certaines coupes des Argiles de Lion dans la région de Lion (Mercier, 1927 a et b; Arkell, 1930; Mercier, 1932 b).

4/Les niveaux localisés à *Lotharingella leedsi* et *Ornithella lagenalis* sont connus au sud de Caen (coupe de Sées, fig. 53), et près d'Alençon (gisements du Chevain et Contilly [fig. 53] , coll. Lebert, AL 501 et MA 101); accompagnés vers le haut de *Dorsoplicathyris dorsoplicata* et *R. spathica*, ils prolongent l'association à *O. lagenalis* des Marnes d'Escoville. Au sud de l'éperon du Perche, *Lotharingella leedsi* est absente et remplacée systématiquement par *R. spathica* (d'après les listes de faune de Juignet et Lebert, 1986; Juignet *et al.*, 1984). Les coupes de la région du Mans (Maigné et Vendoeuvre) ainsi que les gisements d'Amné (Laurin, 1984) confirment l'absence de *L. leedsi* encore plus au sud. La plupart de ces occurrences de faune sont datées par ammonites des sous-zones à *Bullatus* ou *Kamptus*.

Ces niveaux localisés et l'association à *O. lagenalis* ont été décrits en Boulonnais; elles constituent les faunes caractéristiques du Upper Cornbrash (*Siddingtonensis* et *Lagenalis* biozones - (Douglas et Arkell, 1928, 1932; Arkell, 1933; Page, 1989)

5/La correspondance des associations à *Lotharingella leedsi* et à *Septaliphoria mourdoni* avec les associations à *R. spathica* et à *Septaliphoria mourdoni* a été établie par la corrélation des coupes de Normandie et du Maine, faisant ressortir l'exclusion des deux espèces *L. leedsi* et *R. spathica* de part et d'autre de l'éperon du Perche. Les gisements intermédiaires contribuent à vérifier ces corrélations pour un ensemble de faune (niveau majeur d'Escoville) remarquablement constant et étendu depuis Caen jusqu'au Mans (gisement de Coulans-sur Gée, fig. 53 - Laurin 1984) en passant par Argentan, Sées (Coll. Luc Vallée), Alençon, Mamers (Oolithe de Suré et gisement MA


101), Fresnay-sur-Sarthe et Beaumont-sur-Sarthe (Kuntz *et al.*, 1989; Dassibat *et al.*, 1982; Juignet et Lebert, 1986; Juignet *et al.*, 1984; Juignet *et al.*, 1989).


Ces faunes sont datées de la zone à Koenigi du Callovien inférieur. Elles sont absentes, comme les faunes qui suivent, de la Kellaways Formation en Angleterre (Page, 1989).


6/L'association à *Kallirhynchia sp.* et *Ornithella sp. 2* diversifiée est reconnue par ses espèces caractéristiques de la Normandie au Maine en de nombreux gisements, dans des faciès silt-argileux. A proximité de l'éperon du Perche, le faciès est à oolites ferrugineuses et condensé au sommet de l'Oolithe de Suré (à Suré et Contilly, gisement coll. Lebert MA 101, fig. 53), et daté de la fin de la sous-zone à Koenigi (Juignet et Lebert, 1986; Juignet *et al.*, 1984; Boullier *et al.*, 1987 et D. Marchand, comm. pers.). Son extension en fait un niveau majeur de brachiopodes du bassin de Paris (N. M. de Vendoeuvre), retrouvé par ailleurs dans la plupart des sondages (cf. infra).

7/L'association à *Septaliphoria orbignyana* et *Aulacothyris pala* définie à Chateauvillain en Bourgogne (fig. 13), apparaît dans le Maine au-dessus de l'association précédente, dans les Calcaires sableux d'Assé -Le-Riboul (coll. Luc Vallée) et dans l'Oolithe ferrugineuse de L'Antonnière. Elle est très constante et datée de la sous-zone à Medea (Poisson et Rioult, 1964; Boullier *et al.*, 1987) comme ailleurs dans le bassin de Paris.

VI /Conclusion


 1/ L'interprétation séquentielle établie en Normandie et dans le Maine n'est pas contredite par la revue des séries des régions situées en position intermédiaire, malgré quelques changements de faciès au voisinage de l'éperon du Perche, qui se définit, d'après la polarité des faciès et les érosions du Bathonien, comme une zone structurellement haute par rapport à la Normandie et au Maine. Ces variations de faciès peuvent d'ailleurs fournir des arguments supplémentaires pour l'interprétation séquentielle (oolites calcaires dans le cortège de bas niveau et oolites ferrugineuses dans le cortège transgressif de l'Oolithe de Suré).

 2/La revue et l'extension des niveaux majeurs de brachiopodes -et celle plus restreinte des niveaux localisés- montre la validité de leur utilisation biostratigraphique. Toutes les datations indépendantes par les ammonites confirment leur synchronisme au moins à l'échelle de la bordure occidentale du bassin de Paris. Leur position séquentielle est toujours la même.

 3/l'interprétation fournit des hypothèses à tester pour ce qui concerne la répartition paléogéographique de certains taxons: comme l'exclusion *R. spathica/L. leedsi*; et la large répartition de *Kallirhynchia sp.*

-le synchronisme des associations à *R. spathica* et associations à *L. leedsi* est assuré par la position séquentielle et les datations par ammonites. La base du cortège de haut niveau marin en Normandie (membre inférieur des Marnes d'Escoville) voit de rares niveaux localisés à *L. leedsi*. Dans la Sarthe, l'équivalent est représenté par des lumachelles à *R. spathica*. Au sommet du cortège de haut niveau marin en Normandie, des individus de *R. spathica* coexistent avec *L. leedsi*. Avec le cortège de bas niveau, *R. spathica* disparaît mais poursuit son existence dans tout le Maine, au sud de l'éperon du Perche. Ces faits sont en accord avec les variations du niveau marin déduites de l'interprétation séquentielle. L'exclusion de ces deux taxons étant maximale de part et d'autre de l'éperon du Perche, le haut niveau marin semble autoriser le franchissement de ce seuil paléogéographique par *R. spathica*; la baisse consécutive amène un retour à l'exclusion des deux espèces de rhynchonelles. On remarquera que l'exclusion biogéographique ne joue pas pour les autres taxons (comme *Ornithella sp. 1*); de même ce seuil paléobiogéographique n'affecte pas les phénomènes d'enrichissement en espèces qui ont lieu conjointement dans le cortège de bas niveau.

- L'extension majeure de l'association à *Kallirhynchia sp.* et *Ornithella sp. 2* a lieu au cours d'un cortège transgressif qui efface l'effet paléobiogéographique du seuil du Perche, même si les faciès sont particuliers au droit de cette structure (oolites ferrugineuses).

 **4/Les associations de brachiopodes et l'interprétation séquentielle des séries du Bathonien et Callovien de la marge occidentale du bassin de Paris, peuvent être étendus jusqu'à la Nièvre à travers tout de sillon marneux de la Loire.** Les niveaux majeurs les plus largement répartis peuvent en effet être mis en relation. Il s'agit:

-du niveau majeur de Saint-Benin (association à *D. digona* et *R. curviviarians*) et des niveaux majeurs des Campagnettes (association à *D. digona* et *G. boueti*) et de Luc (association à *D. digona* et *K. obsoleta*);

-du niveau majeur de Chaulgnes et de l'association à *Goniorhynchia maxima*;

-du niveau majeur d'Escoville et de l'association à *R. spathica* de la Nièvre

-du niveau majeur de Ladoix (association à *Kallirhynchia sp.* et *Digonella marcoui*) et du niveau majeur de Vendoeuvre (association à *Kallirhynchia sp.* et *Ornithella sp. 2*).

Les niveaux majeurs de Buffon et d'Etrochey ne figurent que sur la plate-forme bourguignonne. Les corrélations séquentielles amènent à expliquer leur absence, (1) dans la Nièvre par l'extrême condensation des deux séquences correspondantes déposées dans le même temps en domaine de plate-forme et (2) en Normandie, à l'inverse, par l'abondance de la sédimentation qui masque les variations sédimentaires susceptibles de les déceler. **Les conditions qui prévalent à l'installation de peuplements importants de brachiopodes et à leur préservation en tant qu'unités stratigraphiques significatives, se situent à un point d'équilibre entre ces deux dynamiques extrêmes régies par le taux de sédimentation.**

G / LES NIVEAUX MAJEURS ET LES ASSOCIATIONS DE BRACHIOPODES DANS LES SONDAGES

1/Conditions de l'étude

L'opportunité de l'étude biostratigraphique de sondages Elf-Aquitaine répartis au centre du bassin de Paris, a permis d'étendre en subsurface la répartition des niveaux majeurs et des associations de brachiopodes établis à partir des affleurements. Ces données constituent un jalon entre la région Normandie-Maine, la Nièvre, et la Bourgogne. C'est une première étude de données jusqu'alors inaccessibles en subsurface et en outre nouvelles car inexploitées. De plus, la confrontation du décryptage des enregistrements diagrapiques, et de leurs corrélations (G. Sambet) avec ces associations de brachiopodes a, dans la plupart des cas, et de façon indépendante, confirmé la position séquentielle des associations et leur valeur de marqueurs biostratigraphiques.

La confidentialité de ce travail n'autorise pas la reproduction des logs diagrapiques ni la localisation précise des sondages qui seront identifiés par un code de la forme BP_n sur le tableau synthétique (fig. 62); il ne reproduit en outre qu'une partie des résultats. Pour chaque sondage, sont représentées les associations mises en évidence sur la carotte étudiée; en raison de la variation de l'intervalle carotté, on ne cherchera évidemment pas à interpréter l'absence d'associations situées aux extrémités de l'échelle biostratigraphique. Les brachiopodes repérés en section sur la carotte (fig. 90 et photo n° 15) sont extraits par sciage de la carotte au demi-diamètre ou par micro-prélèvement. 25 des sondages étudiés sont exposés, représentant 341 échantillons (comprenant de 1 à 50 individus) et 501 brachiopodes identifiés.

2/résultats

Le tableau des résultats (fig. 62) montre :

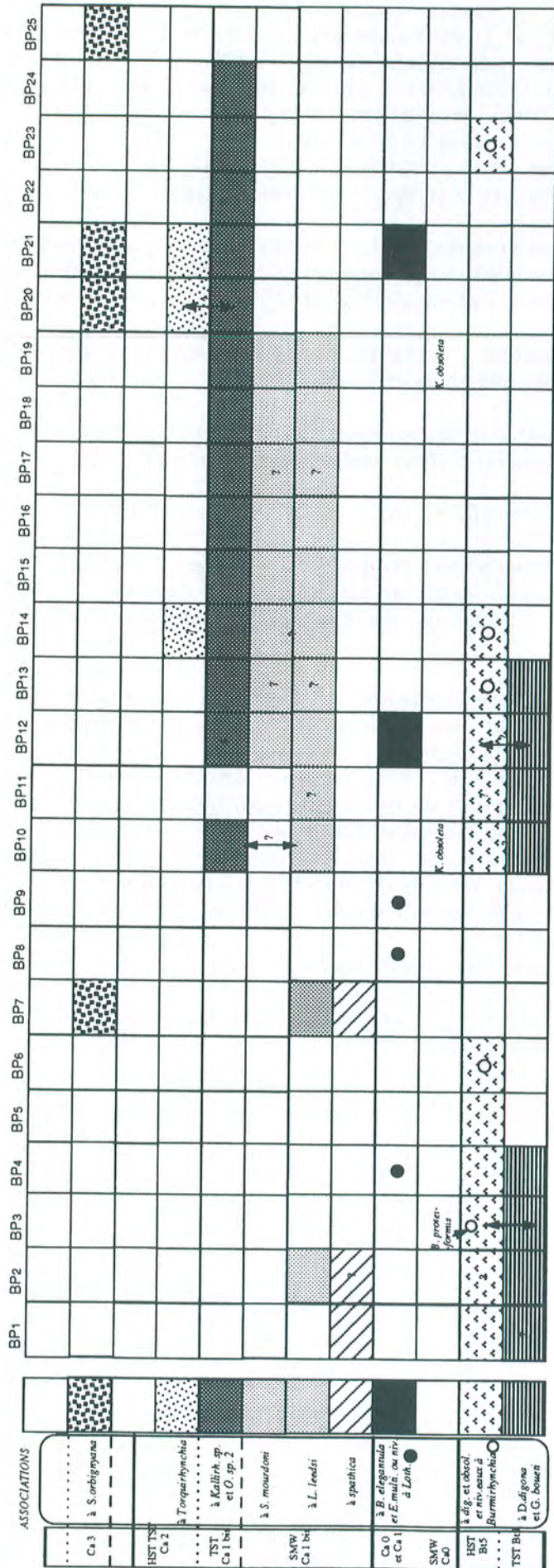


Fig. 62 - Tableau des associations identifiées dans 25 sondages Elf-Aquitaine du bassin de Paris, montrant la large extension des séquences Bt 5 et Ca 1 bis

-la constance de l'association à *D. digona* et *G. boueti*; dans le sondage BP10, *G. boueti* est trouvée associée à *R. curviviarians* assurant l'isochronie des associations et la jonction des niveaux majeurs correspondants de la Normandie à la Nièvre, où chacune des deux espèces semblaient cantonnées; de même, des niveaux localisés de *Burmirhynchia proteiformis* ou de *Burmirhynchia thierachensis*, s'intercalent dans les niveaux à *K. obsoleta*, confirmant l'équivalence temporelle des deux associations, ainsi que la corrélation du Calcaire de Comblanchien avec la série marneuse du sillon de la Loire.

-la présence fréquente de l'association à *Lotharingella leedsii* ou *Rhynchonelloidella spathica* et l'association à *Septaliphoria mourdoni*; surtout sur la bordure occidentale de la plate-forme;

-la large répartition du niveau majeur de Vendoeuvre avec l'association à *Kallirhynchia sp.* et *Ornithella sp. 2*, association la plus fréquemment identifiée. Elle est connue dans tout le bassin de Paris et passe à l'association à *Kallirhynchia sp.* et *Digonella marcoui* en domaine de plate-forme;

-la présence de l'association à *Septaliphoria orbignyana* et *Aulacothyris pala*, assez constante pour peu que le carottage débute assez "haut".

D'autres associations ou niveaux de faune apparaissent sporadiquement:

-l'association à *B. elegantula* et *Eudesia multicostrata* du niveau majeur de Chaulgnes, en domaine de plate-forme;

- niveaux localisés à *Lotharingella sp.* que l'on relie au niveau majeur de Buffon en domaine de plate-forme;

- l'association à *Torquirhynchia sp.* en quelques sondages au-dessus de l'association à *Kallirhynchia sp.* et *O. sp. 2*, confirmant sur les marges du domaine de plate-forme, leur superposition stratigraphique qui avait été seulement déduite car non directement observée à l'affleurement.

Le bilan de cette étude de sondages, outre un test opérationnel des conclusions biostratigraphiques établies à partir des affleurements, apporte de nombreux arguments pour l'interprétation des niveaux de brachiopodes.

-Il confirme la large extension des niveaux majeurs définis en Bourgogne et sur la marge occidentale du bassin de Paris; l'apport de ces données permet d'affirmer la quasi continuité physique de ces niveaux majeurs, isochrones dans tout le bassin de Paris.

-La présence sporadique des espèces des associations de certains niveaux de Bourgogne, renforce l'interprétation en tant que niveaux majeurs restreints à la plate-forme.

-L'ordre stratigraphique des associations n'est jamais infirmé même si certaines manquent ou passent à des niveaux localisés.

-Les associations sont retrouvées dans les mêmes cortèges (SMW, TST, HST) que ceux qu'elles caractérisent à l'affleurement.

-enfin, ces occurrences d'espèces en subsurface fournissent de nouvelles données d'ordre paléobiogéographiques sur la répartition des taxons.

SYNTHESE - CONCLUSION

GENERALITE DES 6 SEQUENCES RECONNUES DANS LE BASSIN DE PARIS

Six séquences ont été reconnues (séquences Bt 4, Bt 5, Ca 0, Ca 1, Ca 1bis, Ca 2) dans le Bathonien supérieur-Callovien inférieur et suivies dans le bassin de Paris et au delà, dans des domaines sédimentaires différents: plate-forme carbonatée, domaines de transition, domaines distaux à sédimentation calcaréo-argileuse (Bourgogne, Nièvre, Cher, Jura, Normandie, Maine, centre du bassin de Paris). Elles sont reconnues également à grande distance, dans le Boulonnais dans des séries pourtant réduites (Bathonien terminal-Callovien). *Leur généralité, leur synchronisme et leur corrélation à grande distance à travers des environnements et des régions différents s'explique par des variations significatives du niveau marin au moins à l'échelle du bassin anglo-parisien.* Sur la marge occidentale du bassin de Paris (Normandie, Maine), le taux de sédimentation plus important efface sans doute la trace des variations du niveau marin les moins marquées du Callovien; malgré cette oblitération, *les grandes phases d'inondation marine sont reconnues et corrélées*

ROLE BIOSTRATIGRAPHIQUE DES ASSOCIATIONS DE BRACHIOPODES

La revue détaillée de tous les niveaux majeurs et localisés caractérisés par les associations de brachiopodes, grâce à l'interprétation séquentielle des séries, aboutit à une échelle biostratigraphique des associations de brachiopodes, intégrant les domaines de plate-forme et les domaines distaux adjacents (fig. 63, 64). C'est une échelle *concrète* des niveaux de faune physiquement continus, différente dans sa démarche, ses résultats et son utilisation, d'une échelle établie par l'association d'espèces en regard d'une échelle chronostratigraphique standard (Alméras *et al.*, 1990), même si les principaux événements fauniques se retrouvent.

Venant à la suite des remarques de Parent (1945) qui constatait l'indépendance de certaines espèces vis à vis du faciès, *ce résultat infirme l'idée couramment admise d'une stricte liaison des brachiopodes à un faciès déterminé*, même si une inféodation aux grands domaines paléogéographiques (plate-forme, etc.) peut être prouvée pour certains groupes (g/*Rhynchonelloidella*, g/*Burmirhynchia* etc).

Du Bathonien moyen au Callovien moyen, on reconnaît dans le bassin de Paris - jusqu'en Angleterre - et au-delà, sur le domaine jurassien, différentes associations qui caractérisent chacune une séquence, un cortège, voire une paraséquence. La figure 64 résume la distribution géographique, la succession stratigraphique, les relations et la position séquentielle de ces associations dont on peut énoncer le contenu:

SEQUENCE Bt 4

Association à *Lotharingella woevrica* et *Ornithella bathonica*: cette association du cortège transgressif, en Boulonnais, avec *Lotharingella woevrica*, *Ornithella bathonica*, *Kallirhynchia concinna*, *Pseudotubithyris globata*, *Cererithyris sp.*, *Epithyris oxonica*, "*Rhynchonella*" *indet.*, *Burmirhynchia sp.*, est mise en équivalence avec l'association à *Rhynchonelloidella nivernensis* de la Nièvre et du Jura; dans l'Est du bassin de Paris, *Lotharingella woevrica*, *Kallirhynchia*

concinna, *Rhynchonelloidella alemanica* (variation géographique de *R. nivernensis*) sont trouvées ensemble ou dans la même séquence.

Des niveaux localisés à *B. hopkinsi* (ou autres *Burmirhynchia*) viennent au-dessus vraisemblablement dans le cortège de haut niveau (Boulonnais, Angleterre, Bourgogne, Maine).

SEQUENCE Bt 5

Association à *D. digona* et *G. boueti* : en Normandie, cette association, très riche, est très bien représentée: *Digonella digona* et *Goniorhynchia boueti* très abondantes; *Kutchirhynchia obsoleta*, *Kallirhynchia indentata*, *Cererithyris fleischeri*...

Association à *D. digona* et *K. obsoleta* : *Digonella digona* et *Kutchirhynchia obsoleta* abondantes; *Goniorhynchia boueti*, *Kallirhynchia indentata*, *Cererithyris fleischeri*., "*Rhynchonella*" *bradfordensis*, *Dictyothyris coarctata*, *Eudesia cardium*...

Association à *D. digona* et *R. curvivarans* : dans la Nièvre, l'association regroupe toutes les espèces des deux associations précédentes sauf *Goniorhynchia boueti* qui est remplacée par *Rhynchonelloidella curvivarans*. A l'affleurement, ces deux espèces n'ont jamais été trouvées ensemble, mais existent conjointement en sondage.

Niveaux localisés à *Ornithella sp.*: en Bourgogne, l'association précédente est suivie, dans le HST, par des niveaux localisés principalement à *Ornithella sp.* mais aussi à *K. obsoleta*., *Cererithyris fleischeri*., *R. curvivarans*, *Goniorhynchia boueti arenaemontis*. En domaine de plate forme, et à la base des Calcaires de Comblanchien, on peut observer des niveaux localisés de *Burmirhynchia cf. proteiformis* ou de *Burmirhynchia thierachensis*. Ces niveaux sont intercalés avec des espèces de l'association à *D. digona* et *K. obsoleta* en sondage.

SEQUENCE Ca 0

Niveaux localisés à *Kallirhynchia indentata*, *Kutchirhynchia obsoleta* dans le Calcaire de Langrune en Normandie . Dans la Nièvre, des calcaires oolitiques en position équivalente n'ont pas, à ce jour, livré de faune. Dans le Boulonnais les dépôts de bas niveau marin, sont caractérisés par des niveaux lumachelliques à *B. elegantula elegantula*.

Association à *G. maxima* et association à *K. multicoستا* (Normandie, Maine): *Goniorhynchia maxima*, *Kallirhynchia multicoستا*, *Kutchirhynchia sp.*, *Obovothyris sp.*, *Cererithyris fleischeri*, *Acanthothiris spinosa*....

Association à *G. maxima* et *E. multicoستا* (Nièvre, Cher) *Goniorhynchia maxima ligerica*, *Eudesia multicoستata*, *Kallirhynchia multicoستا*, *Kutchirhynchia obsoleta*, *Kutchirhynchia morieri*, *Obovothyris sp.* (grande taille), *Cererithyris intermedia*, *Cererithyris fleischeri*, *Dictyothyris coarctata*, *Flabellothyris flabellum*....

Dans le Boulonnais, *G. maxima* est absente et *Kutchirhynchia morieri* et *E. multicoستata* caractérise l'association.

En domaine de plate-forme, en Bourgogne, plusieurs espèces disparaissent dont *Goniorhynchia maxima*, alors qu'apparaît *Burmirhynchia elegantula burgundiae* (association à *Burmirhynchia elegantula* et *E. multicoستata*)

SEQUENCE Ca 1

Niveaux localisés à *Rhynchonelloidella spathica* (Maine) ou *Lotharingella leedsi* (Normandie) et association à *Ornithella lagenalis* et *L. leedsi* ou *R. spathica* qui vient en équivalence avec l'association à *Ornithella lagenalis* et *L. gremifera* (Boulonnais)

En Bourgogne, 3 associations caractérisent trois paraséquences rétrogradantes du cortège transgressif (niveaux localisés à *C. nutiensis*, association à *L. gremifera* 1, association à *L. gremifera* 2); le cortège de haut niveau est peuplé de niveaux localisés (association à *Digonella divionensis*, association à *Burmirhynchia latiscensis*)

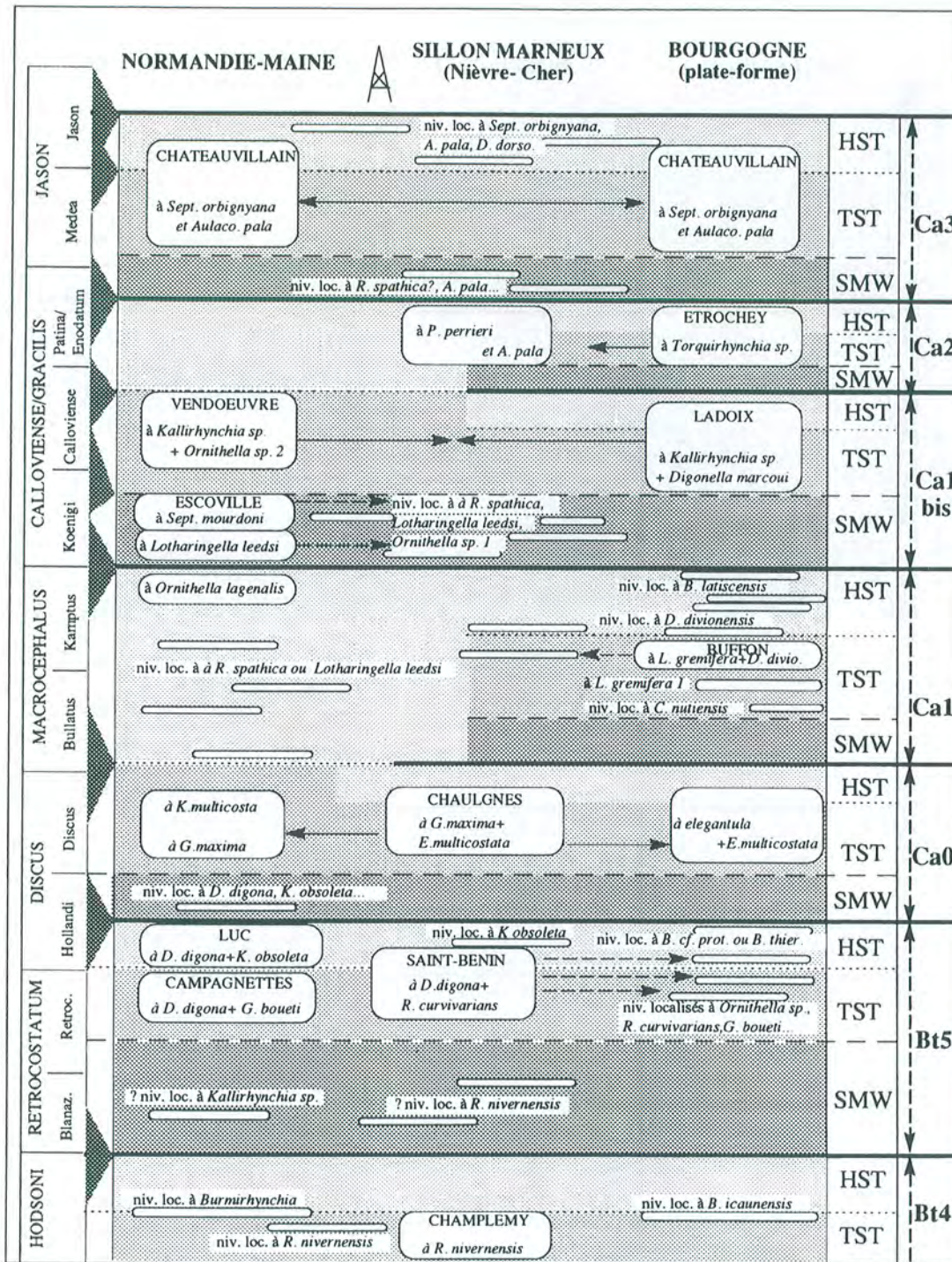


Fig. 63 - Synthèse séquentielle et chronostratigraphique des enchaînements et équivalences des associations de brachiopodes dans le Bassin de Paris (NW à SE). Les niveaux majeurs sont désignés par leur coup-type. Les âges des surfaces sont indiqués avec leur incertitude chronostratigraphique matérialisée par un triangle (v. Laurin et al., 1990). Les flèches indiquent l'extension géographique des associations; en tireté: transition vers niveaux localisés.

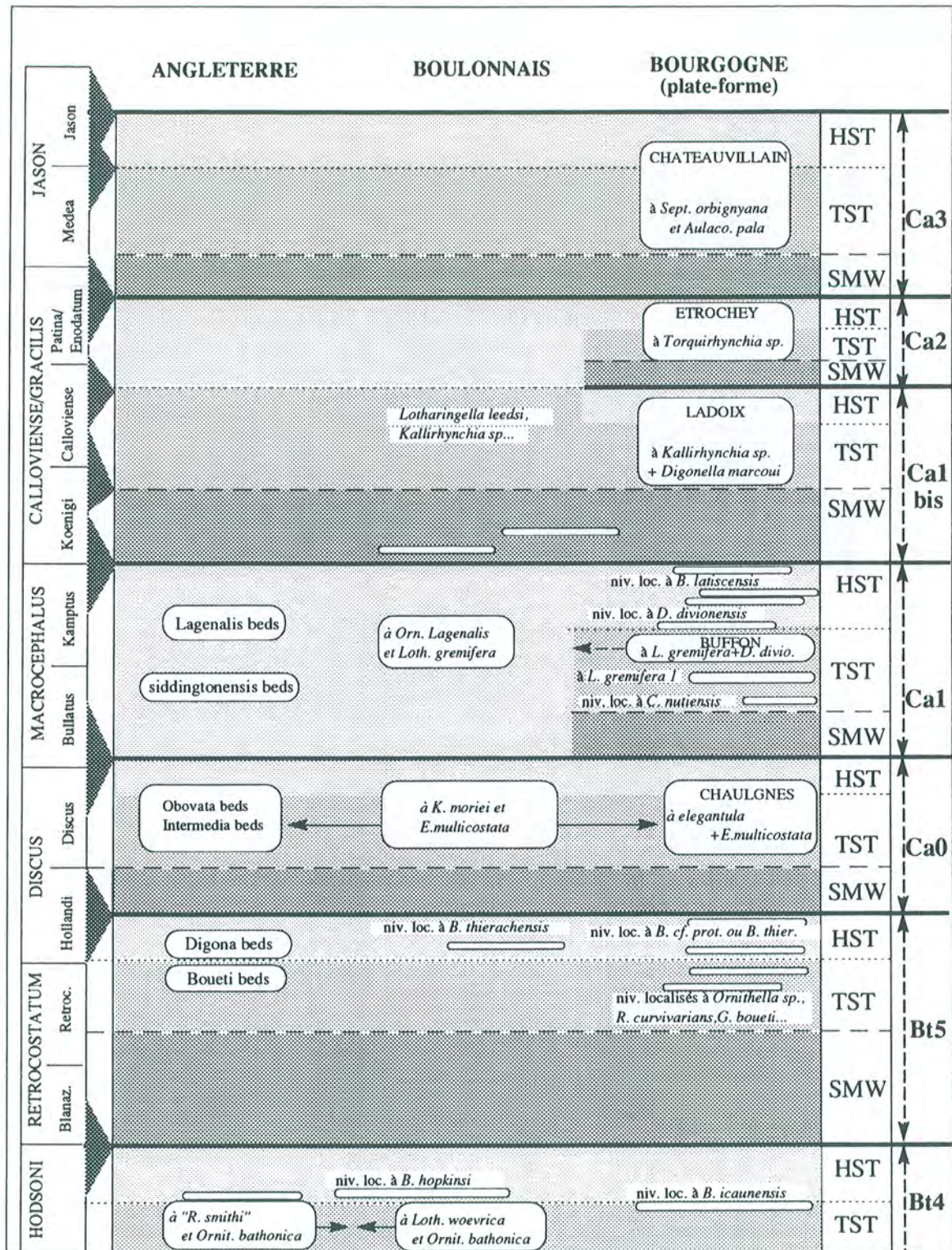


Fig. 64 - Synthèse séquentielle et chronostratigraphique des enchaînements et équivalences des associations de brachiopodes dans le Bassin de Paris (E et NE) et liaison avec l'Angleterre. Mêmes conventions que celles de la figure 63

SEQUENCE Ca 1 bis

Association à *Lotharingella leedsi* et association à *Septaliphoria mourdoni* : la seconde se différencie de la première (qui comprend *Lotharingella leedsi*, *Rhynchonelloidella spathica*, *Dorsoplicathyris dorsoplicata*, *Torquirhynchia torquata*, *Ornithella* sp. 1 "*siddingtonensis*") par un enrichissement en espèces avec l'apparition de *Septaliphoria mourdoni*, *Dictyothyris smithi*, *Caryona surensis*, *Zeilleria biappendiculata*. Dans le Maine, le phénomène est identique mais *R. spathica* remplace totalement *L. leedsi*. Dans la Nièvre, l'équivalent est représenté par des niveaux localisés comprenant les espèces citées et surtout *R. spathica*.

Association à *Kallirhynchia* sp. et *Ornithella* sp. 2 : *Kallirhynchia* sp., *Ornithella* sp. 2, *Dorsoplicathyris dorsoplicata*, *Caryona surensis/versiplicata*, *Septaliphoria* aff. *orbignyana*, *Torquirhynchia torquata*. L'équivalence est démontrée avec l'association à *Kallirhynchia* sp. et *Digonella marcoui* sur les bordures du domaine de plate-forme (Bourgogne)- Jura; elle comprend la plupart des espèces citées auxquelles se rajoutent vers l'Est des brachiopodes du domaine souabe (*Sphenorhynchia ferryi*, *Formosarhynchia* sp., *Robustirhynchia* sp.).

SEQUENCE Ca 2

Association à *Torquirhynchia* sp. (plate-forme bourguignonne et Jura): *Torquirhynchia* sp., *Dorsoplicathyris dorsoplicata*, *Dictyothyris smithi*, *Zeilleria* sp.

Association à *Perrierithyris perrieri* et *Aulacothyris pala* (Cher): avec les deux espèces nominales et *Sphenorhynchia ferryi/dominula*, *Septaliphoria* aff. *orbignyana*, *Zeilleria biappendiculata*, *Dorsoplicathyris dorsoplicata*, "*Capillirhynchia*" *funiculata*..

Ces deux associations émettent des prolongements sous forme de niveaux localisés à *Dorsoplicathyris dorsoplicata* et à *Perrierithyris perrieri*.

SEQUENCE Ca 3

Association à *Septaliphoria orbignyana* et *Aulacothyris pala*: *Septaliphoria orbignyana*, *Torquirhynchia* sp., *Torquirhynchia royeriana*, *Caryona saemanni*, *Dictyothyris smithi*, *Dorsoplicathyris dorsoplicata*, *Aulacothyris pala*; Cette association a une très grande extension géographique depuis le Maine jusqu'à l'Est du bassin de Paris, où on notera la présence des espèces souabes : *Parvirhynchia* sp., *Sphenorhynchia dominula*, *Formosarhynchia* sp., *Robustirhynchia* sp..

Le cadre stratigraphique ainsi redéfini remet en cause la position de certaines espèces et donc les relations phylogénétiques qui avaient pu leur être attribuées (exemple de sous-espèces géographiques de *B. elegantula* qui sont en réalité décalées dans le temps) ainsi que leur répartition paléobiogéographique. Il pose d'autres questions:

- sur la signification de certains taxons et leur évolution;
- sur la récurrence de certaines lignées de brachiopodes (par ex. *Burmihynchia* ou *Lotharingella*) ou autres groupes benthiques dans les mêmes cortèges d'une séquence à la suivante;

EVENEMENTS MAJEURS POUR LES PEUPELEMENTS DE BRACHIOPODES

La stratigraphie séquentielle des séries étudiées et la corrélation des niveaux de brachiopodes met en lumière plusieurs événements majeurs qui contraignent fortement l'histoire des peuplements de brachiopodes au Bathonien supérieur et Callovien. Ce sont:

- trois chutes importantes du niveau marin qui amènent les domaines de plate-forme à l'émersion (SB Bt5, Ca 1, Ca 2) et donc perturbent gravement leurs peuplements benthiques;
- deux invasions des domaines de plate-forme (séquence Ca0 et séquence Ca 1 bis) à la faveur de séquences d'inondations de plate-forme, par des peuplements, importés depuis les domaines

distaux (niveau majeur de Chaulgnes et niveaux majeurs de Ladoix et Vendoeuvre) qui jouent le rôle de "réserve";

-deux baisses peu importantes du niveau marin (limites de séquences Ca 1 et Ca 2) qui n'occasionnent pas d'émersion sur la plate-forme, où a priori certains taxons pourraient se maintenir.

RENOUVELLEMENT DES ASSOCIATIONS DE BRACHIOPODES

La reconnaissance des niveaux de brachiopodes depuis les domaines de plate-forme jusqu'aux domaines distaux, guidée par les surfaces significatives de la stratigraphie séquentielle permet de suivre les modalités du renouvellement des associations au cours d'un cycle de variation du niveau marin. L'exemple de la séquence Ca 1 bis est significatif; il montre un enrichissement continu en espèces au début de la remontée du niveau marin (cf. coupe d'Escoville), suivi d'un renouvellement (apparitions et disparitions d'espèces) avec l'accélération de la montée (cortège transgressif). C'est cette faune renouvelée qui s'étend depuis le domaine distal sur le domaine de plate-forme. Pendant la période de haut niveau marin consécutive, le devenir des espèces diffère suivant les domaines et suivant les groupes: évolution sur place en domaine de plate-forme ou disparition en domaine distal.

MODE D'OCCURRENCE DES ASSOCIATIONS DE BRACHIOPODES

Au terme de l'analyse séquentielle, deux modes d'occurrence stratigraphique des niveaux à brachiopodes sont reconnus: *niveaux majeurs vs niveaux localisés*. Ces deux types s'opposent par leurs caractères d'extension, de continuité, de diversité, ou encore par leurs attributs écotaphonomiques, voire phylogénétiques. Ce résultat et les processus qu'ils sous-tendent (rétroaction taphonomique) sont discutés en détail dans la 2ème partie de ce mémoire. Chaque niveau majeur, qui est défini comme une unité stratigraphique physique concrète, porte le nom d'une localité-type (fig. 63, 64, 65).

Ces niveaux majeurs et niveaux localisés semblent régis en premier lieu par des différences de *taux de sédimentation ou de fréquence des apports sédimentaires, qui conditionnent les substrats de fixation disponibles*. Les récurrences et les absences de faune de brachiopodes et d'huîtres dans la série callovienne de Normandie donnent les limites du taux de sédimentation supportables par les brachiopodes. Les conditions qui prévalent à l'installation de peuplements diversifiés et denses de brachiopodes et à leur préservation en tant qu'unités stratigraphiques significatives, se situent entre deux conditions extrêmes régies par le taux de sédimentation: condensation totale (taux nul voire négatif) ou taux de sédimentation trop important.

Chaque cortège (ou paraséquence) est le résultat de l'évolution du niveau marin pendant une certaine tranche de temps. Cette évolution dicte une dynamique de milieu propre à chaque cortège ou paraséquence: fréquences des apports, des perturbations hydrodynamiques et des déséquilibres en général. La correspondance des associations avec les cortèges ou paraséquences (et les changements dans les associations avec les limites de ces unités) montre que *les communautés benthiques sont effectivement régies davantage par des facteurs dynamiques de milieu (variations et vitesses de variation) que par les facteurs statiques*. On retrouve ici l'idée que l'on doit attribuer à une certaine communauté, non plus une série de paramètres statiques, mais *une gamme de variations* de ces paramètres, ainsi que l'amplitude, la fréquence et la durée de celles-ci. L'analyse séquentielle entreprise donne accès à l'enregistrement stratigraphique de ces paramètres dynamiques, difficiles à décrypter auparavant (v. 2ème partie).

La démarche entreprise aboutit d'autre part à une appréciation plus réaliste des populations de brachiopodes destinés à l'analyse morphologique (3ème partie). *Telle ou telle population devra être constamment comprise comme faisant partie de tel niveau majeur ou niveau localisé pour prendre sa véritable et objective signification écologique et historique*.

2EME PARTIE

STRUCTURE ET DEGRE DE CONDENSATION

DES NIVEAUX A BRACHIOPODES :

ROLE DE LA RETROACTION TAPHONOMIQUE

"Qu'est-ce que le monde, monsieur Holmes?
un composé sujet à des révolutions, qui toutes indiquent une
tendance continuelle à la destruction; une succession rapide
d'êtres qui s'entre-suivent, se poussent et disparaissent; une
symétrie passagère; un ordre momentané."

Diderot, *Lettre sur les aveugles*

2ÈME PARTIE

STRUCTURE ET DEGRÉ DE CONDENSATION DES NIVEAUX A BRACHIOIDES: ROLE DE LA RETROACTION TATIONOMIQUE

C'est ce que le monde monstre Holmer?
Un voyage fait à des témoins, qui tous indiquent une
tendance continue à la destruction, une succession rapide
d'états qui s'entre-suivent, se passent et disparaissent, une
sphère passant un ordre momentané.

Diderot, Lettre sur les aveugles

A / GENERALITE DES NIVEAUX MAJEURS DE BRACHIOPODES

1/Historique-démarche-définitions

Dès les premiers travaux stratigraphiques dans le Jurassique et particulièrement en Angleterre, est apparue la notion de niveaux de brachiopodes très étendus qui ont pris d'emblée une valeur de repères stratigraphiques comme par exemple les Boueti beds, Wattonensis beds. Cette conception a abouti au 20ème siècle à la définition de zones par Buckman reprises et modifiées par Douglas et Arkell (1928 et 1932) pour ce qui concerne le Cornbrash Anglais. Ce sont par exemple les "Obovata, Intermedia et Lagenalis zones" pour le Bathonien supérieur-Callovien inférieur, caractérisés par leur contenu de brachiopodes et étendus sur au moins toute la bordure du bassin anglais.

En France, dans le Bathonien et le Callovien, J. Martin (1878) définit, en Bourgogne, des zones de brachiopodes: zones à *T. digona* var. *major*, *T. digona* var. *minor* (= *D. divionensis*), *T. digona* var. *emarginata* (= *D. marcoui*). Cette conception reste prépondérante et s'applique par la suite aux ammonites, en considérant que les brachiopodes ont une moindre valeur biostratigraphique et qu'ils ont liés au faciès. Pourtant, Parent (1945) va à l'encontre de cette idée couramment admise, en montrant la valeur biostratigraphique de certaines espèces de brachiopodes jurassiques et leur indépendance vis-à-vis des faciès. Dans le même temps, d'un point de vue pratique, la stratigraphie et la cartographie géologique utilise certains niveaux-repères comme les "Marnes à *Eudesia*", "Marnes à digonelles" en Bourgogne, "niveau à *decorata*" dans les Ardennes etc.

Les travaux récents ont apporté des informations biostratigraphiques sur les espèces appartenant à des groupes divers: térébratules du Jurassique moyen (Alméras, 1970), Zeilleridés du Lias (Delance, 1974), térébratules du Jurassique supérieur (A. Boullier, 1976), rhynchonelles du Jurassique moyen (Laurin, 1984). Une synthèse récente a abouti à une échelle de zones de brachiopodes définie en regard de l'échelle chronostratigraphique des ammonites (Alméras *et al.*, 1990).

La notion de types différents de niveaux riches en brachiopodes est pourtant toujours une réalité. Laurin (1984) distingue plusieurs "types de peuplements" de rhynchonelles : peuplements monospécifiques ou oligospécifiques, peu diversifiés, et peuplements polyspécifiques. Il relie les premiers au domaine de bassin et de plate-forme superficielle et les seconds, au "domaine intermédiaire", difficile à définir en réalité, aux marges des barrières oolitiques. Ces différences, assez tranchées, qui concernent également la faune benthique accompagnante et même les épizoaires, sont interprétées ainsi dans un sens écologique. Il semble donc que la notion stratigraphique de niveaux particuliers de brachiopodes, reconnus en tant que tels et comme niveaux-repères par des associations caractéristiques, ait glissé peu à peu vers une interprétation paléocéologique. Le rôle biostratigraphique était dévolu alors aux espèces ou aux groupes considérés isolément, dans une vision strictement biostratigraphique.

Ce bref aperçu montre que les différents auteurs ont pu percevoir dans le même objet stratigraphique (un niveau de faune) tantôt des **notions historiques** (et leur utilisation biostratigraphique) tantôt des **notions écologiques**. Ces deux interprétations recouvrent sans doute la même réalité, à l'origine de tels niveaux de faune, d'autant que les résultats de la première partie de cette étude ont montré que ces notions étaient étroitement liées pour de tels niveaux. C'est le cas, par exemple, de niveaux majeurs développés lors d'événements d'inondation de plate-forme où la sédimentation ralentie favorise la rétroaction taphonomique et la diversification des peuplements.

Ce rôle biostratigraphique des niveaux majeurs reconnus a été confirmé dans la 1ère partie. La seconde s'attachera:

LES NIVEAUX MAJEURS DU BATHONIEN ET DU CALLOVIEN

NIVEAU MAJEUR	AGE Sous-zones et ZONES	SEQUENCE	REPARTITION GEOGRAPHIQUE	SITUATION PALEOGEOGRAPHIQUE	ASSOCIATIONS CARACTERISTIQUES	PASSAGE NIV. LOCALISES
CHATEAUVILLAIN	Medea	Ca 3	bassin de Paris	uniforme	à <i>S. orbignyana</i> & <i>A. pala</i>	oui
LA CELLE	Enodatun	Ca 2	Cher	plate-forme centralienne	à <i>P. perrieri</i> & <i>Aulaco. pala</i>	oui
ETROCHEY	Calloviense/ Patina	Ca 2	Côte-d'Or, Jura	plate-forme bourguignonne	à <i>Torquirhynchia sp.</i>	?
LADOIX	Koenigi	Ca 1 bis	Bourgogne, Jura, Lorraine	plate-forme bourguignonne	à <i>Kallirhynchia sp.</i> & <i>D. marcoui</i>	oui
VENDOEUVRE	Koenigi/ Calloviense	Ca 1 bis	Normandie, Maine, Centre BP	domaines distaux et de transition	à <i>Kallirhynchia sp.</i> & <i>Ornithella sp. 2</i>	à <i>Kallirhynchia sp.</i> à <i>Ornithella sp. 2</i>
ESCOVILLE	Koenigi	Ca 1 bis	Normandie, Maine, Centre BP, Lorraine	plate-forme bourguignonne	à <i>S. mourdoni</i> à <i>L. leedsi</i> à <i>R. spathica</i>	à <i>L. leedsi</i> à <i>Ornithella sp. 1</i> à <i>R. spathica</i>
BUFFON	Bullatus/ Kamptus	Ca 1	Yonne, Côte-d'Or	plate-forme bourguignonne	à <i>Lotharingella gremifera 2</i>	non ?
CHAULGNES	Discus	Ca 0	bassin de Paris	domaines distaux et plate-forme	à <i>K. morieri</i> & <i>E. multicosata</i> à <i>B. elegantula</i> & <i>E. multicosata</i> à <i>G. maxima</i> & <i>E. multicosata</i>	non ?
LUC	Hollandi	Bt 5	Normandie	bordure massif paléozoïque	à <i>D. digona</i> & <i>K. obsoleta</i>	?
CAMPAGNETTES	Hollandi	Bt 5	Normandie	bordure massif paléozoïque	à <i>D. digona</i> & <i>G. boueti</i>	?
SAINT-BENIN	Angulicostatum (Retrocostum /Hollandi)	Bt 5	Nièvre, Centre bassin de Paris	sillon de la Loire	à <i>D. digona</i> & <i>R. curvivarans</i>	à <i>Ornithella sp.</i> à <i>K. obsoleta</i> etc.
CHAMPLEMY	HODSONI	Bt 4	Nièvre, Jura, Lorraine	sillon de la Loire et prolongement	à <i>R. nivernensis</i>	à <i>B. hopkinsi</i> à <i>R. nivernensis</i>

Fig. 65 - Tableau récapitulatif des niveaux majeurs définis dans la première partie de ce mémoire.

- à définir les conditions et les phénomènes qui ont abouti à la genèse de telles concentrations de brachiopodes;
- à connaître le temps enregistré dans de tels niveaux de faune;
- à rechercher la signification de leur structure décrite par la diversité, afin d'apprécier à quelles dynamiques de contraintes sont soumis les Ornithellidés.

2/Niveaux de brachiopodes du Bathonien et Callovien du Bassin de Paris

Les niveaux majeurs reconnus dans la première partie (fig. 65) sont les objets de l'étude ainsi que les niveaux localisés correspondants.

On parlera d'*association* pour le groupe des brachiopodes uniquement. Ils sont généralement le groupe dominant dans ces niveaux de faunes. Les associations, qualitatives, des niveaux majeurs ont surtout une valeur biostratigraphique.

Les *communautés benthiques* sont des entités écologiques; elles comprennent l'ensemble des organismes benthiques vivant sur le fond en relation les uns avec les autres. La trace fossile perceptible du *fonctionnement* et de la dynamique d'une communauté et *non l'image de la communauté elle-même est un assemblage coquillier*, qui constitue, avec le sédiment déposé dans le même temps, un niveau majeur ou localisé de brachiopodes. Ces définitions correspondent dans leur contenu à celles données par S. Kidwell (1991a) et Kidwell & Bosence (1991) pour "assemblage community", "shell-bed" ou "concentration".

3/Généralité des niveaux coquilliers à brachiopodes dans les temps géologiques

Une revue des données bibliographiques et de terrain permet de situer les niveaux à brachiopodes du Bathonien - Callovien par rapport aux niveaux décrits depuis le Paléozoïque et de les replacer dans l'histoire des brachiopodes articulés.

a/Autres niveaux à brachiopodes du Jurassique moyen

Dans le Bajocien supérieur de Bourgogne, un niveau de brachiopodes diversifié est reconnu par l'association caractéristique de 8 à 9 espèces, concentrées à la base des Marnes à *Ostrea acuminata*. Sa très large extension en fait un niveau majeur (niveau majeur de Pouillenay, fig. 66). Ce niveau possède les caractères taphonomiques et écologiques (forte proportion d'espèces de substrats durs, épizoaires, remaniements) et stratigraphiques (position séquentielle à la fin d'un cortège transgressif avant la surface d'inondation maximale) des autres niveaux majeurs.

Dans l'ensemble de la série du Jurassique moyen (fig. 67), d'autres niveaux de concentration de brachiopodes sont identifiés mais ils ne possèdent pas le statut de niveaux majeurs en raison du manque de contrôle pour ce qui concerne leur extension.

Ce sont :

- le niveau de St-Marc avec *Rhynchonelloidella thurmanelloidea*, *Acanthothyris spinosa*, *Kallirhynchia* sp., *Rocheithyris curvata* etc.
- le niveau d'Aisy avec *Kallirhynchia* sp., *Burmirthynchia* cf. *multiplicata*...
- le niveau à *Ornithella* sp. et *B. icaunensis* qui est un mince lit de l'Oolithe Blanche contenant *Ornithella* sp. en abondance avec *Burmirthynchia icaunensis*, *Lotharingella* cf. *woevrica*, *Eudesia cardium*, *Cerrerithyris* sp.

Tous ces niveaux de faune apparaissent en coïncidence ou au voisinage des différentes surfaces d'inondation maximale identifiées dans la série carbonatée de la plate-forme bourguignonne (Jacquin *et al.*, 1992 et fig. 67). Chacun d'eux est renouvelé par rapport au précédent. Entre ceux-ci, quelques rares individus, difficilement déterminables, peuvent être récoltés. On voit ainsi que les niveaux majeurs du Bathonien supérieur-Callovien viennent en continuité de niveaux de brachiopodes plus anciens dont ils partagent les caractères stratigraphiques. Ces faits sont-ils plus généraux ?

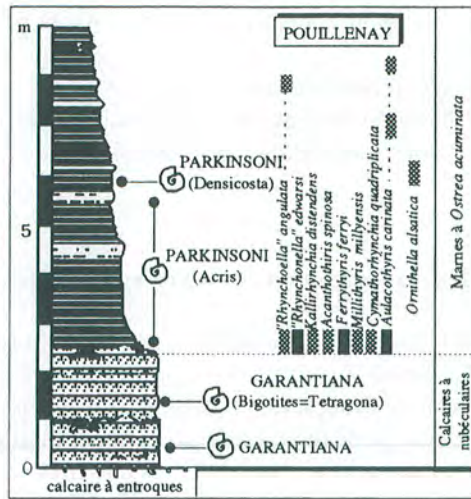


Fig. 66 - Coupe du sommet de la carrière de Pouillenay, montrant un niveau majeur à brachiopodes du Bajocien supérieur très étendu en Bourgogne à la base des Marnes à *O. acuminata*

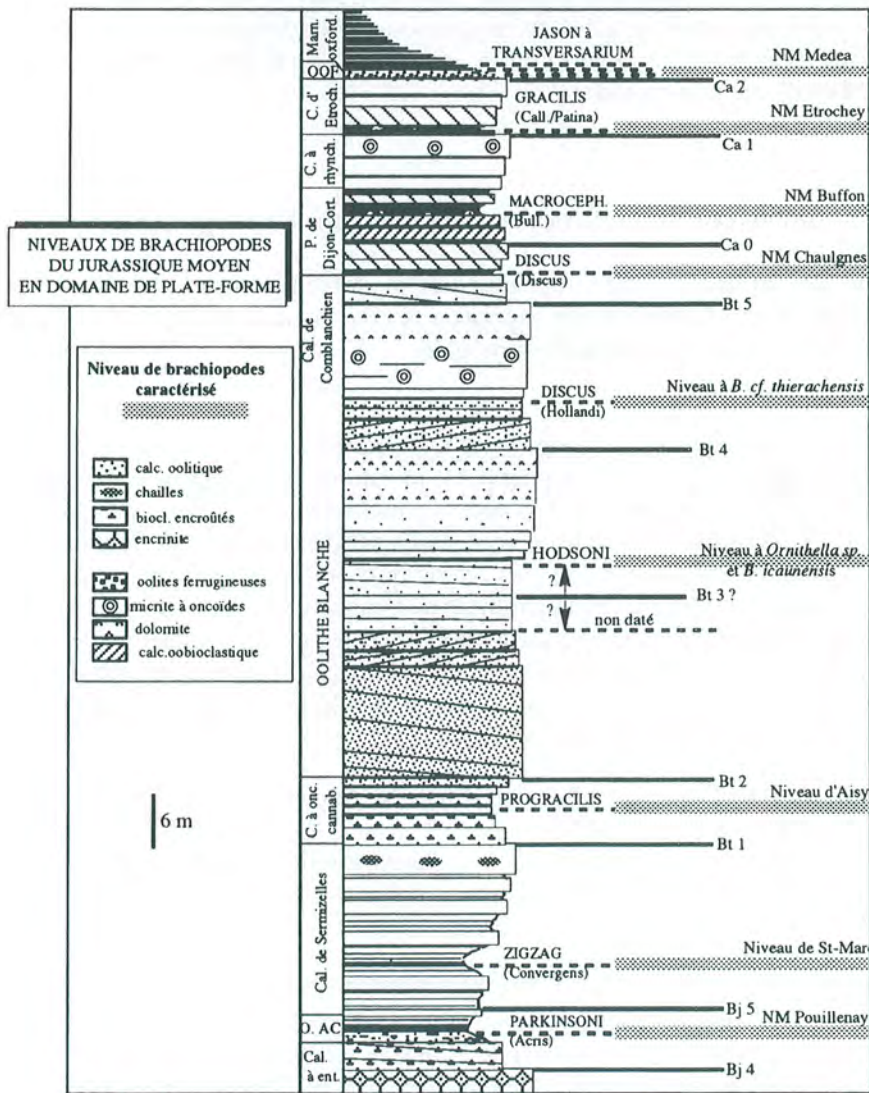


Fig. 67 - Distribution des niveaux à brachiopodes du Jurassique moyen en domaine de plate-forme. La coupe (d'après Jacquin *et al.*, 1992, complétée) est une série synthétique de la bordure sud-est du bassin de Paris. Les niveaux sont soit définis comme des niveaux majeurs, soit seulement présentés car n'ayant pas fait l'objet d'une étude aussi exhaustive que les premiers.

b/ niveaux à brachiopodes hors du Jurassique

Les exemples qui suivent ne peuvent prétendre être une revue bibliographique exhaustive de l'abondante littérature sur les brachiopodes, en particulier ceux du Paléozoïque. On ne citera que quelques études précises qui ont en commun d'avoir reconnu et analysé les peuplements de brachiopodes à partir de niveaux clairement identifiés.

- **Ordovicien inférieur du Pays de Galles** - Williams *et al.* (1981) décrivent en détail de nombreuses communautés, dont certaines sont enregistrées sous forme de lit coquilliers denses à brachiopodes articulés dominants. Ces niveaux de faune sont relativement plus denses et plus diversifiés (4 à 8 espèces de brachiopodes articulés) que les autres niveaux de la série. Ils se situent dans des faciès plus calcaires qui traduisent sans doute le maximum de profondeur atteint dans la série.

- **Silurien carbonaté du Williston basin (Canada)** - Johnson et Lescinsky (1986). Un niveau de brachiopodes pentaméridés ("Virginia bed") constitue un niveau-repère de grande extension dans le bassin. Il correspond à un "pic de transgression". Ce pic est reconnu dans d'autres bassins américains où sont identifiés des niveaux de brachiopodes équivalents.

- **Dévonien des Etats-Unis**. K. Parsons *et al.* (1988) distinguent plusieurs types de niveaux essentiellement à brachiopodes et autres faunes benthiques dont des "lits simples" et des lits complexes ou condensés. Les deux derniers s'opposent aux premiers par leurs caractères taphonomiques, la durée représentée (plusieurs milliers d'années), leur continuité et extension géographique (100 à 200 km). Chacun de ces niveaux constitue un niveau-repère grâce à son assemblage faunique particulier.

McGhee *et al.* (1991) analysent les réponses des communautés multispécifiques à brachiopodes à des événements transgressifs (T1 à T9, fig. 68) dans le Dévonien des Etats-Unis. Les transgressions mineures n'occasionnent que des substitutions et des variations quantitatives; des changements environnementaux liés aux transgressions majeures amènent une réorganisation importante des communautés. Ces deux modes de renouvellement rappellent fortement les changements observés dans les associations de la série callovienne d'Escoville (fig. 59) où les réorganisations de la faune sont liées aux surfaces de transgression à l'échelle des séquences ou des paraséquences.

Ces quelques exemples du **Paléozoïque** révèlent beaucoup de traits analogues à ceux du Jurassique moyen :

- valeur biostratigraphique de niveaux repères grâce à leurs associations caractéristiques;
- liaison entre complexité, diversité et extension du niveau à brachiopodes;
- relation avec les maximums d'inondation de cycles de variation du niveau marin;
- renouvellement et réorganisation des communautés reliés aux transgressions à différentes échelles.

- **Trias (Muschelkalk d'Allemagne)**. Plusieurs niveaux riches en brachiopodes caractérisent des horizons repères. Ce sont par exemple les Spiriferina Bank, Cycloïdes Bank, Bank der kleinen Terebrateln, Terebratelbank etc. (Aigner *et al.*, 1978; Bachmann, 1979; Hagedorn, 1982; Düringer, 1982). Le Cycloïdes Bank est une concentration de coquilles de *Coenothyris vulgaris* créée par une alternance de périodes de sédimentation ralentie et de dépôts plus rapides. Ces brachiopodes sont habituellement dispersés dans la série. Ce banc est interprété comme le résultat de la fixation de multiples générations de brachiopodes les unes sur les autres (fig. 69) après une installation pionnière sur une surface ferme ou durcie ou sur des coquilles de céphalopodes (rétroaction taphonomique). En général, ces concentrations de brachiopodes sont autochtones mais peuvent être remaniées sous forme de lits coquilliers remaniés par des tempêtes. Ces caractères sont aussi ceux des biostromes à spongiaires et échinodermes du Muschelkalk inférieur de Pologne (Badzioch 1985, 1989) où sont décrits des niveaux diversifiés à *Coenothyris vulgaris* et autres espèces de brachiopodes, associés à une faune épibenthique dominante.

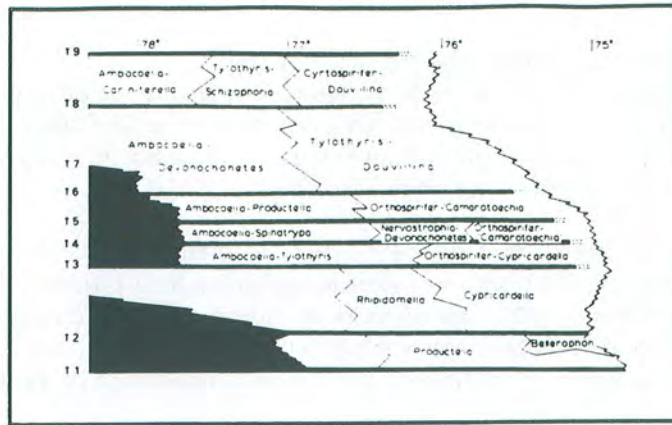


Fig. 68 - Exemples de niveaux à brachiopodes du Dévonien (McGhee *et al.*, 1991)
Des renouvellements interviennent à chaque événement transgressif (T1 à T9)

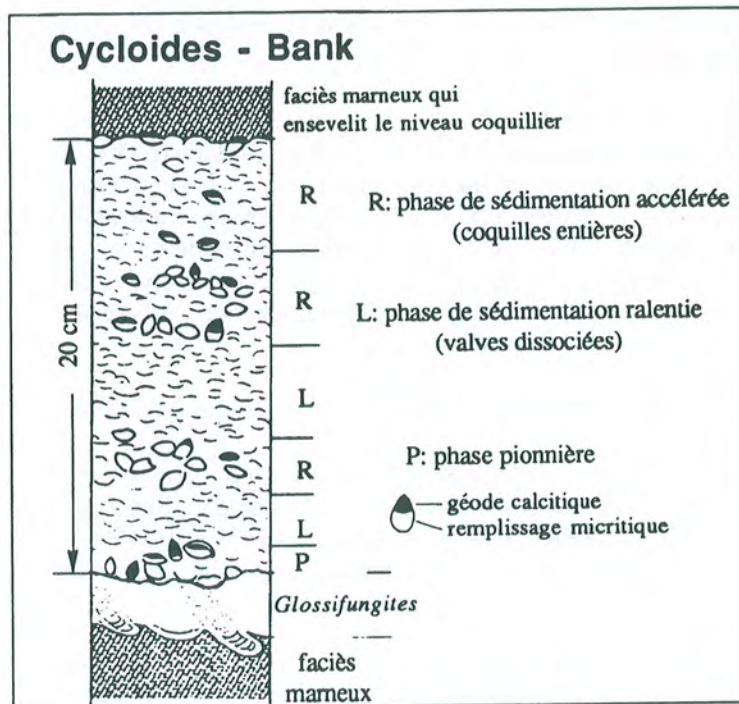


Fig. 69 - Coupe à travers un niveau repère à Térébratules du Muschelkalk. Elle révèle une succession de lits coquilliers différenciés qui résultent de vitesses de sédimentation fluctuantes. (d'après Aigner *et al.*, 1978).

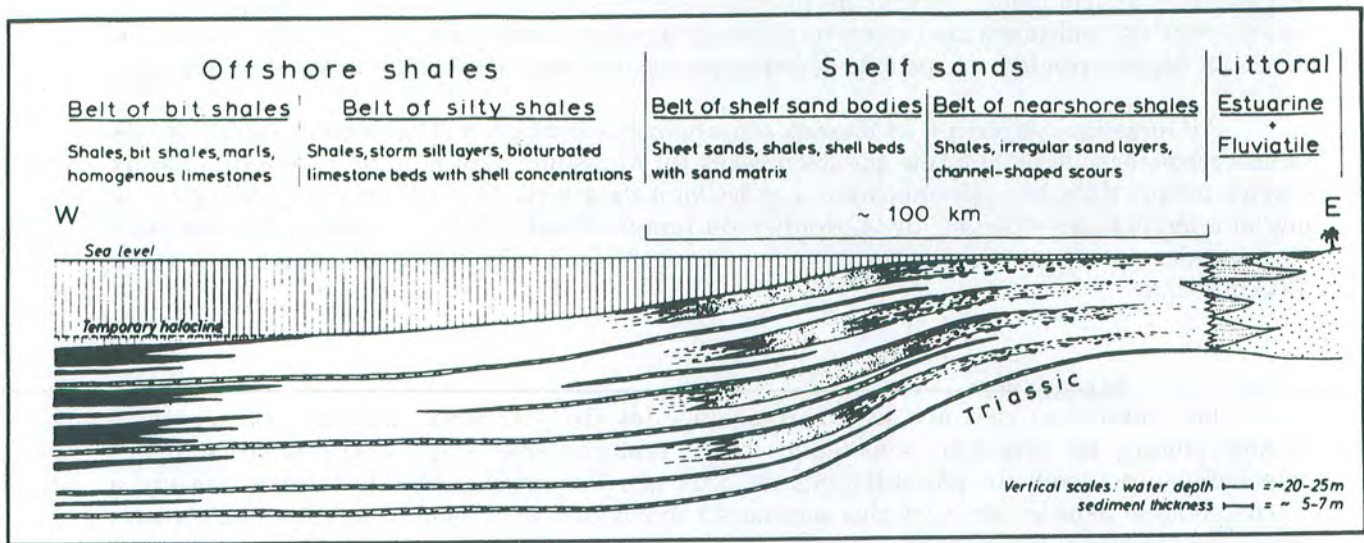


Fig. 70 - Exemple de niveaux coquilliers étendus (essentiellement à bivalves épi benthiques et brachiopodes) de l'Hettangien d'Allemagne; ils sont suivis du domaine de plate-forme au domaine off-shore. Ces dépôts se sont accumulés en période de sédimentation réduite et ont été modifiés par les tempêtes (Bloos, 1982).

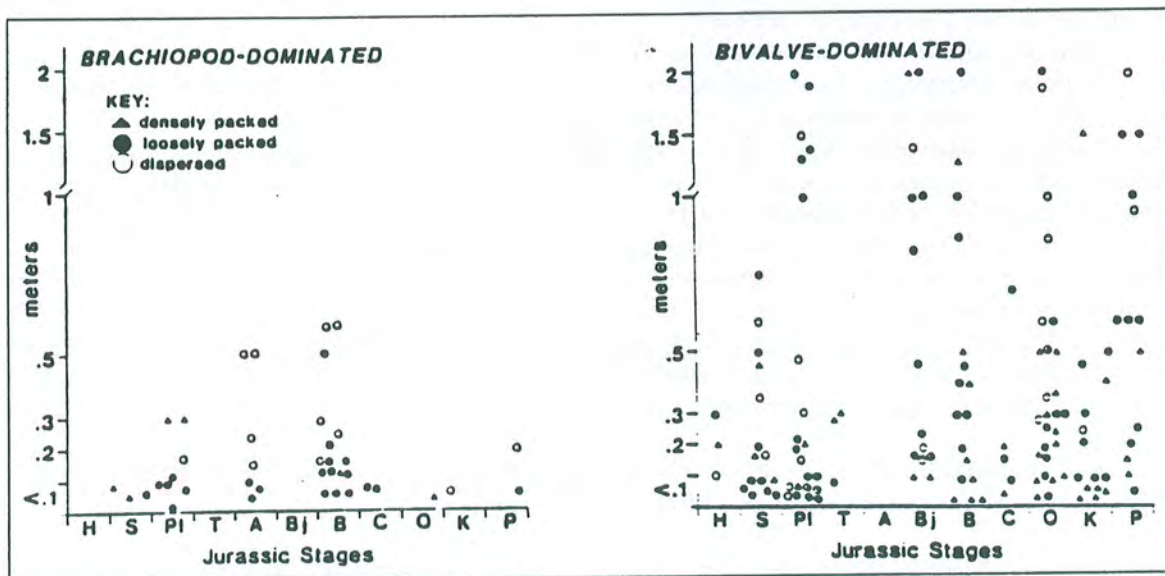


Fig. 71 - Différence de mode d'occurrence des assemblages benthiques resp. à brachiopodes et à bivalves du Jurassique d'Angleterre (d'après Kidwell, 1990). Les brachiopodes sont caractérisés par un mode de concentration "archaïque" (accumulations peu épaisses) et les bivalves par un style "moderne" (par référence aux niveaux coquilliers du Tertiaire).

Très peu de niveaux coquilliers ont été décrits comme tels dans le Lias. Des niveaux minces à bivalves dominants et brachiopodes servent de niveaux-repères dans l'Hettangien d'Allemagne (fig. 70 -Bloos, 1982). Ils contiennent des espèces de substrats durs dominants et d'autres de substrats meubles. Ils se sont déposés pendant une période de sédimentation réduite et ont subi les actions des tempêtes.

Au Jurassique supérieur, les niveaux à brachiopodes semblent a priori aussi étendus dans les séries carbonatées de plate-forme que les niveaux du Jurassique moyen. Cette notion de niveaux repères ressort dans leur dénomination: *e. g.* les *Inconstans* beds de l'Oxfordien du Dorset ou "le niveau à térébratules violettes" de l'Oxfordien du Jura (Gaillard, 1983). Au Crétacé, les niveaux à brachiopodes sont bien moins fréquents que les niveaux à bivalves, préfigurant les niveaux de faune du Cénozoïque.

c/ conclusion

Les caractères des niveaux de brachiopodes du Jurassique moyen, leur contexte stratigraphique, les processus sous-tendus et les renouvellements qui s'opèrent au sein des associations ne semblent pas différents de ceux que l'on trouve dans les autres niveaux à brachiopodes et dans les séries les plus anciennes, contemporaines de la radiation des brachiopodes articulés à l'Ordovicien (Gould et Calloway, 1980; Babin *et al.*, 1992). **Ces caractères spécifiques en font souvent des niveaux stratigraphiques repères.** La concentration des coquilles n'est pas le simple résultat d'une condensation passive mais aussi celui d'une concentration active où l'existence de substrats durs en permanence sur le fond, en raison d'une sédimentation ralentie, favorise la fixation des brachiopodes au moins aux stades juvéniles (réroaction taphonomique). Ce mode d'occurrence est-il un attribut spécifique aux brachiopodes?

4/Mode d'occurrence archaïque et moderne des faunes benthiques

Par traitement numérique des catégories supraspécifiques du "Fossil Record", Sepkoski (1979) distingue trois faunes fondamentales :

- la faune cambrienne dominée par les Trilobites;
- la faune paléozoïque post-cambrienne à brachiopodes, crinoïdes, bryozoaires; elle naît à la suite des radiations ordoviciennes et s'étend jusqu'à la fin du Permien;
- la faune post-Paléozoïque, où les mollusques prennent une part grandissante surtout au Tertiaire. Ce vaste ensemble masque la diversité de la faune du début du Mésozoïque (Trias et Jurassique). Bambach (1983) montre que la diversité de la dernière faune s'accompagne d'une expansion et d'une occupation plus complète du spectre écologique et spatial offert aux communautés benthiques, bénéficiant surtout à l'endofaune. Cette diversification des niches et habitats est mesurée par d'autres paramètres par Sepkoski (1988). Ainsi, d'une manière générale, tout ce qui restreint l'endofaune et la bioturbation par rapport à l'épifaune de substrats durs (anaérobiose etc...) donne aux niveaux de faune un cachet anachronique (Sepkoski *et al.*, 1991) en rapprochant leur structure écologique de celle des communautés du Paléozoïque.

Les communautés à brachiopodes du Jurassique, bien que situées au sein de la troisième faune, n'ont pas les caractères des communautés à mollusques cénozoïques.

S. Kidwell (1990) examine les différences de mode de préservation et de concentration des dépôts coquilliers en regard de l'évolution des communautés. Elle distingue deux styles d'enregistrement des conditions écologiques et taphonomiques auxquelles sont soumises les communautés benthiques:

- **un mode archaïque**, pour le Paléozoïque et le trias caractérisé par des accumulations peu épaisses (quelques décimètres) tabulaires, dominées par les brachiopodes et d'autres organismes épibenthiques;
- **un mode moderne**, pour le Crétacé et le Cénozoïque dont les concentrations ont une épaisseur variée (quelques centimètres à plusieurs mètres), dominées par les mollusques épibenthiques et endobenthiques.

Entre ces deux périodes bien différenciées, le Jurassique apparaît comme un moment clé (Kidwell, 1990). Une première étude sur les séries anglaises montre que les deux styles de concentrations existent. Comme au Paléozoïque, chacun d'eux correspond à un groupe d'organismes dominants: brachiopodes ou bivalves (fig. 71). Ainsi les niveaux à brachiopodes dominants au Jurassique se placent encore dans la continuité de ceux que l'on connaît plus largement dans le Paléozoïque. Les communautés à bivalves, bien qu'écologiquement archaïques, sont modernes pour ce qui concerne les processus de concentration.

Il semble donc que les communautés à brachiopodes ont des attributs dynamiques particuliers dont le résultat stratigraphique est le même depuis le Paléozoïque. Ces niveaux sont la trace de la **conjonction de contextes favorables** (sédimentation ralentie, substrats durs) pour les niveaux les plus épais et d'**attributs phylogénétiques** (résistance relativement faible des coquilles à l'altération, en raison d'une importante trame organique; ou encore la fécondité des brachiopodes relativement faible relativement à celles des bivalves, qui empêche une prolifération trop importante, v. Kidwell, 1990).

Toutes ces considérations demandent l'établissement de critères standards de description pour comparer les niveaux à brachiopodes et décrypter les différentes dynamiques qu'ils impliquent.

B/CLASSIFICATION GENETIQUE DES NIVEAUX A BRACHIOPODES

Comment décrypter l'information contenue dans les niveaux à brachiopodes? Ces niveaux sont le résultat d'une certaine dynamique qui est enregistrée sous forme condensée et donc difficilement lisible. De plus, les pertes d'information sont évidentes et ces niveaux peuvent comprendre des événements multiples amalgamés. Les processus taphonomiques peuvent davantage encore masquer l'information biologique initiale, surtout dans un contexte de sédimentation ralentie.

De nombreux travaux ont contribué à définir une méthode descriptive de tels niveaux en utilisant les critères biostratigraphiques et taphonomiques qui permettent de retrouver les conditions de fossilisation ou de transport des restes coquilliers. Dans le même temps, le concept de communauté et paléocommunauté a été largement appliqué à de très nombreux cas fossiles depuis les années 60 et surtout au cours des années 70, renforcés par les comparaisons avec l'Actuel. Ils ont abouti à la définition des critères biologiques, taphonomiques, sédimentologiques susceptibles de faire ressortir le maximum d'information des niveaux coquilliers, et analyser les processus et leur cinétique (v. publications de S. Kidwell). La dernière méthodologie publiée (Kidwell, 1991a) est adaptée ici pour la description des niveaux de faune. Elle permet d'accéder à l'histoire, aux processus et à l'échelle de temps nécessaire à une telle mise en place.

1/ description des niveaux de faune

a/Méthode

Les critères descriptifs sont regroupés en quatre catégories : stratigraphiques, sédimentologiques, paléontologiques, taphonomiques.

- Les caractères stratigraphiques sont acquis à partir de l'observation de terrain. Ils concernent la dimension physique du niveau de faune considéré comme un corps en trois dimensions avec une

NIVEAUX MAJEURS A BRACHIOPODES

CARACTERES STRATIGRAPHIQUES

NIVEAU MAJEUR	épaisseur	extension	contact basal	contact sup.	géométrie et contacts latéraux	complexité interne	position séq. et surfaces sign.
CHATEAUVILLAIN	< 0,5 m	bassin de Paris	surface d'érosion	surface d'érosion	Niveau étendu	homogène; microstratigraphie non décriptable	intervalle condensé
LA CELLE	0,5 à 2m	Cher ≈ 60 km	surface de troncature	surface d'érosion	Niveau étendu	lits discernables séparés par des calcarénites	TST, sous la mfs
ETROCHEY	0,5 à 2-3 m	Côte-d'Or, Jura ≈ 200 km	surface d'érosion	tranché (surface des bioc.)	lenticulaire; passe à des lits loc. (Jura)	microstrat complexe liée à l'hétérogénéité et aux cavités des bioconstructions	TST, au dessus d'une disc. majeure (SB)
LADOIX		Bourgogne, Jura, Lorraine ≈ 250 km	surface d'érosion	tranché ou graduel	Niveau étendu; forme en coin et biseautage à grande échelle (100m)	microstrat complexe: lits multiples de coq., niveaux mameux sans coq., et calcarénites	TST, au dessus d'une disc. majeure (SB)
VENDOEUVRE	≈ 0,5 à 1 m	Normandie, Maine, Centre BP, Lorraine ≈ 500 km	surface bioturbée	graduel vers lits loc.	Niveau étendu; passe à des niveaux localisés	peu de lits différenciés; assez homogène	base du TST, au dessus d'une disc. majeure (TS)
ESCOVILLE	≈ 10 m	Normandie, Maine, Centre BP ≈ 400 km	graduel à partir de lits localisés	surface bioturbée	Niveau étendu; passe à des niveaux localisés (fig. 90)	lits discernables dans les alt. mamo-calc.; plus amalgamés vers le haut; séparés par des niveaux de coquilles dispersées	SMW; passage d'un régime progredient à agradant ?
BUFFON	qq. cm à 50 cm	Yonne, Côte-d'Or 150 x 100 km	tranché; surf. perforée ou bioturbée	tranché; surf. bioturbée; <i>Thalassinoides</i>	Niveau étendu, épais au contact des bioconstructions (v. fig. 79)	assez homogène et bioturbé; lits multiples: (v. fig. 79)	base de paraséq. (TST); au dessus d'une s. d'inond. et sous la mfs
CHAULGNES	qq. cm à 2-3 m	bassin de Paris en entier	graduel PF: s. d'érosion, perforée	s. biot., perforée PF: graduel	Niveau étendu	pas de microstrat. interne (v. fig. 22); homogène et bioturbé	base du TST, au dessus d'une disc. majeure (TS)
LUC	≈ 2,5 m	Norm. --> Centre b. P. ≈ 250 km	surf. d'omission, perforée	surface d'érosion	Niveau étendu	microstratigraphie complexe (v. fig. 82); lits de coq. différenciés et niv. mameux	HST condensé; au dessus de la mfs et sous la SB
CAMPAGNETTES	3 - 4 m	Normandie --> Centre b. Paris ≈ 250 km	surface d'érosion, perforée	graduel vers calc. bioclastiques	Niveau étendu; contacts latéraux non connus	microstratigraphie complexe (v. fig. 83); lits élémentaires discernables surtout à la base; niv. mameux discontinus présents	base du TST, au dessus d'une disc. majeure (TS)
SAINT-BENIN	≈ 1 m	Nièvre, Centre b. Paris, Maconnais ≈ 300 km	tranché	tranché; surf. bioturbée	Niveau étendu; passe à niv. loc. ou NM de Norm.	pas de lits élémentaires	au voisinage de l'inondation maximale
CHAMPLEMY	≈ 1 m	Cher, Nièvre, Jura, Lorraine, ≈ 300 km	variable: souvent tranché (surface bioturbée)	graduel	Niveau étendu; passe à des niv. loc. en domaine distal et vers la plate-forme	pas de lits élémentaires	au voisinage de l'inondation maximale

Fig.72 - Caractères stratigraphiques des niveaux majeurs à brachiopodes

CARACTERES SEDIMENTOLOGIQUES

NIVEAU MAJEUR	matrice	équiv. hydraulique de la matrice	concentration des coquilles	structures sédimentaires associées	grains accessoires
CHATEAUVILLAIN	boueuse calcaire	plus mobile que les coquilles	dense	aucune	oolites ferrugineuses, glauconie?
LA CELLE	boueuse puis bioclastique	plus mobile que les coquilles	dense	quelques lits obliques	
ETROCHEY	boueuse, bioclastique ou absente	plus mobile que les coquilles	très dense dans les cavités des bioconstructions ou coq. dispersées	remplissages de cavités	oolites pyriteuses
LADOIX	variable: boueuse argileuse ou bioclastique	plus mobile que les coquilles	très dense autour des biohermes; faible à l'inférieur avec encroût.	quelques lits obliques latéraux aux biohermes	galets perforés et encroûtés
VENDOEUVRE	boueuse argileuse et quartzreuse	plus mobile que les coquilles	dense à la base, de plus en plus dispersées vers le haut	aucune	quelques grains ferrugineux, oolites ferrugineuses (Sarthe), bois
ESCOVILLE	boueuse argileuse et quartzreuse	plus mobile que les coquilles	densité élevée dans chacun des lits qui composent le niveau	lits plans	
BUFFON	boueuse argileuse peu bioclastique	plus mobile que les coquilles	assez lâche; concentration forte près des bioconstructions (fig. 79)	aucune, parfois lits plans	grains encroûtés
CHAULGNES	boueuse calc. argileuse	plus mobile que les coquilles	coq. dispersées à la base; de plus en plus denses vers le haut	figures de bioturbation et plages de marnes vertes	grains encroûtés
LUC	boueuse argileuse puis calcaire	plus mobile que les coquilles	densité élevée à la base; diminue vers le haut	imbrication d'oncoïdes lentilles marnées à la base	grains ferrugineux
CAMPAGNETTES	boueuse à la base puis plus bioclastique	au sommet: presque équival. aux coquilles à la base: plus mobile	très dense à la base, puis lits de coquilles brisées	lits concordants avec la stratification à la base; puis lits bioclastiques lég. obliques	grains et bioclastes ferrugineux
SAINT-BENIN	boueuse argileuse	plus mobile que les coquilles	dense	lits argileux internes?	grains ferrugineux
CHAMPLEMY	boueuse calc. argileuse	plus mobile que les coquilles	lâche en général variété de concentration: lumachelles plus denses et coquilles dispersées	aucune concentration de coquilles non stratifiées	oolites ferrugineuses (Jura)

Fig. 73 - Caractères sédimentologiques des niveaux majeurs à brachiopodes

NIVEAUX MAJEURS A BRACHIOPODES

CARACTERES PALEONTOLOGIQUES

NIVEAU MAJEUR	Richesse spécifique	taxons (sauf brachiopodes)	spéctre écologique	min. originelle et finale remplissages	biocostructions
CHATEAUVILLAIN	forte	bivalves gastéropodes	épif. susp. subst. durs endof. susp. subst. mou	remplissages en géodes (brach.) moules internes (biv. endo.)	NON
LA CELLE	assez forte	bryozoaires?	épif. susp. subst. durs épizoaires, endof. rare	remplissages partiels	NON
ETROCHEY	assez faible	bivalves ostréidés spongiaires et bryozoaires	épif. susp. subst. durs épizoaires, endof. rare	remplissages partiels ou absents	OUI - biohermes de coraux à encroûtements concentriques
LADOIX	forte	spongiaires et bryozoaires bivalves ostréidés échinides	épif. susp. subst. durs épizoaires endof. susp. subst. mou	remplissages sédimentaires (brach.) moules internes (biv. endo.)	OUI - biohermes à spongiaires
VENDOEUVRE	forte	bivalves ostréidés gastéropodes serpulidés	épif. susp. subst. durs endof. susp. subst. mou	remplissages en géodes (brach.) moules internes (biv. endo.)	NON
ESCOVILLE	faible puis forte	bivalves ostréidés gastéropodes serpulidés	épif. susp. subst. durs épizoaires endof. susp. subst. mou épif. subst. mou	remplissages en géodes, remplissages rares (brach.) moules internes (biv. endo.)	NON
BUFFON	assez faible	bivalves gastéropodes	épif. susp. subst. durs endof. susp. subst. mou épif. subst. mou	remplissages de la matrice (brach.) moules internes (biv. endo.)	OUI - biohermes de coraux
CHAULGNES	forte	bivalves crinoïdes	épif. susp. subst. durs endof. susp. subst. mou	remplissages en géodes (brach.) moules internes (biv. endo.)	NON
LUC	forte	bryozoaires branchus bivalves	épif. susp. subst. durs endof. susp. subst. mou	remplissages en géodes (brach.) moules internes (biv. endo.)	NON
CAMPAGNETTES	forte; plus faible dans chaque lit	bivalves ostréidés bryozoaires	épif. susp. subst. durs endofaune rare	remplissages en géodes (brach.) moules internes (biv. endo.)	NON biohermes à spongiaires au-dessus (St-Aubin)
SAINT-BENIN	forte	bivalves échinides	épif. susp. subst. durs endof. susp. subst. mou	remplissages en géodes (brach.) moules internes (biv. endo.)	NON
CHAMPLEMY	forte	bivalves échinides	épif. susp. subst. durs endof. susp. subst. mou	calcite conservée (brach., échin.) aragonite disparue moules internes (biv. endo.)	NON

Fig. 74 - Caractères paléontologiques des niveaux majeurs à brachiopodes

NIVEAUX MAJEURS A BRACHIOPODES

CARACTERES TAPHONOMIQUES

NIVEAU MAJEUR	Articulation	tri par tailles	abrasion	orientation	bioérosion	engorgements	exhumation	bioturbation
CHATEAUVILLAIN	articulés	non	non	aucune orient. préf.	présente	peu fréquents	oui	présente
LA CELLE	articulés et désarticulés	non	non	aucune orient. préf.	?	peu fréquents	?	présente
ETROCHEY	artic. cavités à valves dissociées	non	dans certaines cavités des biohermes	non en position de vie <i>Perna</i> transportées ou en pos. vie, en gerbes	importante: <i>lithophaga</i> , algues etc...	très importants (B.E.C.); complexes d'huître. spong., bryo., serp., alg.	oui	présente
LADOIX	variable: artic. à la base désartic. lat. biohermes	latéralement aux biohermes	latéralement aux biohermes	non en position de vie coq. litées, transportés	importante, surtout vers le haut: <i>lithophaga</i>	très importants (bioher.); complexes de spong., serp., bryo., huître.	oui	présente
VENDOEUVRE	coquilles articulées sauf huîtres	non	non	non en position de vie non transportés	présente	épizoaires (fig. 60)	non?	présente
ESCOVILLE	coquilles articulées sauf huîtres	non	non	non en position de vie non transportés	présente: perforation de brachio. par gastéropodes	répandus: épizoaires sur brachiopodes et congénères (<i>Catinula</i> , <i>Ostreidés</i> .. fig. 58, 60)	non?	localisée hors des lits à brachiopodes
BUFFON	génér. articulés qq. lits de valves désartic.	probable vers le haut	non	non en position de vie non transportés (cf. fig. 79)	présente	peu fréquents: <i>Peronidella</i> sur bivalves, serpules sur brachiopodes	vraisemblable	présente
CHAULGNES	articulés	non	non	non en position de vie; dans les terriers de la s. bioherm. inf. en domaine de PF	?	assez répandus: variable d'un gisement à l'autre	?	fréquente
LUC	articulés puis valves dissociées	probable vers le haut	coq. usées vers le haut	non en position de vie bryoz. couchés à la base biv. endo. en pos. vie	présente	très répandus: v. fig. enc. algaires (oncoïdes)	vraisemblable	fréquente
CAMPAGNETTES	br. et bryo. articulés à la base puis v. dissociées	fréquent vers le haut	bryoz. usés vers le haut	≈ en position de vie à la base; puis transportés	présente	très répandus: épizoaires selectifs suivant les coquilles (cf. fig. 84) algues (oncoïdes)	vraisemblable mais pas de preuves directes	présente
SAINT-BENIN	brach. articulés et désarticulés	non	non?	non en position de vie non transportés	rare	répandus: serpules, huîtres	oui	abondante
CHAMPLEMY	brach. articulés qq. bivalves désartic.	non	non	non en position de vie non transportés	rare perforations sur moules int.	répandus: épiz. et fixation congénér. ou sur m. int. (huîtres, serpules)	oui: érimides et m. int. de bivalves fouisseurs encroûtés	abondante

Fig. 75 - Caractères taphonomiques des niveaux majeurs à brachiopodes

épaisseur, une extension, dans les unités stratigraphiques, une anatomie plus ou moins complexe. Ils sont replacés également par rapport aux surfaces et aux cortèges de l'analyse séquentielle. L'épaisseur est celle qui a été mesurée directement, la valeur donnée par le tableau (fig. 72) est un intervalle de variation. L'extension est un ordre de grandeur, la valeur indiquée est celle de la plus grande longueur d'extension estimée. Les contacts indiqués sont les plus fréquemment observés; une certaine variabilité existe sur toute l'extension d'un niveau de faune. Ceux-ci sont difficiles à définir dans le cas de lits localisés. La géométrie concerne la forme du niveau en trois dimensions; le terme "étendu" qualifie des niveaux tabulaires sans épaissement; la géométrie peut être lenticulaire, ou en coin.

Les caractères importants de l'anatomie interne sont ceux qui découlent de la complexité microstratigraphique : existence ou non de lits discernables et donc d'événements fauniques individualisés; présence de surfaces bioturbées, terriers, etc...

- **Les caractères sédimentologiques** participent, avec les critères stratigraphiques, à la reconnaissance des processus de mise en place et de concentration des dépôts coquilliers. Les caractères donnés par S. Kidwell (1991a) sont surtout valables pour les concentrations à matrice détritique. On n'a retenu que cinq caractères qui concernent: la nature de la matrice, sa compétence hydrodynamique (plus mobile ou moins mobile que les coquilles, pour juger de l'autochtonie des coquilles), la concentration plus ou moins poussée des coquilles, les structures et grains accessoires associés.

- **Les caractères paléontologiques** apportent principalement des informations sur la biologie des espèces qui ont fourni les coquilles (richesse, espèces, taxons, écologie) et sur leur mode de conservation (moulage, remplissages partiels ou vides avec géode calcitique...).

- **Les caractères taphonomiques** enfin, aident à reconstruire l'histoire des coquilles avant, pendant et après le processus de concentration. L'orientation des coquilles est rarement celle de la position de vie de l'animal sauf pour certains bivalves fouisseurs. Cela ne signifie pas un déplacement long puisque, dans une tranche de temps relativement longue correspondant à chaque niveau, les coquilles peuvent subir de nombreuses perturbations, même mineures. Les encroûtements décrits ici concernent aussi les épizoaires observés sur les coquilles.

Ainsi ces critères standards, appliqués aux niveaux majeurs et localisés de cette étude, aident à caractériser à la fois les processus biologiques et physiques qui ont abouti à leur formation. Ils permettent ainsi une appréciation plus critique de l'échelle de temps pour l'analyse des processus évolutifs ainsi que la possibilité d'accéder aux facteurs dynamiques qui peuvent jouer sur les populations (interactions biotiques, rétroaction taphonomique).

b/ résultats

Les résultats de cette description-standard des niveaux de faunes apparaissent dans les tableaux correspondants (fig. 72 à 75 et fig. 83 à 86). On fera tout d'abord quelques remarques sur les particularités de certains niveaux que le tableau ne peut pas prendre en compte. Ensuite, viendra une description plus précise de quelques niveaux majeurs et localisés.

Remarques :

- le niveau majeur de St-Bénin n'a pas été directement observé; les informations viennent de l'état des fossiles en collection et des descriptions (Delance et al., 1979).
- dans les niveaux majeurs des Campagnettes et de Luc (voir fig. 82 et 84), des épizoaires sont très abondants (voir tableau de comptages fig. 84).
- le niveau majeur de Chaulgnes est très variable car pour des raisons de dénomination, un seul niveau continu a été défini depuis le domaine distal, jusqu'au domaine de plate-forme. En outre, tous les points d'observation ne permettent pas de répondre simultanément à tous les critères.
- le niveau majeur de Buffon est apparemment plus simple que les précédents. Avec le niveau majeur d'Etrochey, c'est un niveau de faune associé à des bioconstructions à coraux (voir fig. 76-77 et fig. 79-81).
- le niveau majeur d'Escoville est particulier : tout d'abord par son épaisseur. C'est en réalité une suite de lits plus ou moins discernables, non limitée à la base, couverte par une surface bioturbée.

Chacun de ces lits, s'ils étaient plus clairement définis, entreraient dans la classe des lits localisés. Bien que composé de lits localisés, la grande extension de ses associations caractéristiques en fait un niveau majeur. Les lits sont de plus en plus amalgamés vers le haut. De même les épizoaires et surtout les ostréidés sont de plus en plus denses. Ces tendances sont parallèles à l'enrichissement en espèces décrits dans la première partie.

- le niveau majeur de la Celle est composé de plusieurs lits séparés par des calcarénites de concentrations denses de coquilles. Il apparaît là aussi relativement simple pour tous ses critères taphonomiques.

c/ exemples détaillés de niveaux majeurs

- **Le niveau majeur d'Etrochey** : les bioconstructions à encroûtements concentriques.

Le niveau de brachiopodes (association à *Torquirhynchia sp.*) est développé conjointement aux bioconstructions et aux encroûtements concentriques à huîtres et spongiaires (voir fig. 15). Ce sont les encroûtements et la comparaison de l'état de conservation des bioconstructions dans les 3 unités qui aident à la compréhension des processus sous-tendus par ce niveau majeur.

les coraux dans les trois unités

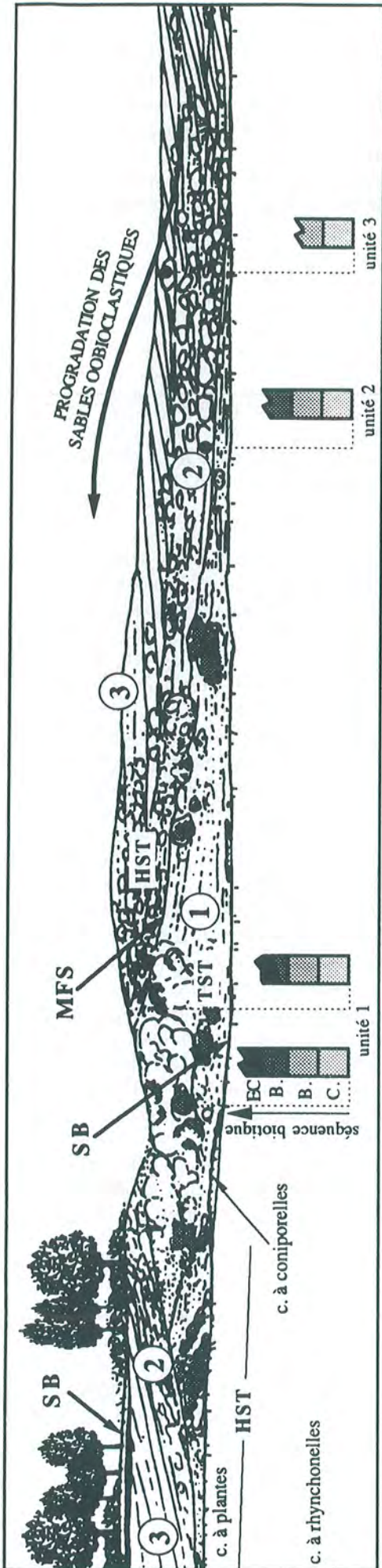
Les bioconstructions de l'unité 1 sont de grande taille, très complexes et associent par ordre d'importance les coraux, les huîtres, les spongiaires, les bryozoaires, les cyanobactéries. Les coraux sont généralement encroûtés et perforés. Certaines colonies portent des croûtes minces ou épaisses (3 à 15 centimètres) constituées de couches de valves d'huîtres (3 à 4 centimètres) fixées les unes sur les autres, associées à des spongiaires tubulaires (pharétronides du genre *Peronidella*) et des bryozoaires (fig. 15 -A et photo n° 6). Des perforations affectent le cortex d'encroûtements. Des fragments de coraux servent de nucléus à des boules à encroûtements concentriques (b.e.c.). Les vides du cortex (espaces inter-valves et perforations) sont partiellement remplis par une micrite à spicules de spongiaires présentant des structures laminaires plus sombres suggérant une origine pour partie microbienne. Les cavités restantes sont tapissées de ciments précoces isopaques (milieu infratidal) et de sparite diagénétique tardive. Les b.e.c. sont généralement entourés d'une couche micritique qui, elle aussi, peut être perforée.

Les colonies de l'unité 2 au nord sont perforées et présentent de profondes cavités (biocorrosion) qui peuvent être remplies par le sédiment oolitique et bioclastique à *Perna* dont les litages démontrent une mise en place *per descensum* et donc relativement rapide (fig. 15-B). Au sud, certaines colonies composites sont interstratifiées dans les calcarénites (fig. 15-C et photo n°5); elles ne portent pas d'encroûtements. Ces observations laissent entrevoir plusieurs cycles enfouissement/croissance des constructions en lutte contre la sédimentation. La faune benthique est concentrée autour des constructions isolées qui semblent avoir joué le rôle d'abri face à la progradation des dunes calcarénitiques (fig. 15-C). Quelques bivalves fouisseurs dont les siphons rejoignent le plan de stratification représentant le pente sédimentaire témoignent de périodes d'interruption des apports calcarénitiques pendant lesquelles a lieu la croissance des colonies.

Les coraux de l'unité 3 sont de plus petite taille, plus aplatis et plus dispersés au sein des sables oobioclastiques. Ils ne portent pas d'encroûtements ni de perforations. Ces caractères semblent résulter d'une inhibition de leur croissance et de l'installation des organismes épizoaires par des apports sédimentaires plus envahissants.

Séquence biotique et rétroaction taphonomique

La dégradation différentielle des coraux dans l'unité 1 permet de définir **une séquence d'activité biotique** (Garcia *et al.*, 1989 et fig. 76) depuis l'installation et le développement des bioconstructions jusqu'à leur dégradation en tant que substrats de fixation de la faune épibenthique (encroûtements concentriques- fig. 77- 1 à 3). Elle s'inspire de l'exemple de la séquence verticale de transformation d'un patch-reef des Bermudes (Scoffin, 1972).



installation des huîtres et spongiaires + faune épibenthique sessile (brachiopodes, bivalves, épizoaires, épilithes...)

SEQUENCE D'ACTIVITE BIOTIQUE AVEC RETROACTION TAPHONOMIQUE

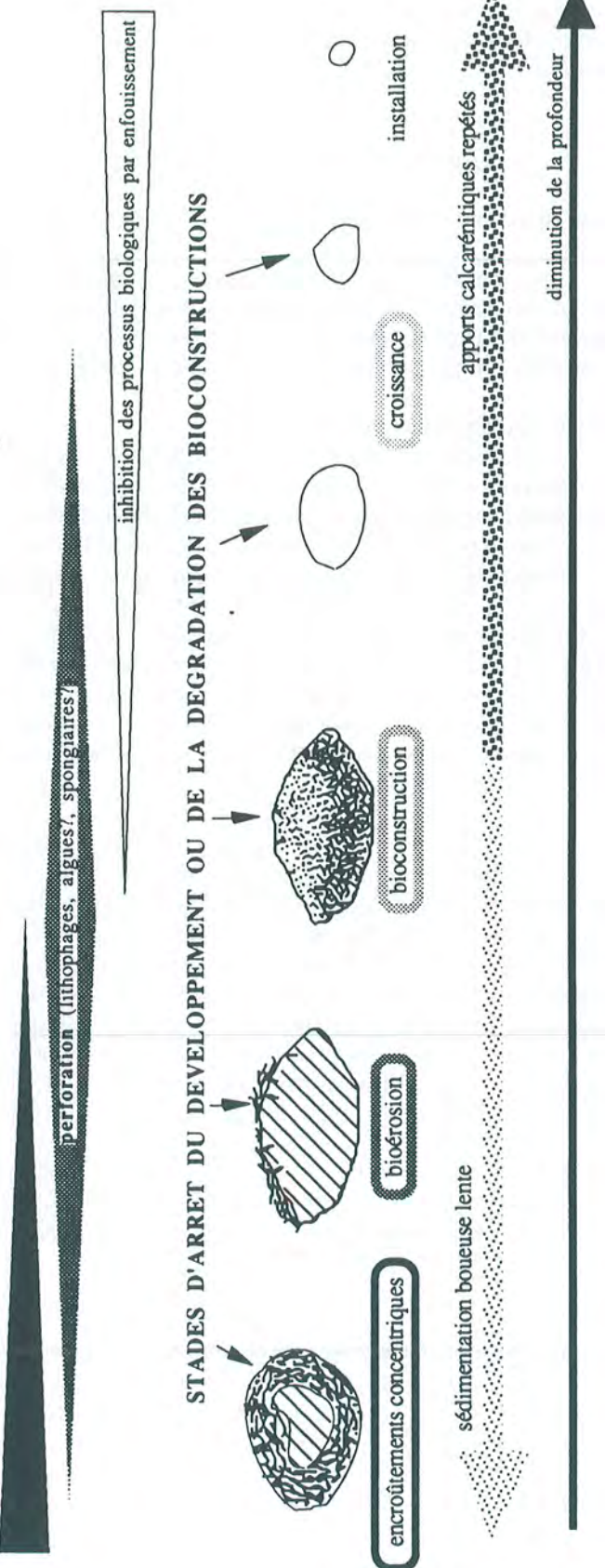


Fig. 76 - Interprétation séquentielle des Calcaires à coraux d'Etochey et séquence d'activité biotique depuis l'installation et le développement des bioconstructions jusqu'à leur dégradation en tant que substrats de fixation de la faune épibenthique (encroûtements concentriques). Le premier facteur limitant mis en cause semble être l'enfouissement sous des apports calcarénitiques répétés allant avec la diminution de profondeur. Il bloque la succession biotique à un stade de plus en plus précoce au cours du temps (cf. cartouches des unités 1 à 3).

Au cours de la croissance, ou après la mort des coraux, les parties nécrosées des colonies sont attaquées par des perforants (*Lithophaga*, algues, éponges?). Cette bioérosion, plus ou moins intense, peut isoler des fragments de polypiers qui sont alors colonisés par les encroûtants et les épizoaires (huîtres et spongiaires et faune épibenthique sessile (brachiopodes, bivalves, bryozoaires, serpules etc.). La phase d'utilisation des substrats peut débiter sur des colonies encore vivantes. Les cavités créées entre les b.e.c., ou au sein des bioconstructions, peuvent aussi permettre la vie d'organismes cryptiques sciaphiles comme les spongiaires pharéronides (Vacelet, 1984; Vasseur, 1984). Cette séquence d'activité biotique procède par **rétroaction taphonomique** (voir première partie). En effet tous les organismes épibenthiques sessiles contribuent à offrir des substrats de fixation pour des congénères ou pour d'autres espèces épibenthiques, ce qui aboutit à une sur-représentation de ce groupe écologique et des brachiopodes dans celui-ci.

Expression différentielle de la séquence au cours du temps dans les trois unités (fig. 76)

La séquence biotique est de moins en moins aboutie de l'unité 1 à l'unité 3. Les caractères taphonomiques de l'unité 1 impliquent un faible taux de sédimentation, sous forme de pluie de boue argileuse et carbonatée suffisamment lente pour ne pas inhiber les organismes suspensivores et laisser constamment libres les substrats. Dans ce contexte, la séquence se poursuit jusqu'aux stades les plus complexes (b.e.c.). Les observations relatives aux unités 2 et 3 montrent que la séquence est bloquée aux stades initiaux de bioérosion voire aux stades d'installation et de développement des colonies. La répétition de cycles -développement des colonies/enfouissement- permet d'expliquer la présence des bioconstructions composites installées sur les pentes de progradation. Elles se sont développées dans un contexte d'apports calcarénitiques répétés alternant avec des périodes de vacuité sédimentaire.

L'expression différentielle de la séquence biotique au cours du temps va de pair avec une diminution de la profondeur traduite par les progradations des différentes unités et l'augmentation de l'énergie du milieu.

Comparaison avec les biostromes à *Placunopsis ostracina* du Trias germanique (fig. 78)

Ces bioconstructions et les processus de formation ont été décrites par différents auteurs en Allemagne (Aigner *et al.*, 1978; Bachmann, 1979; Hagdorn, 1982), en Alsace (Düringer, 1982; 1985) et dans le Trias de Provence (Masse et Philip, 1988). Elles sont formées par l'agrégation de bivalves de l'espèce *Placunopsis ostracina* (*Terquemiiidae*) collés les uns sur les autres au cours des générations successives, généralement à partir d'un galet lithifié (fig. 78). Les bioconstructions à *Placunopsis* forment des boules à cortex plus ou moins épais ou des piliers verticaux. Leur genèse comprend plusieurs cycles installation-enfouissement- remaniement par des tempêtes (fig. 78), dont le bilan sédimentaire est négatif ("tempestitic condensation"). Le développement des bioconstructions favorise les perforants et la fixation des bivalves épibyssaux. Le remaniement expose à nouveau les moules internes qui peuvent à leur tour jouer le rôle de supports pour la faune épibenthique.

En dépit des différences taxonomiques, les analogies phénoménologiques des biostromes à *Placunopsis ostracina* (Muschelkalk supérieur d'Allemagne, Hagdorn, 1982) et des b.e.c. d'Etrochey sont remarquables. Les points communs sont la présence d'un nucléus issu du remaniement, la croissance concentrique par l'agrégation de plusieurs générations d'individus de la même espèce, dans un contexte de sédimentation réduite avec condensation de la faune. Les principales différences concernent le peu d'éléments attribuables à l'action des tempêtes -quoiqu'elles ne soient pas à exclure, en particulier pour expliquer le retournement des b.e.c. - et la plus grande emprise des phénomènes biologiques (coraux, algues, bioérosion) dans les masses bioconstruites à Etrochey. *Dans les deux cas, le développement des bioconstructions a un impact important, par rétroaction taphonomique, sur l'installation de la faune épibenthique de substrats durs et surtout pour les brachiopodes.*

L'analogie de processus, déjà évoquée, aboutissant aux bioconstructions du Trias et à celles du Callovien s'accompagne d'une *identité de position séquentielle*. En effet, les récifs à *Placunopsis* se placent visiblement dans un intervalle condensé à la fin d'un cortège transgressif (Schalenstrümmers bank) limité par une surface d'inondation maximale matérialisée par un *bone-bed* à restes de vertébrés remaniés (Aigner et Bachmann, 1992).

Cette analogie oblige à considérer, au-delà des différences de taxons et de contextes sédimentaires et historiques, les périodes transgressives et les périodes d'inondation maximale comme privilégiées pour le développement des processus de rétroaction taphonomique qui favorisent la représentation de la faune épibenthique.

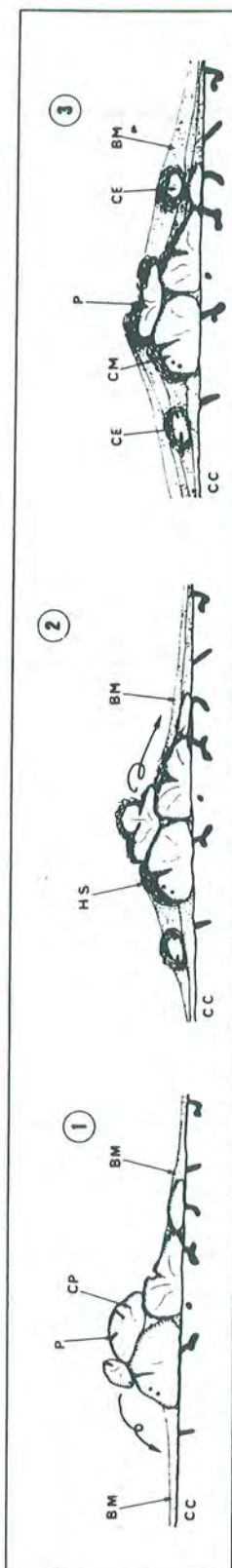


Fig. 77 - Formation des encroûtements concentriques de l'unité 1 (d'après Garcia et al., 1989). 1: croissance des colonies de coraux sur la surface durcie et perforée de calcaire à coniporelles (CC), perforation des polyptères (P) et détachement de certaines colonies; 2: installation de huîtres et des spongiaires (HS), et sédimentation de boue micritique argileuse (BM). 3: croissance des encroûtements concentriques aboutissant à des boules à cortex épais ou mince suivant la précocité de l'enfouissement. Cette série d'événements, valable pour chacune des masses construites de l'unité 1, est susceptible de se répéter plusieurs fois; il est nécessaire d'envisager des périodes de très haute énergie pour expliquer le détachement des colonies et surtout la croissance concentrique des encroûtements.

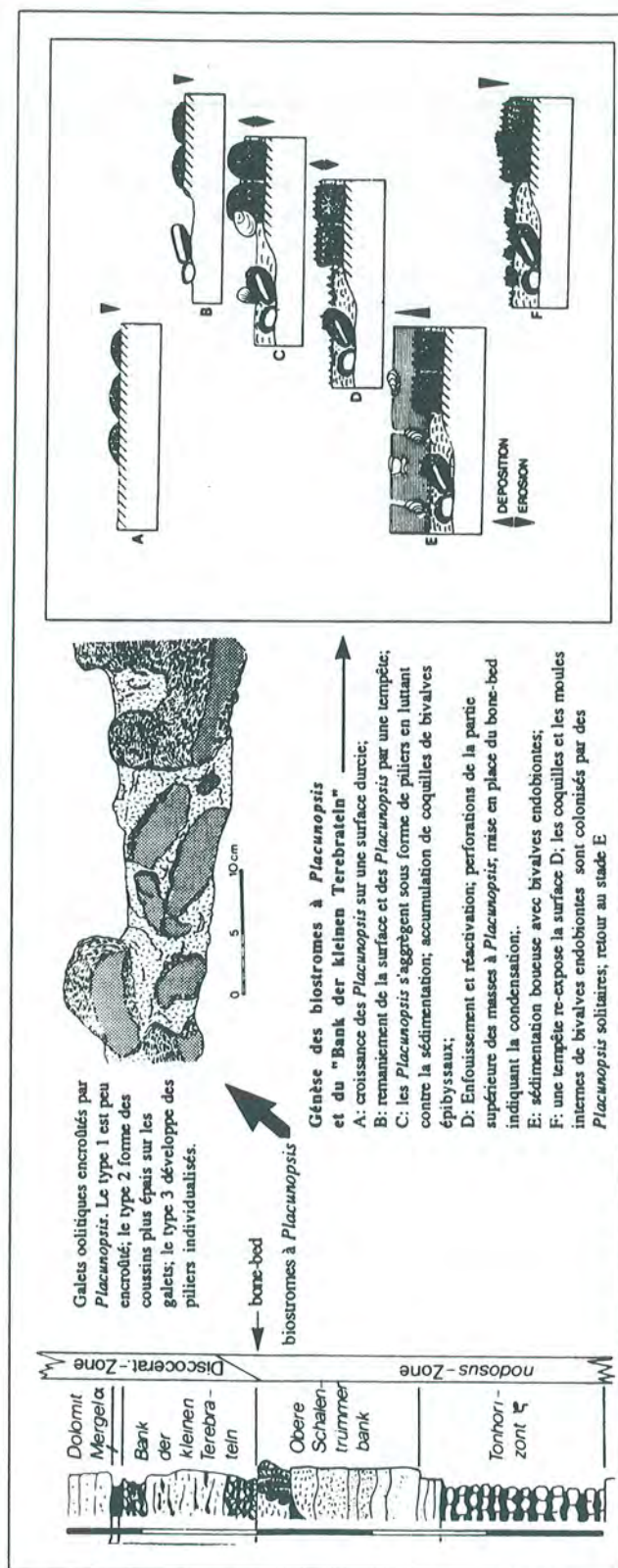


Fig. 78 - Stratigraphie des formations du Muschelkalk supérieur d'Allemagne montrant des biostromes à *Placunopsis* (d'après Hagdorn, 1982). Le bone-bed matérialise un maximum d'inondation et de condensation. Le "Bank der kleinen Terebrateln" est une unité montrant une condensation très importante causée par des tempêtes, favorisant le développement de la faune épibenthique. Les encroûtements concentriques à huîtres d'Eurochey sont les homologues des biostromes à *Placunopsis* du Trias. Les points communs sont la présence d'un nucléus issu du remaniement, la croissance concentrique et l'aggrégation de plusieurs générations d'individus de la même espèce, la sédimentation réduite avec condensation de la faune. Les principales différences concernent le peu d'éléments attribuables à l'action de tempêtes et la plus grande emprise des phénomènes biologiques dans les masses bioconstruites à Eurochey.

Il faut voir dans les bioconstructions d'Etrochey, la répétition de multiples colonisations de substrats durs suivis de remaniements, et pour le cas des huîtres, la fixation de nombreuses générations successives. En assignant à chaque génération une longévité de quelques années, l'épaisseur des encroûtements concentriques permet d'estimer leur durée de formation à plusieurs centaines d'années. Celle des encroûtements les plus épais à *Placunopsis* est de l'ordre de 3200 ans (Hagdorn, 1982). Compte-tenu des estimations de vitesses de croissance des coraux, la durée totale correspondant à ces bioconstructions encroûtées et au niveau majeur de brachiopodes ne doit pas excéder plusieurs milliers d'années.

• Le niveau majeur de Buffon

Ce niveau majeur est variable quant à sa composition taxonomique; si les 3 espèces caractéristiques de l'association à *Lotharingella gremifera* 2 sont toujours présentes en tous points, leurs proportions relatives varient considérablement. A Cry, les coquilles de *Cererithyris nutiensis* sont dominantes dans le niveau de faune autour des patches de coraux (fig. 79 et 80). Les *C. nutiensis* sont très abondants au voisinage des bioconstructions (Garcia, 1988 et fig. 80) au sein d'un lit individualisé (fig. 79). Les térébratules, fixées constamment comme le montre leur foramen ouvert, ont dû bénéficier des supports offerts par les polypiers; la fixation sur des congénères est aussi une modalité possible. Le lit est le dernier lit fossilisé sur place d'une série de lits multiples, de même composition, qui retracent un nombre considérables de peuplements élémentaires de ce type. Ils se sont mis en place pendant la croissance du polypier qui est venu recouvrir les lits antérieurs qui lui ont fourni aussi un substrat ferme.

La rétroaction taphonomique est évidente: l'installation des générations successives de *C. nutiensis* est favorisée par la persistance des coquilles des ancêtres non ensevelis. De façon réciproque, ces dépôts coquilliers favorisent aussi l'installation du polypier (fig. 81).

Loin des bioconstructions et là où elles n'existent pas, d'autres espèces dominent (*L. gremifera* ou *D. divionensis*) et la concentration est beaucoup moins dense. Au-dessus de ce niveau coquillier dense, un lit marneux matérialise une période de sédimentation suffisamment abondante pour stopper le processus : elle se place à l'inondation maximale de la séquence Ca1. Au-dessus, ne subsistent que des digonelles, dispersées ici, mais qui peuvent former ailleurs des lits denses monospécifiques (voir fig. 89). Il semble que des conditions de sédimentation ralenties ont autorisé, pendant un certain temps, les interactions entre les coquilles mortes et les individus vivants, et l'existence d'un fond coquillier permanent, cimetière de multiples générations de térébratules. Ensuite, la sédimentation argileuse, plus abondante n'a laissé subsister que les espèces de substrat meuble ou secondairement libres comme les digonelles (Delance, Garcia et Laurin, 1993).

L'histoire de ce niveau et ses processus semblent complexes mais ils sont cependant décryptables par une analyse fine. Le milieu ne semble pas différent de la base au sommet et le développement de ce niveau coquillier se place dans une paraséquence entre la limite basale et la surface d'inondation maximale. La tranche de temps est donc inférieure à la durée d'une paraséquence. D'après la durée estimée d'une séquence (de l'ordre de 400000 ans, v. première partie), la durée moyenne d'une paraséquence serait de l'ordre de 40000 à 50000 ans, et celle du niveau coquillier serait donc plus courte encore (quelques milliers d'années?).

• Le niveau majeur des Campagnettes

Dans sa carrière type, ce niveau majeur (fig. 83 et photo n° 9) repose sur une surface de discontinuité (surface de transgression). Il est relativement épais et sa surface supérieure est moins bien définie puisqu'il passe sans discontinuité aux calcaires bioclastiques de la Pierre de Ranville supérieure. Il est composé d'une multiplicité de lits élémentaires assez discernables à *D. digona*, *G. boueti*, *Kallirhynchia indentata* etc. Des Bryozoaires non désarticulés, ainsi que des huîtres forment des lits. Certaines valves de brachiopodes sont désarticulées et encroûtées par des algues (oncoïdes).

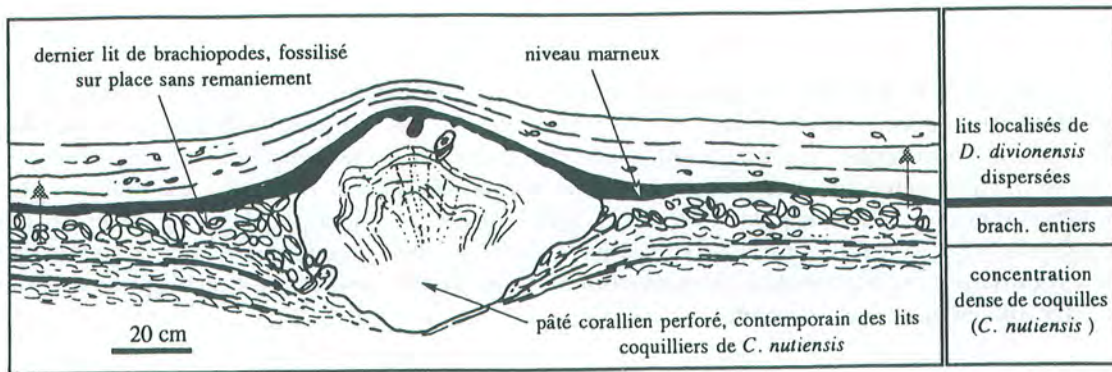


Fig. 79 - La rétroaction taphonomique est indiquée par l'installation de multiples générations de *C. nutiensis* fixées à la fois sur des congénères, ou sur les coquilles des générations précédentes; le développement de la construction corallienne semble bénéficier aussi de ce phénomène. Le dernier lit est fossilisé sur place (cf. fig. suivante, répartition des individus qui montre le rôle du substrat de fixation). Ce dernier caractère s'accorde avec une brusque élévation du taux de sédimentation (niveau marnéux), la disparition des espèces de substrat dur, et la dispersion corrélative des coquilles de digonelles qui subsistent (flèches grises).

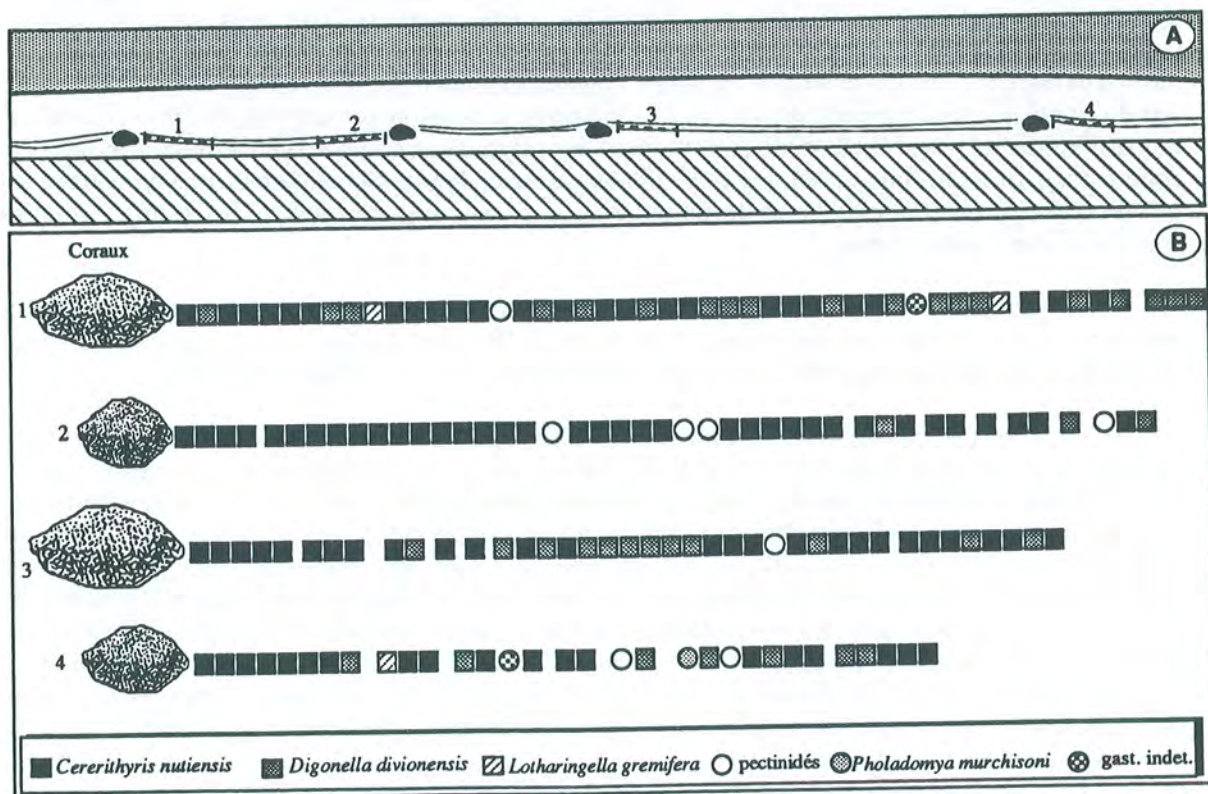


Fig.80- A: position des observations et des prélèvements autour de 4 pâtés coralliens le long de lignes sécantes (mesurant 2 m) dans la carrière de Cry. B: distribution des individus de la faune benthique, montrant la prédominance de *C. nutiensis* à proximité des bioconstructions.

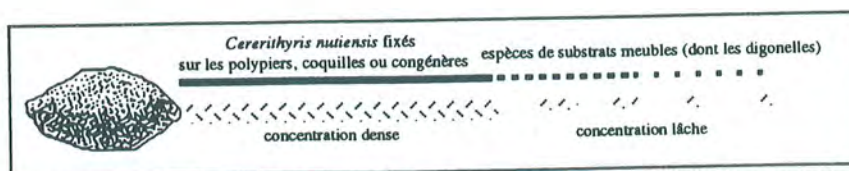


Fig.81- Interprétation écologique de la répartition spatiale et des caractères des dépôts coquilliers du niveau majeur de Buffon. On remarque que beaucoup d'espèces de substrats meubles (et les digonelles) poursuivent leur existence plus haut.

NIVEAUX MAJEURS

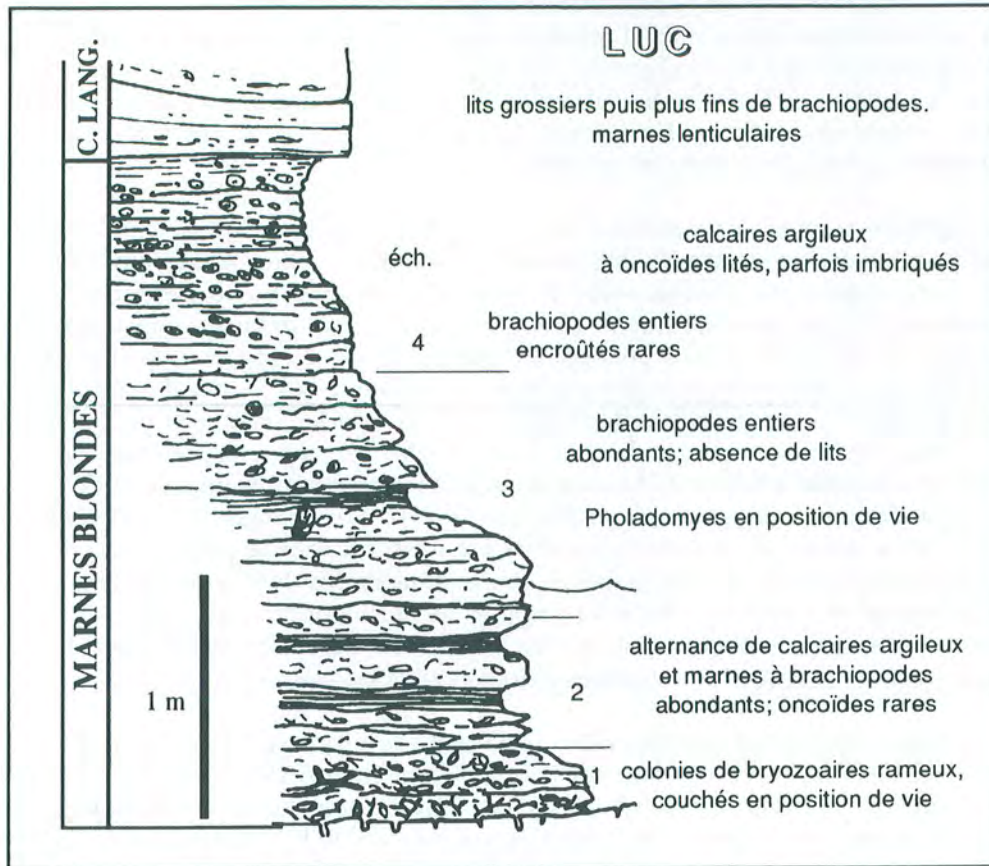


Fig. 82 - Microstratigraphie du niveau majeur de Luc (Normandie).

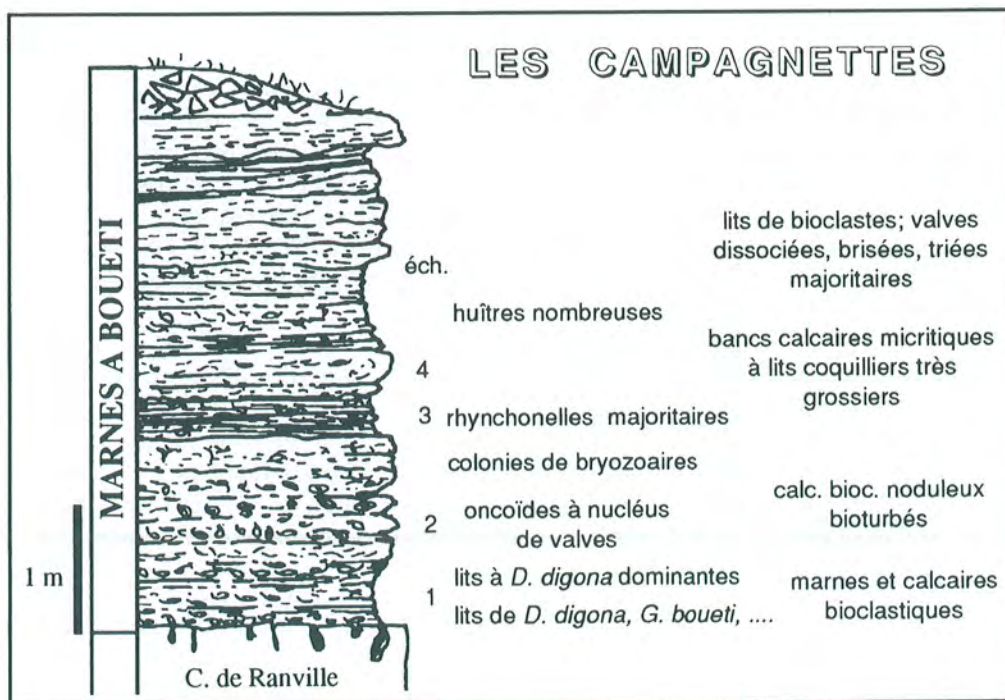


Fig. 83 - Microstratigraphie du niveau majeur de Luc (Normandie).

De nettes tendances s'observent de bas en haut : désarticulation plus fréquente, abrasion, transport, lits obliques etc. qui démontrent une énergie croissante ou plutôt une fréquence accrue des perturbations hydrodynamiques due à l'action des tempêtes. Ce niveau majeur semble le résultat de multiples colonisations des fonds allant de pair avec une sédimentation suffisamment importante pour éviter les effets de l'exhumation de coquilles déjà enfouies ou les arrêts sédimentaires. L'absence de remaniements de moules internes, de surfaces d'arrêts de sédimentation à l'intérieur du niveau lui-même, plaide pour cette interprétation.

Les épizoaires sont très fréquents à la base (fig.84) avec plus de 40% de brachiopodes affectés par au moins un épizoaire (serpules, bryozoaires, ostréidés). Le taux d'infestation moyen est de l'ordre de 3 épizoaires par brachiopode. Il existe des disparités entre espèces où *G. boueti*, *Kutchirynchia obsoleta*, les deux espèces de plus grande taille, ont un taux d'infestation plus proche de 5. On peut voir là l'effet de leur plus grande surface de ces 2 espèces auquel peut s'ajouter la costulation de la coquille qui offre des aspérités et facilitent la fixation des épizoaires. On ne dispose pas d'arguments pour dater cette fixation, soit pendant le vivant, soit post-mortem sur des coquilles vides résidant sur le fond. Plus haut (CAMP 3), une part moins importante des brachiopodes est infestée (environ 27%), avec un taux d'infestation plus important (5 épizoaires par individu); les huîtres y occupent une part plus importante. Ces changements peuvent être mis en relation avec un temps de résidence plus court sur le fond, occasionné par la fréquence accrue des événements de haute énergie. Les épizoaires se concentrent sur les rhynchonelles de grande taille du vivant du brachiopode, tandis que les autres espèces de brachiopodes sont moins affectées car plus rapidement enfouies. Ceci laisse supposer que ces espèces servaient auparavant de substrat de fixation après leur mort et que leurs coquilles résidaient plus longuement sur le fond.

Le niveau majeur des Campagnettes résulterait de processus d'accrétion d'un très grand nombre de lits élémentaires représentant autant de peuplements différents; le temps correspondant à chaque lit serait plus important à la base où les coquilles restent plus longtemps sur le fond (proportion importante de coquilles encroûtées) qu'au sommet où le remaniement et l'enfouissement perturbent plus fréquemment les lits coquilliers. **Il faut donc envisager un temps total relativement long. La rétroaction taphonomique a une incidence très importante chez les épizoaires mais aussi sûrement chez les brachiopodes eux-mêmes, dont les sujets juvéniles ont le même mode de vie au moins au début de leur existence.**

• niveau majeur de Luc

Ce niveau est clairement limité par une surface durcie perforée à la base (fig. 82) et une surface d'érosion au sommet. Il est composé de niveaux de brachiopodes, denses surtout à la base, avec un nombre d'épizoaires et des colonies de bryozoaires couchés à proximité de leur point de fixation. Ces lits denses sont entrecoupés par des niveaux marneux à rares fossiles. Des bivalves fouisseurs sont observés en position de vie; la bioturbation est générale. Certains lits sont discernables mais souvent les unités coquillières ne montrent pas de litages. Vers le haut, les brachiopodes restent entiers mais sont de plus en plus encroûtés par les algues et remplacés par les oncoïdes imbriqués au sommet (voir photo n°7).

Le premier niveau (Luc 1, fig. 84) contient des coquilles encroûtées en proportions et en taux d'infestation voisins de ceux du niveau majeur des Campagnettes. Juste au-dessus, la proportion de coquilles infestées tombe à 10-12% avec un taux d'infestation qui diminue de 2,3 à 1 (on notera la stabilité des résultats des 2 échantillons issus du même niveau, Luc 3 et Luc 3 bis). On peut penser que ces variations parallèles ont la même origine que l'apparition et l'abondance croissante des oncoïdes. Ce niveau majeur se serait formé dans un contexte de sédimentation ralentie enregistrant l'installation de multiples peuplements et des périodes de sédimentation plus abondante (marnes). La bioturbation masque la plupart des lits élémentaires correspondant à ces événements multiples. La diminution de la fréquence des épizoaires, les oncoïdes et leur imbrication indiquent la fréquence accrue d'événements d'élévation de l'hydrodynamisme; la sédimentation reste cependant toujours réduite.

EPIZOAIRES DANS DEUX NIVEAUX MAJEURS A BRACHIOPODES

ECHANTILLONS	% de brachiopodes supports	taux moyen d'infestation (nb épiz./ ind.)	% de brachiopodes supports et taux d'infestation pour les principales espèces						% rapporté à la totalité des épiz.				
			<i>D. digona</i>	<i>C. fleischeri</i>	<i>K. obsoleta</i>	<i>G. boueti</i>	<i>K. indentata</i>	"R." <i>bradford.</i>	Serpules	ostreïdés	bryozoaires		
LUC 3 bis	10,2	1,1	13,3 1,25	0 0	0 0	0 0	0 0	12,1 1	--	--	--	--	--
LUC 3	14,5	1,3	14,3 1	14,8 2,25	23,8 1	0 0	0 0	11,5 1,33	--	--	≈0	14 à 44%	25 à 42%
LUC 2	12,5	2,3	8,3 2	27,6 1,25	4,7 2	0 0	0 0	10 3,25	--	--	50 à 90%	0	50 à 70%
LUC 1	44,6	2,6	26,1 1,9	35,7 1,7	70,4 3,1	63,9 5	43,1 1,7	--	--	51 à 86 %	5 à 6 %	11 à 42%	
CAMP 3	27,6	5	15,4 1,5	0 0	52,6 6,1	50 6,5	0 0	0 0	0	44 à 77 %	15 à 43 %	11,5 à 16%	
CAMP 2	43,1	2,8	35,8 2,1	25 1,5	60,6 3,95	62,5 2,26	50 --	25	4	62 à 75 %	8 à 12 %	6 à 20%	
CAMP 1	41,5	3,6	37,8 2,5	50 --	60 4,4	60 5,3	20 --	20	2	59 à 82 %	5 à 25 %	9 à 18%	

Fig. 84 - Différents paramètres quantitatifs décrivant la fréquence des épizoaires sur les coquilles de brachiopodes des niveaux majeurs des Campagnettes et de Luc. Par exemple: l'échantillon CAMP 2 comporte 43,1% de brachiopodes avec au moins 1 épizoaire. Dans cet échantillon, 35,8% des *D. digona*, 62,5% des *G. boueti* etc. sont infestés. Un brachiopode porte en moyenne 2,8 épizoaires; *D. digona*, en moyenne 2,1 épizoaires et *K. obsoleta*, en moyenne 3,95 épizoaires. Parmi les épizoaires, et suivant les espèces de brachiopodes, la proportion de serpules varie de 62% à 75%.

CARACTERES STRATIGRAPHIQUES

Niveaux localisés	épaisseur	extension	contact basal	contact sup.	géométrie et contacts latéraux	complexité interne	position séq. et surfaces sign.
à <i>Ornithella</i> sp. 2 (carottes) (fig. 90)	1 à qq. cm	? faible	?	?	?	non; lit unique	HST SMW
à <i>R. spathica</i>	1 à qq. cm	qq. m	?	?	lit discontinu ou nodules (Maigné, fig. 60)	non; lit unique	SMW
à <i>Torquihynchia</i> sp. (Laignes; fig.16)	≈10 cm	? qq. decam	graduel	franc	lit assez continu ?	non	HST (fin TST?)
à <i>B. latiscensis</i> (fig. 89)	10 cm à 20 cm	qq. decam total: qq. km	franc	franc	lit assez continu	non	HST; base de paraséquence
à <i>Digo. divionensis</i> (fig. 89)	qq. cm total: 1,5 m	qq. m total: 150km	?	franc	lit discontinu	non; lit unique	début HST parfois base de paraséq.
à <i>Cereri. nutiensis</i> (fig. 89)	1 lit unitaire: 1 à 2 cm: total: 1,8 m	qq. m total: 10km	?	franc	lit discontinu	non; lit unique	début TST; dans une paraséquence
à <i>B. hopkinsi</i>	≈ 10 cm	qq. km?	?	?	lit assez continu parfois en poches	non	HST?

Fig. 85 - Caractères stratigraphiques de certains niveaux localisés à brachiopodes

NIVEAUX LOCALISES

CARACTERES SEDIMENTOLOGIQUES

Niveaux localisés	matrice	équiv. hydraulique de la matrice	concentration des coquilles	structures sédimentaires associées	grains accessoires
à <i>Ornithella</i> sp. 2 (carottes)	argileuse	plus mobile que les coquilles	lâche	aucune	aucun, petites entroques
à <i>R. spathica</i>	argileuse	plus mobile que les coquilles	lâche	aucune	aucun
à <i>Torquirhynchia</i> sp.	boueuse micritique	plus mobile que les coquilles	dense	aucune	quelques dents de reptiles
à <i>B. latiscensis</i>	boueuse micritique	plus mobile que les coquilles	très dense ou lâche	aucune	oncoïdes
à <i>Digo. divionensis</i>	boueuse calcaréo-argileuse	plus mobile que les coquilles	très dense ou lâche	rides? (Talant) HCS (Buffon)	aucun
à <i>Cereri. nutlensis</i>	boueuse	plus mobile que les coquilles	très dense ou lâche	aucune	aucun
à <i>B. hopkinsi</i>	absente ou oolitique	plus mobile que les coquilles	dense à lâche	quelques litages obliques	aucun

Fig. 86 - Caractères sédimentologiques de certains niveaux localisés à brachiopodes

NIVEAUX LOCALISES

CARACTERES PALEONTOLOGIQUES

Niveaux localisés	Richesse spécifique	taxons (sauf brachiopodes)	spectre écologique	min. originelle et finale remplissages	biocostructions
à <i>Ornithella</i> sp. 2 (carottes)	faible	bivalves ostreidés	épi. susp. substrats durs épi. susp. subst. mous	calcite conservée, géodes	NON
à <i>R. spathica</i>	faible	aucun	épi. susp. substrats durs	calcite conservée, géodes	NON
à <i>Torquirhynchia</i> sp.	faible	bivalves?	épi. susp. substrats durs	calcite conservée ou silicification, remplissage séd.	OUI: coraux (petite taille)
à <i>B. latiscensis</i>	faible	bivalves	épi. susp. substrats durs endof. susp. subst. mous	calcite conservée ou silicification, remplissage séd. endofaune: moules internes	NON
à <i>Digo. divionensis</i>	faible	bivalves gastéropodes	épi. susp. substrats durs endof. susp. subst. mous	calcite conservée, remplissage séd. endofaune: moules internes	OUI: coraux (v. fig. 89)
à <i>Cereri. nuttensis</i>	faible	gastéropodes bivalves	épi. susp. substrats durs endof. susp. subst. mous détritivores?, herbivores?	calcite conservée, remplissage séd. endofaune: moules internes	OUI: coraux (petite taille, v. fig. 89)
à <i>B. hopkinsi</i>	faible	qq. bivalves et gastéropodes	épi. susp. substrats durs	calcite conservée, remplissage séd.	NON

Fig. 87 - Caractères paléontologiques de certains niveaux localisés à brachiopodes

CARACTERES TAPHONOMIQUES

Niveaux localisés	Articulation	tri par tailles	abrasion	orientation	biosérosion	engrètements	exhumation	bioturbation
à <i>Ornithella</i> sp. 2 (carottes)	OUI qq. désarticulés	NON	NON	NON	NON	NON	quelques <i>Rhizocorallium</i> vers le haut	NON
à <i>R. spathica</i>	OUI	NON	NON	NON	NON	NON	NON	NON
à <i>Torquirhynchia</i> sp.	OUI	NON	NON	NON	NON	NON	quelques traces	NON
à <i>B. latiscensis</i>	OUI qq. désarticulés	NON	NON	aucune or. préférentielle	NON	NON sauf oncoïdes à nucléus de <i>B. latisc.</i>	NON	NON
à <i>Digo. divionensis</i>	OUI	NON	NON	NON	NON	rare (grandes valves de <i>Plagiostoma</i>)	présente	NON
à <i>Cereri. nuttensis</i>	OUI	NON (jeunes + adultes)	NON	NON	NON	NON	NON	NON
à <i>B. hopkinsi</i>	OUI et NON	NON	NON	NON	NON	NON 1 cas de fixation de crinoïde du vivant du brachiopode	NON	NON

Fig. 88 - Caractères taphonomiques de certains niveaux localisés à brachiopodes

On constate comme précédemment que ces niveaux enregistrent des événements multiples pendant un temps relativement long; un changement à long terme de l'environnement peut néanmoins être décelé, traduit par l'augmentation de la fréquence des événements de haute énergie hydrodynamique.

Ces quelques exemples de niveaux majeurs, définis par leur extension et leurs associations caractéristiques, montrent la variété de processus et d'échelles de temps associées à la genèse de tels niveaux coquilliers. Ceux-ci se situent tous néanmoins dans des contextes où la sédimentation est ralentie et où elle amalgame de multiples événements. La rétroaction taphonomique y est donc un phénomène répandu. L'extension de ces événements, malgré une certaine variabilité, garantit la généralité de tels processus sur une aire géographique très large.

d/Exemples de niveaux localisés

Les niveaux localisés rencontrés lors de l'analyse séquentielle sont très nombreux et seuls quelques uns d'entre eux sont décrits sur les critères définis plus haut. L'identité de ces standards de description garantit une comparaison objective de ceux-ci avec les niveaux majeurs. La similitude de processus et d'échelle qui se dégage de leur description permet de prédire la généralité de ces processus pour tous les niveaux localisés. D'une manière générale (voir tableaux, fig. 85-88), ces niveaux individualisés sont peu épais avec parfois un seul lit de coquilles, peu étendus et n'ont pas dans la plupart des cas de limites stratigraphiques matérialisées par une surface physique. Ce sont des concentrations simples pour tous les critères sédimentologiques, écologiques, taphonomiques. On les rencontre essentiellement dans les cortèges progradants de bas ou de haut niveau marin. Ils sont associés au contexte de sédimentation rapide ou du moins épisodique. Il est probable que les lits multiples du niveau majeur d'Escoville (cortège de bas niveau marin) répondent aux mêmes critères que ces niveaux localisés. Ils seraient cependant plus amalgamés vers le haut.

• **Lumachelles de *Burmirhynchia hopkinsi***

Ces lumachelles de l'Oolithe de Marquise dans le Boulonnais sont l'exemple type de ces niveaux localisés. Ils forment habituellement deux lits individualisés sur plusieurs coupes. Leurs caractères stratigraphiques, sédimentologiques et taphonomiques permettent de les interpréter comme le résultat de l'installation de populations uniques avec sans doute un nombre limité de générations successives, voire une seule génération. Ces coquilles non remplies et non encroûtées indiquent un ensevelissement rapide, sans doute létal, par des corps oolitiques progradants. Ces niveaux enregistrent un temps très bref de l'ordre de quelques années ou dizaines d'années.

• **Lits localisés de *Cererithyris nutiensis***

Ces lits localisés (fig. 89) sont nombreux au sein d'alternances marno-calcaires qui traduisent les milieux les plus profonds dans la paraséquence PS1 à Buffon. Chacun de ces niveaux discontinus est formé sur le même motif élémentaire : la fixation de *C. nutiensis* sur de petits coraux allongés. La faune accompagnante est rare avec quelques gastéropodes du type *Trochotoma*. Les *C. nutiensis* adultes sont de petite taille mais la majorité de la population est constituée par des juvéniles (Garcia, 1988; Delance, Garcia, Laurin 1993). On peut voir là des populations opportunistes (*sensu* Levinton, 1970) colonisant les seuls substrats durs disponibles sur des fonds meubles. Certains de ces lits sont situés au contact banc/interbancs, ils montrent que les variations qu'elles enregistrent ont probablement été fatales aux populations de térébratules. D'autres brachiopodes, rares, comme *D. cf. divionensis* sont présents. Leur forme, proche de celle des *Ornithella* du Bathonien, en fait des individus vivant sans doute librement sur un fond meuble. Chacun de ces "îlots" de fixation enregistre ainsi un temps correspondant à une seule génération, voire un seul naissain. **La résolution temporelle serait ainsi de l'ordre de l'année ou de quelques années.** La durée de la paraséquence PS 1 a été estimée à 40000 ans (voir niveau majeur de Buffon). On voit donc que l'essentiel du temps est enregistré dans le niveau de base, dans les calcarénites au sommet et au niveau des surfaces de discontinuité. Les variations qui déterminent ces multiples lits sont placés à d'un autre ordre de grandeur que celles qui sont à l'origine des paraséquences.

NIVEAUX LOCALISES A BRACHIOPODES

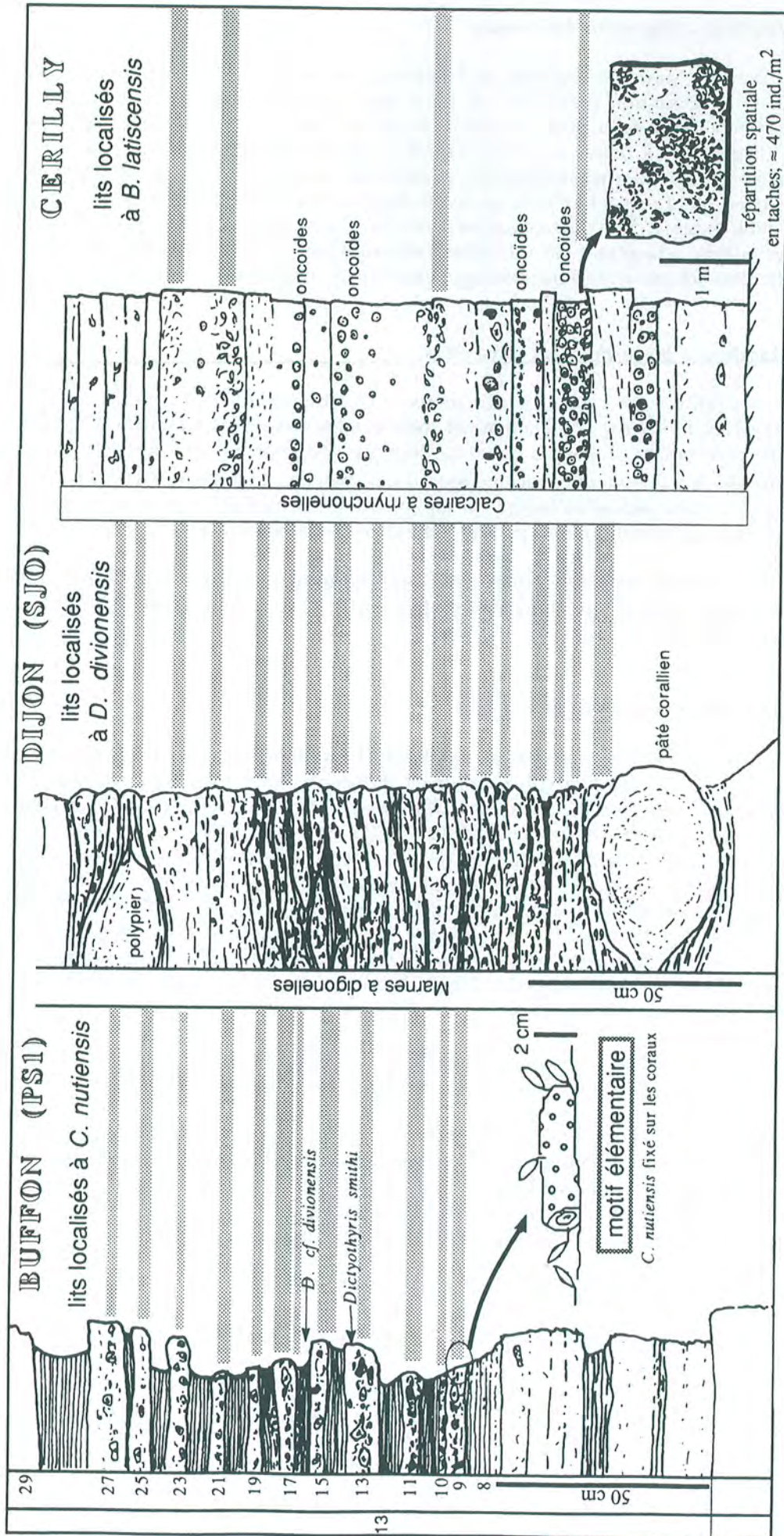


Fig. 89 - Exemples de niveaux localisés de domaine de plate-forme en Bourgogne. On se reportera aux coupes de la première partie pour leur position dans la série bourguignonne et leur position séquentielle.

• Lits localisés à *Digonella divionensis*

Dans les Marnes à digonelles de la région dijonnaise (fig. 89) et partout ailleurs, au-dessus de la surface d'inondation maximale, on peut observer de nombreux lits ou amas de *Digonella divionensis* de petite taille et de nombreux sujets juvéniles, beaucoup d'individus sont également isolés, dispersés. La faune associée se limite à de grands *Plagiostoma subcardiiformis* à valves dissociées ou non et à quelques bivalves et gastéropodes de substrats meubles. Des pâtés coralliens sont assez souvent présents. L'absence de lits discernables dans certains cas peut s'expliquer par une compaction poussée des boues calcaréo-argileuses. L'absence de supports potentiels laisse supposer que ces niveaux résultent de multiples colonisations de fonds meubles par des populations opportunistes. Ici encore, la durée correspondant à un lit unique est très courte.

• Lits localisés à *Burmirhynchia latiscensis*

A Cérilly (voir carte, fig. 9), comme à Châtillon-sur-Seine (fig. 12), les lits localisés de *Burmirhynchia latiscensis* sont nettement individualisés dans les Calcaires à rhynchonelles. Ces lits sont relativement plus épais que ceux décrits précédemment; ils sont très denses en individus (environ 470 individus/m²) avec une répartition spatiale en taches. Ces niveaux sont très simples d'un point de vue sédimentologique et taphonomique. Chacun de ces niveaux enregistre un bref épisode de peuplement du fond par des individus adultes sur plusieurs années à plusieurs dizaines d'années.

Ces critères sont identiques pour presque toutes les occurrences de *Burmirhynchia* au Bathonien (par exemple, en domaine de plate-forme, *B. decorata*, *B. icaunensis* (Laurin, 1984) ou *B. hopkinsi* du Boulonnais).

• Lumachelles à *Ornithella sp. 2*

Ces lumachelles observées sur carottes (Elf-Aquitaine) sont des lits localisés, équivalents du niveau majeur de Vendoeuvre. La plupart des espèces de l'association à *Kallirhynchia sp.* et *Ornithella sp. 2* sont présentes au-dessus des lumachelles (fig. 90 et photo 15). Celles-ci concentrent des coquilles d'*Ornithella sp. 2* et des valves d'huîtres de fond meuble (*Praeexogyra sp.*). Les coquilles sont partiellement remplies ou vides de sédiment, et exemptes d'épizoaires; les populations correspondantes semblent avoir été enfouies rapidement après leur installation sur des fonds meubles tolérables par les huîtres (cf. coupe d'Escoville, fig. 58, 59). *Ornithella sp. 2* semble donc vivre secondairement libre sur ce type de substrat et tolérer une sédimentation abondante. Au-dessus, la section de carotte permet de mettre en relation l'apparition des figures de bioturbation (*Rhizocorallium*), la dislocation des lits de brachiopodes et leur plus grande diversité avec une réduction au taux de sédimentation.

Ces lits localisés ont les mêmes caractères que ceux qui ont été décrits précédemment. Ceux-ci viennent cependant en équivalence avec un niveau majeur plus condensé.

Ainsi, l'analyse fine des contacts stratigraphiques, des caractères sédimentologiques, paléontologiques et taphonomiques, basée sur des critères standards fait ressortir l'opposition déjà envisagée entre niveaux majeurs et niveaux localisés. Ils s'opposent aussi bien sur les processus mis en évidence que sur l'échelle de temps correspondante. Cependant, ceux des niveaux majeurs sont plus variés bien que ces niveaux prévalent en contexte de sédimentation ralentie.

2/Classification des niveaux de faune: processus et durées

Deux classifications ont été définies récemment (Kidwell, 1991a; Kidwell et Bosence, 1991); l'une a trait aux processus et aux conditions de concentration et de modification des assemblages coquilliers; l'autre fait référence à la quantité d'information disponible dans un assemblage coquillier et au temps enregistré correspondant. Une description des niveaux à brachiopodes sur les

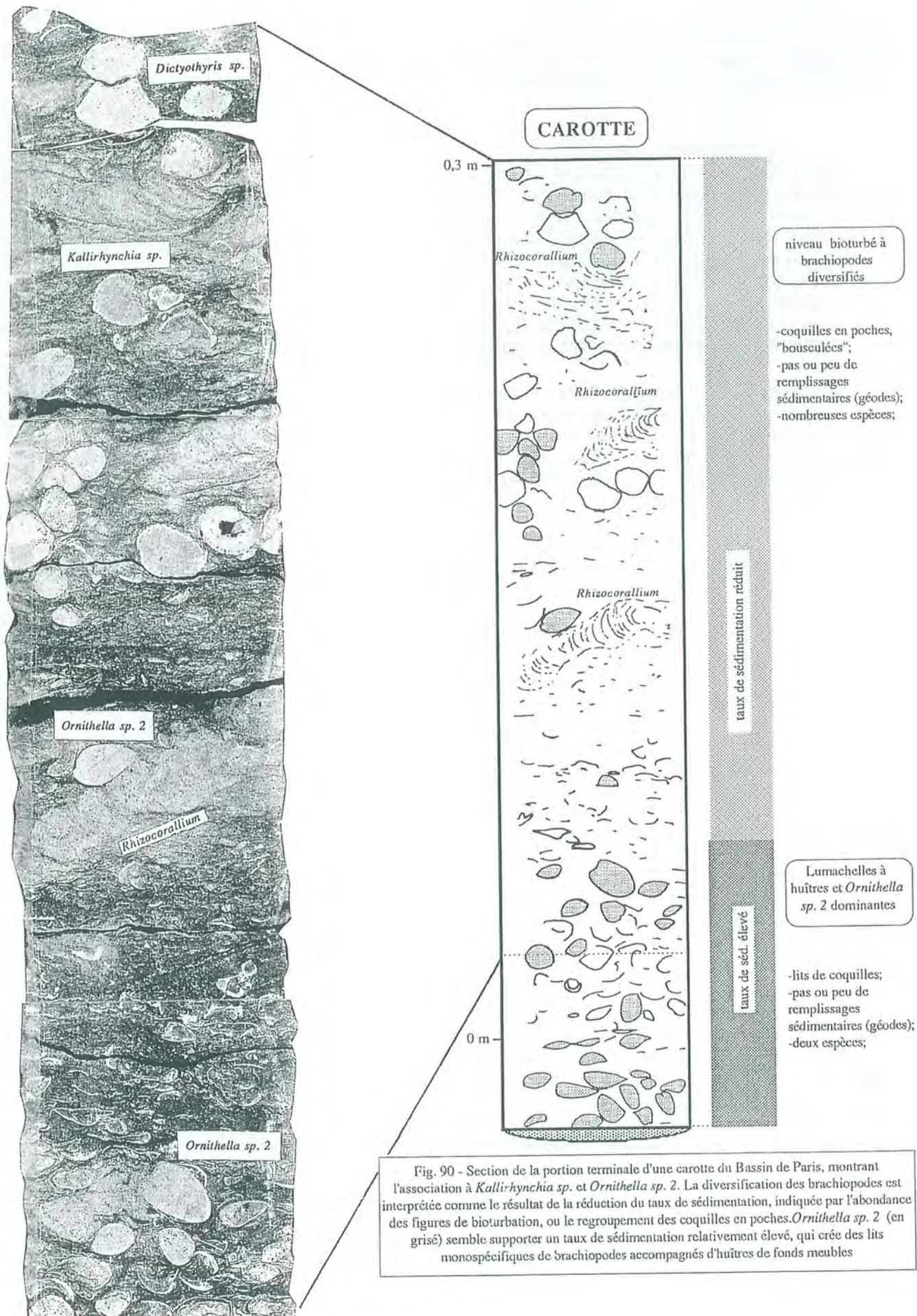


Fig. 90 - Section de la portion terminale d'une carotte du Bassin de Paris, montrant l'association à *Kallirhynchia sp.* et *Ornithella sp. 2*. La diversification des brachiopodes est interprétée comme le résultat de la réduction du taux de sédimentation, indiquée par l'abondance des figures de bioturbation, ou le regroupement des coquilles en poches. *Ornithella sp. 2* (en grisé) semble supporter un taux de sédimentation relativement élevé, qui crée des lits monospécifiques de brachiopodes accompagnés d'huîtres de fonds meubles

mêmes critères standards autorise une classification, selon les processus et l'échelle de temps mis en oeuvre. Bien que passant de l'un à l'autre, les types de concentrations sont suffisamment différents pour qu'une assignation à l'une des catégories permette le décryptage des processus et de leur durée.

a/ types de concentration

Quatre types de concentration sont définis et reconnus, essentiellement par leurs caractères stratigraphiques (Kidwell, 1991a), échelle, géométrie complexité interne de la concentration de coquilles. Ces concentrations ont des caractères taphonomiques distincts (fig. 91 et 93). Le terme "concentration" fait référence à la densité plus importante en coquilles de ces niveaux, relativement aux couches voisines à coquilles dispersées. Ces types sont :

- concentration événementielle ("event concentration"),
- concentration composite ("composite concentration")
- concentration de hiatus ("hiatal concentration")
- concentration résiduelle ("lag concentration").

Une concentration événementielle est par essence brève et limitée dans l'espace. Elle résulte du mode de vie des organismes (opportunisme, colonisation ou de phénomènes hydrauliques (tempestistes, turbidites) ou encore du remaniement. Ses caractères taphonomiques sont variables suivant les sources d'événements initiaux : les coquilles peuvent être en place, articulées, sans modification taphonomique -car le temps de résidence des coquilles sur le fond est court - ou encore désarticulées, brisées, et transportées.

Une concentration composite est faite de multiples dépôts à petite échelle. Cette concentration peut occasionner des effets biologiques guidés par la modification de la nature du fond à cause de la présence des coquilles (rétroaction taphonomique).

Les concentrations de hiatus sont véritablement condensées au sens où elles amalgament un certain nombre de lignes-temps. L'accumulation est lente dans un contexte de sédimentation ralentie. La bioturbation arrive, avec le temps et en l'absence d'accrétion des dépôts successifs, à effacer la microstratigraphie des événements multiples correspondants. La condensation est stratigraphique mais aussi écologique car des peuplements correspondant à des milieux successifs différents peuvent être amalgamés. Les coquilles montrent des états différents de conservation. Le phénomène de rétroaction taphonomique est très répandu. La condensation est dynamique et traduit des cycles répétés d'enfouissement/exhumation/remaniement/vannage/colonisation etc.). Ce type de concentration est associé aux surfaces significatives de l'analyse séquentielle que ce soit à la base d'une séquence sédimentaire (Banerjee et Kidwell, 1991; Kidwell, 1991 c), ou au niveau de surfaces d'inondation maximales.

Les concentrations résiduelles résultent du remaniement de dépôts anciens et de la concentration des coquilles (thanatocénoses) par vannage, érosion, mélangées à des coquilles provenant des organismes vivants.

b/condensation différentielle des assemblages de coquilles

Cette classification des assemblages de coquilles (réunion de tout matériel coquillier mort) vient à la suite de l'étude de données actuelles et fossiles (Kidwell et Bosence, 1991) et d'une nouvelle façon de concevoir l'enregistrement fossile. Au lieu de quantifier, de façon pessimiste, la perte d'information dans les assemblages par rapport aux communautés vivantes, on peut se poser une question plus positive: quelle est la part d'information disponible au sein d'un assemblage fossile par rapport à la communauté initiale ? Et quelle peut être sa signification dans différents contextes? Quelles sont les limites de son exploitation et de sa résolution temporelle?

Une revue des données provenant d'assemblages coquilliers actuels montre que :

- 0 à 70% des taxons des communautés ont des parties dures (coquilles) qui peuvent donc laisser une trace dans l'enregistrement fossile (Kidwell et Bosence, 1991)

TYPES DE CONCENTRATIONS DE COQUILLES

TYPE	* échelle	* géométrie	* complexité interne	* caractères stratigraphiques	* caractères taphonomiques	exemples	corr. avec degré de condensation
CONCENTRATION EVENEMENTIELLE	simple lamine ou d'un lit	simple: lits, lentilles, nids	homogène	niveaux dispersés dans des corps sédimentaires moins fossilifères non associée à des surfaces de discontinuité majeures	variable: préservation parfaite jusqu'à coquilles fragmentées, mélangées, exotiques... temps de résidence faible.	mortalité massive colonisation opp. tempestites etc.	assemblage fidèle ou de condensation intra-habitat
CONCENTRATION COMPOSITE	d'un lit des strates	lits, lentilles, monticules, prisme	si accrétion: lits multiples empilés verticalement ou latéralement si amalgame: absence de litages	épaisseur équivalente à celle des couches non fossilifères associée ou non à des surfaces de discontinuité majeures	variable: dépend des événements élémentaires empilés ou amalgamés; rétroaction taphonomique possible	col. multiples créant un biostrome remaniement multiples, et rétroaction taphonomique remplissages de chenaux	condensation intra-habitat ou condensation environnementale
CONCENTRATION DE HIATUS	des lits des strates	lits ou lentilles	surfaces de discontinuité internes; pas de litages discernables; figures de bioturbation très répandues	niveau relativement mince associée à des surfaces de discontinuité majeures (SB, MFS, TS...) contexte de sédimentation ralentie	variable: mélange d'états différents; remaniements répétés fréquents; rétroaction taphonomique possible	"bone-bed" oolithes ferrugineuses base de transgression	condensation environnementale ou condensation biostratigraphique
CONCENTRATION RESIDUELLE	des lits des strates	lits ou lentilles	homogène ou litages	associée à des surfaces d'érosion majeures ou de ravinement (SB, ou limites de paraséquences...)	exhumation et vannage de la matrice de couches prédéposées; résidus de coquilles anciennes résistantes et de coquilles fragiles très altérées.	remaniement basal de transgression (ex. ammonites du Lias dans des faluns miocènes etc.)	condensation biostratigraphique le plus souvent

Fig.91 - Caractères distinctifs des concentrations de coquilles (d'après Kidwell, 1991a). * : caractères suffisants pour l'identification

TYPES D'ASSEMBLAGES ET DEGRES DE CONDENSATION

TYPE	définition	caractères	processus	causes	résolution temporelle	corr. avec types de concentrations
ASSEMBLAGE FIDÈLE	assemblage qui reflète la communauté originelle	coquilles articulées, en position de vie, conservation de leur relation avec le substrat	enfouissement rapide, soudain, durable et important; bioturbation absente; pas ou peu de modif. tapho.	mortalité catastrophique	0 à quelques dizaines d'années	concentration événementielle
ASSEMBLAGE CONDENSE INTRA-HABITAT	assemblage qui cumule plusieurs événements de mortalité et les changements à long terme de la communauté	complexes; mélanges d'états différents de la communauté ou différents états taphonomiques	processus d'autant plus complexes que l'accumulation dure longtemps; les variations de la communauté sont cumulées rétro. tapho. possible	accumulation de multiples générations et effets post-mortem	d'après l'actuel: au minimum, des années ou des siècles suivant l'env. au maximum, quelques milliers d'années à dizaines de milliers d'années	concentration événementielle si modification post-mortem ou concentration composite
ASSEMBLAGE DE CONDENSATION ENVIRONNEMENTALE	assemblage formé par l'accumulation de faunes d'habitats successifs différents	associés à des surfaces de discontinuité; succession strati. complexe; remplissages différents de la matrice; galets intraformationnels	multiples enfouissements, exhumations, recolonisations avec réaction taphonomique	changement de l'environnement plus rapide que le taux d'accumulation	plusieurs dizaines à plusieurs centaines de milliers d'années; Quaternaire: 5000 à 15000 ans pour la transgression holocène	concentration composite ou de hiatus
ASSEMBLAGE DE CONDENSATION BIOSTRATIGRAPHIQUE	assemblage de taxons de biozones différentes	très complexes	remaniements, accumulations, bioturbation...	sédimentation réduite ou nulle sur une grande tranche de temps	100000 à plusieurs millions d'années	concentration de hiatus ou concentration résiduelle

Fig.92 - les différentes catégories d'assemblages coquilliers d'après leur degré de condensation (d'après Kidwell et Bosence, 1991).

- 83 à 95% des espèces à coquilles vivantes sont retrouvées dans l'assemblage mort; ainsi en réalité, la perte de taxons est faible.

- environ 50% des espèces trouvées mortes dans l'assemblage coquillier sont retrouvées parmi les espèces vivantes, la différence semble provenir du faible intervalle de temps entre échantillonnages successifs sur les communautés vivantes, en regard du temps que représente l'assemblage fossile. Celui-ci amalgame les effets des événements multiples et les états éphémères de la communauté. Quand l'échantillonnage est effectué sur un même site, pendant une période suffisamment longue (environ 70 ans), la différence tend à se réduire.

- la dominance des espèces est respectée: 5/6 des espèces les plus représentées parmi les individus morts, sont aussi dominantes parmi les individus vivants; en revanche, classées par abondances décroissantes, leur ordre dans la communauté et dans l'assemblage coquillier est rarement le même.

- la distribution des tailles est différente (due à la destruction différentielle, au tri sélectif, etc...), pourtant, la fidélité qualitative est bonne: une distribution bimodale reste bimodale etc...

Toutes ces données, relatives à l'Actuel, montrent que l'on peut tirer une part significative d'information à partir des assemblages fossiles les plus courants dans l'enregistrement fossile. Les assemblages sont classés suivant leur **résolution temporelle** (Kidwell et Bosence, 1991).

En effet, comme la longévité moyenne des espèces benthiques est plus grande que le taux de sédimentation moyen, tout assemblage amalgame un certain temps. Cette **notion de "time-averaging"** (Walker et Bambach, cité par Kidwell et Bosence, 1991) est fondamentale en paléocéologie. Elle a fait l'objet d'une autre revue récente (Fürsich et Aberhan, 1990). Ce terme est traduit, faute de mieux, par "condensation" pour signifier l'accumulation de multiples événements, le "lissage" d'événements particuliers et le mélange d'événements discrets, par la bioturbation par exemple. Cette condensation des assemblages coquilliers dépend du taux de sédimentation et du caractère épisodique de la sédimentation. Les conséquences sont, par exemple, l'augmentation de la richesse spécifique, une modification des abondances relatives des espèces qui reflète les tendances à long terme plus que les états éphémères de la communauté. L'Actuel conforte cette conception puisque les coquilles peuvent supporter une condensation temporelle importante de l'ordre 5000 ans (Babin et Glémarec, 1971) à 10000 ans (v. Kidwell et Bosence, 1991). On ne dispose pas de telles mesures pour les coquilles de brachiopodes quaternaires; Kidwell (1990) leur assigne pourtant une durée d'existence inférieure à celle des bivalves. Des assemblages à brachiopodes du plateau continental en Méditerranée (v. *infra*) indiquent des âges voisins.

Les différentes catégories sont par ordre de résolution temporelle décroissante (fig. 92 et 94):

- **les assemblages fidèles** ("census assemblages") reflètent la communauté originelle en conservant en particulier les relations spatiales entre les espèces; ils proviennent d'un enfouissement rapide qui empêche les effets taxonomiques résultant d'un long temps de résidence des coquilles sur le fond.

- **les assemblages condensés intra-habitat** ("within-habitat time averaging") correspondent à l'accumulation de nombreuses générations de coquilles. Comme le temps d'exposition est plus long, les caractères biologiques et taphonomiques sont plus complexes. La rétroaction taphonomique peut survenir si les coquilles sont plus densément concentrées. La résolution temporelle est estimée de quelques dizaines d'années à quelques dizaines de milliers d'années dans les environnements côtiers (Kidwell et Bosence, 1991). Ces estimations encadrent les âges radiométriques des assemblages cités plus haut.

- **l'assemblage de condensation environnementale** ("environmentally condensed") est un assemblage formé par l'accumulation de faunes d'habitats successifs différents, si le changement d'environnement est plus rapide que l'accumulation (dans le cas d'une transgression par exemple). Le changement du fond causé par l'accumulation de coquilles participe aussi au changement environnemental (rétroaction taphonomique). Cette condensation est estimée à plusieurs milliers ou dizaines de milliers d'années comme le montrent les âges assemblages coquilliers associés à la dernière transgression holocène : 9000 à 15000 ans BP pour la mer du Nord, 4000 ans en Californie (Kidwell et Bosence, 1991), 6400 ans dans l'Atlantique (Babin et Glémarec, 1971).

- **les assemblages de condensation biostratigraphique** ("biostratigraphically condensed") incluent des taxons qui appartiennent à des biozones différentes. Ce sont des assemblages très complexes dont les caractères sont variables. Ils accumulent une tranche de temps de l'ordre de 100000 à plusieurs millions d'années.

c/ classement des niveaux à brachiopodes du Bassin de Paris

Les critères utilisés pour la description des niveaux majeurs et localisés permettent d'assigner à ceux-ci un type de concentration ou d'assemblage et de décrypter ainsi les processus de formation et les durées correspondantes. Ces résultats sont discutés et contrôlés par des données extérieures (datations, contexte etc...).

• niveaux localisés

Les niveaux localisés entrent dans la catégorie des **concentrations événementielles ou assemblages fidèles**. Tous indiquent un temps très bref, comparable à la longévité des individus qu'ils contiennent, de l'ordre de quelques années. Ces événements sont liés au mode de vie des espèces, comme les colonisations opportunistes (cas de *C. nutiensis*, voir fig. 89). C'est sur ces niveaux que pourraient être tentées avec le plus de confiance des reconstitutions paléoécologiques ou des analyses de populations analogues à celles qui sont pratiquées dans l'Actuel.

• niveaux majeurs

Tous les niveaux majeurs (fig. 95) entrent dans les catégories des concentrations composites ou de hiatus. Ce sont des assemblages condensés intra-habitat ou de condensation environnementale.

Le niveau majeur de Chateauvillain est de façon évidente **biostratigraphiquement condensé**.

Le caractère composite des niveaux des Campagnettes, de Luc est clairement visible (voir description). Il en est de même pour les niveaux associés aux bioconstructions : Buffon, Ladoix, Etrochey. Tous ces niveaux sont associés à des surfaces de transgression ou de discontinuité majeure. Ils amalgament de multiples installations, colonisation, enfouissement, etc... Les bioconstructions à coraux (Buffon, Etrochey) sont entourés d'assemblages condensés intra-habitat contrairement aux autres pour lesquels on a mis en évidence des tendances montrant un changement environnemental (augmentation de profondeur).

Les attributs des concentrations de hiatus sont évidents, pour les niveaux majeurs de Champlemy, Saint-Bénin, Chaulgnes, Vendoeuvre (fig. 95 et coupes correspondantes fig. 20, 21, 22, 60, 61): ces niveaux sont minces au sein de séries épaisses moins fossilifères; les caractères taphonomiques sont complexes (cf. descriptions). Ils sont associés aux cortèges transgressifs condensés ou aux maximums d'inondation. Ils sont présents dans les séries argileuses de domaine distal. Les tendances à l'approfondissement déduites indépendamment, montrent que ceux-ci ressortissent aussi de la condensation environnementale.

On remarquera une certaine cohérence pour des niveaux stratigraphiques équivalents; c'est le cas du niveau majeur de Ladoix, de type composite, qui passe en domaine distal, où la sédimentation est plus réduite au niveau de Vendoeuvre (concentration de hiatus).

Le niveau majeur d'Escoville est particulier, comme on l'a déjà évoqué, l'espace entre les lits élémentaires est assez important pour en faire un ensemble de lits localisés plutôt qu'une concentration composite. Cependant vers le haut, ces lits sont de plus en plus amalgamés, les autres caractères en particulier taphonomiques (épizoaires) sont ceux d'une concentration composite. On remarque pour ajouter à son originalité, que c'est le seul niveau majeur qui n'est pas associé à un cortège transgressif.

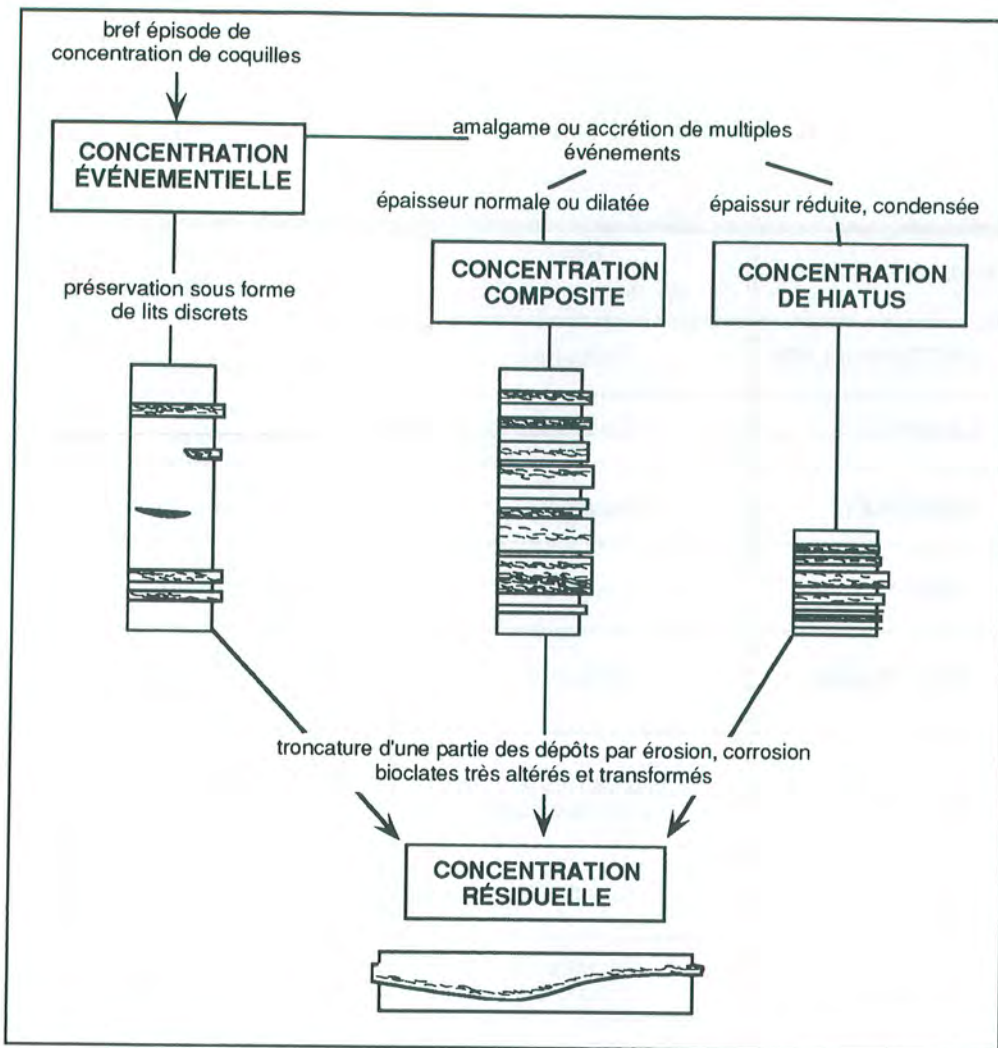


Fig. 93 - Les quatre grandes catégories de concentrations de coquilles (Kidwell, 1991 a). On se reportera à la figure 91 pour leurs caractères descriptifs.

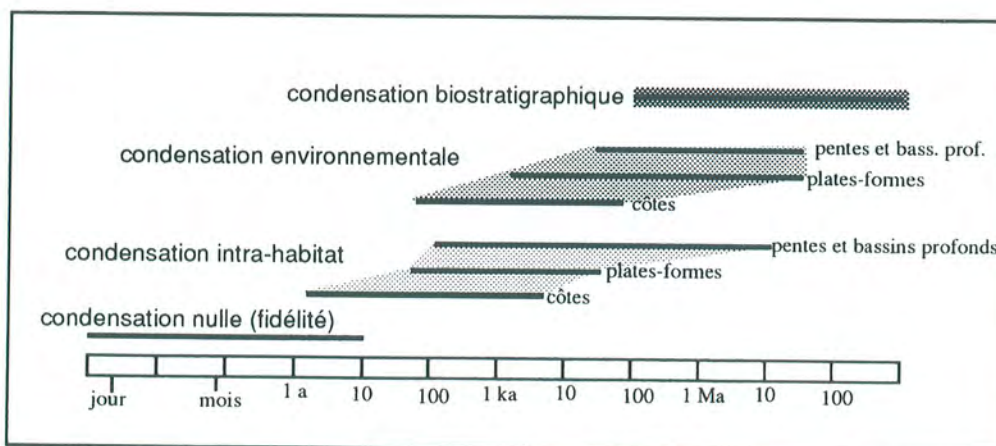


Fig. 94 - Estimation des durées représentées dans les assemblages coquilliers condensés à différents degrés (Kidwell et Bosence, 1991). On se reportera à la figure 92 pour leur définition et aux auteurs cités pour les références actuelles.

NIVEAU MAJEUR	type de concentration	degré de condensation
CHATEAUVILLAIN	de hiatus	cond. biostratigraphique
LA CELLE	composite	cond. intra-habitat
ETROCHEY	composite	cond. intra-habitat
LADOIX	composite	cond. environnementale
VENDOEUVRE	de hiatus	cond. environnementale
ESCOVILLE	lits localisés à la base puis amalgamés	condensation faible à cond. intra-habitat
BUFFON	composite	cond. intra-habitat
CHAULGNES	de hiatus à composite	cond. environnementale
LUC	composite	cond. environnementale
CAMPAGNETTES	composite	cond. environnementale
SAINT-BENIN	de hiatus	cond. environnementale
CHAMPLEMY	de hiatus	cond. environnementale

Fig.95 - Classement des niveaux majeurs à brachiopodes suivant le type de concentration (processus) et le degré de condensation (durée représentée).

En résumé, tous les niveaux majeurs, excepté le niveau d'Escoville, sont des assemblages de condensation environnementale, sauf les niveaux majeurs de Buffon et d'Etrochey qui sont condensés à l'intérieur du même habitat. Qu'ils soient composites ou avec hiatus, les premiers emmagasinent d'après les considérations précédentes, un temps relativement long, de l'ordre de 10 à 100 ka. Ces durées tombent dans l'intervalle de temps estimé pour les séquences correspondantes (de l'ordre de 400 à 500 ka). On n'a jamais pu prouver, pour ces niveaux, une condensation biostratigraphique: toutes les ammonites récoltées appartiennent au même intervalle chronostratigraphique, malgré les incertitudes de distribution de certains marqueurs. En comparaison, les niveaux de Buffon et d'Etrochey enregistreraient moins de temps que les précédents (quelques milliers d'années voire quelques dizaines de milliers d'années). Ces estimations sont en accord avec les durées tirées de l'Actuel ou avec la durée moyenne d'une paraséquence qui est estimée à environ 50000 ans d'après leur nombre, et la durée de la séquence Ca1.

On constate que tous ces niveaux correspondent à différentes échelles de temps. La première conséquence est que les facteurs mis en jeu ne sont pas identiques dans les différents types de concentrations. Par exemple, dans les niveaux localisés, c'est l'action de facteurs dans un temps écologique que l'on verra en premier lieu. Dans les niveaux qui expriment différents degrés de condensation, ce seront des processus à long terme qui vont structurer les communautés, et parmi eux, le phénomène de rétroaction taphonomique.

Une autre implication de ce temps différentiel est la recherche des processus évolutifs : pour les niveaux où s'exerce la condensation, c'est *au sein* même du niveau qu'on pourra chercher l'évolution car le temps enregistré est de l'ordre de celui où s'exercent les changements évolutifs. Les niveaux localisés ne montreront pas ces changements, même si plusieurs de ces niveaux s'enchaînent dans le temps.

3/ Le phénomène de rétroaction taphonomique dans les niveaux à brachiopodes

On a vu que le phénomène de rétroaction taphonomique est répandu dans les niveaux majeurs à brachiopodes. Il convient, à ce stade de l'étude, de définir toutes ses conséquences pour la dynamique des communautés et pour les brachiopodes articulés.

a/ Définition

La rétroaction taphonomique ("taphonomic feedback") a été définie par Kidwell et Jablonski (1983) et documenté par la suite (Kidwell, 1986, 1989, 1991b). C'est la réponse d'organismes vivants à la présence de parties dures mortes (de coquilles) dans les habitats benthiques, et l'ensemble des processus post-mortem qui affectent l'existence de coquilles sur le fond. La rétroaction concerne l'influence de coquilles (et des substrats durs) sur le mode de vie des espèces qui vivent sur ces fonds et qui fournissent elles-mêmes les coquilles (v. fig. 96, 97). Ce processus peut avoir des effets de facilitation ou d'inhibition. Certains de ses effets s'apparentent aux phénomènes de successions paléocéologiques (v. Connell et Slatyer, 1977).

b/ Contexte

La rétroaction taphonomique est susceptible de survenir dans toute concentration assez dense en coquilles. Les concentrations composites, de hiatus, ou résiduelles et les associations condensées en général, peuvent montrer des processus de rétroaction taphonomique plus ou moins extensifs. La description des niveaux majeurs indique que cette dynamique a joué un rôle fondamental dans les communautés à brachiopodes, rôle particulièrement évident pour ce qui concerne les bioconstructions à coraux, à spongiaires, ou bien les encroûtements à huîtres ou *Placunopsis*.

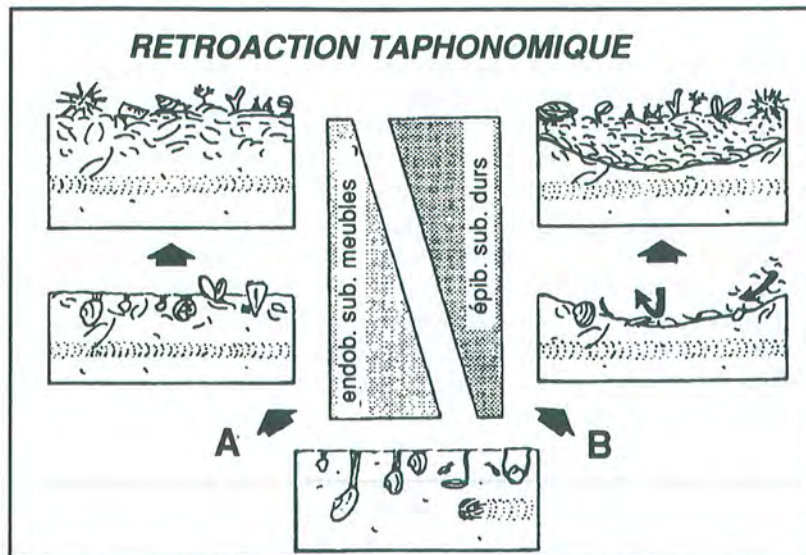


Fig.96 - Transformation d'un fond boueux initial en fond coquillier par rétroaction taphonomique. L'accumulation des coquilles fournies soit par la mort *in situ* des organismes (A), soit par des apports exogènes de coquilles (B), change la structure et la dynamique de la communauté en direction de la dominance accrue des espèces épibenthiques de substrats durs. (D'après Kidwell, 1991 b)

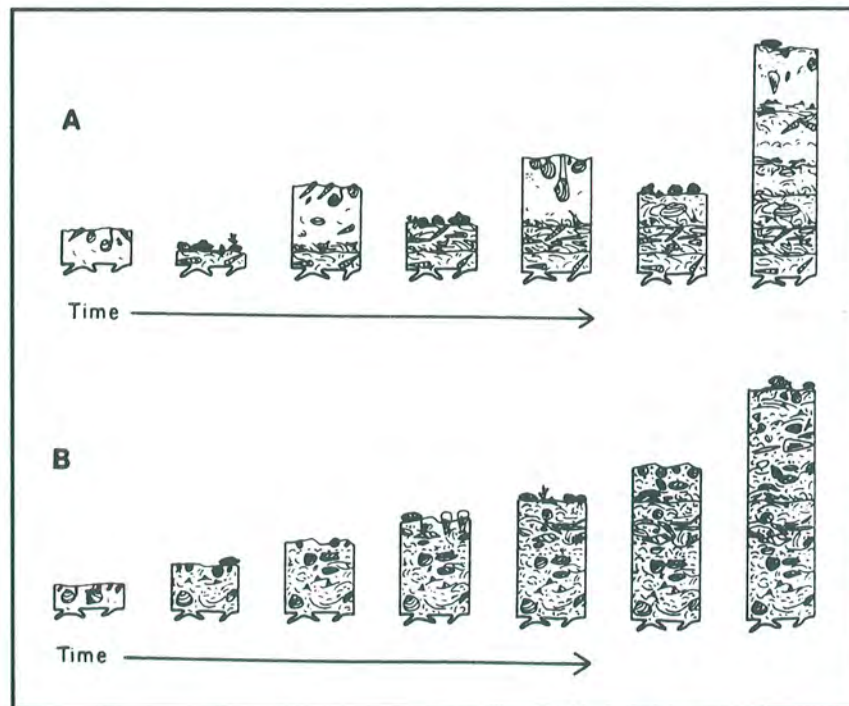


Fig.97 - Deux modes d'accumulation dynamique d'un dépôt coquillier en conditions de sédimentation réduite. A: les alternances répétées de dépôts et de remaniements conduisent à un dépôt composite où différents lits à faunes distinctes peuvent être visibles; la rétroaction taphonomique est en concurrence avec le remaniement hydrodynamique. B: une sédimentation constamment réduite conduit à un dépôt dense de coquilles où la rétroaction taphonomique assure la dominance des espèces épibenthiques de substrats durs (D'après Kidwell et Jablonski, 1983).

c/ Importance du substrat chez les brachiopodes actuels et fossiles

Les études qui traitent des facteurs déterminants pour les brachiopodes actuels privilégient la profondeur, la production primaire (Alm ras et Elmi, 1985), la nutrition (McCammon et Reynolds, 1976), le p doncule (Richardson, 1981). La plupart font pourtant ressortir l'importance du **substrat**, puisqu'il conditionne l'installation des larves et donc le recrutement des populations, que les individus restent fix s tout au long de leur vie ou qu'ils vivent secondairement libres sur le fond. La pr sence de substrats durs est fondamentale pour les formes micromorphes, pour les esp ces de petite taille (voir photo n 17) mais aussi pour les esp ces de grande taille adulte. Ces exemples concernent :

- *Magellania venosa* dans l'Atlantique sud (Mc Cammon, 1973)

- *Terebratulina refusa* au Canada (Noble *et al.*, 1976). Sur les c tes d'Ecosse, (Curry, 1982; Collins, 1991), *T. refusa* vit entre 100 et 200m de profondeur; presque tous les individus sont fix s par un p doncule sur des concentrations denses de coquilles de *Modiolus modiolus* qui assurent un substrat de fixation aux larves sur des fonds habituellement vaseux.

- *Terebratella inconspicua* et *T. sanguinea*, et d'autres esp ces qui vivent fix es sur des substrats rocheux ou sur des d bris coquilliers en Nouvelle-Z lande (Stewart, 1991); la pr sence de ces substrats voire celle des coquilles des adultes assure le recrutement des populations (Doherty, 1979).

- *Gryphus vitreus* au large de la Provence et de la Corse; cette esp ce caract rise une bioc nose particuli re sur le rebord du plateau continental entre 100 et 250 m de profondeur (Emig, 1985, Boullier *et al.*, 1986).

Certains *Gryphus vitreus* vivent fix s toute leur vie sur des substrats relativement importants et d'autres deviennent secondairement libres, quand le substrat de fixation devient trop petit relativement   leur taille. Des campagnes de dragages successives et des observations en submersible (Emig et Arnaud, 1988) ont montr  que le recrutement  tait assur  par la pr sence de petits substrats durs (coquilles, petits graviers, bioclastes, serpules, cong n res...) et parfois des coquilles anciennes comme celles de *Glycymeris* perfor es et encro t es, exhum es de d p ts plus anciens (observations personnelles, campagne BATHYMED, 1988, voir photo n  16). Des assemblages de coquilles anciennes, tr s alt r es, par la biocorrosion (Gaspard, 1989) existent sur ces fonds ("thanatoc nose w rmienne"); la bioc nose de *Gryphus vitreus* se d veloppe souvent sur ces assemblages. La permanence des substrats durs fournis par la bioc nose elle-m me assure son maintien dans cet environnement. La densit  de *Gryphus vitreus* est maximale dans les zones o  la vitesse des courants est la plus grande (Emig, 1988). Ces courants apportent les particules alimentaires et surtout emp chent une s dimentation trop importante qui pourrait affecter les individus vivants mais aussi ensevelir les substrats. *Gryphus vitreus* est pratiquement absent dans le domaine bathyal ("vases profondes") qui offrent peu de substrats de fixation. Des observations r centes ont montr  la disparition de la bioc nose   *Gryphus vitreus* dans des zones soumises   une s dimentation importante soudaine, en suspension et sur le fond, caus e par l' rosion des sols apr s les feux de for t du Cap Corse (C. Emig, comm. pers.).

D'autres brachiopodes existent en M diterran e sur "les fonds corallig nes" ou "d tritiques du large", notamment *Megerlia truncata*, *Megathiris detruncata*, *Terebratulina refusa*, esp ces fix es sur un mat riel biod ritique (voir exemple, photo n  17).

Des pal obioc noses comportant quasiment les m mes esp ces existent   l'affleurement en Italie dans des terrasses marines du Plioc ne et Pl istoc ne (Gaetani et Sacca, 1983). Des assemblages de coquilles, tr s denses ("Calcareniti a brachiopodi"), dont les caract res stratigraphiques sont ceux de concentrations composites, sont associ s aux ingressions marines dat es du Pl istoc ne entre 1,2 et 1,9 Ma (Taddei Ruggiero, 1985). Ils enregistrent l'extension de faunes m diterran ennes relativement profondes, pendant une p riode de mont e du niveau marin li e   un climat plus chaud.

Les quelques exemples actuels et quaternaires montrent que les concentrations de coquilles assurent le maintien de peuplements denses de brachiopodes qui peuvent persister sur leurs propres restes coquilliers. Dans certains cas, l'exhumation ou l'absence d'enfouissement de d p ts coquilliers li s   la dynamique transgressive, peuvent fournir des substrats de fixation (assemblages de condensation environnementale ou concentrations r siduelles).

Dans les **exemples fossiles**, le rôle du substrat est particulièrement mis en valeur car plus directement perceptible que les autres facteurs.

Parmi eux, on citera les travaux de Surlyk (1972) qui associe les différents modes de vie de brachiopodes de la Craie maastrichtienne au Danemark, aux substrats de fixation; de nombreux brachiopodes peuvent vivre sur ces fonds meubles, grâce aux substrats biodétritiques ou aux coquilles de grands bivalves. Des niveaux à brachiopodes sont décrits comme servant de substrats de base à une rétroaction taphonomique qui conduit à l'installation de complexes récifaux à l'Ordovicien (Walker et Alberstadt, 1975) ou à l'Oxfordien (Delance et Menot, 1968).

4/Conclusions: facteurs dynamiques agissant sur les populations - temps et durée

- **Rétroaction taphonomique** : ce phénomène de rétroaction taphonomique est répandu dans les niveaux coquilliers et particulièrement dans les niveaux à brachiopodes dont les exemples actuels apportent des arguments en faveur de l'action de tels processus. C'est un facteur dynamique qui traduit l'interaction de l'hydrodynamisme (qui contrôle le taux de sédimentation) et de la dynamique des communautés (dont dépend le taux d'accumulation de coquilles fournies par la communauté). Le maintien des conditions et de cette interaction assure la persistance et l'évolution de la communauté à brachiopodes. Ce facteur dynamique offre la possibilité d'être testé car il laisse une trace fossile perceptible. **Cette dynamique implique qu'il n'existe pas, sauf dans le cas de concentrations événementielles, d'image fossile d'une communauté à brachiopodes mais plutôt un résultat condensé du fonctionnement d'une telle communauté.** En revanche, cette dynamique renforce sa capacité à laisser un enregistrement fossile. Les facteurs qui influencent les espèces sont donc à rechercher à l'intérieur même d'un tel niveau de faune.

- **Processus et temps** : La plupart des niveaux majeurs et localisés décrits peuvent entrer dans les catégories définies par les processus de concentration ou le degré de condensation des assemblages de coquilles. Presque tous les niveaux majeurs de brachiopodes sont condensés dans le même habitat ou au cours d'un changement de l'environnement. Ils forment des concentrations composites ou de hiatus en régime de sédimentation ralentie. Le niveau majeur d'Escoville ne cadre pas avec cette classification; cela tient plus à un problème de définition. En effet, ce niveau majeur, caractérisé par ses associations, pourrait être résolu en niveaux localisés surtout à la base. **Le niveau majeur de Buffon et celui d'Etrochey liés aux bioconstructions à coraux se placent dans une tranche de temps relativement plus faible (quelques milliers d'années) que celle dans laquelle se développent les autres niveaux majeurs (plusieurs dizaines de milliers d'années ou plus).**

- **Conséquences pour les Ornithellidés.** La création de fonds coquilliers permanents par rétroaction taphonomique peut :
 - favoriser des espèces qui requièrent une fixation tout au long de leur vie;
 - amener des spéciations par une sélection de formes qui exploitent cette nouvelle niche, inexistante dans la communauté initiale, installée sur fonds meubles.

Ce type d'évolution est à rechercher au sein d'un niveau majeur, si, toutefois, des lits discrets pouvaient être distingués (cas d'une concentration composite).

On a vu que les séquences d'inondation de plate-forme amènent une recolonisation des domaines préalablement émergés à partir de la "réserve" des domaines distaux plus profonds. **L'avènement de fonds coquilliers condensés assure l'extension des faunes de domaine distal. La recherche pertinente de différences entre espèces de plate-forme et espèces de domaine distal doit être conduite dans la comparaison des extrêmes d'un même niveau majeur.** Par exemple : *Ornithella* sp. 2 (du niveau majeur de Vendoeuvre) et *Digonella marcoui* (du niveau majeur de Ladoix) ou *Ornithella* sp. et *Obovothyris* sp. du niveau majeur de Chaulgnes.

- **Alternative frustrante:** Une description et une analyse des processus et du temps compris dans les niveaux majeurs du Bassin de Paris conduit à une alternative méthodologique.

- une analyse paléoécologique peut être menée seulement sur des concentrations événementielles, non condensées; en revanche, celles-ci ne permettent pas d'apprécier les changements temporels que cette communauté subit au cours du temps, car l'assemblage ne représente qu'un instant de son fonctionnement. L'analyse de populations, de la variabilité intra-population (etc...) peut être conduite dans ce cas, mais les résultats ne peuvent être comparés à ceux de niveaux contemporains, en raison de l'aspect discontinu des niveaux localisés. Ces contraintes avaient été pressenties par Laurin (1984) pour les faunes de "bassin" ou de plate-formes superficielles.

- **Les communautés qui laissent une trace importante, étendue et corrélable, sont situées dans des contextes de sédimentation réduite. Les assemblages résultants ne sont pas l'image d'une communauté mais celui de son fonctionnement. Ces assemblages ne donnent pas accès au temps écologique et les facteurs dynamiques qui agissent sur les espèces incluses au sein de ces niveaux majeurs sont régis en premier lieu par les phénomènes de rétroaction taphonomique.**

C / ANALYSE DE LA DIVERSITE : STRUCTURES DES ASSEMBLAGES DE BRACHIOPODES

Les résultats précédents ont abouti à une classification qualitative de niveaux à brachiopodes à partir de caractères uniquement descriptifs. Une analyse factorielle est nécessaire pour quantifier et tester cette classification et définir les structures des niveaux à brachiopodes. Cette étude porte sur un grand nombre d'échantillons pris dans les différents niveaux cités.

L'analyse factorielle des correspondances est une méthode appropriée pour cette démarche car elle traite des échantillons nombreux et des variables multiples. Les échantillons sont pris dans les différents niveaux cités. Les descripteurs ne peuvent pas être les proportions des taxons puisque ceux-ci sont susceptibles d'être très différents d'un niveau à l'autre. Les variables sont choisies parmi les variables écologiques, les groupes écologiques ou les paramètres de diversité.

1/ Echantillons et paramètres

Pour l'analyse factorielle, 133 échantillons ont été retenus (totalisant 14996 individus déterminés et dénombrés) après récolte de l'ensemble de la macrofaune dans les niveaux à brachiopodes jurassiques (voir annexes). Ils concernent pour la plupart les niveaux du Bathonien supérieur - Callovien et quelques échantillons plus anciens (Saint-Marc, voir fig. 67). Les espèces sont celles des brachiopodes, bivalves, gastéropodes, échinodermes, serpules etc. dénombrées par leur quantité d'individus. Les épizoaires (encroûtants et perforants) ne sont pas pris en considération ici car les données ne sont pas reproductibles d'un échantillon à l'autre. Pour une comparaison des associations de brachiopodes du Jurassique avec celle du Paléozoïque, 163 échantillons du Jurassique sont ajoutés à 61 échantillons relevés dans la littérature portant sur le Paléozoïque.

La diversité calculée est une diversité intra-communauté (diversité α sensu Sepkoski, 1988). On utilise l'indice de diversité de Shannon (v. fig. 98). En fait, cet indice est dissocié en deux notions: la richesse spécifique (S) et l'équitabilité (E), qui mesure la plus ou moins bonne répartition des individus entre les différentes espèces. E est d'autant plus proche de 1 que toutes les espèces ont des fréquences relatives qui tendent à être égales, et proche de 0, s'il existe une espèce qui domine largement les autres quantitativement. Chacun de ces indices est calculé pour les brachiopodes et pour les autres groupes. La diversité est aussi quantifiée par $S/\log N$ (Ziegler *et al.*, 1968). Cet indice est d'autant plus faible qu'il existe dans une communauté, un petit nombre d'espèces (S) représentées par un grand nombre d'individus (N). On utilise aussi les proportions relatives de brachiopodes en nombre d'individus (% BRA) ou en nombre d'espèces (SB/B) et des rapports de ces indices. 13 variables sont utilisées au total pour l'analyse factorielle (voir liste fig. 98).

2/ Intervalles de variation des paramètres de diversité - Comparaison avec le Paléozoïque

Les 163 échantillons de brachiopodes jurassiques sont comparés à 61 échantillons de communautés à brachiopodes du Paléozoïque, de l'Ordovicien au Carbonifère: Brenchley et Cocks (1982), Williams *et al.* (1981), Beus (1984), Ziegler *et al.* (1968), De Keyser (1977).

• **Richesse spécifique** : La richesse spécifique de tous les échantillons jurassiques est comprise entre 1 et 10 espèces (fig. 99 A). L'histogramme de la richesse spécifique reflète le plus grand nombre d'échantillons pris dans les niveaux de la plate-forme bourguignonne comportant de 1 à 3 espèces (associations à *L. gremifera* 2 et à *Digonella divionensis*). Les échantillons à grande richesse spécifique sont moins fréquents.

CODE INDICE	DEFINITION	REMARQUES
IDSH	indice de diversité de Shannon	$IDSH = \sum p_i \log p_i$ ($1 < i < SESP$, p = fréquence relative) $IDSH (max) = \log SESP$
EQUI	indice d'équitabilité	$EQUI = IDSH / IDSH (max)$ EQUI tend vers 1 si toutes les espèces ont des proportions qui tendent à être égales EQUI tend vers 0 si une des espèces domine quantitativement largement les autres
SESP	richesse spécifique	nombre d'espèces
SESB	richesse spécifique des brachiopodes	
EQUB	indice d'équitabilité des brachiopodes	
ISHB	indice de diversité des brachiopodes	
SB/S	proportion relative d'espèces de brachiopodes	$SB/S = SESB / SESP$
%BRA	proportion relative d'individus de brachiopodes	
EB/E	rapport de l'équitabilité des brachiopodes à l'équitabilité totale	si $EB/E > 1$: les brachiopodes sont mieux répartis que l'ensemble de la faune si $EB/E < 1$: les brachiopodes sont moins bien répartis que l'ensemble de la faune
IB/I	rapport de la diversité des brachiopodes à l'équitabilité totale	
SBPB	rapport des richesses spécifiques des brach. et du reste de la faune	
S/logN	indice de diversité	$S/\log N = SESP / N$; N: nombre d'individus S/logN est élevé s'il existe peu d'espèces pour un grand nombre d'individus
S/logNB	indice de diversité des brachiopodes	

Fig. 98 - Définition des indices de quantification de la diversité utilisé pour le traitement des 133 échantillons de l'analyse factorielle des correspondances.

- **Équitabilité** : Deux modes très nets existent dans la distribution de l'équitabilité (fig. 99 B): l'un à 0 représentant les associations monospécifiques, et un autre entre 0,7 et 0,8 correspondant à des associations diversifiées, dont les proportions des différentes espèces sont équilibrées. On notera la quasi absence d'échantillons ayant une équitabilité de l'ordre de 0,3 - 0,4. Ces deux modes illustrent, dans l'ensemble, la notion de niveaux majeurs et de niveaux localisés, mais ne montrent pas les catégories issues de la description des assemblages. Pour cette raison, une étude plus fine doit être conduite par la relation $E = f(S)$ et par l'analyse factorielle des correspondances sur des variables multiples.

- **Relation $E = f(S)$** - Le diagramme de dispersion de E en fonction de S (fig. 100 A) ne montre pas de différences entre les niveaux du Jurassique et ceux du Paléozoïque. La diversité des échantillons du Paléozoïque (à 1 exception) n'est pas supérieure à celle des échantillons du Jurassique en terme de richesse spécifique ou d'équitabilité.

D'une manière générale, les échantillons qui comportent peu d'espèces ont un grand intervalle de variation de l'équitabilité : les individus peuvent être bien ou mal répartis entre les différentes espèces. Les échantillons à grande richesse spécifique ont tendance à avoir un intervalle de variation plus restreint. L'équitabilité minimale est de plus en plus grande, les proportions des différences espèces tendant à devenir proches les unes des autres (E compris entre 0,5 à 0,9).

Deux échantillons paléozoïques sont hors de ces tendances. Le premier avec 11 espèces comprend de nombreuses formes de brachiopodes de petite taille, vivant en épizoaires sur des brachiopodes de grande taille (Ziegler *et al.*, 1968). L'autre avec 10 espèces a une équitabilité relativement trop faible par rapport aux échantillons qui ont le même nombre d'espèces.

Les moyennes de E sont calculées pour chaque richesse spécifique (fig. 100 B). Trois constatations sont à retenir :

- 1/ les échantillons monospécifiques ont évidemment tous une équitabilité nulle.
- 2/ les associations de 2 ou 3 espèces ont une équitabilité moyenne de plus en plus grande (maximum proche de 0,7), mais la variabilité est grande.
- 3/ pour les échantillons de 4 à 10 espèces, la variance est plus faible; l'équitabilité moyenne augmente avec le nombre d'espèces. La pente de la droite de régression est significativement différente de 0 (test F; $p < 0,001$). Ainsi, plus la richesse spécifique est grande, plus les espèces tendent à être représentées en proportions égales ou voisines.

- **Conclusions** : La variation statistique des paramètres de diversité ne montre pas de différences significatives entre les associations de brachiopodes jurassiques et celles du paléozoïque. Cela semble contredire l'aspect plus diversifié de la faune de brachiopodes du Primaire, mesuré par le nombre de taxons par unité de temps (Sepkoski, 1981). En étant prudent, au vu du nombre relativement faible d'échantillons inclus dans cette étude, on peut émettre cependant l'hypothèse qu'à un niveau donné, à l'échelle de l'assemblage coquillier, les associations de brachiopodes anciennes ne sont pas plus diversifiées que celles du Jurassique.

- La bimodalité des paramètres d'équitabilité reflète la notion de niveaux majeurs/niveaux localisés.

- La variation de E en fonction de la richesse spécifique montre 3 cas de figure (fig. 100 C):

- des associations monospécifiques ($E=0$);
- des associations oligospécifiques à 2 ou 3 espèces et équitabilité forte;
- des associations comprenant 4 à 10 espèces (polyspécifiques) dont la représentation des espèces est d'autant mieux équilibrée que le nombre d'espèces est élevé.

Ces 3 cas reflètent les 3 degrés de condensation temporelle établis précédemment d'après les descriptions : les assemblages fidèles (monospécifiques), les assemblages condensés intra-habitat (2-3 espèces), les assemblages de condensation environnementale (4 à 10 espèces). Il semble donc que le diagramme E-S discrimine les différentes durées et les différents degrés de condensation dans les niveaux à brachiopodes. Ce fait peut s'expliquer par l'augmentation de la richesse spécifique à la suite de multiples colonisations par des espèces différentes amalgamées et condensées en un même niveau. E augmente aussi avec la condensation dans la mesure où un plus grand nombre d'actions

taphonomiques sont susceptibles de lisser les différences quantitatives entre espèces. On peut invoquer aussi une cause écologique liée à la rétroaction taphonomique qui a tendance à créer des conditions plus stables pour la communauté, dont les effets habituels sont une augmentation de la diversité (cf. Begon *et al.*, 1986).

3/ Analyse factorielle de la diversité des niveaux à brachiopodes

L'analyse factorielle des correspondances porte sur 133 échantillons de l'essentiel de la macrofaune benthique (voir annexes). Elle est conduite grâce aux programmes MacMul et GraphMu élaborés par Thioulouse (1990). On ne rappellera pas ici la méthode qui est utilisée de façon routinière pour le traitement des données multidimensionnelles et particulièrement en écologie. Elle est appliquée ici pour l'analyse d'un grand nombre d'échantillons et de variables, dans le but d'offrir une vue globale des associations et assemblages de faune.

a/Inertie

L'inertie des trois premiers axes factoriels (fig. 101 A) totalise 86,5% (resp. 51,7%, 20,6%, 14,2%) de l'inertie totale du nuage de points-variables ou échantillons. La représentation des données est donc significative sur les 3 plans factoriels associant les 3 premiers axes factoriels deux à deux. Le plan F2-F3 représente les échantillons et les variables de la façon la plus distincte (fig. 101 C).

b/ Jeu des variables - structure des assemblages

- les variables SBPB et SESP (fig. 101 B) ont les plus fortes contributions sur l'axe F1 (resp. 0,38 et 0,23)
- 5 variables ont une forte contribution sur F2 : SBPB et le pourcentage de brachiopodes (% BRA) opposé aux paramètres d'équitabilité et de diversité chez les brachiopodes : EB/E, ISHB, EQUB;
- sur l'axe F3, % BRA s'oppose à SESB et à l'équitabilité des brachiopodes (EB/E). Les autres axes ont moins de signification (resp. 6,2 et 3,7% pour F4 et F5).

Le nombre élevé de variables différentes qui ont une contribution importante sur F2 et F3 et la dispersion des échantillons explique le choix du plan F2-F3 pour visualiser le nuage de points.

La répartition des variables et leurs contributions sur les trois premiers axes de l'analyse factorielle permettent de définir les structures autour desquelles se situent les échantillons (fig. 101, 102):

- Sur l'axe F1, s'opposent les assemblages riches en espèces de brachiopodes, à ceux qui sont riches en brachiopodes par rapport au reste de la faune.
- Sur l'axe F2, les assemblages riches en espèces de brachiopodes et en individus par rapport au reste de la faune, s'opposent à des assemblages dont les proportions des différentes espèces de brachiopodes tendent à être égales.
- Enfin, l'axe F3 oppose les assemblages riches en individus de brachiopodes à ceux qui sont riches en espèces.
- Les variables qui ont une contribution moins forte permettent de préciser le jeu des variables à l'origine de la répartition des échantillons.

Le nuage des échantillons est régi par 3 pôles qui apparaissent aux extrémités des axes (fig. 102):

- un pôle (valeur positives de l'axe 3) d'assemblages riches en espèces de brachiopodes mais équilibré par le reste de la faune (opposition à %BRA); le reste de la faune benthique est riche également. Dans ces assemblages de brachiopodes, $S/\log NB$ est grande mais l'équitabilité générale relativement faible (opposé à EQUI). Cette structure, caractérisée par la richesse spécifique est qualifiée de "polyspécifique" par égard à la diversité des brachiopodes.
- un pôle (F2 positif, F3 négatif) caractérisé par une forte proportion d'espèces et d'individus de brachiopodes, avec une richesse spécifique moins grande, mais des espèces en revanche bien réparties (équitabilité générale et équitabilité en brachiopodes). Cette structure est qualifiée de "oligospécifique"; ses attributs sont liés surtout à l'équitabilité.

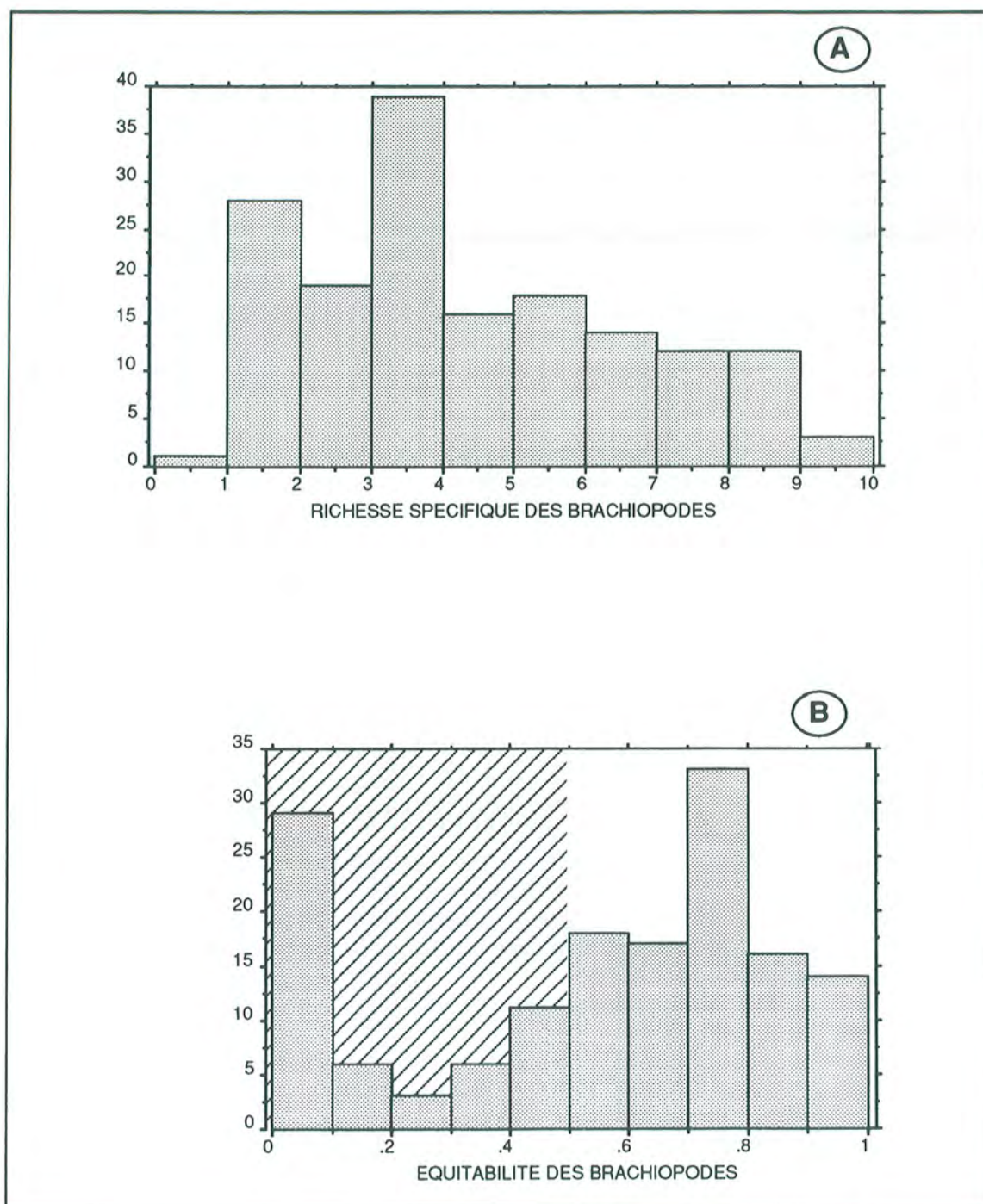


Fig. 99 - Histogrammes de distribution de la richesse spécifique (A) et de l'équitabilité (B) des échantillons des associations de brachiopodes du Jurassique.

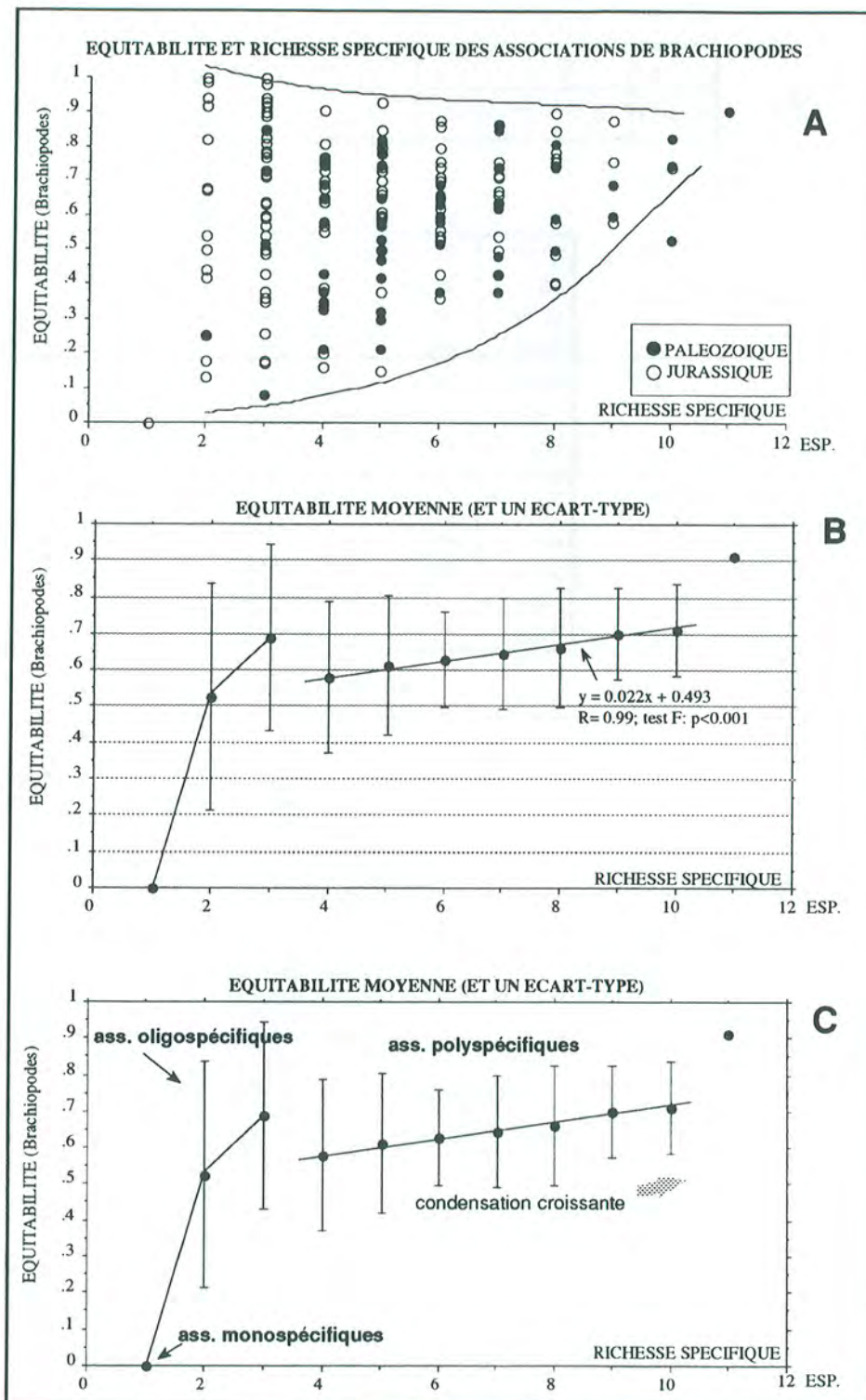


Fig. 100 - A: dispersion des échantillons en fonction de EQUB et SESB. B: moyennes d'équitabilité et écart-type en fonction de la richesse spécifique; entre 4 et 10 espèces, l'équitabilité moyenne augmente significativement avec la richesse spécifique; ce fait est relié à une condensation croissante. C: Interprétation en 3 structures de diversité (v. aussi AFC suivante)

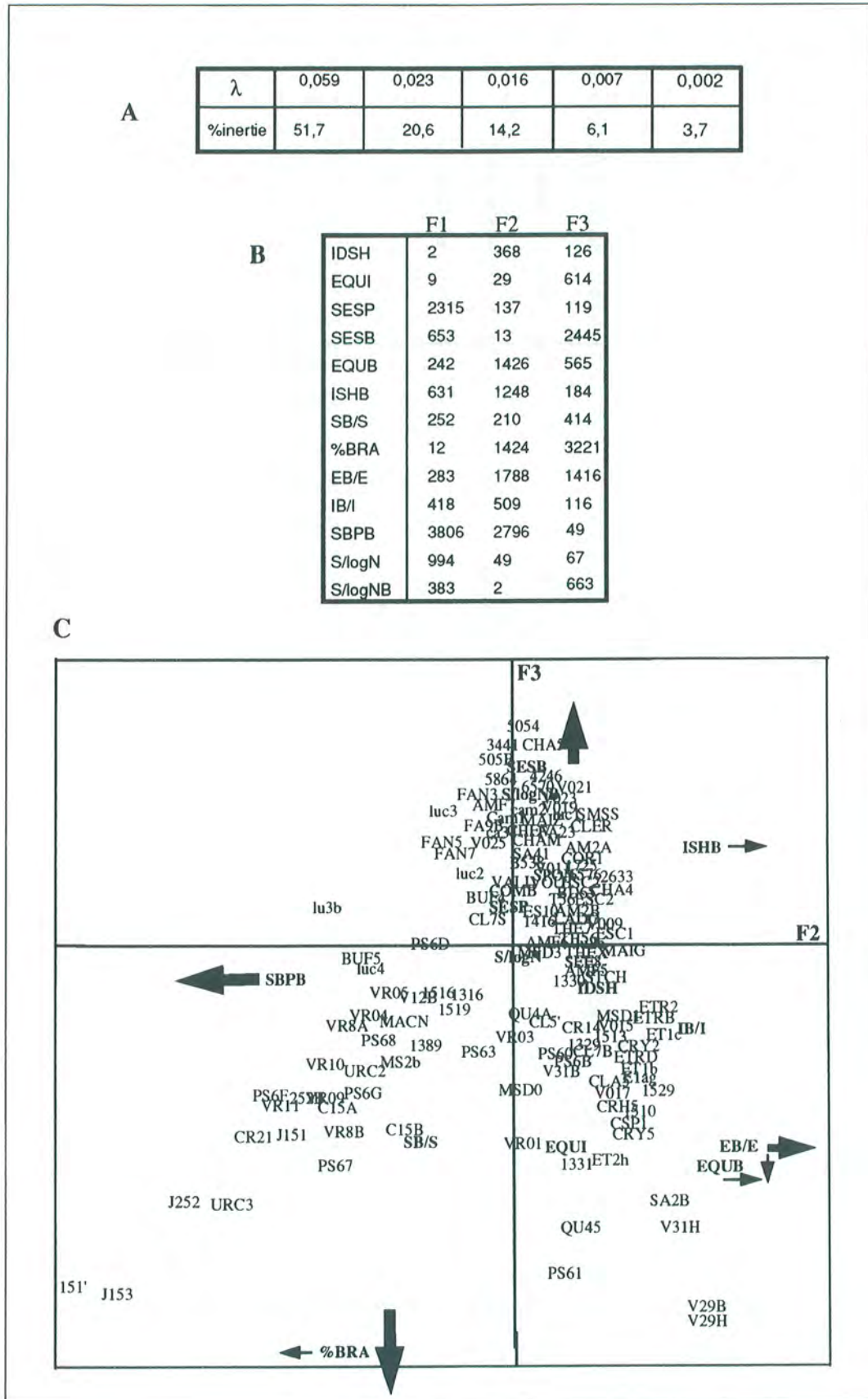


Fig. 101 - Résultats de l'analyse factorielle des correspondances des paramètres de diversité des 133 échantillons des niveaux à brachiopodes du bassin de Paris. A: inertie; B: contribution des variables sur chaque axe (en dix-millièmes); C: position des variables et échantillons dans le plan F2/F3

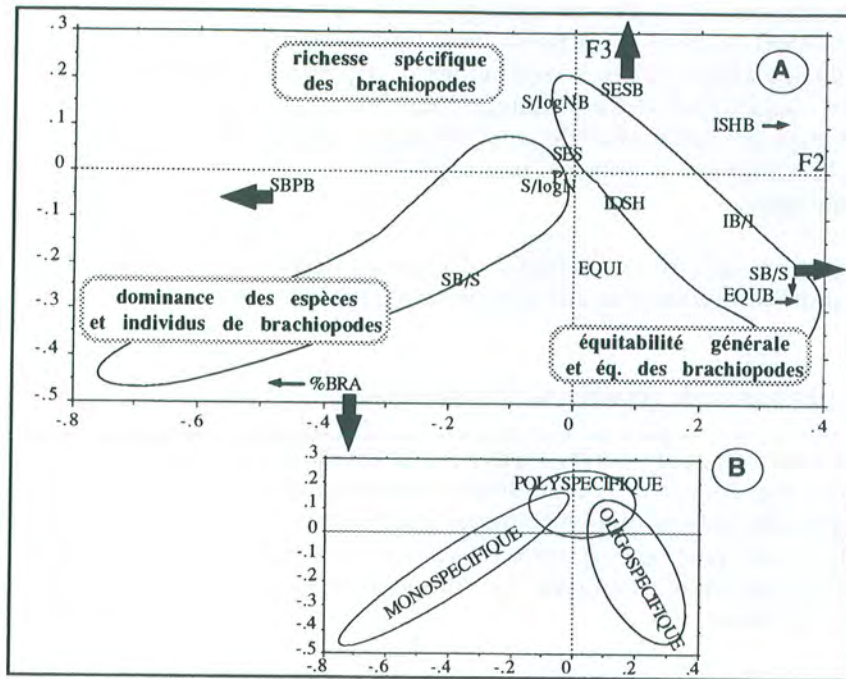


Fig. 102 - Jeu des variables de diversité sur le plan F2/F3 (A) et trois types de structure des assemblages (B)

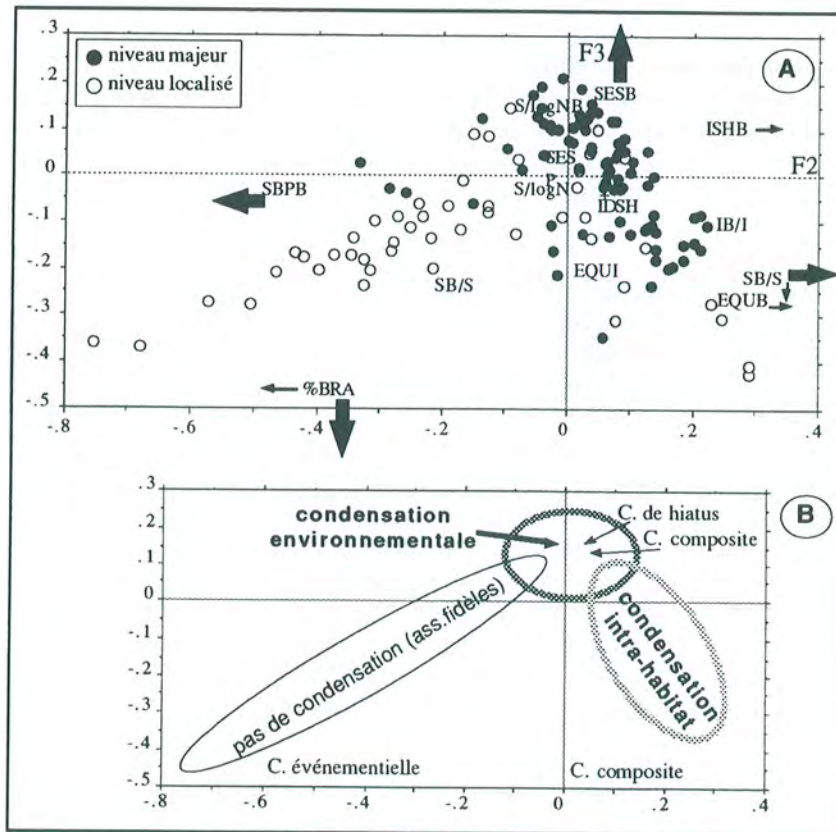


Fig. 103 - Signification des variables de diversité sur le plan F2/F3. (A): report des modes d'occurrence stratigraphiques. (B): signification en termes de degrés de condensation différents et de types de concentration.

- une troisième structure pour des assemblages à fort pourcentage de brachiopodes, en espèces et individus par rapport au reste de la faune, non équitables; les espèces de brachiopodes sont plus nombreuses que les autres espèces benthiques. Cette structure est variable comme le montre l'allongement du nuage depuis des assemblages monospécifiques en brachiopodes où des assemblages plus riches en espèces (proximité de la structure polyspécifique). Elle est caractérisée par la dominance des brachiopodes et appelée "**monospécifique**", même s'il peut exister d'autres espèces en très faibles proportions.

Ces structures sont trois extrêmes, la dispersion du nuage d'échantillons montre qu'il existe toute une gradation entre ceux-ci et une certaine variabilité autour d'eux qu'il convient de préciser.

c/ Signification de la répartition des échantillons

• **Mode d'occurrence:** Un premier test a consisté à reporter le mode d'occurrence stratigraphique sur le diagramme F2-F3 (fig. 103 A). Les échantillons extraits des niveaux majeurs correspondent tous aux structures polyspécifique ou oligospécifique. En revanche, si la plupart des niveaux localisés occupent le pôle monospécifique, certains de ceux-ci sont de type oligospécifiques. Ainsi, le mode d'occurrence stratigraphique n'explique pas complètement les structures des associations contenues dans les niveaux de faune.

• **Degré de condensation :** Le report des trois types d'assemblages suivant leur degré de condensation (fig. 103 B) montre une bonne correspondance avec les trois types de structures.

- Le type monospécifique correspond aux assemblages fidèles, non condensés.
- Le type oligospécifique, aux assemblages condensés intra-habitat.
- le type polyspécifique se superpose aux assemblages de condensation environnementale (de hiatus ou composite).

Cette correspondance prouve encore une fois que les attributs quantitatifs de diversité traduisent plus le degré de condensation et la durée correspondante (quelques années, plusieurs milliers, plusieurs dizaines de milliers d'années). On retrouve aussi les résultats fournis par le diagramme Equitabilité - Richesse spécifique. Ici cependant, le résultat est étendu à l'ensemble de la faune benthique et prend en compte 13 variables au lieu de 2.

d/ Position et variabilité des différents niveaux à brachiopodes

Les niveaux majeurs de Champlemy, de Saint-Bénin, des Campagnettes ont des échantillons regroupés dans la structure polyspécifique (fig. 104). Avec le niveau de Saint-Marc du Bathonien inférieur, ce sont des concentrations de hiatus ou des concentrations composites qui emmagasinent une tranche de temps relativement longue.

• **Le niveau majeur de Luc a une plus grande variabilité** (fig. 105) traduite par un déplacement des échantillons en direction de la structure monospécifique. Cette évolution est liée à une augmentation de la fréquence des remaniements hydrodynamiques, que l'on retrouve également dans l'évolution quantitative des épizoaires (voir fig. 84). Un échantillon de Chaulgnes (CHAUL 4) équivalent en temps du niveau majeur de Luc est très proche des ces échantillons. Les niveaux équivalents reconnus par les espèces caractéristiques dans les Marnes à *bellona* (éch. QAR 4a et QAR 4-5, voir coupe de Chassagne, fig; 40) ont une structure de type oligospécifique. Leurs caractères stratigraphiques (niveaux localisés) et éco-taphonomiques confirment leur genèse par condensation pendant un temps relativement plus bref.

On a donc ici l'explication de différences entre niveaux contemporains très éloignés, par la durée des processus de rétroaction taphonomiques. Le temps représenté dans le niveau majeur de Luc est sans doute équivalent à celui représenté par la totalité de la formation des Marnes à *bellona* à niveaux localisés moins condensés. Ces considérations revêtent une grande importance quand on constate que *Digonella digona* est présente dans le niveau de Luc tandis que *Ornithella sp.* est l'ornithellidé des niveaux localisés équivalents.

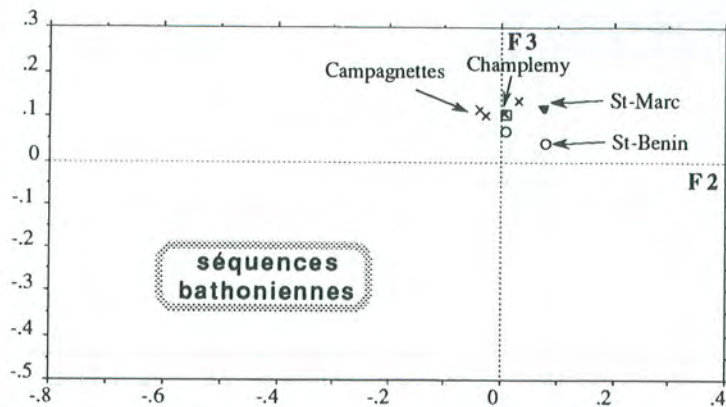


Fig. 104 - Position des échantillons de niveaux majeurs bathoniens (structure polyspécifique)

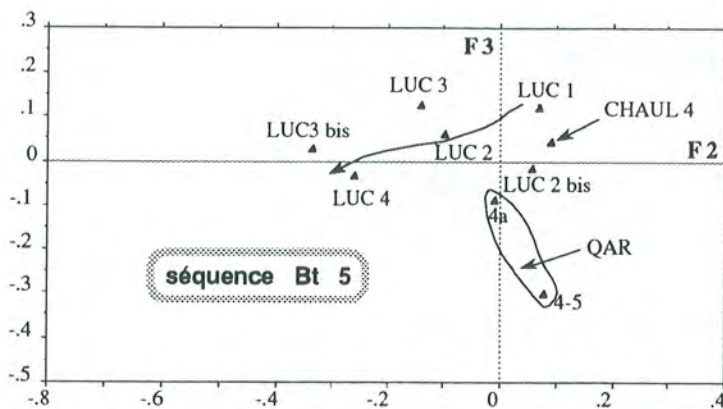


Fig. 105 - Position des échantillons du niveau majeur de Luc (structure polyspécifique tendant vers une dominance accrue des brachiopodes), et celle des niveaux localisés équivalents (QAR - structure oligospécifique)

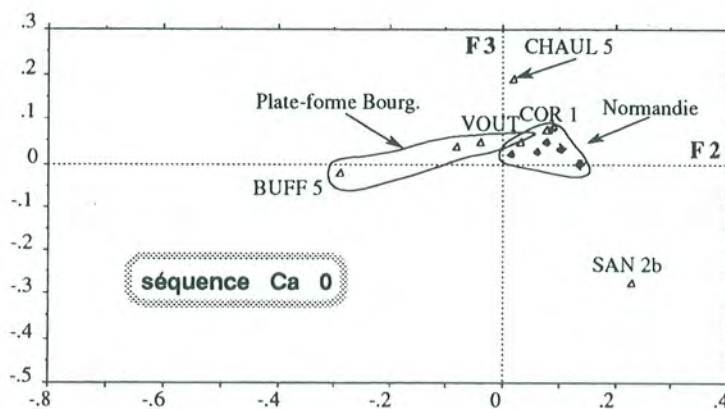


Fig. 106 - Position des échantillons du niveau majeur de Chaulgnes (structure polyspécifique), et celle des niveaux équivalents de Normandie et à un niveau de la coupe de Sancé (structure oligospécifique)

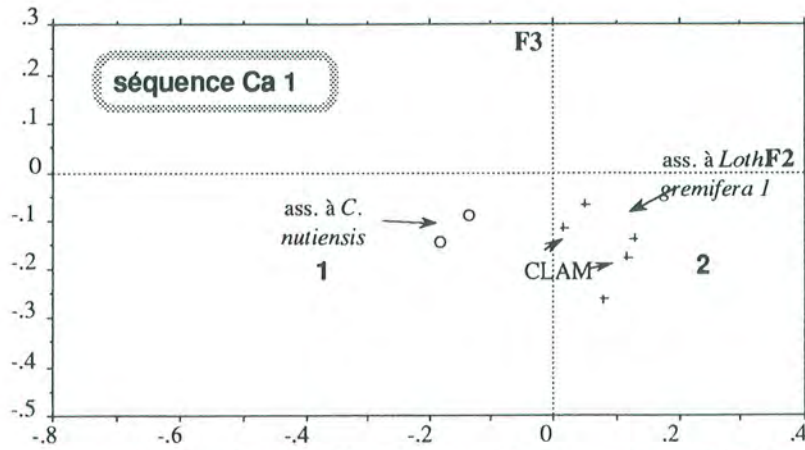


Fig. 107 - Position des échantillons sous le niveau majeur de Buffon (structure monospécifique puis structure oligospécifique)

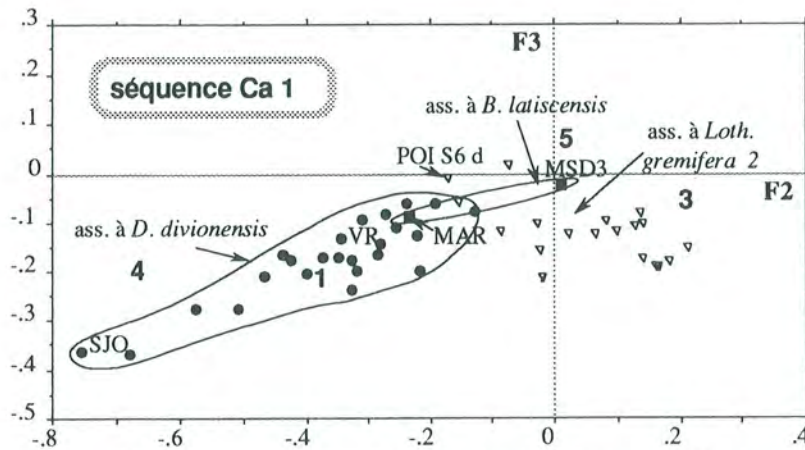


Fig. 108 - Position des échantillons du niveau majeur de Buffon (structure oligospécifique) et des échantillons à structure monospécifique des associations du cortège de haut niveau qui lui succéder.

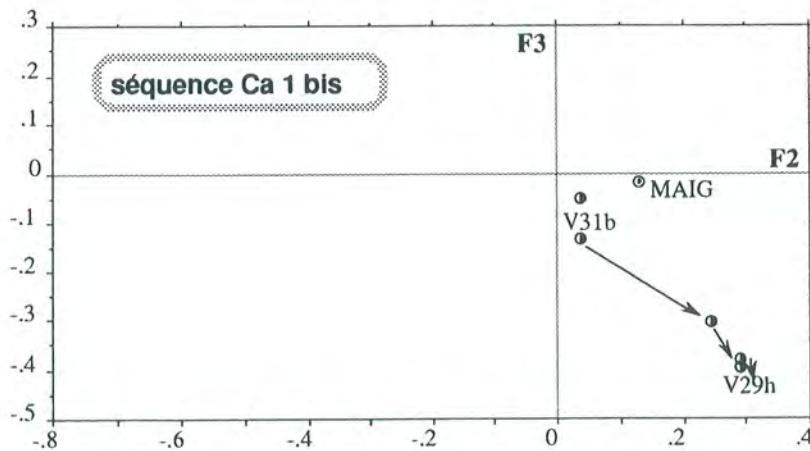


Fig. 109 - Position des échantillons de niveaux localisés à *R. spathica* et *Ornithella sp. 1* du Maine (V et MAIG, structure oligospécifique)

• **Le niveau majeur de Chaulgnes** est représenté par des échantillons du domaine distal (CHAUL 5), de transition (VOUT) ou de plate-forme: Buffon, Comblanchien, Corgoloin (COR) ou des Argiles de Lion (ESC). On remarque la grande homogénéité de ce niveau polyspécifique (fig. 106), dans des régions différentes, confirmant ses caractères de très large extension et l'identité des processus écotaphonomiques. A Chaulgnes, ce niveau se distingue par une plus grande richesse spécifique des brachiopodes et surtout par celle des autres espèces. Le niveau BUFF 5 est particulier en raison de la quasi absence de faune accompagnant les brachiopodes. Comme précédemment, des niveaux équivalents et éloignés (SAN 2b, voir fig. 39) sont déportés vers la structure oligospécifique. La durée plus courte enregistrée et la plus grande simplicité de structure de cet échantillon, peuvent s'expliquer par sa présence au sein d'une paraséquence sur la coupe de Sancé (fig. 39).

• **Le niveau majeur de Buffon et les assemblages de la séquence Ca 1 en domaine de plate-forme.**

Ces assemblages permettent de suivre l'évolution des structures au long de paraséquences rétrogradantes (PS1 à PS3) puis dans le cortège de haut niveau (fig. 107,108). Les associations des niveaux localisés (à *Cererithyris nutiensis*) sont situés vers le pôle monospécifique, comme le laissait présager leur description (fig. 89). L'assemblage de la paraséquence suivante (PS2 avec l'association à *Lotharingella gremifera* 1) est de type oligospécifique, comme l'assemblage à *L. gremifera* 2 du niveau majeur de Buffon. On assiste donc avec les 3 paraséquences du cortège transgressif, à une structuration vers le pôle oligospécifique.

Ces faits sont à mettre en relation avec une condensation de plus en plus poussée, à la base de chacune des 3 paraséquences qui amalgament un temps à chaque fois plus long. La taille croissante des bioconstructions (cf. coupe de Chassignelles, fig. 11) plaide aussi pour cet allongement de la durée pendant laquelle les conditions de développement de la faune épibenthique sont favorables. Ces faits sont généraux: sur ce diagramme, les échantillons de la région au nord de Dijon (CLAM) apparaissent très proches de ceux de Buffon.

Les niveaux localisés à *D. divionensis* (fig. 108) sont très différents. On assiste à un changement radical de structure. Cette tendance, postérieure à la surface d'inondation maximale, est amorcée dès l'association précédente, là où la sédimentation est marneuse (BUFF, POI) et où la dominance des digonelles est accrue. La variabilité de structure des niveaux localisés à *D. divionensis* traduit l'existence d'échantillons où le reste de la faune (bivalves endobiontes surtout) est relativement abondant et diversifié (VR); ils sont opposés à des lits simples de digonelles comme à SJO (fig. 108).

Les lits à *B. latiscensis* sont bien sûr de type monospécifique. Des bivalves endobiontes augmentent la richesse spécifique comme à Marcenay dans le Châtillonnais (MAR, fig. 108). Un échantillon particulier (MSD3) est de type oligospécifique : il contient de nombreux bivalves et d'autres brachiopodes comme *Ornithella cf. classis* (coupe POI, fig. 28).

On voit, par cet exemple, la relation entre changement de structure, diversification des assemblages à brachiopodes et la condensation qui survient à la base des paraséquences. Après le maximum d'inondation, et le retour d'une sédimentation importante boueuse puis calcaire, les assemblages deviennent à nouveau monospécifiques et représentent une tranche de temps plus brève.

• **Niveaux à *Rhynchonelloidella spathica***

La plupart des échantillons se placent dans le type oligospécifique avec peu d'espèces de brachiopodes assez équitablement réparties, un grand nombre d'individus comparativement aux autres espèces benthiques (fig. 109). Ces caractères peuvent être interprétés comme ceux de peuplements de fonds meubles, localisés dans le temps. *Ornithella sp. 1* et *R. spathica* ont des attributs d'espèces vivant secondairement libres sur le fond. Les échantillons décrits se placent à la base du cortège de bas niveau et viennent en continuité avec les échantillons suivants.

• **Association à *Lotharingella leedsii* puis à *Septaliphoria mourdoni* (NM d'Escoville)**

On a vu les particularités de ce niveau qui pourrait être considéré comme une série de lits localisés de plus en plus amalgamés. On observe une faible dispersion des échantillons dans la structure polyspécifique (fig. 110). Les points échantillons des deux associations sont distincts, ce qui traduit une différence de structure. Au cours du temps la tendance est à l'enrichissement en espèces

(déplacement parallèle à l'axe F3). L'analyse ne distingue pas les échantillons de régions différentes (ESC pour la Normandie, V dans le Maine, CHEV de la région de Nevers) prouvant l'identité des tendances dans tout le sillon marneux, malgré l'exclusion des deux espèces: *R. spathica* et *L. leedsi*.

• **Niveau majeur de Ladoix et niveau majeur de Vendoeuvre, niveaux à *Kallirhynchia* sp.**

Tous les échantillons extraits de ces niveaux sont regroupés : leur structure est de type polyspécifique (fig. 111). On remarque deux tendances :

- l'une est orientée vers le pôle oligospécifique; il s'agit de lits relativement localisés de la coupe de Vendoeuvre;
- l'autre en direction de la structure monospécifique, avec des lits localisés de chaque paraséquence de la coupe de Prénoval (FAN2 à FAN7) dont les assemblages sont dominés par *Digonella* cf. *marcoui*.

• **Niveau majeur d'Etrochey**

Tous les échantillons du niveau majeur d'Etrochey sont de type oligospécifique avec un nombre limité d'espèces (3 ou 4) équitablement réparties (fig. 112). Les échantillons des paraséquences du cortège de haut niveau (VAL et FAN9b) sont déportés vers la structure polyspécifique à forte dominance. Des niveaux localisés relatifs à ce niveau majeur ne sont pas traités par l'analyse en raison de l'absence d'autres formes benthiques que les brachiopodes. Il s'agit d'assemblages à forte dominance ou monospécifiques, à *D. dorsoplicata* ou *P. perrieri*.

En conclusion, on constatera l'opposition entre :

- **structures polyspécifiques, à forte dominance qui correspondent à un degré de condensation important;**
- **et structures monospécifiques peu diversifiées, qui sont celles de peuplements opportunistes, et d'assemblages qui représentent un temps bref.**

La structure oligospécifique se distingue des deux précédentes (quelques espèces régulièrement réparties, autres espèces benthiques peu nombreuses).

La variabilité de ces niveaux montre des décalages pour certains échantillons :

- **soit de la structure monospécifique vers la structure oligospécifique pour des assemblages plus condensés à la base de paraséquences;**
- **soit vers la structure oligospécifique depuis la structure polyspécifique, pour des échantillons pris dans des paraséquences équivalentes et représentant un temps de condensation plus court.**

Cette variabilité conforte l'idée de 3 degrés croissants de condensation et de durée, ordonnés, qui passent de l'un à l'autre suivant la dynamique environnementale.

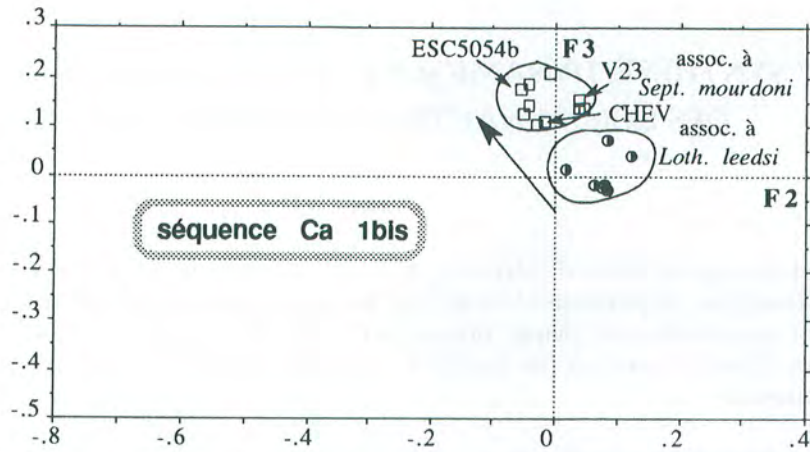


Fig. 110 - Position des échantillons du niveau majeur d'Escoville (structure polyspécifique tendant à s'enrichir en espèces au cours du temps, cf. flèche). Les niveaux localisés de la base, non représentés ici, sont analogues aux niveaux à *R. spathica* (fig. 109)

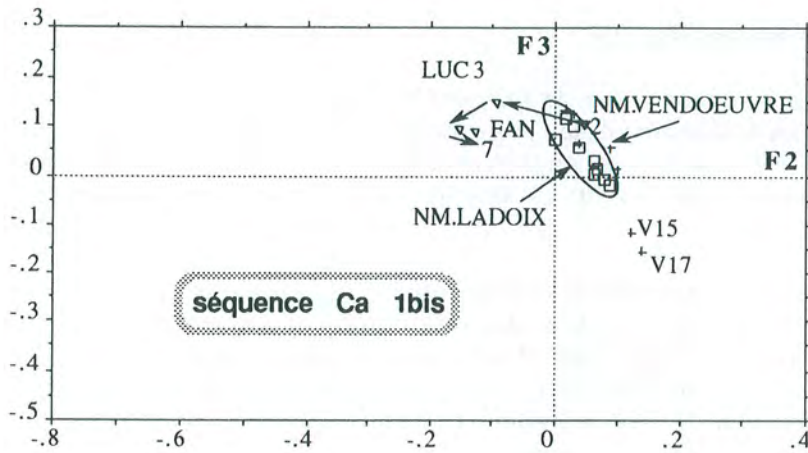


Fig. 111 - Position des échantillons des niveaux majeurs de Ladoix et de Vendoeuvre (structure polyspécifique)

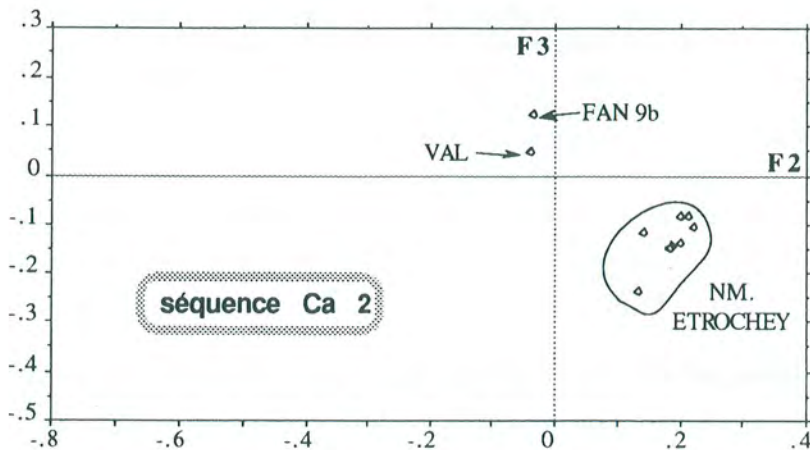


Fig. 112 - Position des échantillons du niveau majeur d'Etrochey (structure oligospécifique) et de deux échantillons de niveaux équivalents plus riches en espèces.

D/ SYNTHÈSE: DYNAMIQUE ET RENOUVELLEMENTS DES COMMUNAUTÉS À BRACHIOPODES

La notion stratigraphique de niveaux majeurs et niveaux localisés a été confrontée à différentes classifications qui permettent de définir les processus (rétroaction taphonomique) et les degrés de condensation (durée enregistrée) qui sont à l'origine de ces types de niveaux de faune. Leur classement a été conforté et précisé par l'analyse factorielle de 133 échantillons portant sur leurs paramètres de diversité.

Il convient désormais d'établir une synthèse des différentes notions: types de concentrations, rétroaction taphonomique, structure des associations, degré de condensation des assemblages, renouvellement de faune. Cette synthèse sera illustrée schématiquement par les deux types de séquences (fig. 42) valables pour la Bourgogne au Bathonien-Callovien mais aussi pour la Normandie au Bathonien.

1/ Types de concentrations (fig. 113)

Les séquences d'inondation de plate-forme voient l'établissement d'un niveau majeur de brachiopodes depuis le domaine distal, jusqu'au domaine de plate-forme. Les deux extrêmes de ces niveaux de faune (e.g. Chaulgnes, Ladoix-Vendoeuvre) sont différents: concentration de hiatus *vs* concentration composite où les lits de brachiopodes élémentaires sont discernables et moins amalgamés.

Les séquences de construction de plate-forme sont caractérisées par des concentrations *au sein* des paraséquences. Au début, ce sont des concentrations événementielles (ex: association à *C. nutiensis*, association à *D. dorsoplicata*, *P. perrieri*) qui deviennent de type composite au cours du cortège transgressif et particulièrement autour de bioconstructions à coraux. Les cortèges de haut niveau marin montrent des concentrations événementielles (ex: association à *D. divionensis*, *B. latiscensis*, à *Torquirhynchia sp.* à Laignes).

2/ Structures des communautés, degrés de condensation et rétroaction taphonomique

La structure polyspécifique est connue depuis le domaine distal jusqu'au domaine de plate-forme pendant une séquence d'inondation de plate-forme (fig. 114). La bonne correspondance taxonomique entre ces deux domaines se double d'une identité de structure. Ces niveaux de faune amalgament de nombreux événements pendant une période de temps relativement longue de sédimentation réduite (de l'ordre de 10000 à 100000 ans). Ils condensent aussi l'évolution des milieux qu'induit la montée du niveau marin (condensation environnementale). La richesse spécifique en général, et en brachiopodes, est grande (4 à 10 espèces). Les communautés peuvent être dominées quantitativement par une seule espèce de brachiopode. La concentration des coquilles favorise la rétroaction taphonomique et le maintien d'une diversité élevée chez les brachiopodes et chez les bivalves épibenthiques de substrats durs.

Les séquences de construction de plate-forme qui viennent après une baisse relative du niveau marin, sans émergence de la plate-forme, contiennent des assemblages moins condensés (assemblages fidèles ou de condensation intra-habitat). L'enregistrement sédimentaire sous forme de paraséquences induit une condensation à l'échelle de chaque paraséquence. L'évolution de la structure monospécifique vers la structure oligospécifique traduit cette tendance (fig. 114). La structure oligospécifique sous-tendue par la rétroaction taphonomique correspond à une condensation sur une tranche de temps plus faible (quelques milliers d'années) qui n'autorise qu'une faible diversité. En domaine distal, ces communautés sont représentées par des dépôts résiduels (cf. Nièvre).

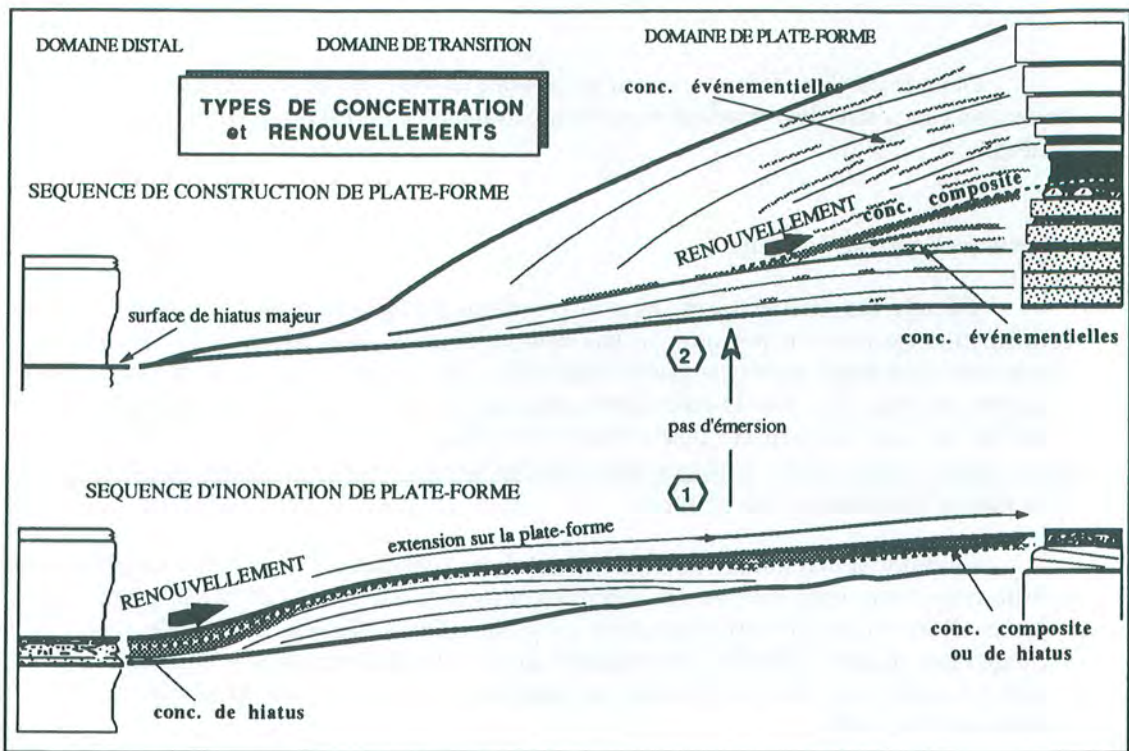


Fig. 113 - Types de concentrations de brachiopodes et renouvellements de faune sur le modèle des séquences d'inondation et de construction de plate-forme (v. fig. 42 pour leur anatomie). Les séquences d'inondation autorisent l'extension sur la plate-forme des faunes de domaine distal. Elles se concentrent sous forme de dépôts composites ou de hiatus. Une baisse du niveau marin sans émergence permet la reconstitution d'une association renouvelée sur la plate-forme, à la faveur de la condensation croissante de chaque paraséquence (conc. événementielles à conc. composite). Le cortège de haut niveau retrouve des concentrations événementielles dues à un taux de sédimentation plus important.

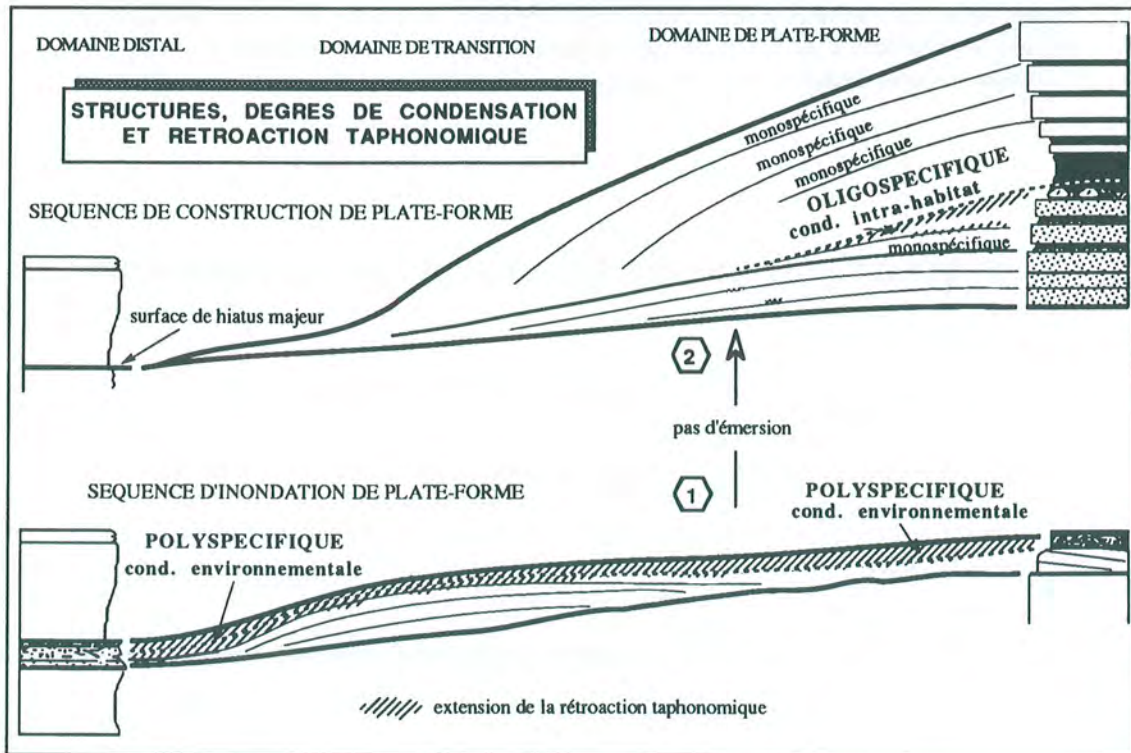


Fig. 114 - Structures des assemblages à brachiopodes et leur degré de condensation, placés sur le schéma séquentiel des deux types de séquences. On remarque l'extension de la structure polyspécifique et de la rétroaction taphonomique (séquence d'inondation de plate-forme) opposée à la restriction de la structure oligospécifique au domaine de plate-forme. Celle-ci est présente, tout comme la structure monospécifique, au sein des paraséquences.

Dans le cortège de haut niveau réapparaît la structure monospécifique ou à forte dominance de niveaux très simples, pratiquement non condensés, représentant un temps très court (quelques années).

3/ Renouvellements de faune

L'étude des associations dans la première partie a permis de montrer le renouvellement continu des espèces en période de bas niveau en domaine distal. A la faveur des événements d'inondation de plate-forme, la faune renouvelée s'étend sur le domaine de plate-forme auparavant à l'émersion (fig. 113). Par la suite, après une baisse relative du niveau marin sans émersion de la plate-forme, quelques espèces peuvent survivre: on les retrouve dans la séquence de construction de plate-forme consécutive. L'adjonction d'autres taxons venus du domaine distal peut induire la formation d'une association nouvelle.

Ce renouvellement est différent de celui des séquences d'inondation de plate-forme, puisqu'il résulte non d'une importation des communautés de domaine distal sur la plate-forme, mais de la création d'une nouvelle communauté à partir de taxons déjà établis (ex. de *Cererithyris nutiensis*, stratège opportuniste à Buffon) et de taxons dont l'aire géographique s'étend du domaine distal vers la plate-forme. Ces renouvellements se produisent deux fois sur la plate-forme bourguignonne (séquences Ca0, Ca2).

4/ Synthèse

La synthèse des résultats conduit au schéma évolutif de la figure 115 qui exprime l'histoire et la dynamique des communautés à brachiopodes, contrainte par les variations du niveau marin. On remarque que ce schéma traduit une évolution répétitive et cohérente des communautés, dans des secteurs différents du Bassin de Paris, ce qui lui assure une certaine généralité. **En domaine de plate-forme, deux modalités de renouvellement sont mis en évidence: l'une, par importation de faunes depuis le domaine distal, l'autre par reconstitution d'une association, à la suite de l'apparition de nouveaux taxons, certains pouvant subsister car la plate-forme ne subit pas d'émersion.**

E / CONSEQUENCES POUR LES POPULATIONS DE BRACHIOPODES

La cohérence des variations du niveau marin (1ère partie) avec la dynamique des communautés, impose un cadre de contraintes historiques et écologiques auxquelles l'évolution de certaines espèces de brachiopodes ne peut échapper. Ces contraintes historiques sont données par les événements d'inondation de plate-forme qui conduisent à la colonisation de nouveaux territoires ou par les émerisions de la plate-forme qui perturbent l'évolution des communautés (migration ou destruction). En cas de baisse du niveau marin sans émersion, certaines espèces peuvent subsister.

La dynamique des communautés est régie par les différents degrés de condensation dynamique qui autorisent ou non l'établissement de la rétroaction taphonomique dont peuvent bénéficier certaines espèces de brachiopodes fixées constamment au cours de leur vie. **L'évolution des Ornithellidés devra être analysée et confrontée en premier lieu à cette histoire et cette dynamique de contraintes.**

D'un point de vue méthodologique, le décryptage de l'information contenue dans les niveaux de faune permet de poser les questions paléontologiques avec davantage de pertinence et de rigueur.

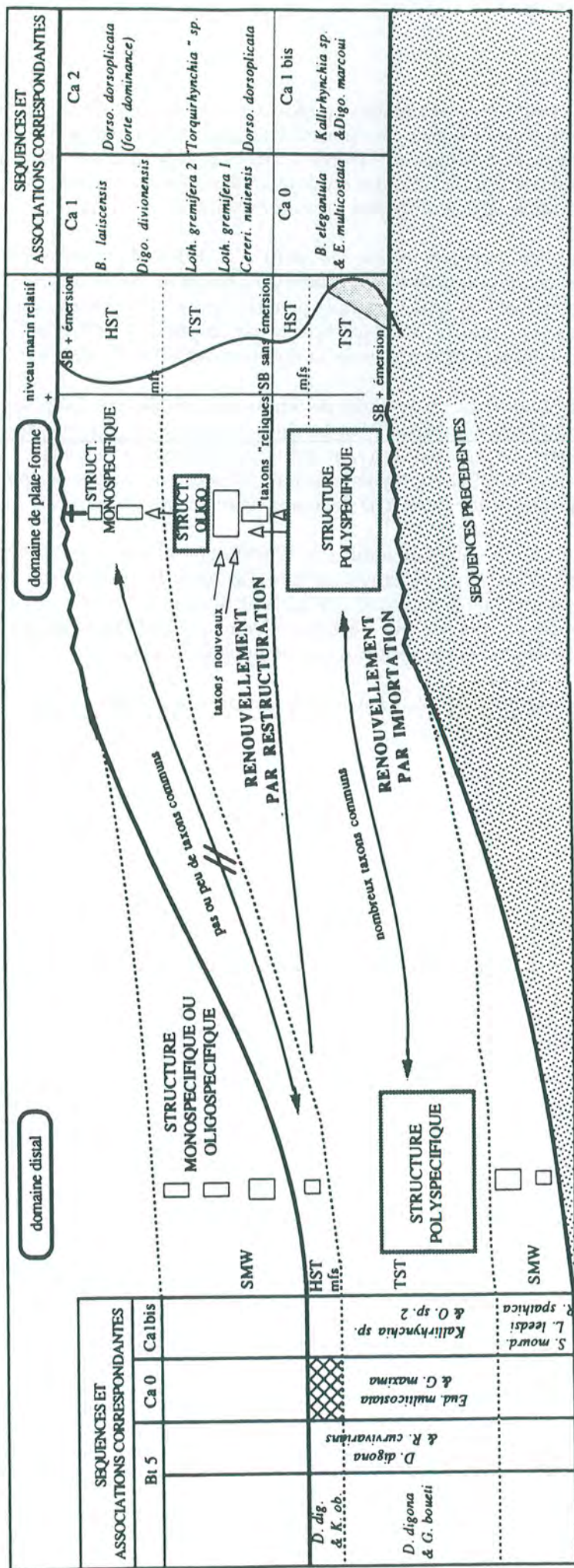


Fig. 115 - Schéma synthétique du renouvellement et de l'évolution des structures des assemblages à brachiopodes entre domaine distal et domaine de plate-forme, en relation avec les variations du niveau marin.

Par exemple, seuls les assemblages fidèles des niveaux localisés, correspondant à des événements sédimentaires, sont à même de fournir l'information biologique ou écologique, la plus proche possible de celle de la communauté vivante. C'est sur ce type de niveaux de faune que peuvent être menées avec le plus de signification des études biométriques de populations, de différences de variabilité, de reconstitution paléoécologiques des communautés.

Il ne peut en aller pareillement sur les niveaux à différents degrés de condensation qui cumulent de multiples colonisations et remaniements et portent un message "lissé". En revanche, les interactions dues à la rétroaction taphonomique peuvent favoriser des espèces en leur offrant des conditions favorables. On pourra aussi comparer ces espèces à celles de niveaux localisés contemporains, non condensés, pour comprendre la variation d'ordre écologique à un instant donné.

Un autre point important est l'échelle de temps mise en oeuvre. Dans les niveaux localisés qui représentent un intervalle de temps de l'ordre de la longévité individuelle des brachiopodes, ne peuvent être envisagées les questions ayant trait au changement évolutif. A la rigueur, un enchaînement de niveaux localisés successifs pourrait permettre de déceler ce changement évolutif, s'il a lieu. Mais il est probable que la tranche de temps serait encore trop courte.

Les niveaux qui représentent de l'ordre de 10 000, 100 000 ans ou plus, se placent à l'échelle des processus évolutifs. Mais l'enregistrement condensé et perturbé de cette tranche de temps, rend illusoire la recherche d'un changement que l'on devrait déceler *au sein même* d'un de ces niveaux majeurs de brachiopodes, et qui, de plus, est probablement lié au changement environnemental qu'enregistre cet assemblage. C'est le cas lors d'une inondation de plate-forme.

C'est dans cette alternative frustrante qu'on abordera la troisième partie sur l'évolution des Ornithellidés.

3EME PARTIE

**EVOLUTION ECOLOGIQUE ET HISTORIQUE
DES POPULATIONS D'ORNITHELLIDES :
CONTRAINTES GÉOMÉTRIQUES ET EXPRESSIONS MORPHOLOGIQUES**

SEMI PARTIE

EVOLUTION BIOLOGIQUE ET HISTORIQUE
DES TOPONYMES D'ORIGINE
GÉOMÉTRIQUES ET EXPRESSIONS MORPHOLOGIQUES

Introduction

La troisième partie de cette étude traite de l'impact de la dynamique environnementale sur l'évolution des Ornithellidés. Ce groupe a été choisi pour plusieurs raisons :

1) Bien que très connu dans toutes les collections paléontologiques, c'est un groupe dont la systématique est encore nébuleuse; elle reflète les tentatives et les difficultés des différents auteurs d'y trouver un ordre (voir historique).

2) Les acquis des deux premières parties fournissent un cadre historique (inondations de plate-forme, émergences ou non...) et la dynamique environnementale, liée au degré de condensation, qui contrôle la quantité des supports potentiels pour la fixation des brachiopodes. Cette dynamique environnementale a nécessairement un impact populationnel puisqu'elle joue sur le recrutement des générations. Et c'est donc dans la réponse des populations en termes de dynamique de développement qu'il faudra élucider les variations morphologiques soumises aux fluctuations de l'environnement.

3) Ses représentants sont connus des domaines distaux aux domaines de plate-forme, en populations souvent importantes; ils permettent une comparaison quantifiée de l'impact de la dynamique environnementale.

4) Ce sont des formes en apparence banales et simples, à coquilles biconvexes, lisses, non plissées, qui se prêtent bien à des modélisations.

Remarque : dans la première partie, les déterminations ont été faites à partir d'une systématique non révisée, d'après les anciens auteurs.

Historique

Les Ornithellidés forment un groupe en réalité peu étudié. La dernière discussion de ce groupe est celle de Delance (1974) dont je reprends au départ la définition, la systématique et l'historique. Les Ornithellidés forment initialement un groupe de 4 genres au sein de la famille des *Zeilleridae*: *Rugitela* Muir-Wood 1936, *Ornithella* Deslongchamp 1884, *Digonella* Muir-Wood 1934, *Obovothyris* Buckman 1927. D'après Delance (1974), *Ornithella* semble apparaître au Bajocien supérieur, *Digonella* à la fin du Bathonien moyen, tandis qu'*Obovothyris* est cantonné au Bathonien terminal. Ces trois groupes morphologiques ont été identifiés dans les séries Bathono-Calloviennes étudiées même si certaines ambiguïtés de détermination subsistent.

Muir-Wood (1934) distingue les quatre groupes morphologiques d'Ornithellidés sur les caractères externes mais surtout à partir des structures internes. Delance (1974), à la lumière de la variabilité des *Zeilleridae* du Lias, critique les caractères des genres de Muir-Wood et aboutit à une solution pratique mais peu informative en leur conférant le statut de sous-genres du genre *Ornithella*. La délimitation précise de ces trois sous-genres reste à définir, puisqu'il reconnaît que "*Obovothyris*, *Ornithella* et *Digonella* forment un ensemble difficilement fractionnable".

Entre les travaux originaux et cette dernière révision, les problèmes taxonomiques ont été soulevés plusieurs fois à l'occasion de la révision ou de la création d'espèces, notamment par Bague (1952) pour *Ornithella* et *Digonella* ou Rollet (1958, 1962) pour *Obovothyris* et *Digonella*.

Dans tous ces travaux, les différences de caractères internes n'apparaissent pas évidentes, et ce sont souvent les caractères externes qui sont invoqués pour la distinction des différents genres, ce qui est paradoxal si l'on connaît la définition des genres de Muir-Wood. On verra que l'histoire du groupe des Ornithellidés obligera à revoir l'ensemble de la systématique de ce groupe.

Démarche : Toutes ces études, bien qu'utilisant déjà les méthodes statistiques, n'ont pu cerner les contours de la variabilité et les potentialités morphologiques de ce groupe qui s'avère, comme l'illustrent les vicissitudes de la systématique, particulièrement plastiques. C'est cette démarche qu'on mettra en oeuvre en premier lieu. De plus, les conceptions récentes ont fait ressortir le rôle des

hétérochronies de développement, à l'origine de la variabilité des populations (Laurin, 1989). Celle-ci est comprise comme le résultat de dynamiques de croissance différentielles. On peut arriver ainsi à connaître les processus qui sous-tendent cette variabilité mais aussi à confronter celle-ci aux variations environnementales qui influencent la croissance des organismes (variations de taille, de forme, etc...). **On cherchera ainsi à définir la dynamique de croissance différentielle qui résulte en une expression hétérochronique de la variabilité** (Laurin, 1989).

Les étapes successives de la démarche s'établissent ainsi:

- 1) définir les potentialités morphologiques du groupe et la variabilité intra-population;
- 2) chercher les clés de lecture de cette variabilité hétérochronique et des contraintes morphologiques par les paramètres de modélisation de la coquille;
- 3) quantifier la composition morphotypique des populations que l'on peut confronter ensuite à la dynamique environnementale;
- 4) enfin, proposer une interprétation historique du groupe en rapport avec les événements marins définis précédemment; cette histoire pourra être testée par la suite par une analyse phylogénétique plus poussée.

A/ APERCU DESCRIPTIF DES POPULATIONS ET GROUPES MORPHOLOGIQUES

En dépit de certaines difficultés de détermination, certaines populations sont attribuées sans difficultés aux sous-genres *Obovothyris*, *Ornithella*, *Digonella*. Les deux derniers seront discutés en détail par les analyses quantitatives. *Obovothyris obovata* a été révisée par Rollet (1958, 1962) et concerne seulement les Ornithellidés des Marnes à *Eudesia* du Bathonien supérieur que l'on trouve, à cette époque, sur tout le domaine de plate-forme. Dans le Boulonnais, certains individus du même peuplement, sont attribuables à *Obovothyris*, d'autres à *Ornithella*. Enfin, les formes d'Etrochey ne semblent pas appartenir aux Ornithellidés mais au *Zeilléridé s. str.*. De par leurs structures internes, ils sont proches du genre *Zeilleria*, bien que Delance (1974) considère ce genre disparu depuis le Bajocien.

I - Les caractères de la coquille des Ornithellidés

La coquille arrondie et lisse (sans ornementation costulée) des Ornithellidés est décrite habituellement suivant trois plans perpendiculaires qui définissent le profil, le contour dorsal, la vue frontale (fig. 116). Le profil est généralement biconvexe ou plan-convexe. Le tracé de la commissure latérale des valves peut être décrit sur le profil. On appréciera également l'importance relative des valves : profil équivalve, inéquivalves, subéquivalves.

Le contour dorsal correspond au crochet de la valve pédonculaire et à la valve brachiale (fig. 116). La forme du contour est variable dans une population et au cours de l'ontogenèse. De subcirculaire chez les individus juvéniles, celui-ci devient subpentagonal allongé, ou pentagonal, pincé, utrifforme et.. (fig. 116). En vue dorsale, peuvent être décrits le foramen, les plaques deltidiales, le front. Celui-ci est plus ou moins différencié chez l'adulte; il peut être droit (donnant au contour dorsal un aspect tronqué) indenté, ou avec des cornes frontales aux deux angles antérieurs.

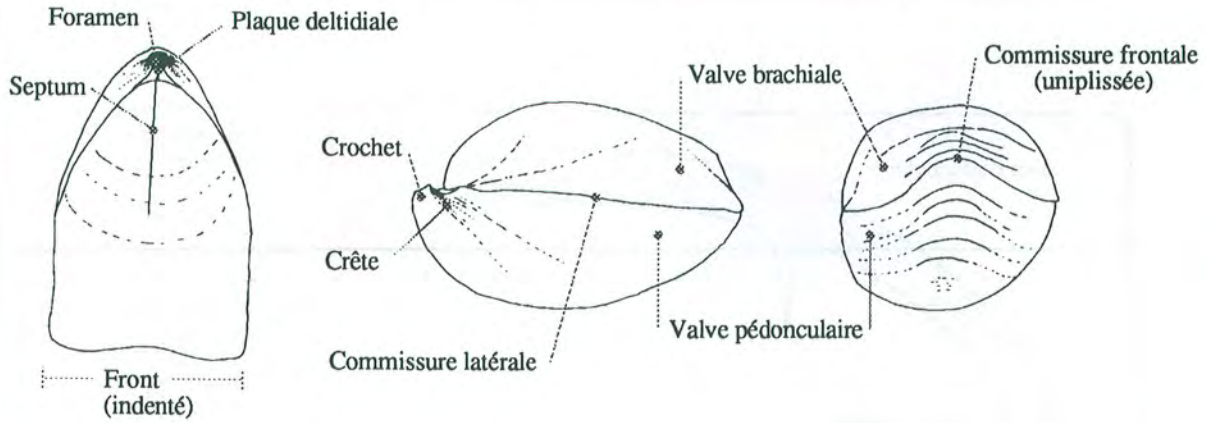
Le crochet montre le foramen et les plaques deltidiales (fig. 116). Sa courbure est très variable: on parle de crochet subdressé, dressé, courbé... Celle-ci dépend du mode de fixation de

Paramètres descriptifs

Vue dorsale

Vue latérale

Vue frontale



Exemples de contours

Types de foramen

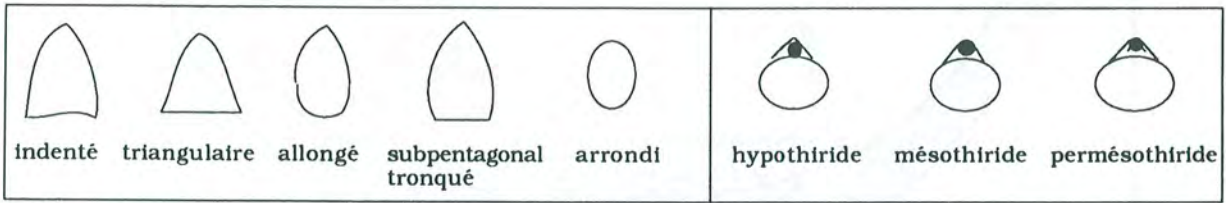


Fig. 116 - Paramètres descriptifs de la coquille d'un brachiopode ornithellidé.

Paramètres quantitatifs

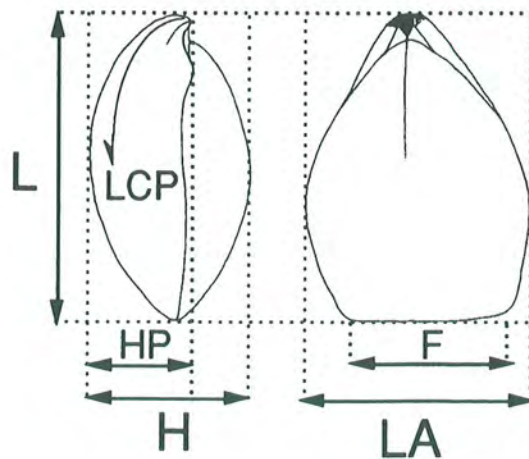


Fig. 117 - Mensurations de la coquille d'un brachiopode ornithellidé.

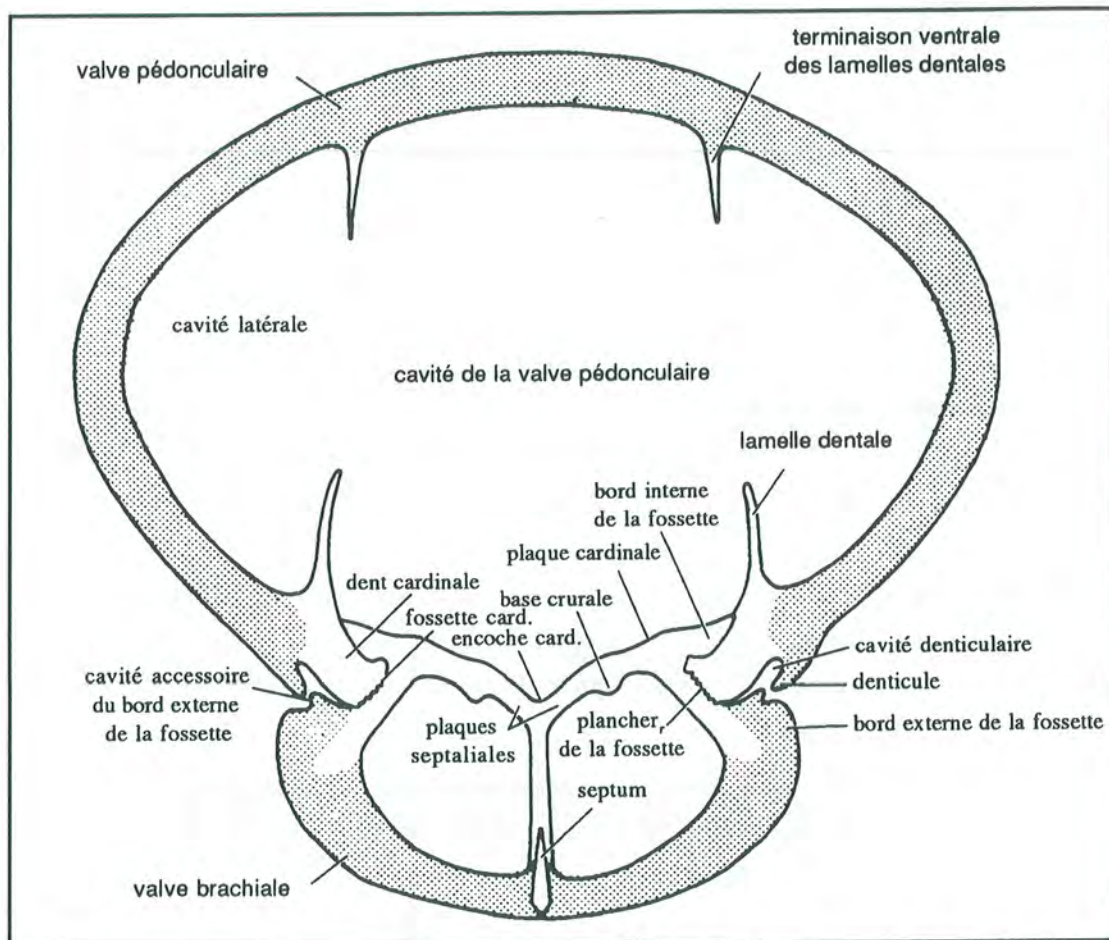


Fig. 118 - Terminologie relative aux structures internes de *Digonella digona* (Sowerby). En gris: test ponctué (D'après Muir-Wood, 1934)

l'animal à son support. Le crochet possède des arêtes ou crêtes plus ou moins aigües. Suivant la position du foramen par rapport à ces crêtes permet de distinguer des foramens mésothyride, permésothyride, épithyride (fig. 116).

Le rapport entre les deux valves peut être apprécié en vue frontale, ainsi que le tracé de la commissure frontale qui est droit, rectimarginé ou uniplissé chez les Ornithellidés.

- Les paramètres quantitatifs que l'on peut mesurer sur la coquille sont peu nombreux (fig. 117). Ils sont combinés pour calculer des indices de forme indépendants de la taille.
- Les structures internes (charnière, plateau cardinal, brachidium) sont décrites par une série de coupes sériées de la coquille débutant dans la partie postérieure. La grande longueur de la boucle brachiale caractéristique des Terebratellidina oblige à la pratique et à l'examen d'un grand nombre de coupes sur toute la longueur de la coquille. On tentera de distinguer dans le crochet, le collier pédonculaire, la forme des lamelles dentales, la présence de callosités. C'est au niveau du plateau cardinal que les coupes montrent la plus grande complexité des structures, dont la figure 118 donne la terminologie descriptive.

II - Description des populations étudiées

1/ *Digonella*

Trois groupes de populations et d'espèces peuvent être rapportées sans ambiguïtés au genre *Digonella* (fig. 119). Les groupes *digona*, *divionensis*, *marcoui* en sont les représentants les plus connus.

a/ Groupe *digona*

Ce groupe morphologique rassemble des formes aux traits caractéristiques et affirmés. L'espèce *D. digona* est l'espèce-type du genre *Digonella* Muir-Wood 1934. Ces formes sont toutes datées du Bathonien supérieur (fin de la zone à *Retrocostatum* - début de la zone à *Discus*). La population de référence pour cette étude est celle du premier niveau de la coupe des Campagnettes (CAMP 1, voir fig. 119 pour les autres populations).

Ce sont des formes assez larges, de contour variable depuis des formes pentagonales jusqu'à des formes triangulaires allongées (fig. 120). Chez la plupart des individus, le front est bien défini, et le plus souvent droit. Le crochet est peu courbé, les crêtes sont bien marquées sur une assez grande longueur, le foramen est assez petit, méso- à permésothyride; le deltidium est généralement bien visible, les plaques sont jointives, la commissure frontale est droite, ainsi que la commissure latérale qui devient légèrement onduleuse près du crochet. On constate une grande variabilité morphologique avec l'existence de formes plates, allongées (ex. fig. 120) et de formes arrondies à valves plus courbes (ex. fig. 120). D'autres populations viennent compléter la variation morphologique du groupe *digona* comme celle de Luc (LUC 1) en Normandie ou dans la Nièvre (SBA). Les individus de cette dernière population montrent une différence qui concerne le nombre plus élevé de coquilles plates, pentagonales à front différencié, droit, tronqué. Les caractères du crochet et de la commissure sont identiques à ceux de la population de référence

Les formes juvéniles sont plus inéquivalves avec un contour arrondi (fig. 120). La valve brachiale peut porter un sillon au droit du septum. Le crochet est peu courbé, les plaques deltidiales sont disjointes quand elles sont visibles.

LES POPULATIONS DE DIGONELLA

GROUPES	DIGONA	DIVIONENSIS	MARCOUI
populations de référence	Les Campagnettes (CAMP1)*	Meuilley (POI S6/0)* Cry (C15)*	Ladoix (BUI)*
populations annexes	Luc/Mer (LUC1)*, Saint-Benin (SBA)*,	Buffon (Buff13/29, Buff13/30)	Maizières (MAIZ)*: formes <i>sinuata</i> du Jura (Rollet, 1958) Prénoval (FAN 5)
autres populations	Nérondes (Cher), Gagy (Nièvre)	Buffon: B13/16*, B15/06*, B15/13*, B15/16*, B15/19* Cry: C1-3*, C5H*, C14*, C21* Meuilley: POIS6/7* Morey-St-Denis: MSD0*, MSD1* Vosne-Romanée: VR8A*	Tarcenay (TARC)
observations ponctuelles	Nièvre: Chaulgnes, Le Tremblay, ...	Tous les gisements des marnes à digonelles, notamment: Châtillon/Seine, Vanvey, Boudreville, Chateauvillain, Chaumont, Is/Tille, Ahuy, Val-Suzon, Fleurey, Velars, Plombières, Talent (Belvédère), Dijon (Combe à la Serpent, Combe St Joseph), Chenôve, Nuits-St-Georges, Comblanchien, Ladoix, Gamay, Meursault, Chagny (Les Nobles)	Meursault, Concoeur, Chambolle-Musigny, Chenôve, Talent, Chateauvillain, Nord de Clamecy: Ferme de Blin (BLIN) Plateau d'Ornans : Epeugney, St Benin d'Azy, Prénoval (FAN 3 à 9) Scey-en-Varais...
répartition géographique	Normandie, Cher, Nièvre, sondages du centre du bassin de Paris (Elf Aquitaine) Grande-Bretagne	Bourgogne	Bourgogne, Jura

Fig. 119 - Tableau des populations de Digonella. * correspond aux populations participant à l'ACP.

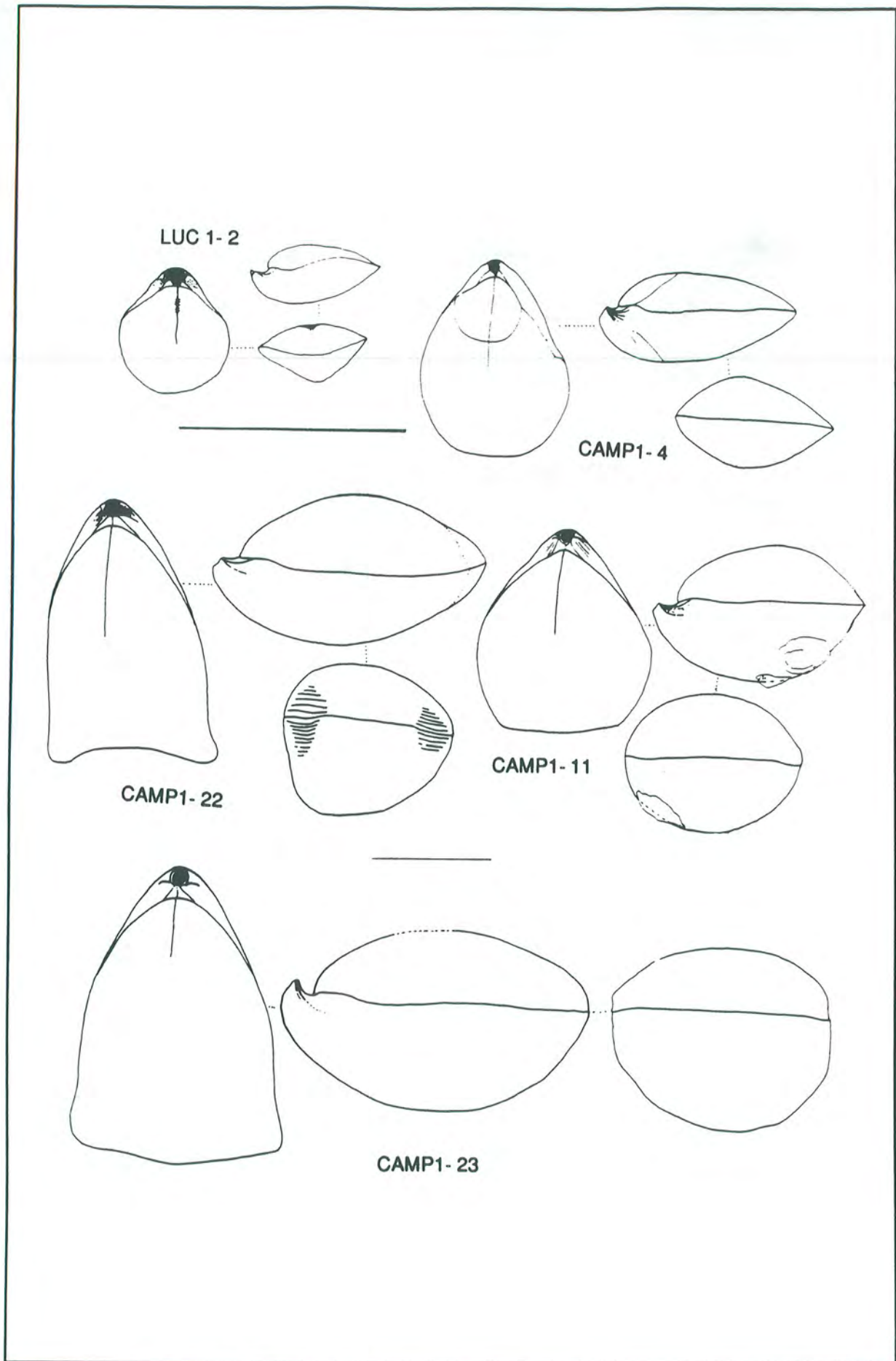


Fig. 120 - Individus juvéniles et adultes de *Digonella digona*

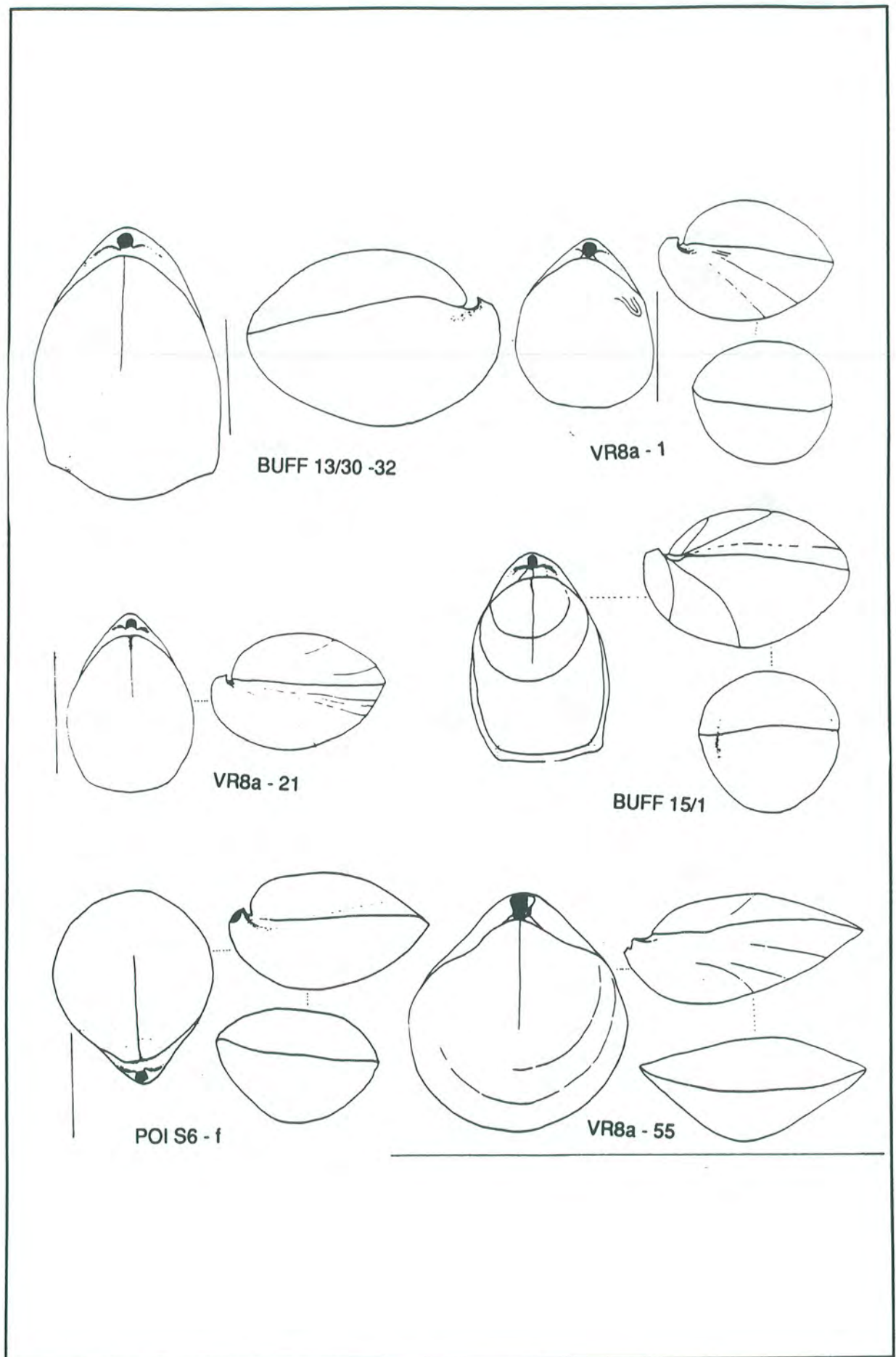


Fig. 121 - Individus juvéniles et adultes de *Digonella divionensis*

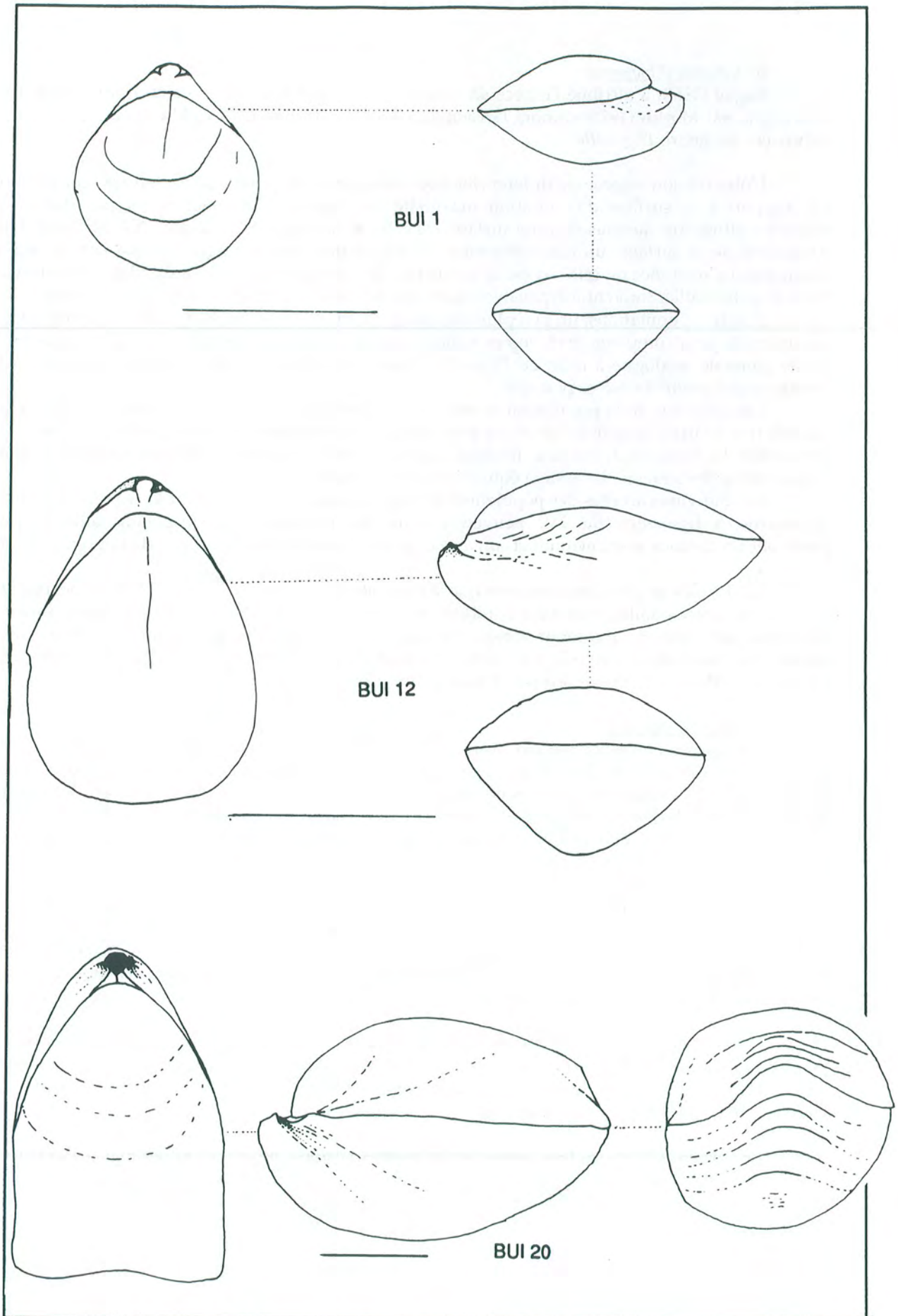


Fig. 122 - Individus juvéniles et adultes de *Digonella marcoui*

b/ Groupe *divionensis*

Bague (1952) a attribué l'espèce *divionensis* (Deslongchamp, 1884) -décrite initialement en Bourgogne par Martin (1878) comme *Terebratula digona* var. *minor* dans les Marnes à digonelles du Callovien- au genre *Digonella* .

L'observation impose de différencier **deux ensembles de populations**, suivant leur position par rapport à la surface d'inondation maximale des Marnes à digonelles. La population de référence, située au- dessous de cette surface, est celle de la coupe de la Serrée (POI S6/0, fig. 119). Au-dessus de la surface, un autre ensemble de populations est distingué au sein des Marnes à digonelles. La référence de celles-ci est la population de Cry (CRY 15); ce sont des digonelles adultes mais de petite taille, souvent inéquivalves; quelques adultes de grande taille les accompagnent.

D'autres populations, un peu plus anciennes (BUFF 13/29 et 13/30 fig. 121) sont adjointes à cet ensemble pour compléter le champ morphologique de ce groupe. Les individus juvéniles ont une forme générale analogue à celle de *Digonella digona* (fig. 121) avec des différences sur certains caractères qui seront discutées plus loin.

Les coquilles de la population de référence (POI S6/0) sont assez allongées, bi-convexes, à crochet très incurvé dont le foramen est petit ou large permésothyride, les arêtes sur crochet sont émoussées. Le front est différencié, tronqué avec deux angles nets (fig. 121). Les coquilles d'abord inéquivalves deviennent davantage équivalves chez l'adulte.

Les individus adultes des populations situées au-dessus de la surface d'inondation maximale des Marnes à digonelles (fig. 28), peuvent être de plus petite taille ou de grande taille; les plus petits ont un contour assez arrondi et un aspect général plus juvénile que ceux de la population de référence.

Les formes un peu plus anciennes que la population de référence (BUFF 13/29, 13/30, fig. 121) sont d'assez grande taille, fortement bombées, relativement étroites. Le crochet est massif, incurvé, à arêtes aigües, courtes. Le contour tronqué est souvent pentagonal allongé. Le front peut être droit, à angles nets, mais aussi convexe, avec deux petits plis sur les bords (fig. 121). Le sujet jeune a un crochet recourbé et un contour arrondi, à front indifférencié.

c/ Groupe *marcoui*

Les formes *Digonella marcoui* (Rollier) sont confirmées dans leur attribution générique par Bague (1952). On place également en synonymie la forme du Jura (*D. sinuata*) créée par A. Rollet (1962), alors que l'auteur n'avait pas eu connaissance de l'existence de *D. marcoui* en Bourgogne, définie comme *Terebratula digona* var. *emarginata* par Martin (1878). On place également dans ce groupe les formes de Prénovel : *D. cf. marcoui* dont la morphologie externe rappelle en de nombreux points l'espèce nominale du groupe.

Les coquilles adultes de la population de référence (BUI) sont de grande taille, triangulaires ou pentagonales tronquées en vue dorsale. Le front est droit avec deux cornes, ou légèrement indenté (fig. 122). La commissure frontale est uniplissée chez tous les individus adultes quelle que soit leur forme. La commissure latérale est onduleuse, le foramen est de petite taille, permésothyride, les arêtes du crochet sont peu marquées et courtes.

Les individus juvéniles sont analogues à ceux des populations précédentes. Ils deviennent plus allongés au cours de la croissance, mais le front reste indifférencié jusqu'à une taille importante (cf. fig. 122). Il en est de même avec la commissure frontale, qui devient uniplissée seulement en fin de croissance, après l'apparition d'une légère indentation du front.

Les formes *sinuata* du Jura possèdent les mêmes attributs morphologiques mais en apparence plus accentués (comme le pli de la commissure) visiblement en relation avec la taille qui peut être plus importante. Les digonelles de Prénovel (FAN 5) sont dans l'ensemble allongées, bombées à front tronqué, rarement indenté et très rarement uniplissé. La hauteur relative est importante; le crochet est très courbe, à arêtes émoussées. Le foramen est parfois assez large. Il existe peu de jeunes dans cette population ce qui interdit tout suivi du développement.

2/ Populations d'*Ornithella*

a/ Groupe *Ornithella sp. 1*

Ces *Ornithella* calloviennes (Sillon de la Loire et Normandie, Maine) sont analogues à celles qui ont été décrites sous les noms de *O. lagenalis*, *O. sublagenalis*, *O. siddingtonensis*, *O. classis* par Douglas et Arkell (1928 et 1932) dans le Cornbrash anglais. Les types correspondants n'ayant pu être revus dans le cadre de ce travail, les formes trouvées ont été dénommées provisoirement *Ornithella sp. 1*. Ce sont par exemple toutes celles de la coupe d'Escoville qui constituent un groupe homogène aux traits morphologiques communs (v. fig. 123). La population-type est celle d'Escoville (ESC 5054). Ce sont des Ornithellidés de forme générale arrondie, globuleuse, subéquivalves (fig. 124). Le contour est très arrondi et le front peu différencié et toujours droit. Le crochet est très incurvé à foramen mésothyride et à crêtes émoussées; chez beaucoup d'individus, il vient toucher la valve brachiale. On distingue plusieurs morphologies au sein de la population, définies par le contour, la largeur et la hauteur des valves : des coquilles de petite taille, bombées, très arrondies à front indifférencié et des coquilles de petite taille, relativement plus plates, à contour pentagonal, tronqué. A cet ensemble, viennent s'ajouter les formes des Argiles de Lion (ESC2, ESC10), dénommées provisoirement dans la première partie "*Obovothyris sp.*". Tous ces individus de petite taille et globuleux (fig. 124) entrent dans le groupe des *Ornithella sp. 1* précédemment décrit. Mais les arêtes aigües du crochet pédonculaire, les carènes et l'indentation ténue du front, les rapprochent de certains *Obovothyris*.

b/ Groupe *lagenalis*

Assez spectaculaires par leur taille et leur contour, ces grandes formes particulières sont aisément reconnaissables au sein d'une population (fig. 124). Elles sont connues à Escoville (cf. fig. 58), dans le Boulonnais, et en un seul exemplaire en Bourgogne au sein des populations de *D. divionensis* à Buffon attestant de la contemporanéité des deux associations que caractérisent chacune des deux espèces.

Ce sont des formes de grande taille, très allongées, très bombées. Le contour montre un front très peu différencié, arrondi. Le crochet, très courbe, vient toucher le plus souvent la valve brachiale (caractère très fréquent chez les formes du Boulonnais). Les arêtes du crochet sont émoussées et le foramen large à minuscule est permésothyride.

Malgré cette morphologie typée, on peut penser que ces formes sont des variants extrêmes de *Ornithella sp. 1* résultant de la poursuite des allométries de croissance. Elles sont en effet identiques dans les stades juvéniles et divergent sensiblement par la courbure des valves. D'autres éléments viennent renforcer cette interprétation, comme la coexistence constante de ces deux formes (*Ornithella sp. 1* et *O. lagenalis*) dans tous les gisements, quelle que soient la région et leur niveau stratigraphique.

Cet exemple illustre combien pourrait être profondément révisée toute la systématique de ce groupe.

c/ Groupe *Ornithella sp. 2*

C'est une forme non encore décrite dans la littérature qui succède brusquement à *O. sp. 1* (cf. fig. 58, 60). Cette espèce est caractéristique avec *Kallirhynchia sp.* d'une association qui s'étend largement sur le bassin de Paris au Callovien inférieur. Leurs caractères sont voisins de ceux de *Ornithella sp. 1* mais ils s'en distinguent par un **front indenté** chez tous les individus, qu'ils soient bombés, globuleux ou plus plats (fig. 125).

d/*Ornithella* du Bathonien

Dans cet ensemble, deux formes peuvent être distinguées : les plus anciennes que l'on attribue à *O. bathonica* et les *Ornithella sp.* des Marnes à *bellona* (populations des Quarts, fig. 34).

La première espèce paraît bien caractérisée: on la trouve dans le Boulonnais dans les Calcaires de Rinxent, en Bourgogne dans l'Oolithe blanche (avec *B. icaunensis*) et en Lorraine dans

LES POPULATION D' ORNITHELLA

GROUPES	<i>Ornithella</i> sp.	<i>Ornithella</i> sp.1	<i>Ornithella</i> sp.2
populations de référence	Les Quarts (QUAR 5)*	Escoville (ESC5054)*	V15 et ESC 6576bis*
populations annexes		Escoville: ESC1*, ESC10*, ESC1416 (avec O. Lagenalis)*, ESC2633*, ESC3441*, ESC4246* ESC5863*	V19*,V13*, V11*
autres populations	CHAUL 4	Vendoeuvre (Maine): V35 à V21	
observations ponctuelles	Bourgogne: Chassagne Bligny/Ouche Buffon: Buff15 région de Clamecy: La Manse	Nièvre: Chaulgnes Jura: région de St-Claude Boulonnais nombreux sondages du centre du bassin de Paris (Elf Aquitaine) Alençon: Le Chevain Boulonnais: calcaire des Pichottes (c)	bassin de Paris (Elf Aquitaine)
répartition géographique	Normandie, Maine, Boulonnais, Bourgogne, Jura Grande-Bretagne	Ensemble du bassin anglo-parisien Jura	Bourgogne Boulonnais

Fig. 123 - Tableau des populations d'*Ornithella*. * : populations participant à l'ACP.

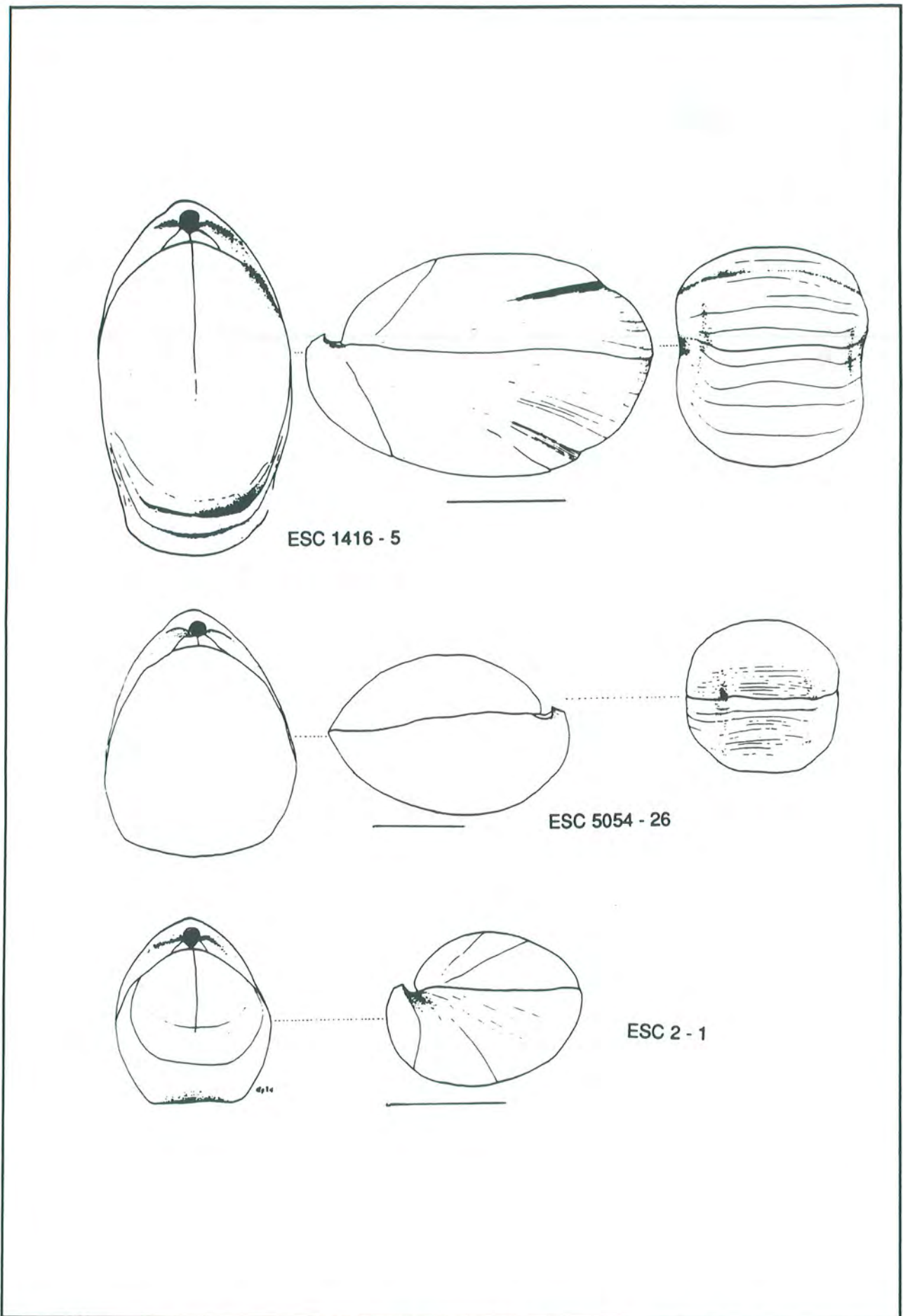


Fig. 124 - Individus adultes d'Escoville rapportés à *Ornithella* sp. 1 ou *O. lagenalis* (en haut)

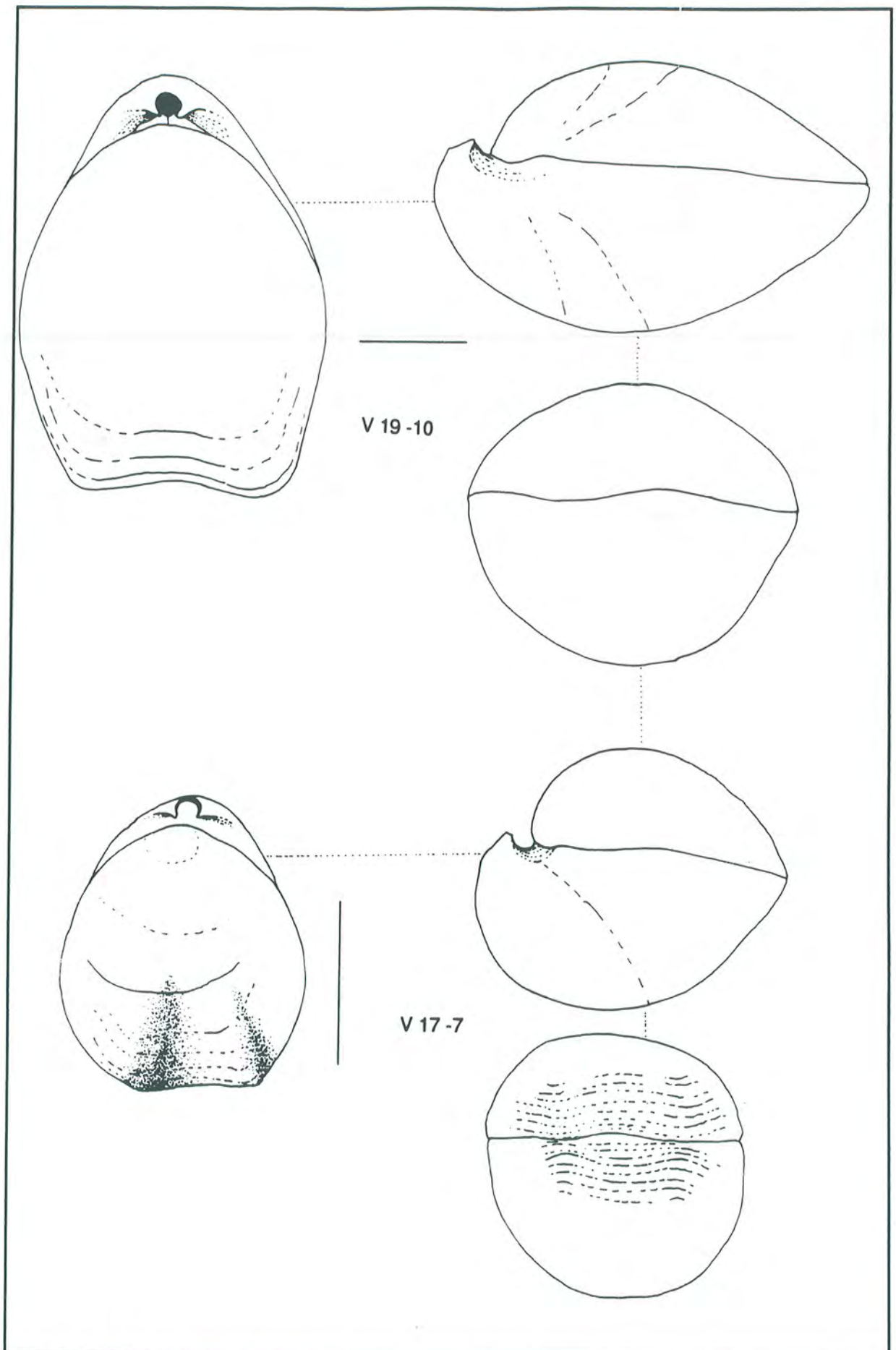


Fig. 125 - Individus adultes d'*Ornithella* sp. 2 (population de Vendoeuvre)

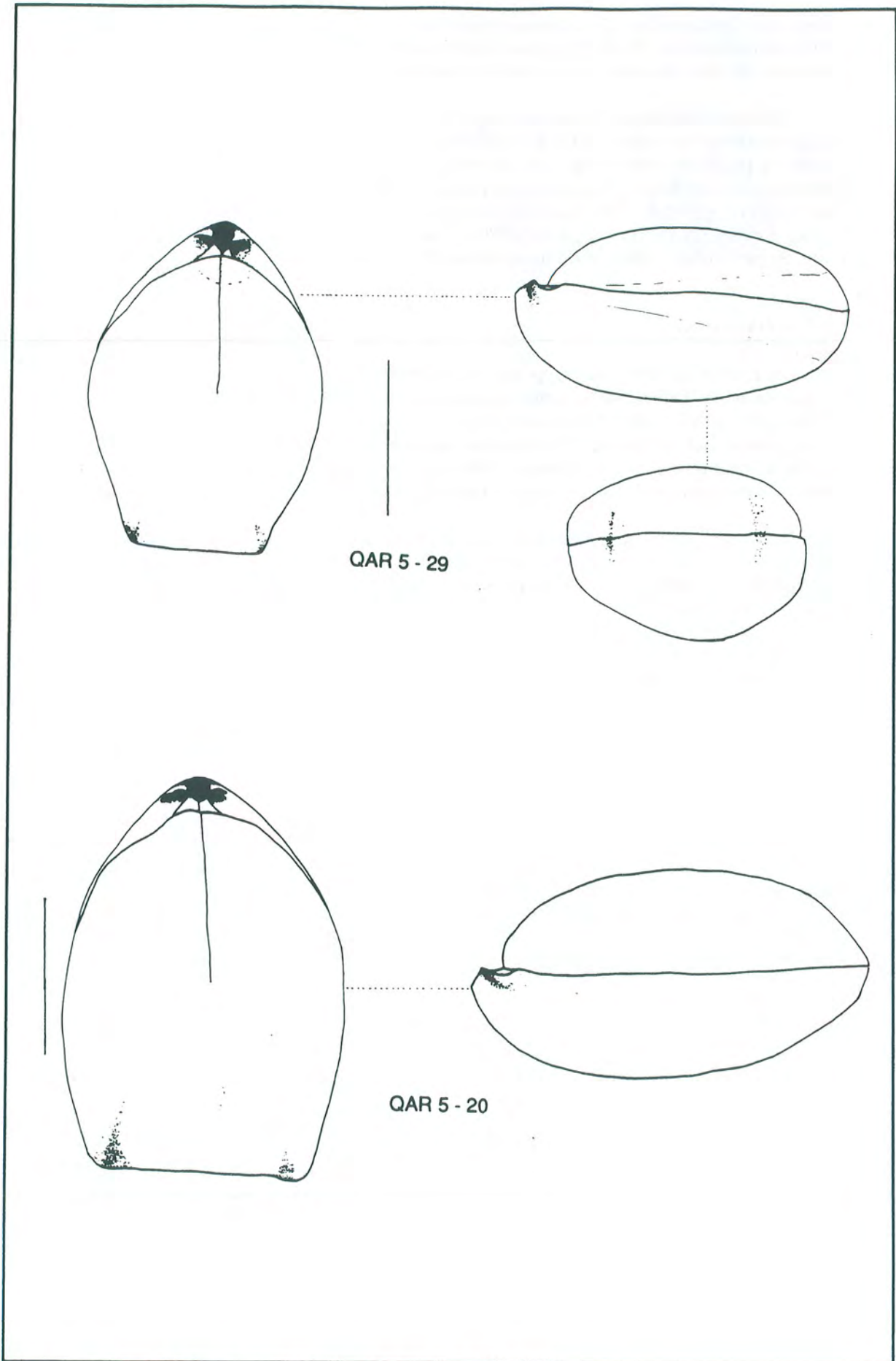


Fig. 126 - Individus adultes d'*Ornithella* sp. (population des Quarts)

les Marnes à rhynchonelles. C'est une forme globuleuse à contour arrondi ou pentagonal dont le front est étroit, relativement à la largeur, pincé avec parfois des cornes. Dans l'ensemble, elle est voisine des espèces décrites dans le Fuller's Earth d'Angleterre (*O. bathonica*, *O. ornithocephala*, etc.).

La seconde regroupe des formes de grande taille, allongées, peu bombées (fig. 126) de contour pentagonal allongé ou pincé. Le front est différencié ou non, droit, tronqué, avec parfois deux coins marqués; il peut être étroit (fig. 126). Le crochet est subdressé, à crêtes marquées, le foramen permésothyride est large, circulaire. Les plaques deltidiales sont courtes, parfois peu jointives. D'une manière générale, elle s'apparente aux *Ornithella* (*O. digonoides* Buck.). On notera que certaines formes plus récentes parmi d'*Obovothyris obovata* sont très proches des individus de ce groupe, en particulier, celles du domaine distal (cf. § suivant).

3/ *Obovothyris*

Les formes que l'on peut rapporter à *Obovothyris obovata* sont peu abondantes. On les trouve dans les Marnes à *Eudesia* (association à *B. elegantula* et *E. multicosata*). Ce sont le plus souvent des formes de grande taille, globuleuses, fortement biconvexes, équivalves (fig. 127). Le contour est arrondi, pentagonal. Le crochet est fortement recourbé, touchant la valve brachiale. Ses crêtes sont aigües et le foramen permésothyride peut être de grande taille. Le front est différencié, tronqué, à commissure rectimarginée. La commissure latérale, droite, devient onduleuse à proximité du crochet.

On trouve ces formes sur tout le domaine de plate-forme. En domaine distal, elles sont peu nombreuses et accompagnées de formes de grande taille, à front peu différencié qui se rapprochent des *Ornithella* du Bathonien décrites plus haut (fig. 127). Dans le Boulonnais, les *Obovothyris* ne sont qu'un extrême de la variabilité de populations plus importantes, où l'on reconnaît essentiellement des formes de type *Ornithella* ou très proches des *Terebratula digona* var. *major* de Martin (1878).

On est donc amené à constater, comme les précédents auteurs, la difficulté à établir des coupures, autres que celles qui sont dictées par la stratigraphie, dans l'ensemble *Ornithella-Obovothyris*.

Enfin, on se reportera au tableau récapitulatif (fig. 128) de la distribution stratigraphique des groupes décrits pour leur succession et leurs relations latérales. Une des tendances qui apparaît au sein de ce groupe est l'existence de certains caractères discrets comme les crêtes du crochet, l'indentation du front, le caractère uniplissé de la commissure frontale, qui restent constants chez tous les individus d'une population ou d'une espèce, alors que les caractères liés au contour, à la convexité des valves sont éminemment variables au sein d'une population. A ce titre, tous les *Ornithellidés* du Bathonien ont un crochet à crêtes aigües (*Ornithella* sp., *Obovothyris* sp., *Digonella digona*) tandis que ceux du Callovien ont des crêtes émoussées. Ce caractère morphologique constant pourra être retenu pour l'interprétation phylogénétique.

III - Structures internes

Depuis Muir-Wood (1934), les structures internes restent des critères considérés comme plus stables et sont utilisés pour la distinction des catégories taxonomiques élevées. A ce titre, tous les *Terebratellidina* sont caractérisés par l'existence d'une boucle brachiale longue et opposés aux *Terebratulidina* à boucle courte. Ces structures internes participent jusqu'à la définition des sous-genres *Digonella*, *Ornithella*, *Obovothyris* bien que Rollet (1962) et Delance (1974) aient énoncé les difficultés pratiques à les distinguer à partir de ces critères.

On se bornera ici à décrire les caractères internes des groupes morphologiques précédemment définis en établissant un bilan sur des relations entre structures internes et caractères externes et en essayant de lever les difficultés de détermination issues de la description par les caractères externes.

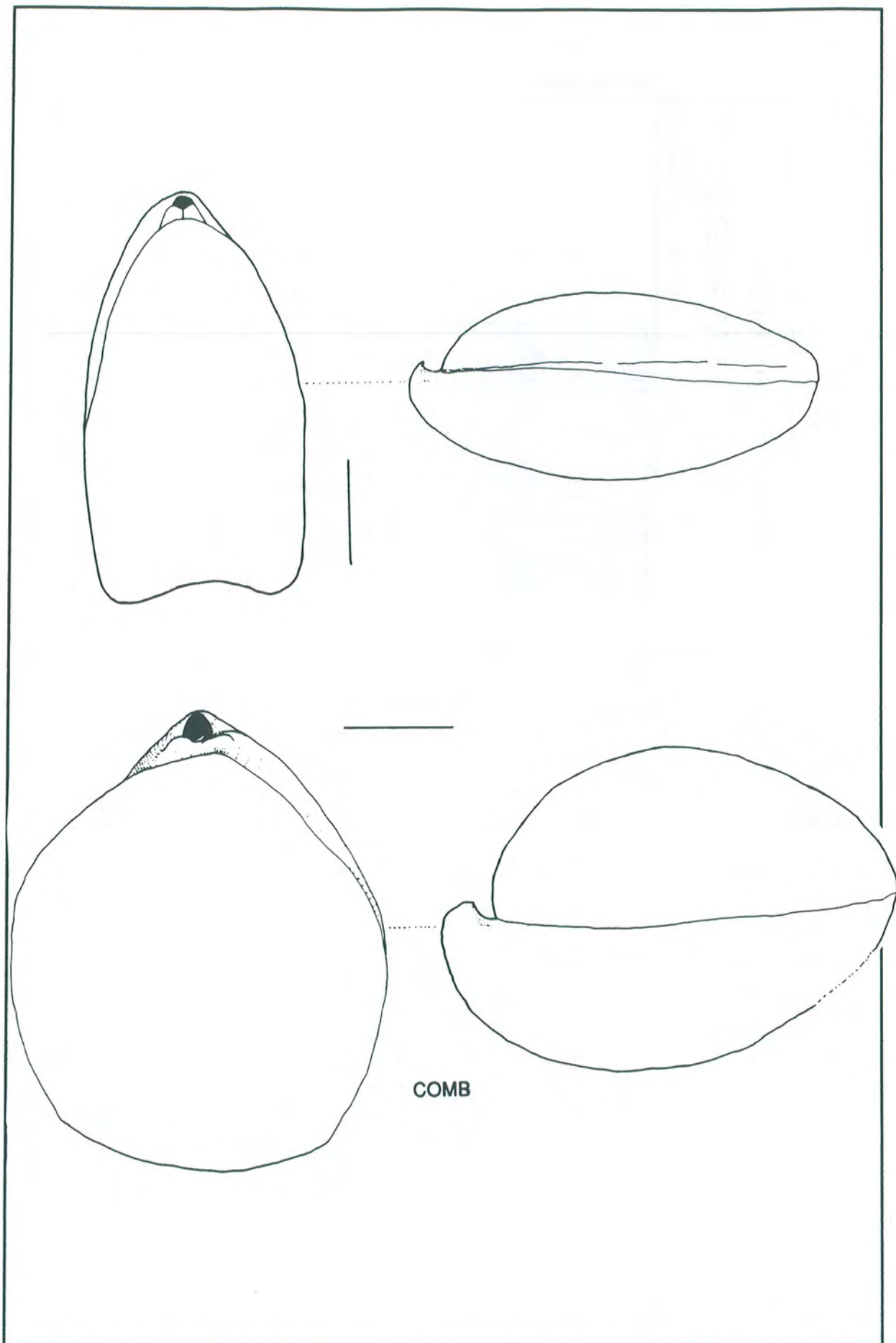


Fig. 127 - Individus adultes rapportés à *Obovothyris* (COMB) et *Ornithella* des Marnes à *Eudesia*

1/ *Digonella*

Les caractères internes des espèces rapportées à *Digonella* ont en commun la simplicité, la finesse des structures, des lamelles dentales et des plaques cardinales ainsi que l'absence de callosités, comme le montre par exemple *D. marcoui* (fig. 129).

On retrouve chez les trois espèces rapportées à ce groupe les caractères typiques du sous-genre *Digonella*, dont le type est *D. digona*.

- Les caractéristiques des individus de CAMP 1 (*D. digona*) sont identiques à ceux du type.

- Chez *Digonella marcoui* (BUI, fig. 129) lamelles dentales fines, parallèles, plaques cardinales plates, horizontales en V, encoche cardinale nette. Les plaques sont peu ondulées dans leur partie distale alors qu'apparaissent les bases crurales à partir desquelles se développent les deux bras de la boucle, qui partent dorsalement. Ils forment deux lamelles divergentes qui portent des épines dans leur partie distale.

- Chez *D. divionensis*, le collier pédonculaire est visible. L'encoche cardinale est plus large, presque en U. Les plaques cardinales ont une orientation convergente et dans l'ensemble analogue aux figures de Bague (1952).

En réalité, beaucoup de caractères du sous-genre *Digonella* sont variables ou difficiles à mettre en évidence : c'est le cas du collier pédonculaire qui est souvent mal conservé ou mal visible, des épines du brachidium très fragiles etc. Les plaques cardinales peuvent être concaves ventralement comme le stipule la diagnose de *Digonella*, mais aussi plates, horizontales. Les lamelles dentales sont parallèles mais peuvent apparaître divergentes suivant la forme du crochet et surtout l'angle de coupe (cf. Laurin, 1984).

- Chez *D. cf. marcoui* de Prénovel, les structures internes sont particulières (fig. 130). La coquille est envahie par des callosités importantes qui l'épaississent considérablement dans sa partie proximale, tout comme les lamelles dentales, les plaques cardinales et le septum. Les plaques cardinales d'abord en plateau avec une encoche cardinale peu profonde évoluent vers une forme courbe à encoche large en U. Les bases crurales semblent partir ventralement. Les bras de la boucle prennent racine à partir de ces bases crurales et des plaques cardinales. Les bras sont presque parallèles et débutent en formant un angle droit.

Ces observations posent immédiatement un problème taxonomique. Les caractères internes de *D. cf. marcoui* sont en effet tout à fait typiques de ceux qui sont figurés par Muir-Wood (1965 in Treatise) chez *Ornithella*, alors que leur morphologie externe est celle de *Digonella* et que certains individus uniplissés entrent dans la variabilité de *D. marcoui* qui est contemporaine. De plus, l'association de brachiopodes est identique à celle qui accompagne *D. marcoui*. On est donc amené à formuler deux remarques :

- si les caractères internes sont stables, et typiques de sous-genres différents, pourquoi les caractères externes sont-ils si proches?

- si on privilégie la morphologie externe et les arguments de répartition spatiale et temporelle, ajoutés à la présence de callosités chez *D. cf. marcoui*, la différence des caractères internes pourraient être expliquée par l'adoption d'un mode de vie libre, posé sur le fond, phénomène déjà mis en évidence chez les brachiopodes mésozoïques (Delance, 1972; Laurin, 1984) et dans l'actuel. A ce titre, on remarquera plus loin que les *Ornithella* possèdent aussi des callosités importantes.

2/ *Ornithella*.

La coupe sériée d'un individu de la population type d'*Ornithella sp. 1* (ESC 5054) montre tous les caractères typiques d'*Ornithella* (fig. 131): callosités importantes, lamelles dentales épaissies et courbes; plaques cardinales portant des excroissances puis légèrement concaves et ondulées. L'encoche cardinale est d'abord peu visible, occupée par un "noeud de cal" puis plus profonde, en forme de V. Les bases crurales apparaissent peu et partent dorsalement, en donnant naissance au bras de la boucle.

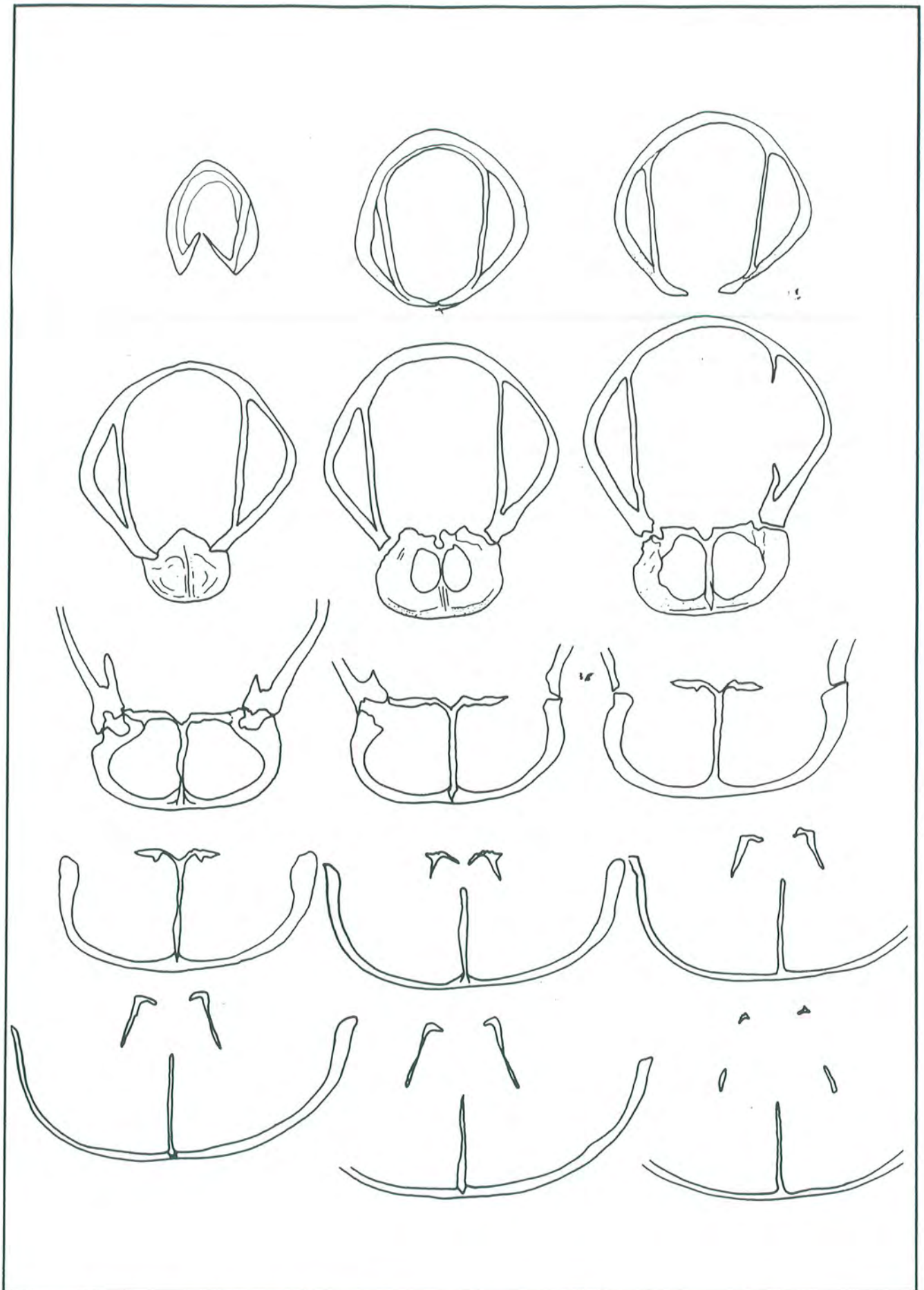


Fig. 129 - Structures internes de *Digonella marcoui* (population de Ladoix. Lecture des coupes s eries de gauche   droite; distances depuis de crochet en mm: 0,2-1,21,5-2,1-2,5-2,7-30-3,2-3,8-4,1-4,8-5,1-5,4-5,7-6).

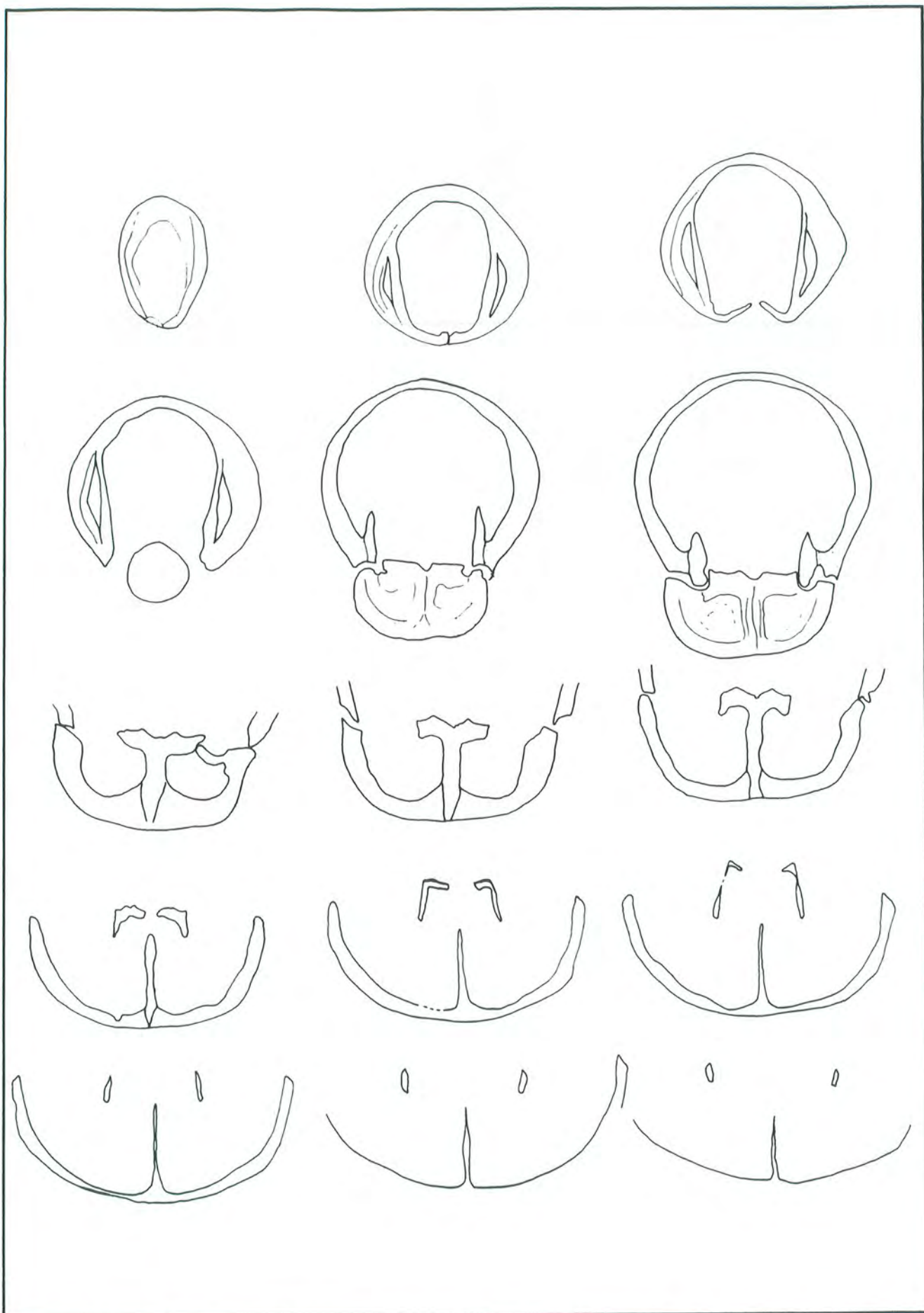


Fig. 130 - Structures internes de *Digonella cf. marcoui* (population de Prénoval). Lecture des coupes sériées de gauche à droite; distances depuis de crochet en mm: 0,7-1,3-2,9-3,2-4-4,1-4,4-5,3-5,6-5,9-6,2-6,9-7,2-7,5-8-8,5)

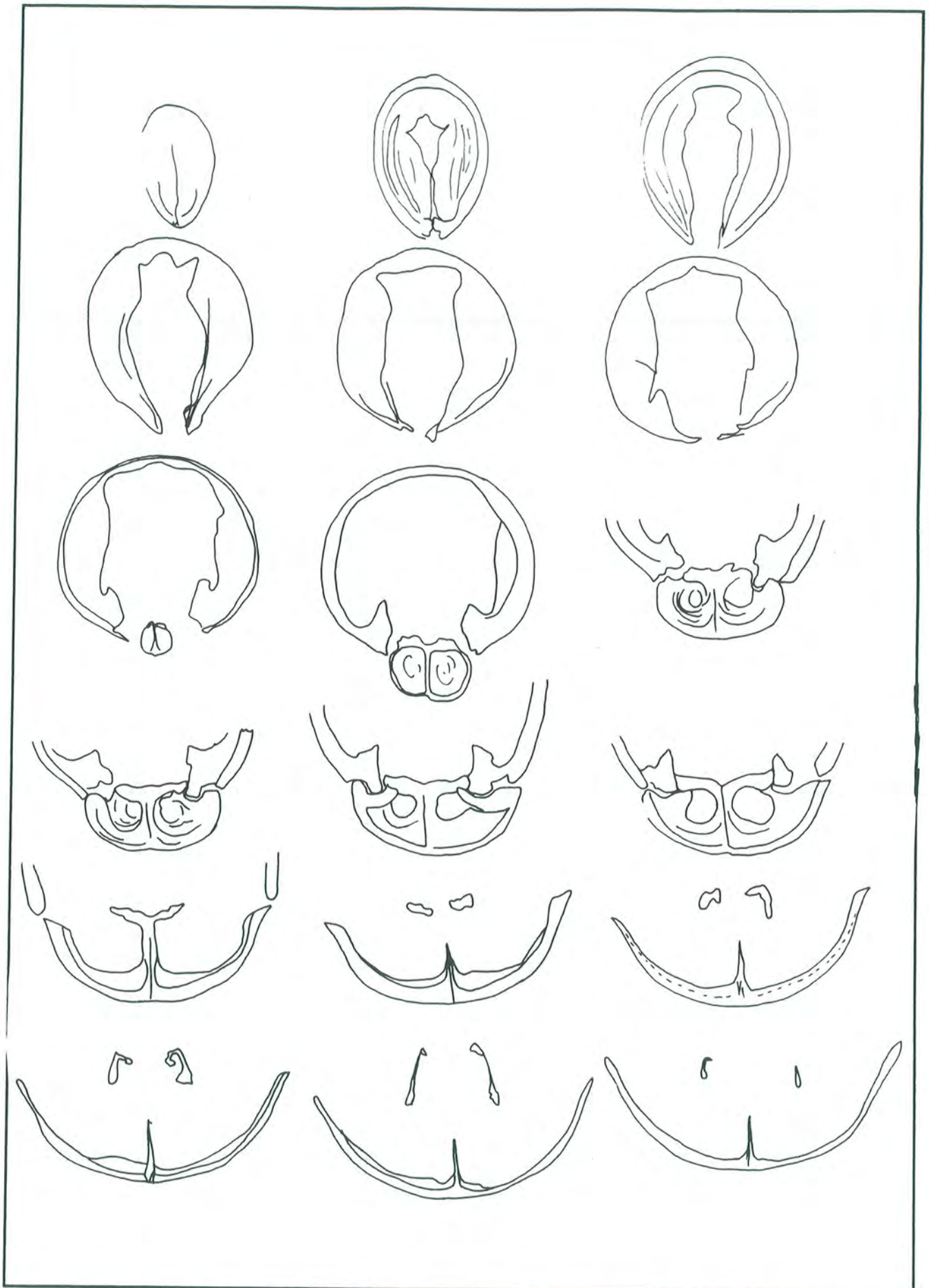


Fig. 131 - Structures internes de *Ornithella* sp. 1 (population ESC 5054). Lecture des coupes s riees de gauche   droite; distances depuis de crochet en dixi me de mm: 1-14-20-23-26-29-32-35-38-41-44-47-53-56-59-62-65-70.

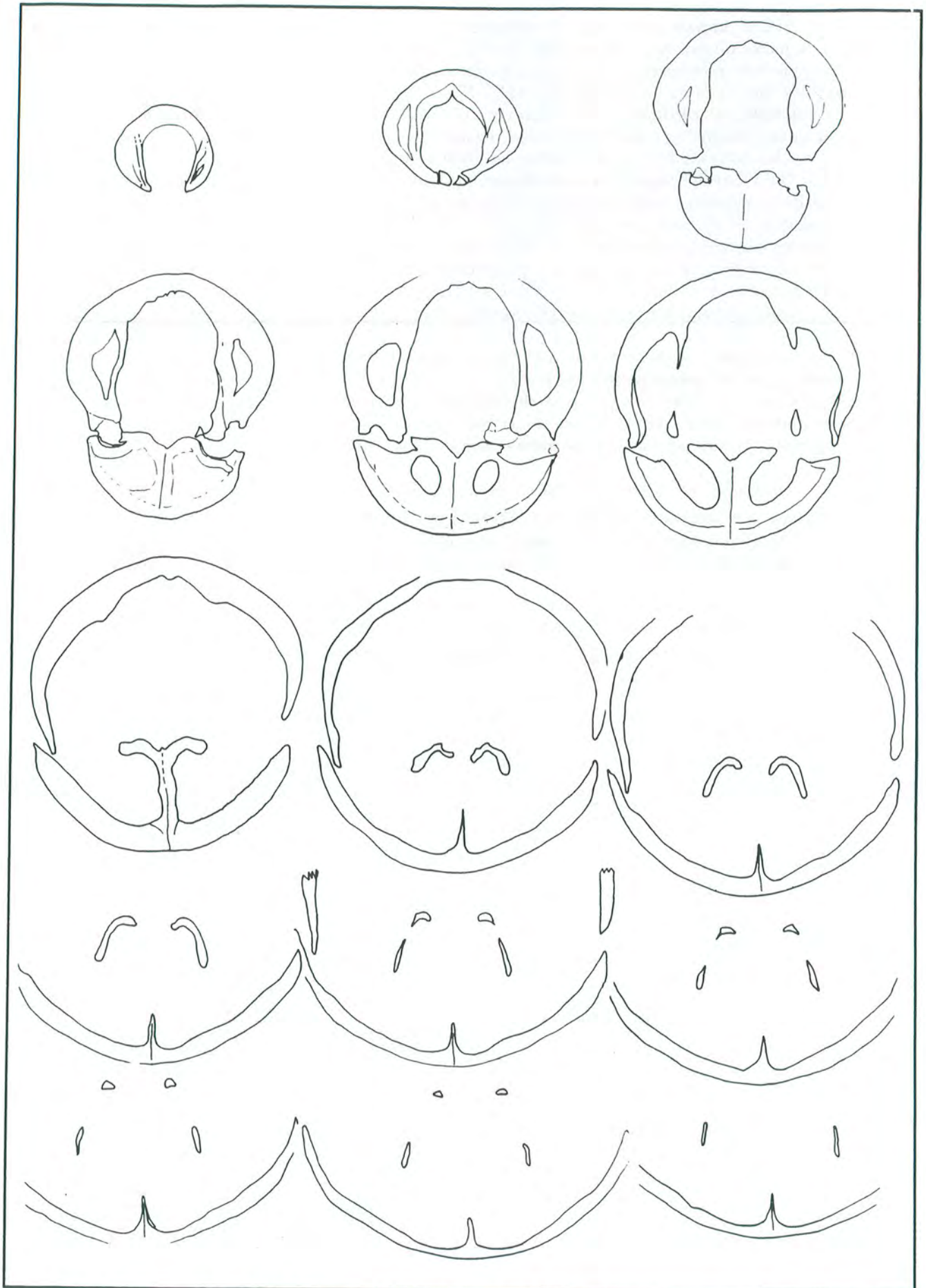


Fig. 132 - Structures internes de *O. lagenalis*. (population de ESC 1416). Lecture des coupes s eries de gauche   droite; distances depuis de crochet en dixi me de mm: 9-18-33-39-47-51-58-64-67-69-73-74-76-79-85.

Si on compare cette coupe de référence à celle de *O. lagenalis* (fig. 132) et autres *Ornithella* sp. 1 du même niveau que cette dernière (fig. 133), il ressort que :

- les caractères internes de *O. lagenalis* s'accordent avec ceux des structures typiques du genre, avec ceux des formes de la population type (ESC 5054) et ceux de *D. cf. marcoui*, en particulier sur la forme des plaques cardinales, la position ventrale des bases crurales et la naissance des bras à partir des plaques cardinales; cette forme possède également des callosités abondantes;

- les autres individus de la même population (fig. 133) morphologiquement proches de ceux de ESC 5054, ont des structures plus allégées avec des callosités présentes mais moins importantes, les plaques cardinales sont convergentes avec une encoche cardinale en V. Les bases crurales ne sont pas visibles et les bras prennent naissance à partir de l'extrémité des plaques cardinales. Les structures internes des *Ornithella* sp. 1 de la série d'Escoville sont analogues. Les structures internes de *Ornithella* sp. 2 sont voisines des précédentes (fig. 134). Au niveau du plateau cardinal, l'encoche est mal visible à cause du cal. Les plaques cardinales sont presque horizontales. Leurs bases crurales apparaissent ventralement mais les bras prennent naissance à partir des plaques.

Les formes de la base, ESC 1 et ESC 10, proches de *Ornithella* sp. 1 par leur morphologie externe, le sont également par leurs structures internes. Chez les *Ornithella* de ESC 1, le collier pédonculaire a été observé. Ces formes du Bathonien supérieur sont analogues à celles qui les suivent immédiatement dans le Callovien sur la même coupe. Elles ne peuvent pas être attribuées à *Obovothyris* comme on l'a supposé initialement dans la première partie.

Ornithella cf. classis apparaît en lits localisés immédiatement après la disparition de *D. divionensis*. Ses structures internes (fig.135) sont proches de celles des *Ornithella* sp. 1 d'Escoville. Les callosités sont importantes, les lamelles dentales courtes, courbées et épaisses. Les bases crurales sont ventrales et les bras s'insèrent sur la terminaison des plaques.

En résumé, chez *Ornithella* sp. 1 et *O. lagenalis* :

- deux types de structures internes sont mis en évidence;
- ces deux types ne sont pas concordants avec les caractères morphologiques externes ;
- le premier est typique du sous-genre *Ornithella*, avec un développement important des callosités, des bases crurales ventrales et des bras qui prennent naissance à la terminaison des plaques cardinales; cette structure et celle des individus de la population de référence de *Ornithella* sp. 1 (ESC 5054) et de ceux attribués à *O. lagenalis*.

- l'autre type de structures plus "légères" montre un développement moins important des callosités, les bases crurales sont ventrales ou dorsales quand elles existent, mais ne donnent pas naissance aux bras qui partent comme précédemment de la terminaison des plaques cardinales.

- Par leurs caractères internes les *D. cf. marcoui*, sont des *Ornithella* typiques, tout comme *O. cf. classis*.

Comme précédemment, on peut s'interroger sur la signification de ces différences de structures internes, corrélées à l'abondance des callosités. En se refusant à attribuer à deux genres différents d'après leurs structures internes:

- deux individus d'une même population dont la variation continue fait passer de l'un à l'autre (voir biométrie *infra*),
- ou encore deux individus quasi identiques en morphologie externe (ex. ESC 5054 et ESC 1416).

On en revient à admettre que les différences observées sont dues au degré d'abondance des callosités et qu'elles sont soumises à variabilité au sein des populations. Celles-ci pourraient être liées à une différence de mode de vie des individus, au sein même de la population, comme l'a déjà observé Delance (1974). L'abondance du cal assure un lestage de la coquille pour les individus qui vivent secondairement libres sur le fond.

Dans l'impossibilité de discuter plus longuement ces caractères, on s'en tiendra seulement à ces remarques qui demandent une étude plus large et surtout un suivi de l'ontogénèse des structures internes pour expliquer en particulier la différence de mode d'insertion des bras. On gardera en mémoire l'allègement des structures internes qui est général pour toutes les formes attribuées à *Digonella*.

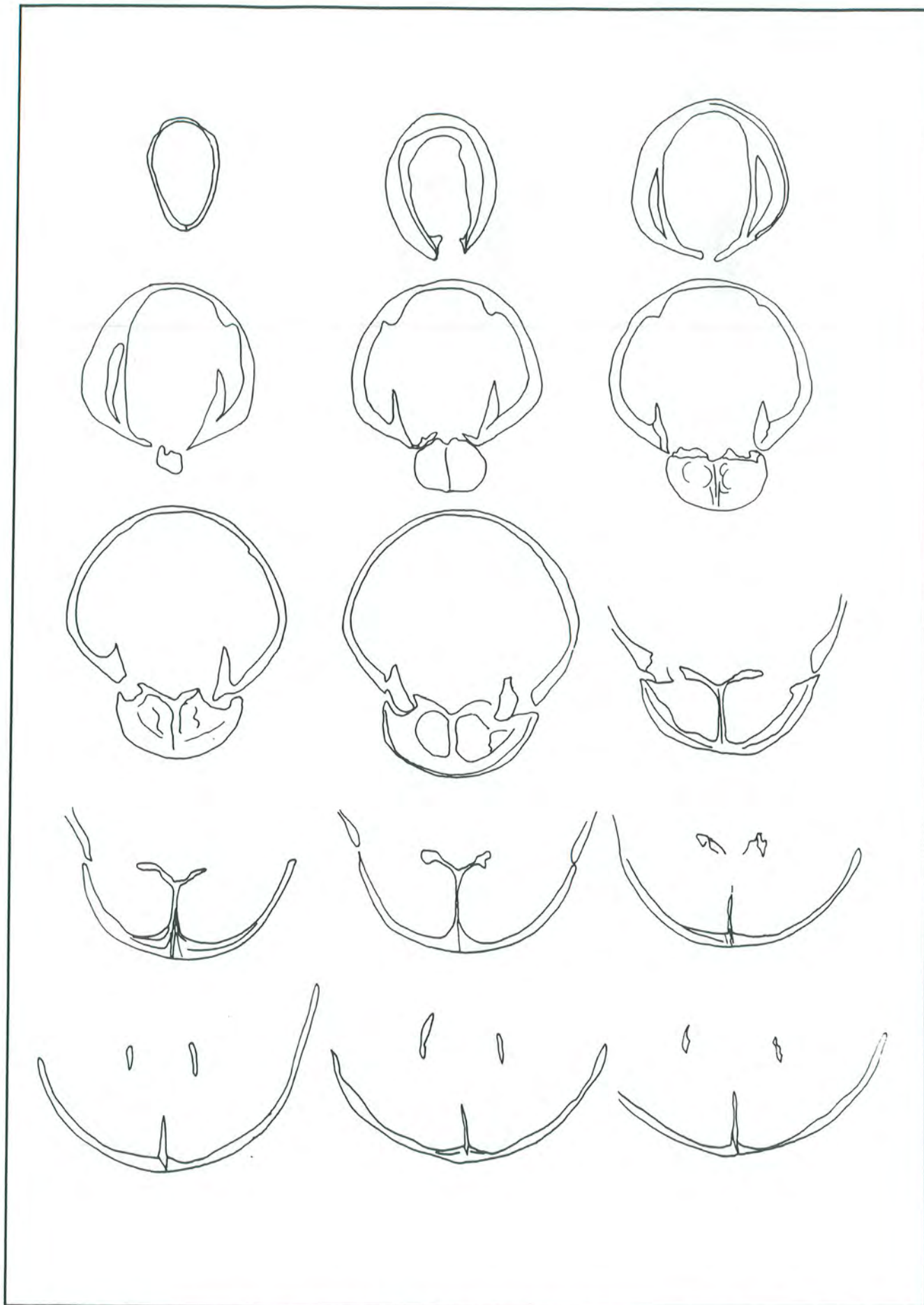


Fig. 133 - Structures internes d' *Ornithella sp. 1* (ESC 1416). Lecture des coupes s eries de gauche   droite; distances depuis de crochet en dixi me de mm: 35-41-50-53-56-59-62-65-68-71-74-77-80-84-87.

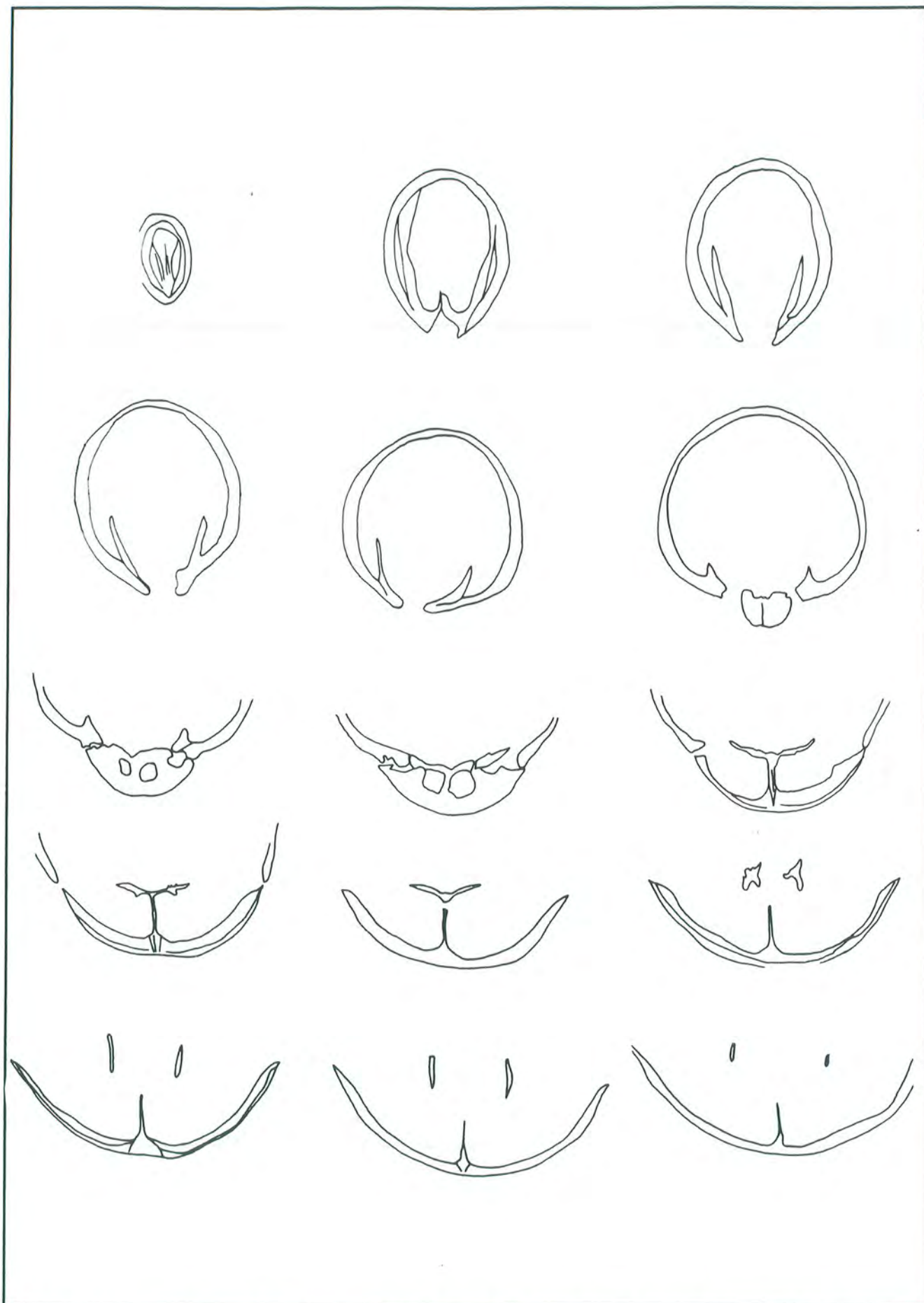


Fig. 134 - Structures internes de *Ornithella* sp. 2 (population Vendevre V15). Lecture des coupes s eries de gauche   droite; distances depuis de crochet en dixi me de mm: 20-25-32-35-38-41-47-50-53-56-59-62-65-68-74.

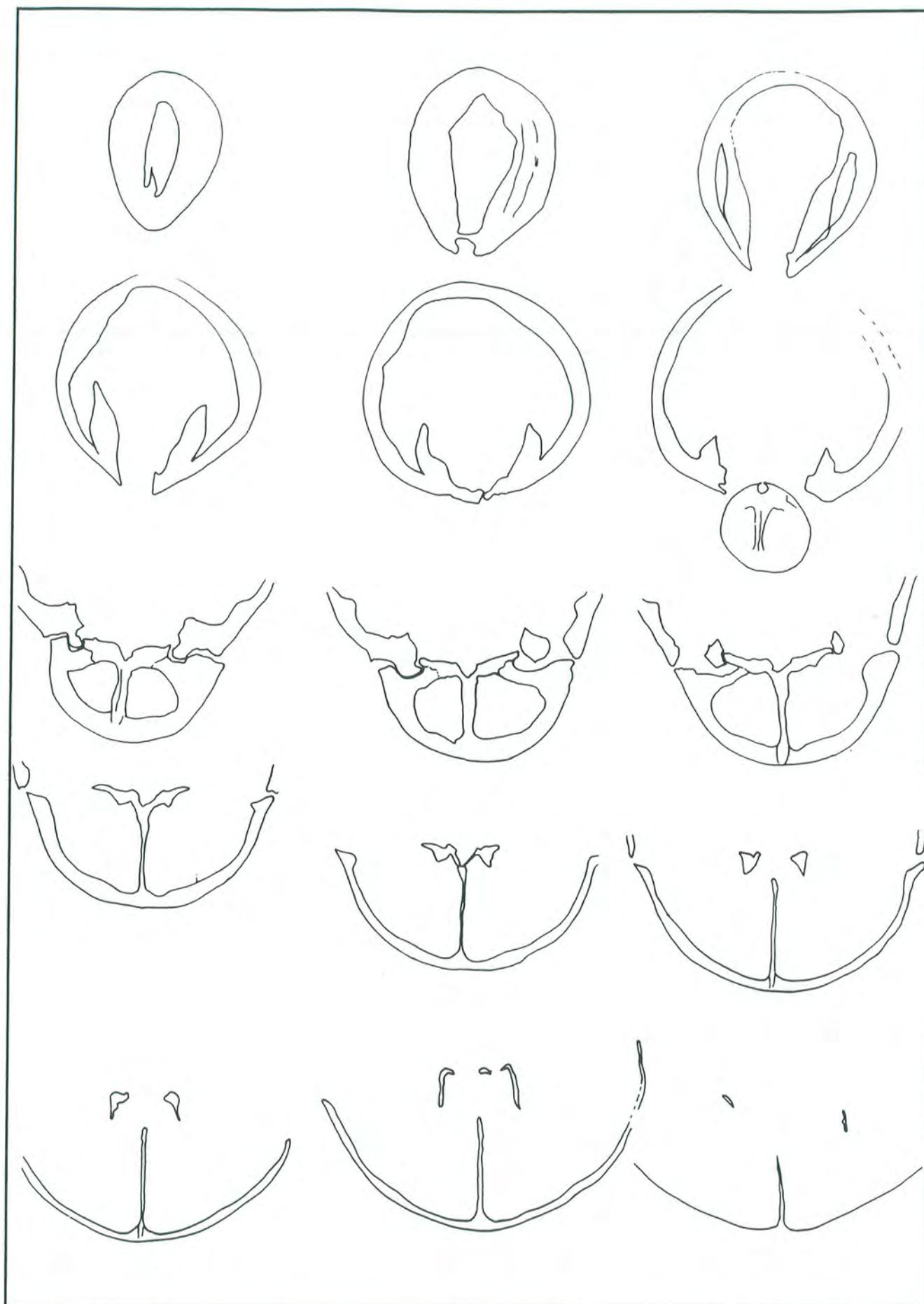


Fig. 135 - Structures internes d' *Ornithella cf. classis* (CHASS 10). Lecture des coupes s eries de gauche   droite; distances depuis de crochet en dixi me de mm: 13-20-23-27-32-39-45-48-51-54-57-60-63-66-70.

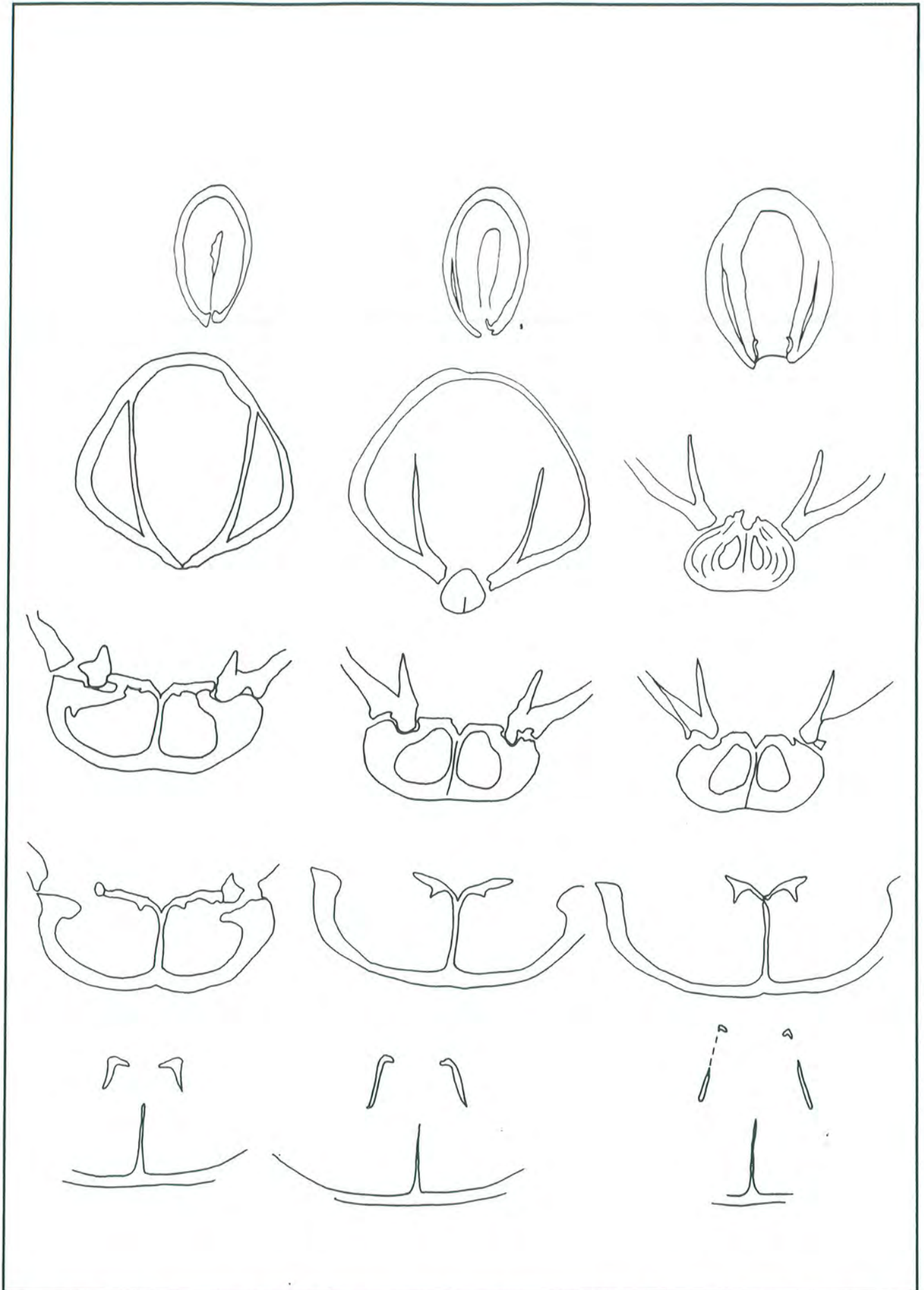


Fig. 136 - Structures internes d'*Obovothyris* (COMB). Lecture des coupes s eries de gauche   droite; distances depuis de crochet en dixi me de mm: 2-9-15-29-31-39-41-48-53-59-62-65-69-74-79.

3/ *Obovothyris* et *Ornithella* bathoniennes

Une section pratiquée dans un des individus attribués à *Obovothyris obovata* montre (fig. 136):

- des callosités relativement importantes et un collier pédonculaire dans la partie apicale;
- des lamelles dentales presque parallèles;
- une encoche cardinale nette, en V, séparant deux plaques cardinales en plateau;
- les bases crurales sont dorsales et donnent naissance aux bras de la boucle ;

Décrite ainsi, cette structure n'est pas celle des *Obovothyris* typiques (Muir-Wood, 1965 in Treatise) qui ont des plaques cardinales convexes, une encoche en U. D'une manière générale, ces caractères sont proches de ceux de *Digonella*. Cette ressemblance avait déjà été mentionnée par A. Rollet (1958) à propos de formes typiques d'*Obovothyris* d'après leurs caractères externes. Les Ornithellidés d'autres niveaux bathoniens comme celles des Marnes à *bellona* (QUAR 5, fig. 137) ont de façon surprenante les structures internes typiques d'*Obovothyris*, d'ailleurs proches d'*Ornithella*:

- des callosités importantes, un collier pédonculaire;
- des plaques cardinales ondulées;
- une encoche cardinale peu profonde ou bouchée par les callosités;
- des bases crurales dorsales.

On est conduit ici dans une situation quelque peu paradoxale où des formes proches, par leur morphologie externe d'*Ornithella sp.*, ont des structures internes d'*Obovothyris*, tandis que d'autres à morphologie d'*Obovothyris* ont des structures internes proches de celles de *Digonella*. Des individus de populations d'*Obovothyris obovata* allongés ont d'ailleurs été attribués à *Digonella sowerbyi* (Rollier).

On notera ici encore, la relation entre l'abondance des callosités et l'apparition de structures internes typiques d'*Ornithella* ou *Obovothyris*.

4/ Conclusion : apports et problèmes posés par les structures internes

L'étude des structures internes a confirmé quelques attributions taxonomiques et l'existence de deux structures stables: une de type *Digonella* et une autre de type *Ornithella*.

Elle a montré en outre la liaison entre le type de structure et la présence ou l'absence de callosités importantes dans la partie postérieure de la coquille, voire jusqu'à la charnière. Cette variabilité de structure interne fait qu'il existe plus de différences entre les individus d'une même population (chez *Ornithella*, par exemple) que chez des genres réputés différents (*Obovothyris* et *Ornithella*). Enfin, on retiendra que ces structures distinguent l'ensemble (*Obovothyris* + *Ornithella*) de *Digonella* dont les structures internes particulières pourraient être liés à cette différence de callosités.

Remarque :

Une analyse phylogénétique a été tentée sur les caractères externes, internes et sur les deux séries de caractères réunies, mais elle n'a pas donné de résultats satisfaisants. L'analyse des raisons de cet échec peut aider à formuler dans l'avenir les bases d'une nouvelle analyse phylogénétique :

l'outgroup choisi étant une *Zeilleria* du Lias, reconnue comme un ancêtre commun possible à tous les Ornithellidés (Delance, 1974), les résultats ont montré de façon constante :

- la parenté de *Zeilleria* et des Zeilleridae d'Étrochey non traités dans ce travail,
- la polytomie du groupe des Ornithellidés.

Aucune analyse n'a pu réussir à ordonner les Ornithellidés. Les raisons en peuvent être :

1) le manque de caractères externes discrets, et la grande variabilité de ces caractères;

2) la difficulté à polariser les caractères internes, sans l'appui de l'ontogenèse de l'appareil brachial;

3) le découplage de la morphologie externe et des caractères internes, comme l'a montré la description des structures internes, celles-ci étant par ailleurs soumises à variabilité.

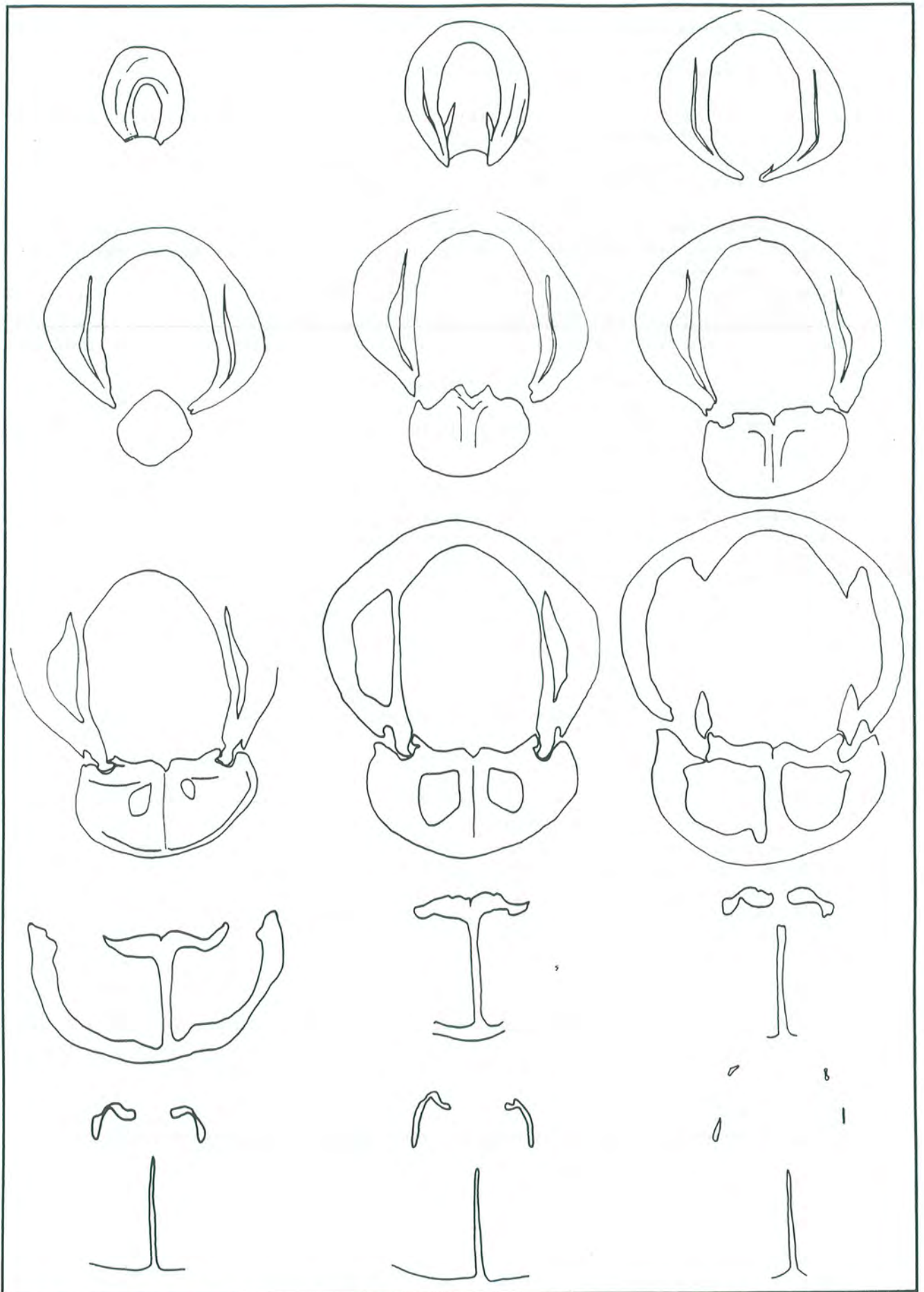


Fig. 137 - Structures internes d'*Ornithella* s.p. (QUAR5). Lecture des coupes s eries de gauche   droite; distances depuis de crochet en dixi me de mm: 23-29-39-48-51-54-59-64-69-74-79-84-89-94-99.

On retiendra de cette tentative la nécessité d'une réflexion plus approfondie sur la définition des caractères nécessaires à l'analyse phylogénétique chez ces brachiopodes à caractères discrets peu nombreux.

B - CHAMP MORPHOLOGIQUE ET VARIABILITE DES ORNITHELLIDES

Le but de cette analyse est de faire ressortir les caractères quantitatifs externes à l'origine de la variabilité adulte et ontogénétique de *Digonella* et *Ornithella*.

Une analyse globale a été conduite dans le groupe de populations rapportées à *Digonella*, puis chez *Ornithella* ce qui représente respectivement 830 et 479 individus. Seules les populations déterminées sans ambiguïtés comme appartenant à l'un ou l'autre groupe, ont été retenues.

I - Vue d'ensemble des deux groupes

1/ Méthodes

L'analyse multivariée en composantes principales (ACP) s'applique particulièrement au traitement de populations importantes et de variables multiples, de type continu comme les paramètres dimensionnels. Les variables traitées ne sont pas les valeurs brutes, car les différences reflèteraient surtout les différences de tailles, mais 7 indices de forme résultant de la combinaison des paramètres dimensionnels qui caractérisent la coquille dans ses 3 dimensions :

- LA/L, largeur relative ; elle donne une idée de l'allongement du contour dorsal
- H/L : hauteur relative, liée à la courbure des 2 valves
- HP/L : hauteur relative de la valve pédonculaire
- HP/H qui mesure le caractère inéquivalve de la coquille
- H/LA qui quantifie l'effet de compensation observé chez les coquilles larges qui sont plutôt plates et les coquilles étroites plutôt hautes
- GIBB : la gibbosité ($2E/LA+L$) caractérise l'aspect plus ou moins globuleux de la coquille
- F/LA mesure la largeur relative du front. En cas de front non différencié, la variable prend la valeur 0.

2/ Résultats

a/ *Digonella*

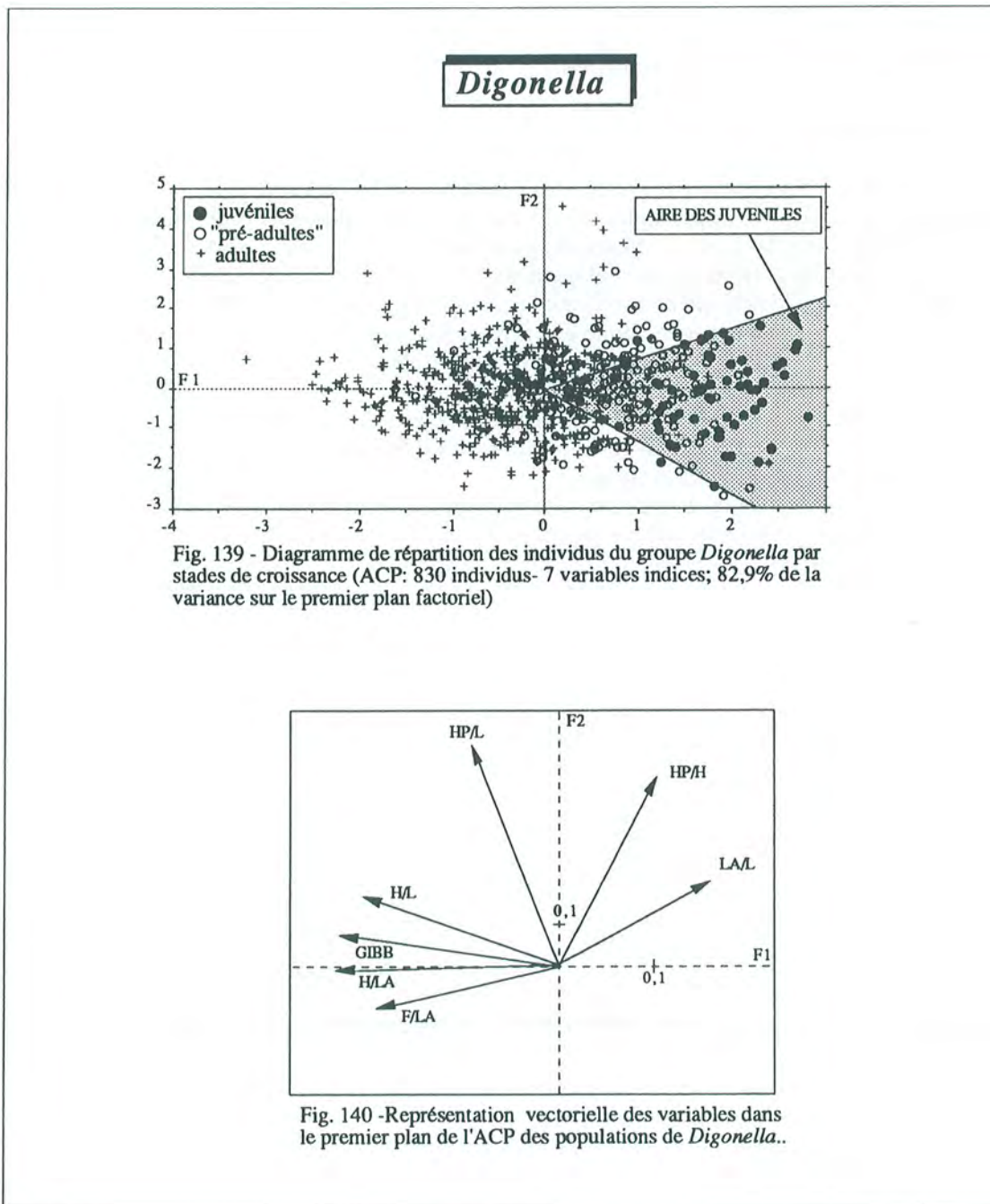
L'analyse prend en compte 830 individus. Les trois premiers facteurs extraient 93,7% de la variance totale (fig. 138 A). Le plan F1-F2 (88,9% de l'inertie) montre la répartition homogène des individus, sans ségrégation de groupes particuliers. Ceci indique qu'il existe une variabilité continue au sein de l'ensemble du groupe *Digonella*, au moins sur les paramètres de forme de la coquille, les caractères qualitatifs (pli, arêtes du crochet etc.) n'entrant pas dans l'analyse.

Corrélations :

Les corrélations entre variables (fig. 138 B) sont élevées et positives pour les individus qui combinent LA, H, L, et la gibbosité. Dans l'ensemble, ces coefficients restent relativement faibles pour la corrélation des indices entre eux, et traduisent la grande variabilité et plasticité de forme de la coquille. Par exemple, LA/L lié au contour dorsal est peu corrélé et négativement ($r = -0,24$) à H/L qui décrit le profil de la courbure de la coquille. H/L est lié faiblement et négativement à HP/H ($r = -0,29$), ce qui montre une certaine indépendance entre le caractère inéquivalve de la coquille et sa convexité : des coquilles inéquivalves peuvent être convexes ou plates. Cette tendance se retrouve dans la corrélation de HP/H et de la gibbosité ($r = -0,36$). La corrélation est nulle entre HP/L (courbure de la valve pédonculaire) et LA/L ($r = 0,065$). Les corrélations de F/LA avec les autres indices, sauf HP/L, sont assez élevées. Elles sont toutes positives avec H/L, H/LA et la gibbosité est exprimant la différenciation de front avec l'acquisition de la biconvexité des valves au cours de la

A : Matrice de corrélation							B : Coefficients des variables sur les facteurs					C : Valeurs propres		
LA/L	H/L	H/LA	HP/H	F/LA	GIBB	HP/L		FACT. 1	FACT. 2	FACT. 3	FACT. 4		val. propre	variance prop
1							LA/L	-0,334	0,349	0,651	0,1	facteur 1	4,03	0,576
-0,243	1						H/L	0,872	0,297	0,374	-0,097	facteur 2	1,773	0,253
-0,764	0,799	1					H/LA	0,973	-0,011	-0,157	-0,15	facteur 3	0,757	0,108
0,317	-0,293	-0,376	1				HP/H	-0,425	0,802	-0,398	0,118	facteur 4	0,423	0,06
-0,518	0,578	0,676	-0,416	1			F/LA	0,785	-0,183	0,13	0,591			
-0,552	0,941	0,954	-0,357	0,667	1		GIBB	0,977	0,138	0,94	-0,129			
0,065	0,575	0,338	0,607	0,126	0,472	1	HP/L	0,359	0,931	-0,034	0,025			

Fig. 138 - Analyse en composantes principales des populations de *Digonella*.



croissance. La corrélation négative avec LA/L est liée à l'allongement du contour au cours de la croissance, mais aussi à la tendance des coquilles les plus elliptiques (LA/L élevé) à avoir un front relativement étroit. Il est de même pour la corrélation de F/LA avec HP/H ($r = -0,42$) qui montre la liaison entre front peu différencié et le caractère inéquivalve de la coquille, surtout chez les individus juvéniles.

Les variables :

Les variables F/LA, H/LA, H/L, GIBB ont un poids important (coefficient élevés et voisins) sur l'axe F1 (fig. 138 C). Elle s'opposent essentiellement à LA/L. Cette tendance traduit l'augmentation des quatre premiers indices et la diminution de LA/L au cours de la croissance. Ainsi l'axe F1 représente, malgré l'absence des variables dimensionnelles brutes, la variation liée à l'ontogénèse. Cette tendance est retrouvée dans le nuage des individus (fig. 139).

Les variables HP/H et HP/L ont les plus forts coefficients sur l'axe F2. Sur F3, on retrouve l'opposition de LA/L à HP/H.

Les variables peuvent être représentés par leurs vecteurs (fig. 140). Ces vecteurs illustrent le jeu mutuel des variables qui explique la répartition des individus dans le nuage. On verra plus loin la position des individus de chaque population.

b/ *Ornithella*

L'analyse a porté sur 479 individus provenant de la série d'Escoville et du Maine qui regroupent les formes *Ornithella* sp. 1, *Ornithella* sp. 2, et *O. Lagenalis*. Les 3 premiers axes expriment 90% de la variance dont 72,5% sur le premier plan factoriel (fig. 141 A). Le jeu des variables est analogue à celui des variables de l'ensemble *Digonella* avec des coefficients de corrélation de même ordre de grandeur (voir matrice de corrélation, fig. 141 B). On notera deux différences :

- la corrélation de LA/L et H/L est pratiquement nulle alors qu'elle était faible et négative chez *Digonella*. Chez *Ornithella*, la forme du contour dorsal est donc dépendante de la courbure de la coquille.

- la même indépendance est observée entre F/LA et HP/H, le caractère inéquivalve du profil est indépendant de la largeur relative du front: l'observation a d'ailleurs montré que des adultes à coquilles inéquivalves peuvent avoir un front différencié ou non.

Les variables ont comme chez *Digonella* des coefficients élevés sur F1, c'est le cas de H/L, JH/LA, GIBB, F/LA opposés à LA/L (fig. 141 C). Ils traduisent aussi la variation liée à l'ontogénèse. Chez *Ornithella*, HP/L a un coefficient important sur le facteur 1. **Celui-ci indique que la courbure de la valve pédonculaire est un paramètre important de la variation ontogénétique, plus marqué chez *Ornithella* que chez *Digonella*.** L'axe 2 est déterminé par le caractère convexe et inéquivalve des valves (HP/H et HP/L).

La représentation des individus adultes et juvéniles est la même que chez *Digonella*; L'axe F1 est aussi ici parallèle aux changements morphologiques de l'ontogénèse (fig. 142).

Comme auparavant, ces variables sont représentées par leurs vecteurs (fig. 143) qui montrent la même répartition que précédemment. LA/L est cependant plus proche de l'axe F1, il montre que la coquille est arrondie dès les stades juvéniles. HP/H est presque confondu avec l'axe F2. HP/L est déporté vers les autres variables, comme le montre son coefficient élevé sur cet axe (fig. 143).

c/ Comparaison de *Digonella* et *Ornithella* par leurs variables significatives

La distribution des vecteurs-variables dans le plan F1-F2 pour *Digonella* et *Ornithella* est assez similaire: **elle indique que, pour l'un ou l'autre groupe, les variables choisies décrivent les mêmes changements morphogénétiques.** La variabilité est sous-tendue par les mêmes variables. Les processus de croissance aboutissent, à partir de coquilles relativement plates à contour arrondi

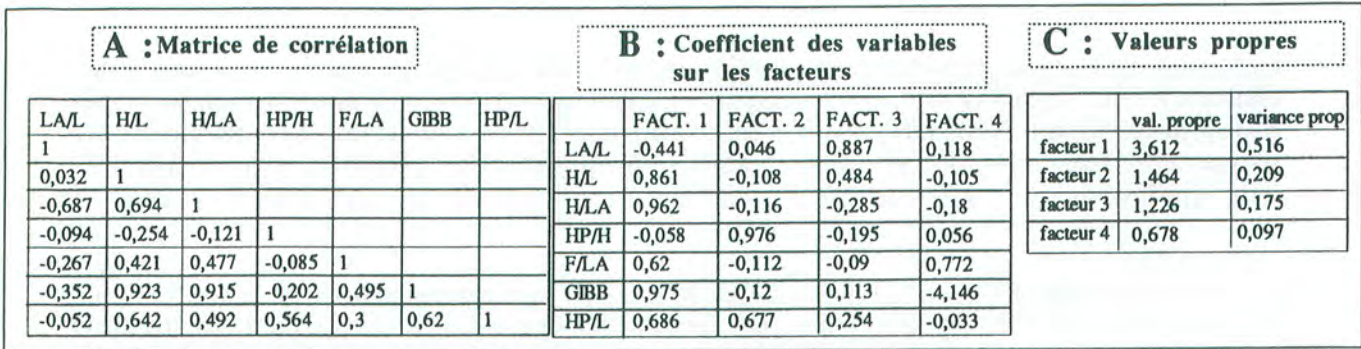


Fig. 141 - Analyse en composantes principales des populations d'*Ornithella*

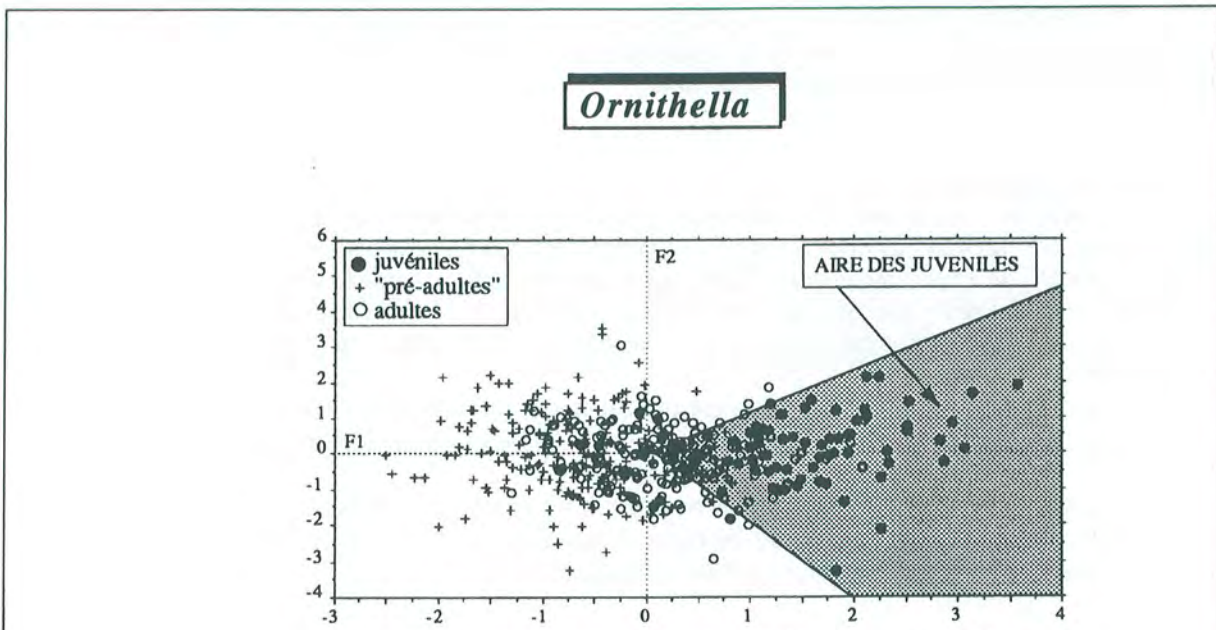


Fig. 142 - Diagramme de répartition des individus du groupe *Ornithella* par stades de croissance (ACP : 479 individus - 7 variables-indices, 72,5 % de la variance sur le premier plan factoriel).

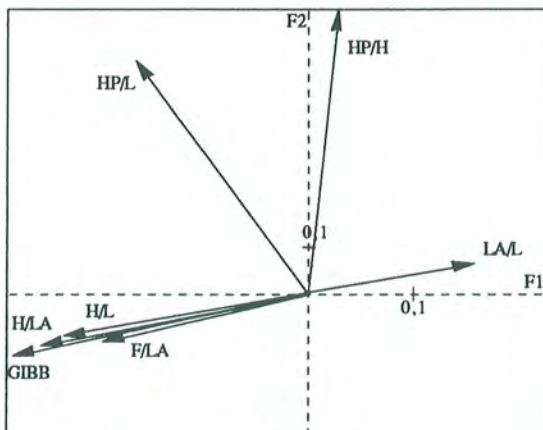


Fig. 143 - Représentation vectorielle des variables dans le premier plan de l'ACP des populations d'*Ornithella*.

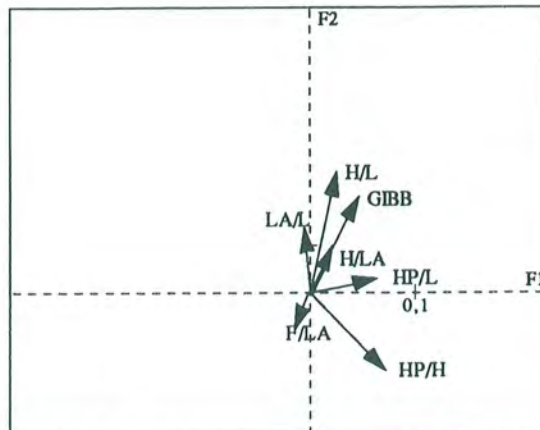


Fig. 144 - Représentation des vecteurs-différences des vecteurs-variables de *Digonella* et *Ornithella*. L'orientation des vecteurs H/L, GIBB, HP/L et H/LA indique un retard chez *Digonella*, de l'acquisition de la convexité des valves.

(LA/L élevé), à des formes biconvexes, plus épaisses (H/L, H/LA, GIBB), en même temps que le front se différencie. Les vecteurs montrent un éventail plus large chez *Digonella* que chez *Ornithella* (corrélations plus faibles entre les variables de convexité) qui explique la plus grande variété de formes.

Pour les deux groupes, les vecteurs-variables décrivant la courbure de la valve pédonculaire (H/L) et le caractère inéquivalve de la coquille (HP/H) sont orthogonaux aux vecteurs-variables impliqués dans les processus morphogénétiques sur l'axe 1. Cette disposition montre que ces deux variables sont relativement indépendantes de l'accroissement en volume de la coquille, et qu'elles peuvent être très différentes chez des individus à un même stade de développement. Pour *Digonella*, la coquille est plus inéquivalve chez les individus juvéniles, tandis que la courbure de la valve pédonculaire chez *Ornithella* participe plus au processus morphogénétique du développement de la coquille.

Une comparaison empirique des deux groupes au moyen de la différence de leurs vecteurs-variables (*Digonella* moins *Ornithella*, fig. 144) montre que tous les vecteurs-différences des vecteurs variables du processus morphogénétique sont orientés en direction des individus juvéniles. Ce solde négatif indique un **retard général d'acquisition de la courbure de la coquille** chez *Digonella* par rapport à *Ornithella*. La différence de largeur relative du front bien que plus faible, est orientée à l'opposé, ce qui indique une différenciation plus achevée du front chez *Digonella* que chez *Ornithella*. Cette constatation est confirmée par l'observation: les individus juvéniles d'*Ornithella* voient déjà leurs caractères accélérés par rapport à ceux de *Digonella*.

En conclusion, cette analyse des populations des deux groupes met en évidence leurs différences hétérochroniques (retardation des processus morphogénétiques de *Digonella* par rapport à *Ornithella*) et les variables sur lesquelles porte cette hétérochronie. Il existe ainsi entre les deux groupes un **ralentissement général de l'acquisition de convexité des valves (néoténie et/ou hypermorphose)** tandis que **la différenciation du front semble plus poussée chez *Digonella* que chez *Ornithella***. D'un point de vue méthodologique, on voit l'intérêt d'une telle comparaison, qui porte sur la totalité des individus disponibles des deux groupes (830 + 479 individus). Elle évite le choix de populations types que l'on suppose *a priori* représentatives de chacun d'eux.

Les observations précédentes seront quantifiées par les paramètres de modélisation. Il convient maintenant de connaître les trajectoires ontogénétiques correspondant à ces variables dans une population et leur rôle dans la variabilité de celle-ci.

II/ Variabilité adulte et ontogénétique des populations d'*Ornithellidés*

A ce stade de la démarche, on cherche à visualiser les trajectoires ontogénétiques des individus -dont les décalages induisent la variabilité adulte des populations- à l'aide des paramètres dimensionnels et des indices de forme rapportés à la taille (LCP).

Digonella - Il apparaît sur le diagramme de dispersion largeur (LA)- taille, un éclatement des courbes, plus manifeste après 25-30 mm (fig. 145). Cet éventail de courbes traduit la plus grande variabilité adulte de la largeur. Il montre qu'il existe un nombre limité de possibilités et donc de **canalisations morphologiques** d'autant plus visibles que la taille est grande. Elles décrivent les modalités de la variation depuis des formes étroites jusqu'à des formes larges. On peut voir que ces modalités ne sont pas réalisées de façon équitable chez les trois espèces *digona*, *divionensis*, *marcoui*, ni même par les populations de chaque espèce. **La largeur ne présente donc pas une variation continue mais conduit à distinguer des morphes, d'autant plus nets que la taille est grande, et réalisés de façon différente suivant les populations et les espèces.**

La relation (H-LCP) ne montre pas les mêmes modalités de variation (fig. 146): La dispersion est moins grande, indiquant une relation plus stricte entre ces deux variables. Celle-ci s'explique par la relation géométrique liée à la courbure spirale des valves. HP montre pourtant une variation en morphes (fig. 147): pour une longueur donnée, il peut exister plusieurs courbures possibles, et donc plusieurs hauteurs différentes de valve pédonculaire. Le front F peut ne pas exister

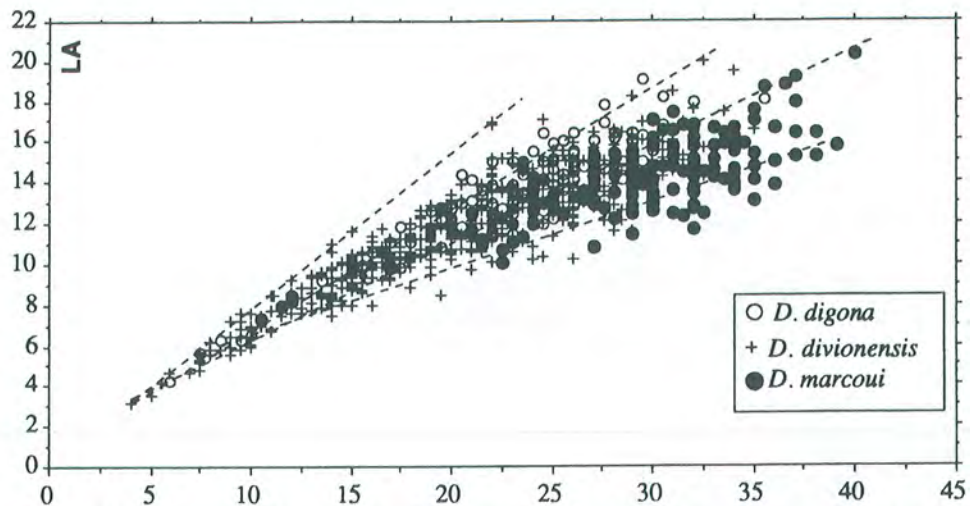


Fig. 145 - Diagramme de dispersion de la largeur en fonction de la taille chez *Digonella*. L'éventail de ces trajectoires indique l'existence de morphes, d'autant plus visibles que la taille est grande.

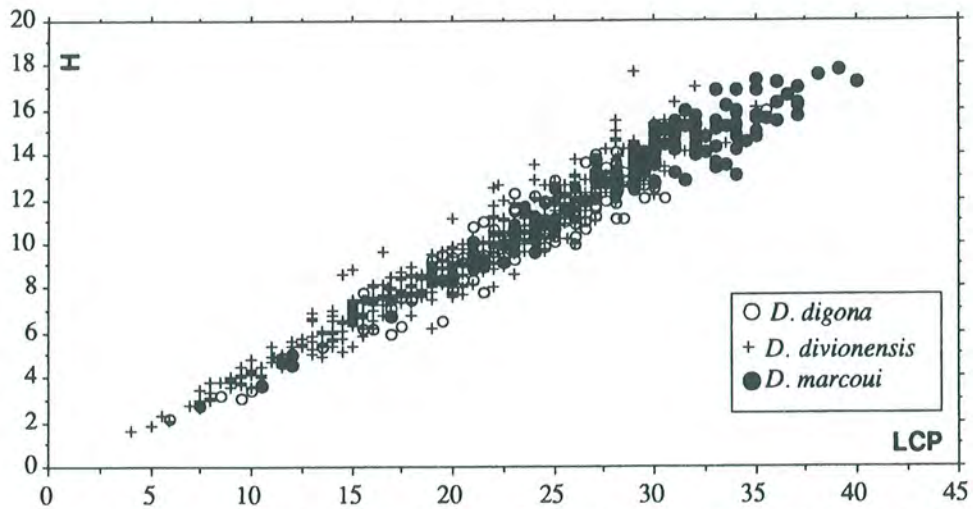


Fig. 146 - Diagramme de dispersion de la hauteur en fonction de la taille chez *Digonella*. La variation est continue entre des formes hautes et des formes plates.

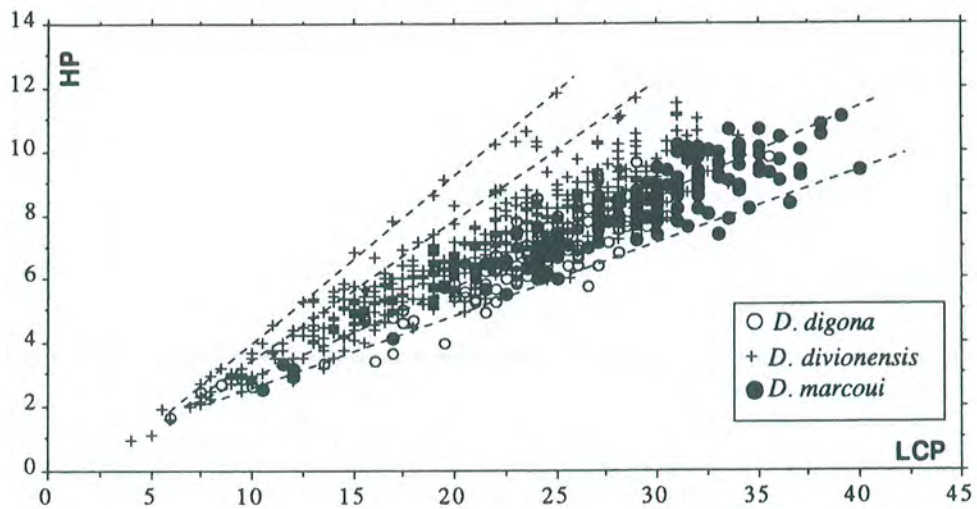


Fig. 147 - Diagramme de dispersion de la hauteur de la valve pédonculaire en fonction de la taille chez *Digonella*.

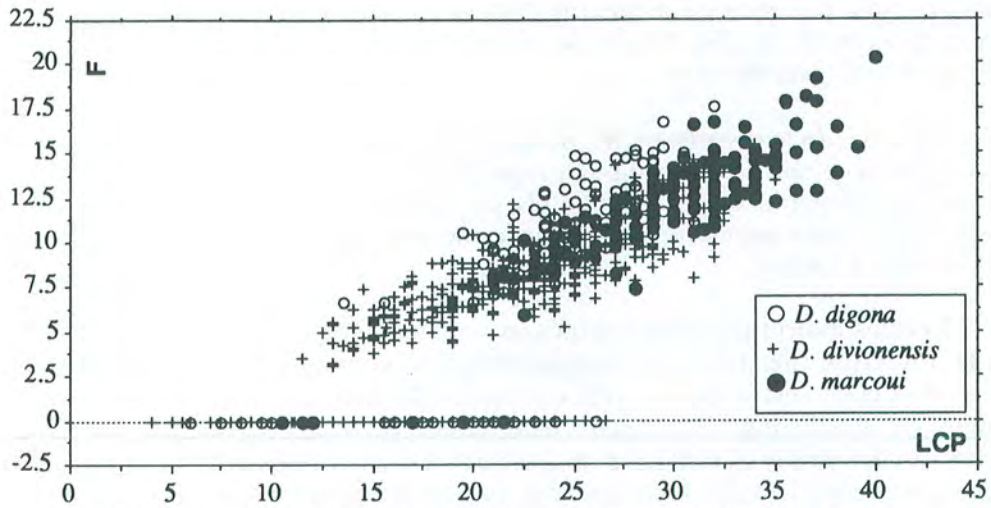


Fig. 148 - Diagramme de dispersion de la largeur du front en fonction de la taille

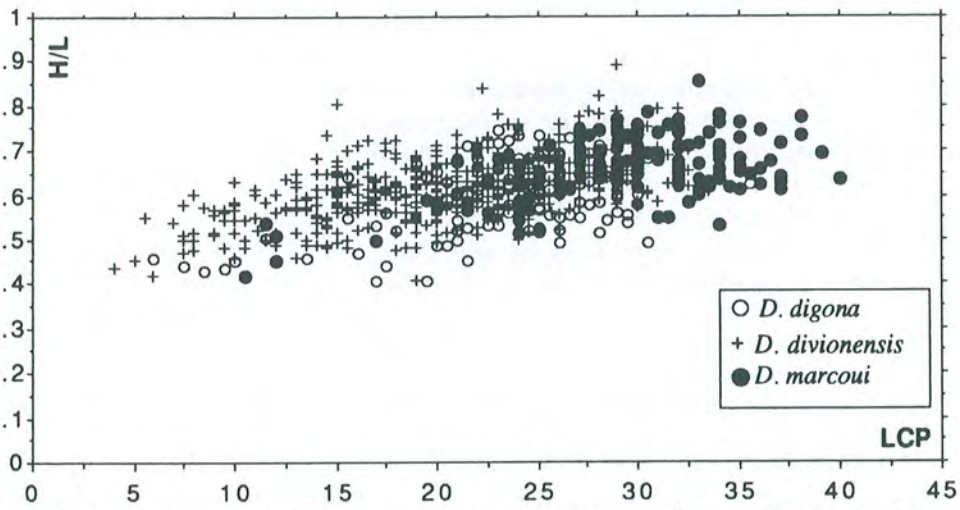


Fig. 149 - Diagramme de dispersion de la hauteur relative du front en fonction de la taille

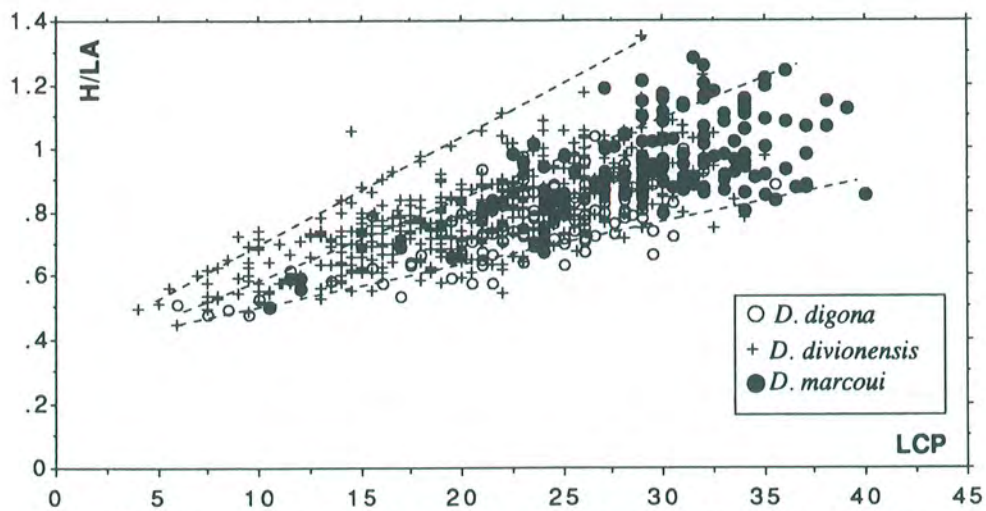


Fig. 150 - Diagramme de dispersion du rapport de la hauteur de la coquille à la largeur en fonction de la taille

jusqu'à une taille de l'ordre de 27 mm (fig. 148) bien que des individus de petite taille peuvent avoir un front différencié. La distribution des individus montre qu'il existe là encore une variabilité discrète pour la largeur du front.

L'examen de la dispersion des variables dimensionnelles en fonction de la longueur courbe montre qu'il existe une variation discrète, sous forme de morphes pour la largeur de la coquille, le front, et une variation continue pour les paramètres de l'épaisseur. Il reste à déterminer la correspondance entre ces morphes fondés sur une seule variable, et non nécessairement identiques d'une variable à l'autre.

Tous les indices de forme calculés en combinant les variables dimensionnelles notamment H/L, H/LA, GIBB (fig. 149 à 151), augmentent avec la taille et avec l'acquisition de la convexité des valves. Celle-ci est acquise à partir d'environ 20 mm, à l'apparition du stade adulte. LA/L diminue avec la taille (fig. 152); cette relation mesure la tendance à l'allongement et au changement de forme du contour dorsal depuis un contour subcirculaire chez les juvéniles à un contour pentagonal ou triangulaire chez l'adulte. Ces caractères du contour se retrouvent avec l'indice F/LA (fig. 153). Certaines coquilles de *D. divionensis* de petite taille ont un front relativement différencié. On verra plus loin leur signification. HP/H diminue avec la taille (fig. 154): la coquille tend à être moins inéquivalve. Quelques individus particuliers de *D. divionensis* à valve brachiale très plates sont décalés vers les valeurs élevées de HP/H.

Ornithella - Les modalités de la variation sont identiques à celles qui ont été définies chez *Digonella*. On retrouve une variabilité en morphes (fig. 155 à 158). Ceux-ci se distinguent par la largeur relative du front (F/LA est en général inférieur à 0,8) ce qui indique que le contour n'est jamais triangulaire et rarement subpentagonal allongé (fig. 159). Ce fait est aussi à mettre en relation avec la tendance à l'accélération de la convexité d'*Ornithella* par rapport à *Digonella*. Il apparaît que l'accélération restreint la coquille dans une gamme de contours limitée. On décèle là une contrainte morphogénétique qui sera analysée au chapitre suivant.

La forme *O. lagenalis* (certains individus de la population ESC 14-16 et ESC 26-33) est dans le prolongement des tendances de variations de LA en fonction de LCP (fig. 155).

Certains *O. sp. 2* sont plus bombés à taille égale que *O. sp. 1* (cf. H/LA et GIBB, fig. 157, 161). Ces formes pourraient être plus accélérées.

Autres Ornithellidés - La population de *Ornithella sp.* du Bathonien (QAR 5) et quelques individus attribués à *Obovothyris* (fig. 160 à 162) ont été replacés sur les diagrammes d'*Ornithella*. On constate que les premiers se placent strictement sur les morphes d'*Ornithella* (ou dans leur prolongement pour *Obovothyris*) dans une gamme de taille supérieure. Il est probable que les individus les plus étroits du groupe *Obovothyris* ("*Digonella sowerbyi*") et non représentés ici occuperaient le morphe étroit.

En conclusion, on retiendra de cette étude bivariée:

-l'existence d'une variabilité adulte discrète canalisée en morphes particulièrement sur la largeur et sur le front.

-les morphes peuvent être représentés d'une façon différente d'une population à l'autre ou d'une espèce à l'autre;

-*Ornithella*, accélérée par rapport à *Digonella*, montre de façon moins nette ce mode de variation;

-les *Ornithella sp.* du Bathonien ou les formes les plus grandes d'*Obovothyris* se placent dans l'exact prolongement de ces morphes; ces formes spectaculaires ne seraient ainsi que l'aboutissement des allométries de croissance, dans une gamme de taille supérieure. Les *O. lagenalis* seraient aussi le résultat de la prolongation des allométries.

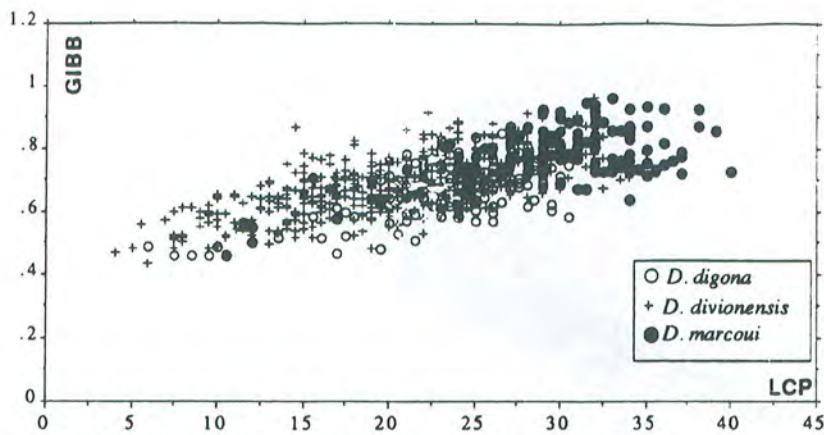


Fig.151-Augmentation de la gibbosité avec la taille chez *Digonella*...

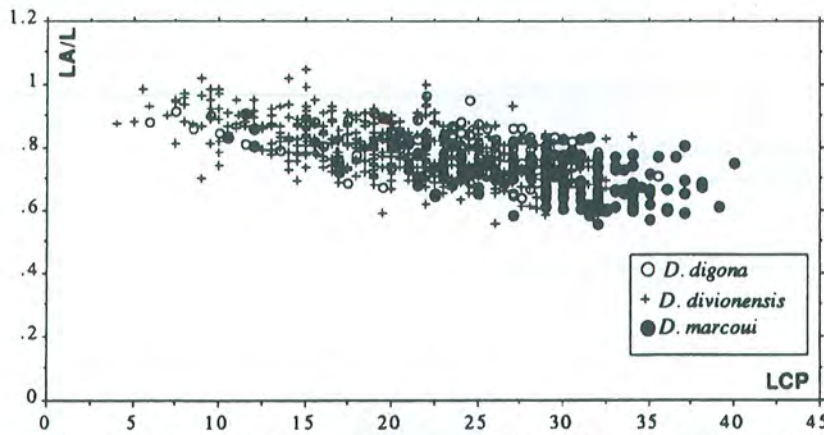


Fig.152- Diminution de la largeur relative avec la taille chez *Digonella*, traduisant l'allongement du contour

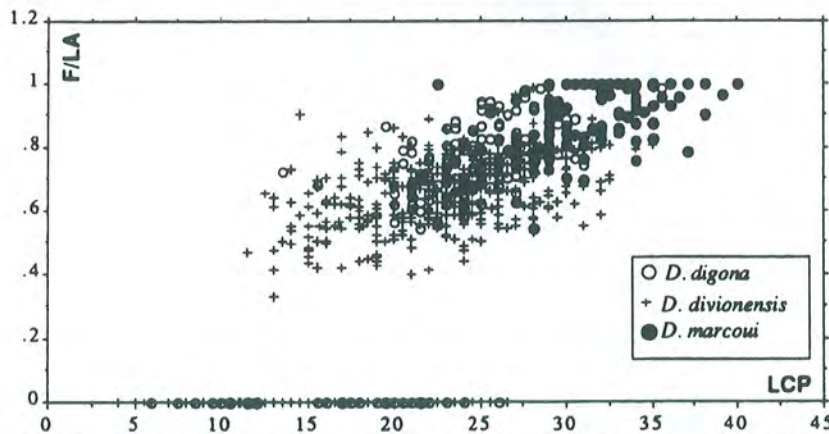


Fig.153-variation de la largeur relative du front avec la taille chez *Digonella*, traduisant l'allongement du contour et l'acquisition de fronts triangulaires ($F/LA=1$) ou subpentagonaux ($F/LA<1$).

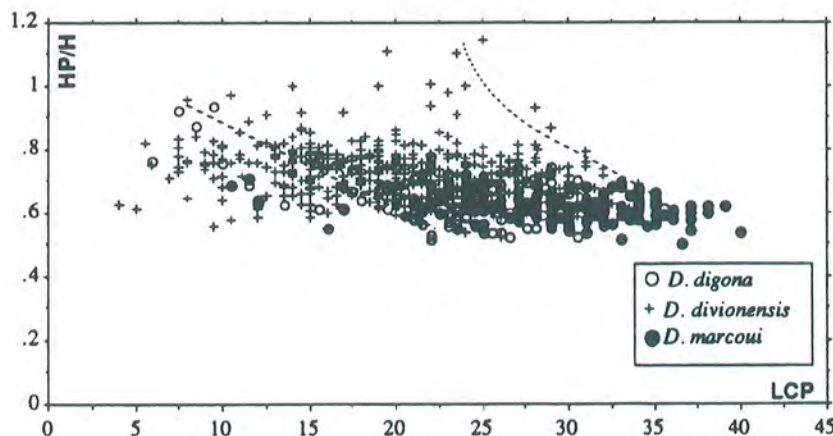


Fig.154- Diminution de la hauteur relative de la valve pédonculaire avec la taille chez *Digonella*, traduisant la diminution du caractère inéquivalve au cours de la croissance.

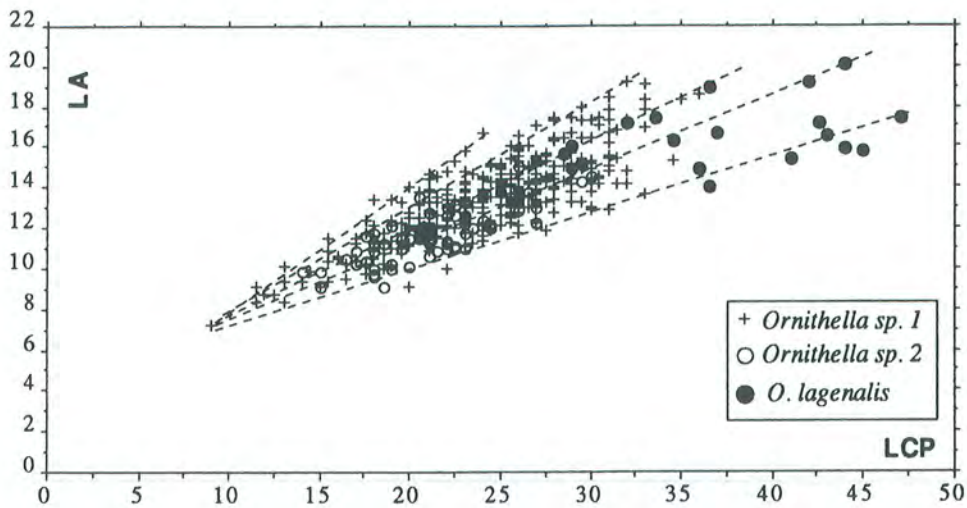


Fig. 155. Variation de la largeur avec la taille chez *Ornithella*. La canalisation en morphes est particulièrement nette. *O. lagenalis* représente le morphe allongé de grande taille

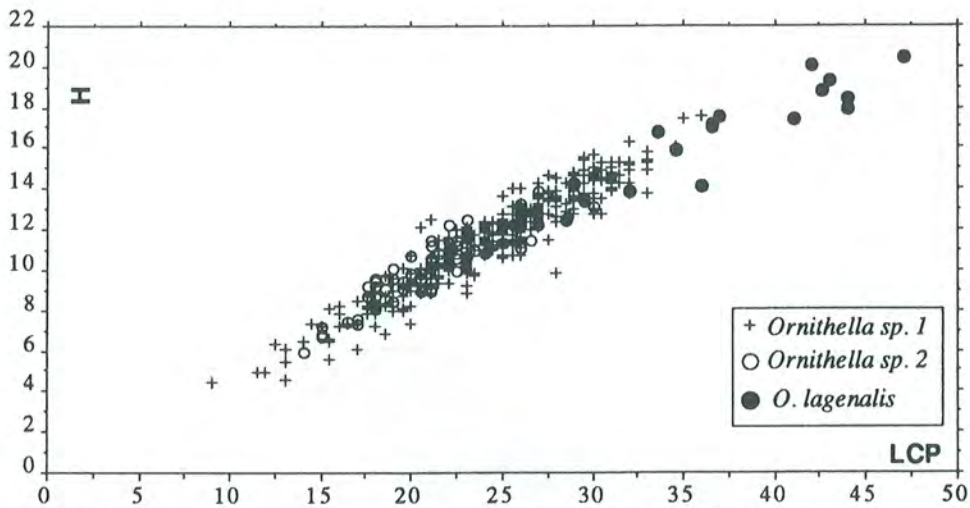


Fig. 156. Variation de la hauteur avec la taille chez *Ornithella*. La variation est continue sur ce caractère;

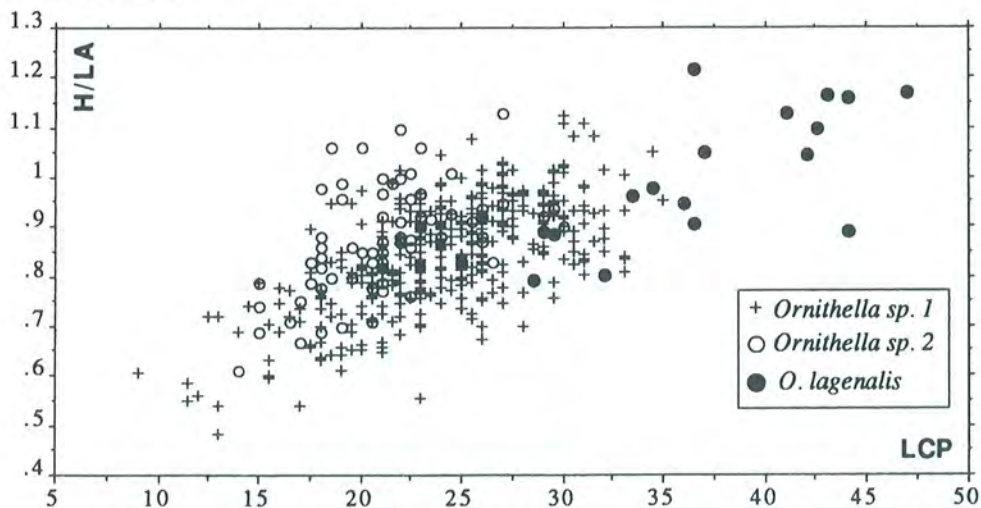


Fig. 157. Variation du rapport de la hauteur à la largeur avec la taille chez *Ornithella*. On notera que beaucoup d'individus dépassent la valeur 1, ce qui indique des coquille étroites, plus hautes que larges. La distinction des trois espèces apparaît clairement sur ce caractère.

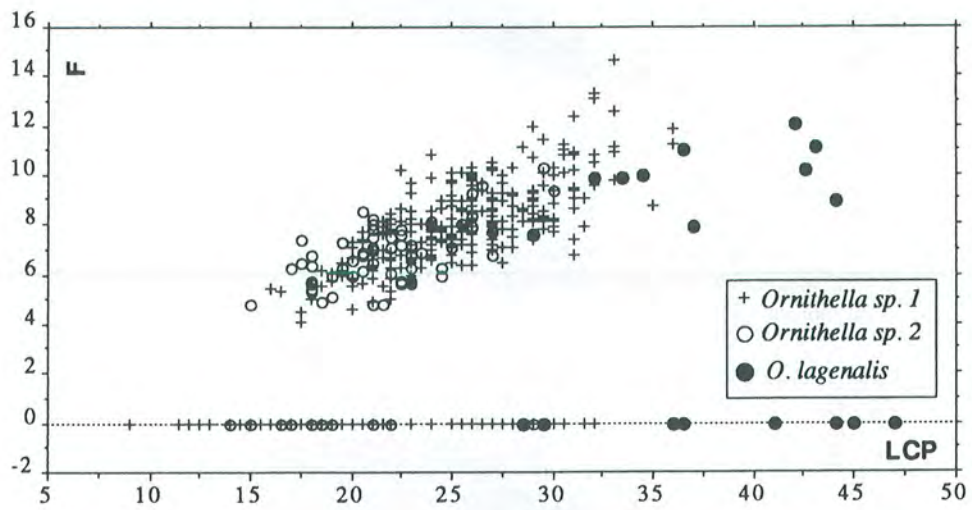


Fig. 158 - Dispersion de la largeur du front en fonction de la taille chez *Ornithella*

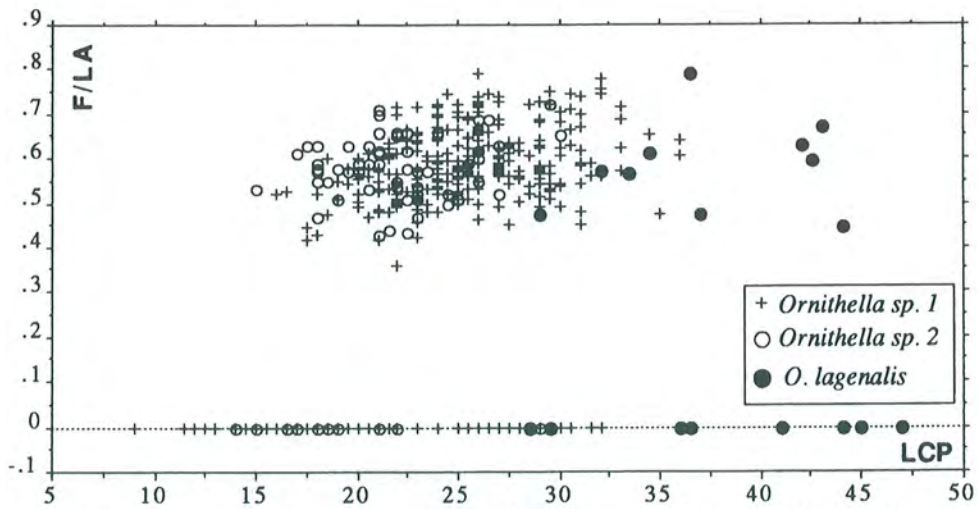


Fig. 159 - Dispersion de la largeur relative du front en fonction de la taille chez *Ornithella*. Les individus de plus grande taille (*O. lagenalis*) tendent à présenter un front moins différencié que les individus à coquille plus petite (*O. sp. 2*)

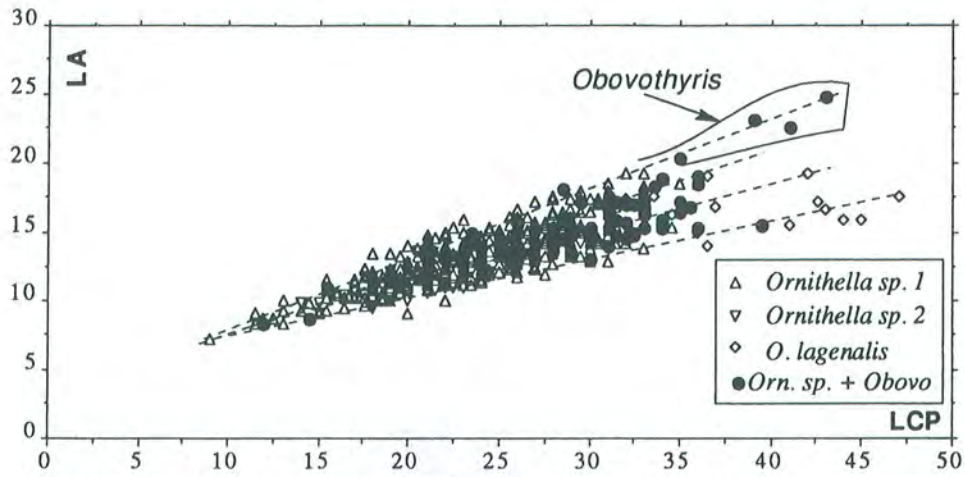


Fig. 160 - Position des individus rapportés à *Obovothyris* et *Ornithella sp.* sur le diagramme de dispersion de la largeur des *Ornithella calloviennes*; les *Obovothyris* sont le prolongement du morphe large.

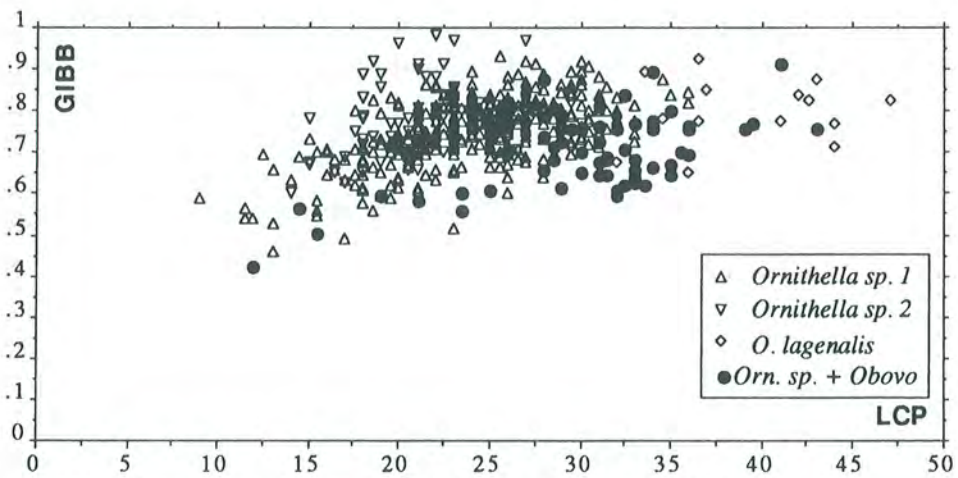


Fig. 161 - Position des individus rapportés à *Obovothyris* et *Ornithella sp.* sur le diagramme de dispersion de la gibbosité des *Ornithella calloviennes*; les *Obovothyris* renflés et bombés se superposent à *O. lagenalis* qui ont une forme beaucoup plus allongée.

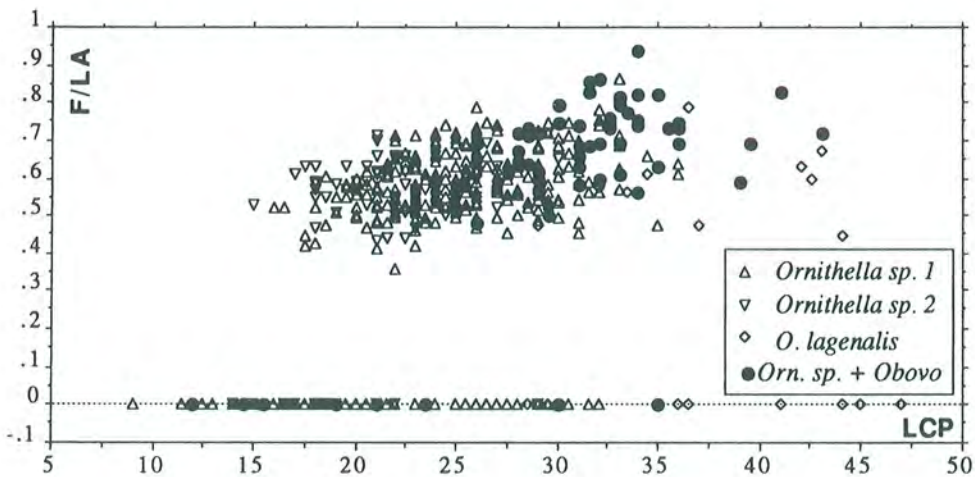


Fig. 162 - Position des individus rapportés à *Obovothyris* et *Ornithella sp.* sur le diagramme de dispersion de la largeur relative du front des *Ornithella calloviennes*; les *Obovothyris* se superposent à *O. lagenalis*.

Il reste à établir la correspondance entre ces morphes et chercher à les expliquer par une méthode plus intégrée, qui définit la morphologie de façon globale. C'est l'objet du chapitre suivant où la caractérisation de la coquille par ses paramètres spiraux va permettre à la fois de définir ces modalités discrètes de variation et de révéler les processus hétérochroniques et les contraintes qui en sont à l'origine.

C/ LES PARAMETRES DE MODELISATION DE LA COQUILLE: APPORTS A LA LECTURE DES CONTRAINTES MORPHOGENETIQUES ET DES HETEROCHRONIES

I/La coquille et sa modélisation

1/Croissance et courbure de la coquille

La coquille des brachiopodes peut être perçue sous ses deux aspects: d'abord par son rôle fonctionnel (protection des organes vitaux) ou sous l'aspect d'un résultat, d'un enregistrement de la dynamique de croissance et de ses modifications. La croissance qui s'effectue par accrétion dépend de contraintes géométriques correspondant aux lois physiques qui lient les surfaces et les volumes. Les diagrammes de dispersion ont fait ressortir le rôle important tenu par la courbure des valves dans la variabilité ontogénétique. Il faut donc s'attacher à comprendre et mesurer cette courbure.

L'accrétion de la coquille dépend du taux d'épaississement de la coquille T (fig. 163) dû à la sécrétion, et du taux d'élongation E qui est une fonction des mitoses et de l'élongation des cellules du manteau. Ces taux sont reliés au taux de métabolisme de l'animal. Le modèle de Rosenberg *et al.* (1988), établi chez l'espèce actuelle *Terebratalia transversa*, explique les différences de courbure des valves par des **différences de taux de métabolisme**. Les auteurs montrent qu'un gradient d'activité métabolique -ou une différence de métabolisme entre le manteau postérieur et le manteau situé près des marges de la coquille- est nécessaire pour former une coquille courbe. Les points situés près des marges, à métabolisme rapide et croissance rapide vont se mouvoir plus rapidement en produisant une surface spirale (fig. 163). Une courbure plus forte est plus expliquée par un gradient d'activité métabolique élevé, que par une augmentation de T/E . En outre, une décroissance géométrique du gradient est plus plausible qu'une décroissance arithmétique, si le taux de métabolisme est fonction de l'activité d'enzymes qui agissent près du bord du manteau, et qui diminue quand on s'en éloigne. Le génome semble contrôler aussi ce gradient. Ce modèle actuel est basé sur des observations et des mesures du métabolisme du glucose. **Il expliquerait de façon satisfaisante la relation établie précédemment entre courbure accentuée des valves et accélération hétérochronique; les individus accélérés à métabolisme plus élevé développeraient une coquille à forte biconvexité.**

2/modélisation de la coquille

Chez les brachiopodes jurassiques, la variabilité morphologique observée au sein d'une population peut être interprétée par la diversité des trajectoires morphogénétiques individuelles (Laurin, 1989). Pour comprendre les modalités et les limites de la variabilité de populations, il convient de définir une stratégie biométrique qui se réfère directement aux processus morphogénétiques mis en jeu. Hormis la variation de taille, les indices donnés par les paramètres dimensionnels de la coquille montrent que le phénomène patent du développement de la coquille est

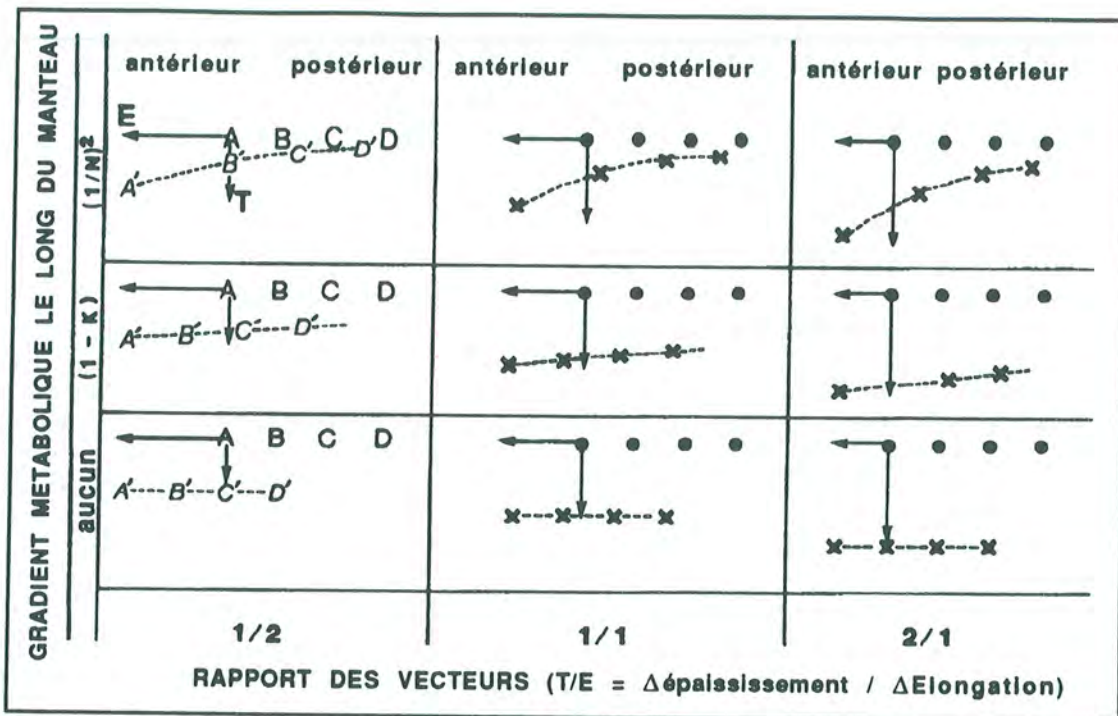


Fig. 163 - Modèle de construction d'une coquille (d'après Rosenberg et al., 1988). Un gradient métabolique est nécessaire pour produire une coquille courbe (tiretés). Les points A, B, C, D, sont espacés uniformément le long d'un manteau plat à l'origine. Au cours de la croissance, ces points se déplacent en A', B', C', D'. Trois gradients métaboliques différents sont schématisés suivant chaque ligne. Bas: pas de gradient; au milieu: un **gradient arithmétique (1-K)** où K est une constante qui exprime la décroissance en direction postérieure, depuis un métabolisme unitaire (indiquée par la surface définie par T et E). Ligne supérieure: **gradient géométrique**, où N est la distance au bord de la coquille.

Une courbure croissante est donnée par un gradient croissant (lecture suivant les colonnes). Elle change aussi avec le rapport des vecteurs T et E mais moins rapidement qu'avec un accroissement du gradient métabolique (comparer les changements de courbure suivant les lignes et suivant les colonnes).

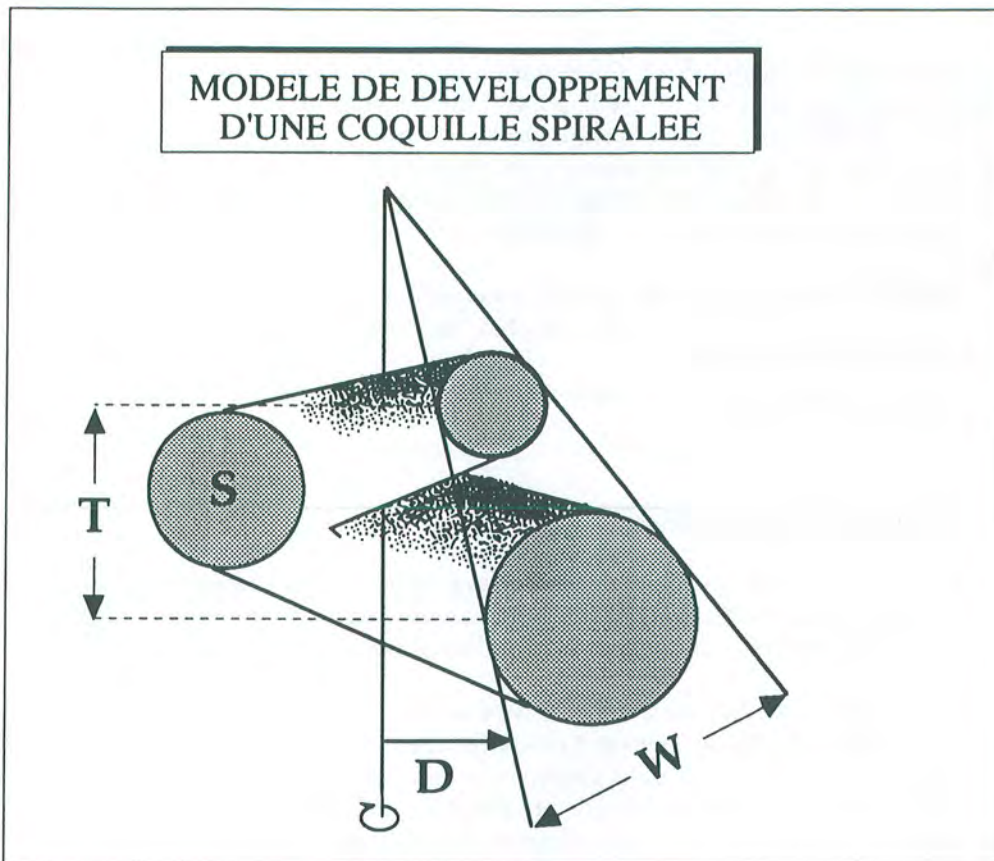


Fig. 164 - Modèle de la coquille spiralée de Raup (1966). Toute coquille est décrite comme le mouvement d'une surface S autour d'un axe guidé par 3 paramètres T, D et W.

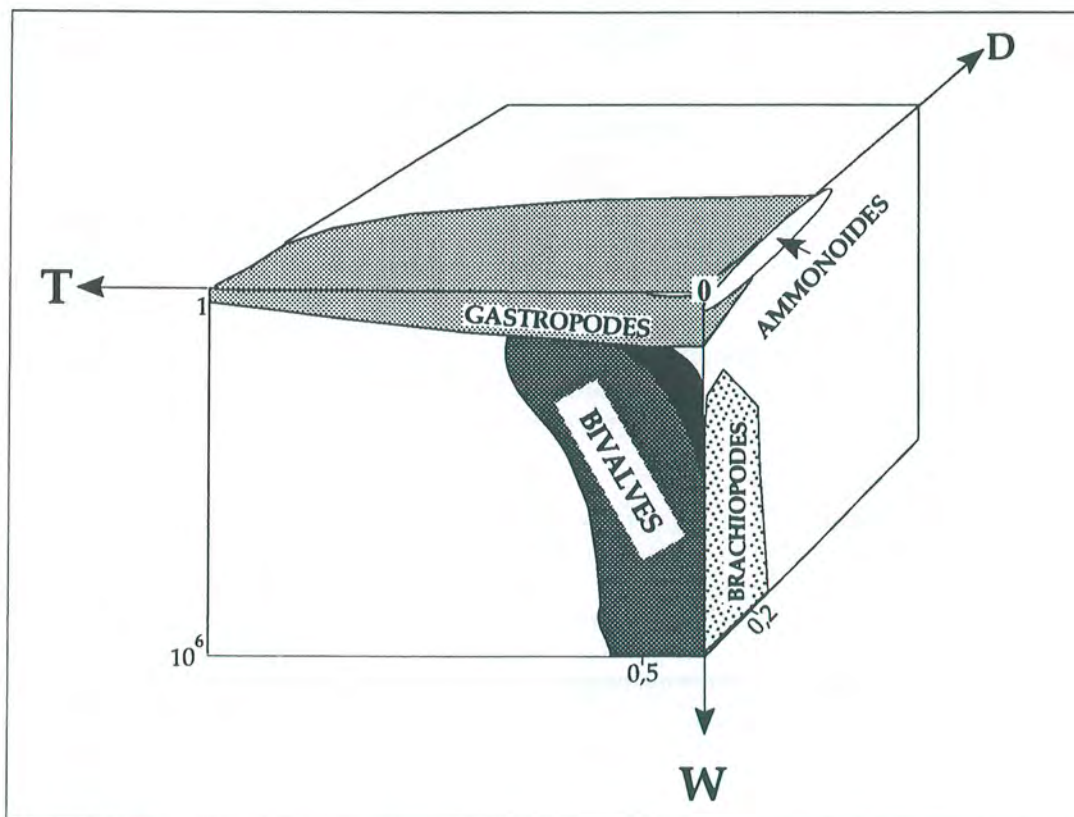


Fig. 165 - Répartition des coquilles théoriques dans un espace défini par les paramètres W, T, D. Les brachiopodes se placent dans un plan (D, W) des coquilles planispirales avec un taux d'expansion du tour W, élevé (d'après Raup, 1966).

l'augmentation de sa biconvexité. Cette variation a fait l'objet d'une analyse récente chez les rhynchonelles jurassiques (Laurin, 1989), à partir de mesures linéaires. L'analyse morphologique qui suit est une tentative de caractérisation de la coquille de *Digonella*, à partir des paramètres dynamiques issus de la modélisation de la croissance en spirale logarithmique (Raup, 1966; McGhee, 1980 a, b; Ackerly, 1989). Cette analyse s'attachera:

-dans un premier temps, à quantifier la biconvexité par les paramètres de ce modèle morphogénétique;

-dans un second temps, les valeurs obtenues chez *Digonella digona* et *Digonella divionensis* seront comparées chez les juvéniles et chez les adultes, afin de reconnaître le processus hétérochronique correspondant.

-enfin, ces paramètres seront confrontés à des indices caractérisant le contour dorsal, quantifié par analyse d'image.

3/Le modèle de la spirale logarithmique

Si les paramètres classiques donnent une idée de la variabilité liée en grande partie à l'acquisition de la biconvexité des valves, on dispose de peu de voies pour comprendre comment les différences de trajectoires individuelles contribuent à créer cette variabilité.

Pour accéder à la quantification de la biconvexité, on dispose de la modélisation de Raup (1966). Ce modèle théorique définit l'ensemble des coquilles spiralées de mollusques et de brachiopodes comme la rotation dans l'espace d'une courbe génératrice (supposée circulaire) autour d'un axe (fig. 164, 165). La définition de cette rotation nécessite seulement trois paramètres: T (taux de translation du tour), D (taux d'éloignement à l'axe de rotation) et W (taux d'expansion du tour). On remarquera que ce modèle peut être qualifié de "dynamique" puisqu'il s'apparente à un mouvement défini par différents *taux d'accroissement*. McGhee (1980 b) développe ce modèle en tant que modèle analytique pour l'ensemble (324 genres) des brachiopodes à coquille biconvexe (T=0, D= constante). Il définit la méthode de calcul des paramètres spiraux à partir du contour de chaque valve projeté dans le plan sagittal (fig. 166); ce contour théorique étant une spirale logarithmique (voir McGhee, 1980 b), pour les calculs théoriques). Les grands groupes taxonomiques sont caractérisés par les valeurs différentes de ces paramètres dont le plus important est W. Pour optimiser le rapport surface/volume de la coquille, les brachiopodes s'écartent d'une croissance en spirale logarithmique, en développant des coquilles dont la courbure est plus forte que celle prédite par le modèle de la spirale logarithmique. En d'autres termes, le taux W n'est pas constant mais diminue au cours de la croissance selon un taux M (taux de décroissance de W). Pour Laurin (1989), la diminution de W au cours de la croissance est directement reliée à l'augmentation de la biconvexité de la coquille dont les limites du champ de variabilité distinguent les espèces.

A défaut d'une caractérisation par des indices linéaires comme LA/L, F/LA, le contour dorsal peut être quantifié en relevant sa surface S et de son périmètre P par analyse d'image, en calculant en indices indépendants de la taille tel que S/P^2 . Cet indice varie avec la complexité géométrique du contour: il est élevé pour un contour proche du cercle et diminue pour un contour allongé ou concave.

Pour le cercle, $S/P^2 = 1/4\pi = 0,0796$ (v. fig. 167). Pour les polygones réguliers, l'indice diminue avec le nombre de côtés jusqu'à celui du carré ($1/16 = 0,0625$). Le calcul de cet indice pour des formes simples associant un triangle isocèle et un carré (contour subpentagonal tronqué) montre que l'indice ne dépend que de l'angle α caractérisant le triangle isocèle (donc de la forme) et que ses valeurs sont toujours inférieures à celles des polygones à plus de 4 côtés (fig. 167). L'optimum est obtenu pour $\alpha = 30^\circ$. Au delà de 30° , l'indice décroît jusqu'à la valeur nulle. La gamme de variation des triangles isocèles entre la valeur nulle pour $\alpha = 0$ et $\alpha = 90^\circ$, passe par un maximum pour le triangle équilatéral ($\alpha = 60^\circ$; $S/P^2 = 0,0481$). La valeur de l'indice pour un angle α donné est toujours inférieure à celle de la figure subpentagonale définie par le même triangle isocèle.

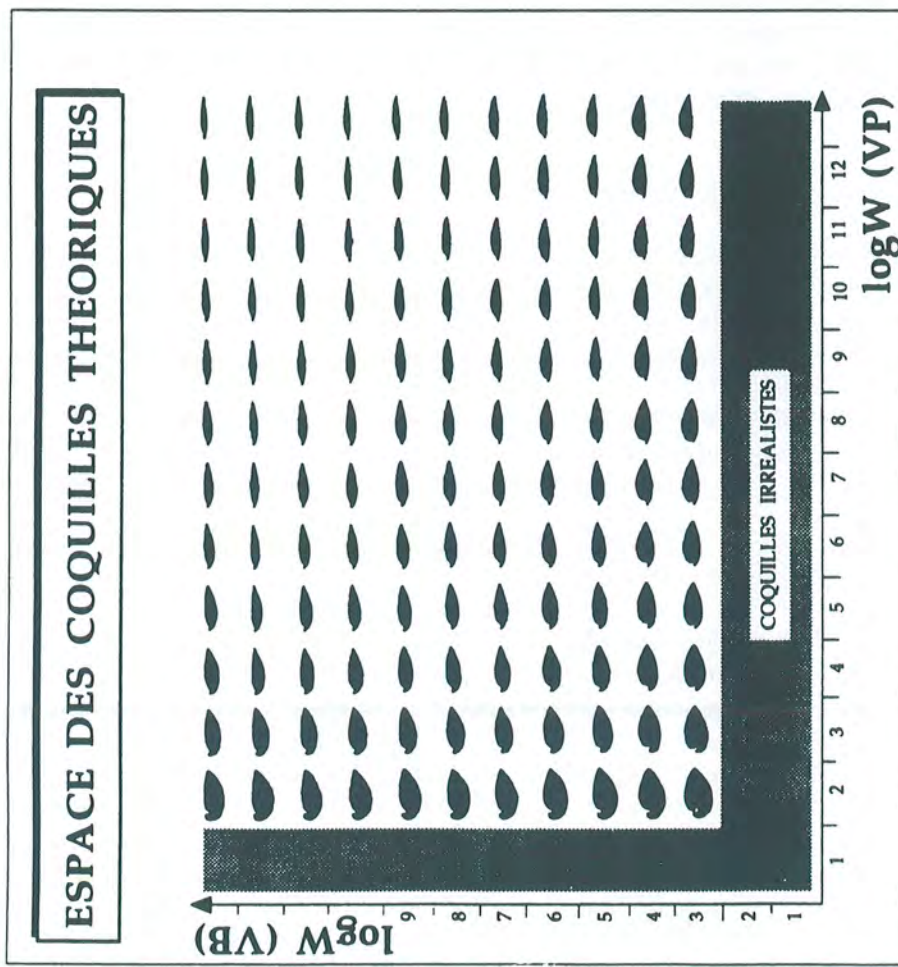


Fig. 166 - Espace des coquilles théoriques de brachiopodes en fonction des taux d'expansion du tour des valves pédonculaire (Vp) et brachiale (Vb) (d'après Mc Ghee, 1980)

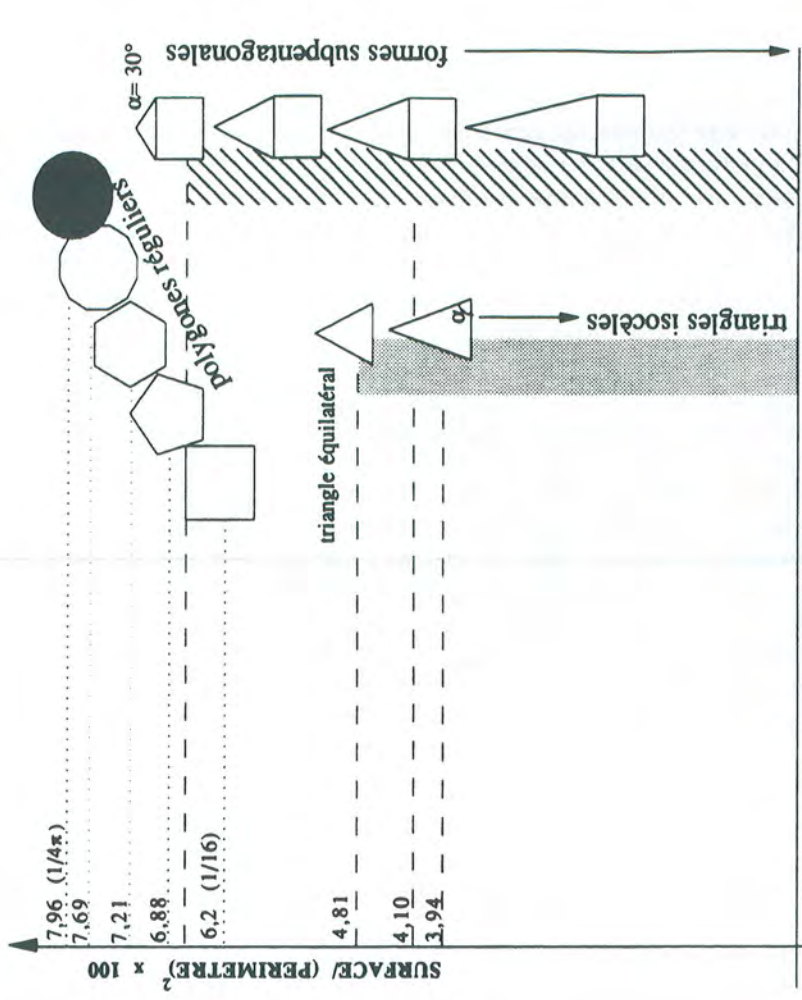


Fig. 167 - Valeurs de SP^2 de quelques figures géométriques. Tous les polygones réguliers (sauf le carré) ont des valeurs supérieures à celles des figures subpentagonales et celles-ci ont elles-mêmes des valeurs supérieures à celles des triangles isocèles. L'optimum des triangles isocèles est le triangle équilatéral et celui des figures subpentagonales correspond à un angle α de 30° . La différenciation du contour chez les digonelles passe donc par un diminution de SP^2 .

On voit par cette gamme de contours théoriques que la différenciation du contour des digonelles depuis une forme subcirculaire vers des formes triangulaires allongées en passant par des formes pentagonales correspond à une décroissance de S/P^2 et donc à une optimisation du rapport surface/périmètre.

II/ Matériel et méthode de mesures

45 individus ont été tirés au sort dans deux populations respectivement de *Digonella digona* et de *Digonella divionensis*, provenant du niveau majeur des Campagnettes (CAMP 1) et la seconde des niveaux localisés en Bourgogne (VR 8a). Pour chaque individu, la spirale analysée est représentée par la projection du contour des valves pédonculaire et brachiale dans le plan sagittal (fig. 168 A). Ces deux courbes sont digitalisées et définies par leurs coordonnées polaires (r = rayon, ϕ = angle) dont l'origine est prise à l'apex de chacune des valves. L'origine de la valve pédonculaire est extrapolée en raison de la résorption du crochet autour du foramen. Chaque valve est représentée par un graphe $\log(r)=f(\phi)$. Pour le calcul de W et M , la courbe obtenue, correspondant à un individu, est ajustée par une régression linéaire puis par une régression polynomiale de degré 2, testées par un test F. La pente a de la droite de régression est proportionnelle à $\log W$ ($a=2\pi\log W$). Le terme de 2ème degré de la regression polynomiale est égal à $4\pi M$.

III/ Résultats

1/Comparaison avec les résultats de McGhee (1980)

Les courbes individuelles ($\log W$, ϕ) s'ajustent à une parabole (fig. 169). Le taux M (décroissance de W) n'est pas significatif pour la partie initiale de la courbe, chez les individus les plus juvéniles. En première approximation, on peut donc considérer que le début de la croissance s'effectue en spirale logarithmique qui est progressivement ralentie (W décroît linéairement au taux M). Nous verrons plus loin par une analyse plus précise de la décroissance de W que ces considérations ne sont qu'une approximation.

2/Représentation d'une population et variabilité

Une population de valves brachiales (vp) ou pédonculaires (vb) est représentée par un faisceau de courbes individuelles du même type, chacune étant décrite par des paramètres W et M différents. L'enchevêtrement des croissances individuelles représente la variabilité de la population. L'axe des ordonnées ($\log r$) étant un axe de taille, la morphologie des coquilles est représentée par la forme des courbes et donc par les valeurs de W et M . Par exemple, dans la population de *D. digona* est représentée dans un diagramme ($\log W_{vb}$, $\log W_{vp}$) et montre une dispersion des individus, autour des valeurs les plus représentées dans l'espace des brachiopodes articulés (fig. 170)

3/Distinction de *D. digona* et *D. divionensis*

À l'observation, les espèces analysées diffèrent surtout par la taille et les caractères de la courbure des valves. Dans l'ensemble, les individus de la population de *D. digona* possèdent des valves comparativement moins bombées que ceux de *D. divionensis*. Le crochet de la première est moins courbé, rendant les plaques deltidiales visibles. *D. divionensis* a un crochet très recourbé venant presque au contact de la valve brachiale. Les deux valves de *D. digona* sont presque également bombées; Chez *D. divionensis*, la valve brachiale peut être comparativement plus plate que la valve pédonculaire. L'analyse par les paramètres dimensionnels classiques a montré que la variabilité de ces caractères, comme celle du front, est importante. La gibbosité (fig. 152) en fonction de la taille donne un diagramme de dispersion où les points individus des deux populations sont largement superposés. Les paramètres W des valves brachiales (vb) et surtout ceux des valves

pédonculaires (vp) différencient les deux espèces. *D. digona* est caractérisée par des valeurs moyennes de W significativement plus élevées ($\log W_{vp}=3,5$) que celles de *D. divionensis* ($\log W_{vp} = 2,8$). Les distributions des individus des deux populations se chevauchent faiblement autour de $\log W=3$. Trois individus de *D. digona* se placent parmi ceux de *D. divionensis*, tandis que la réciproque ne s'observe que dans un seul cas. Nous verrons plus loin la signification de ce chevauchement.

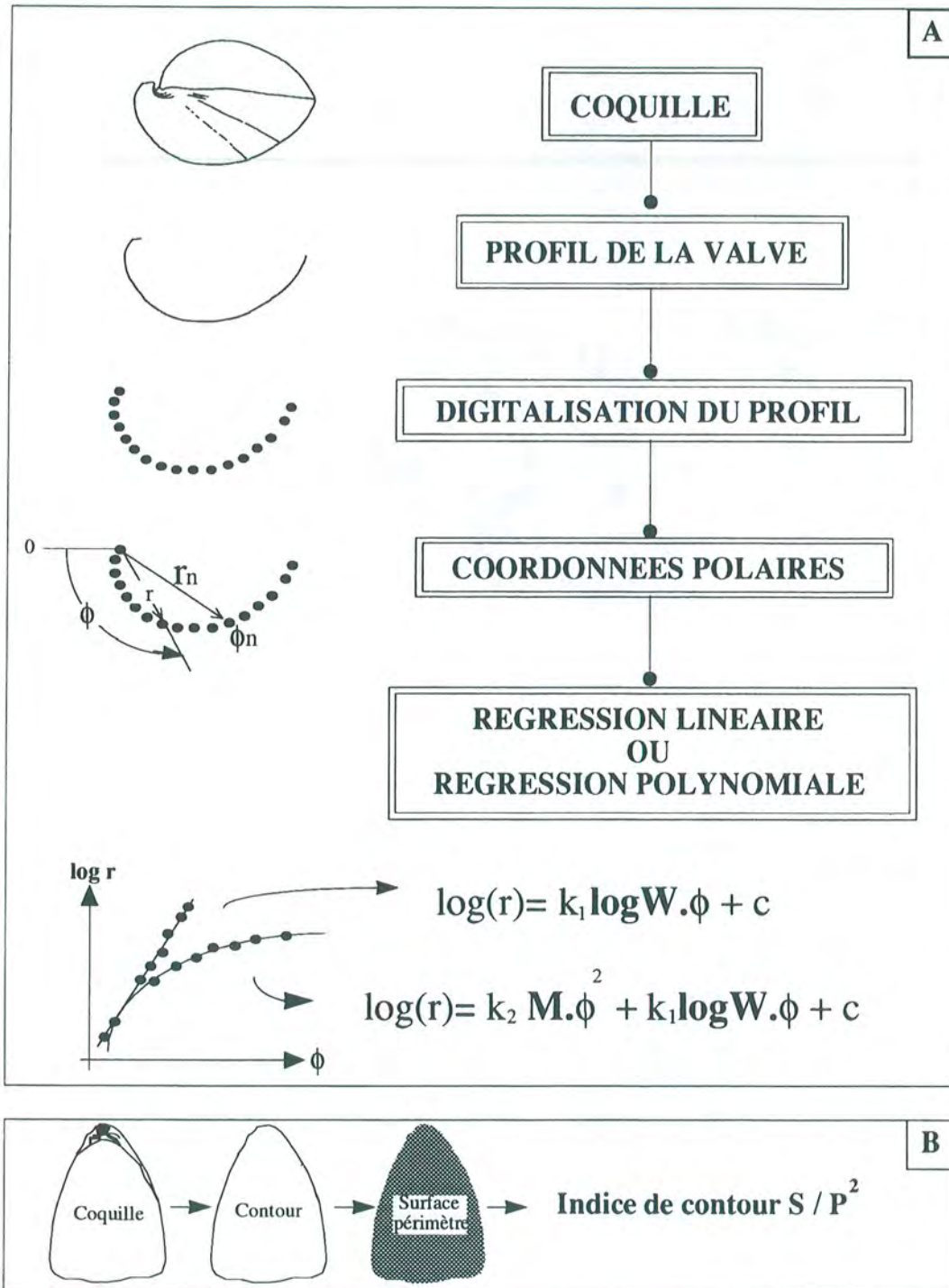


Fig. 168 - Méthodologie de mesure - A: pour le calcul des paramètres spiraux - B: pour le calcul des paramètres du contour.

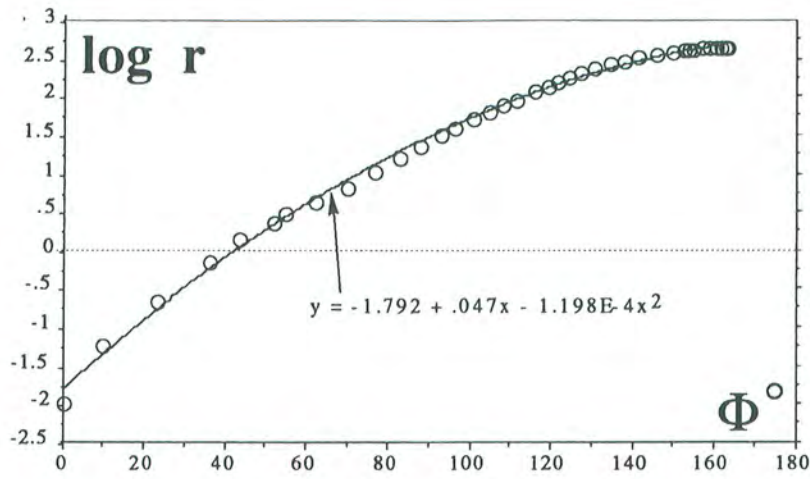


Fig. 169 - Exemple d'une courbe individuelle $\log r = f(\Phi)$ pour une valve pédonculaire. La courbe est ajustée par une régression de degré 2 qui permet de calculer les paramètres W et M.

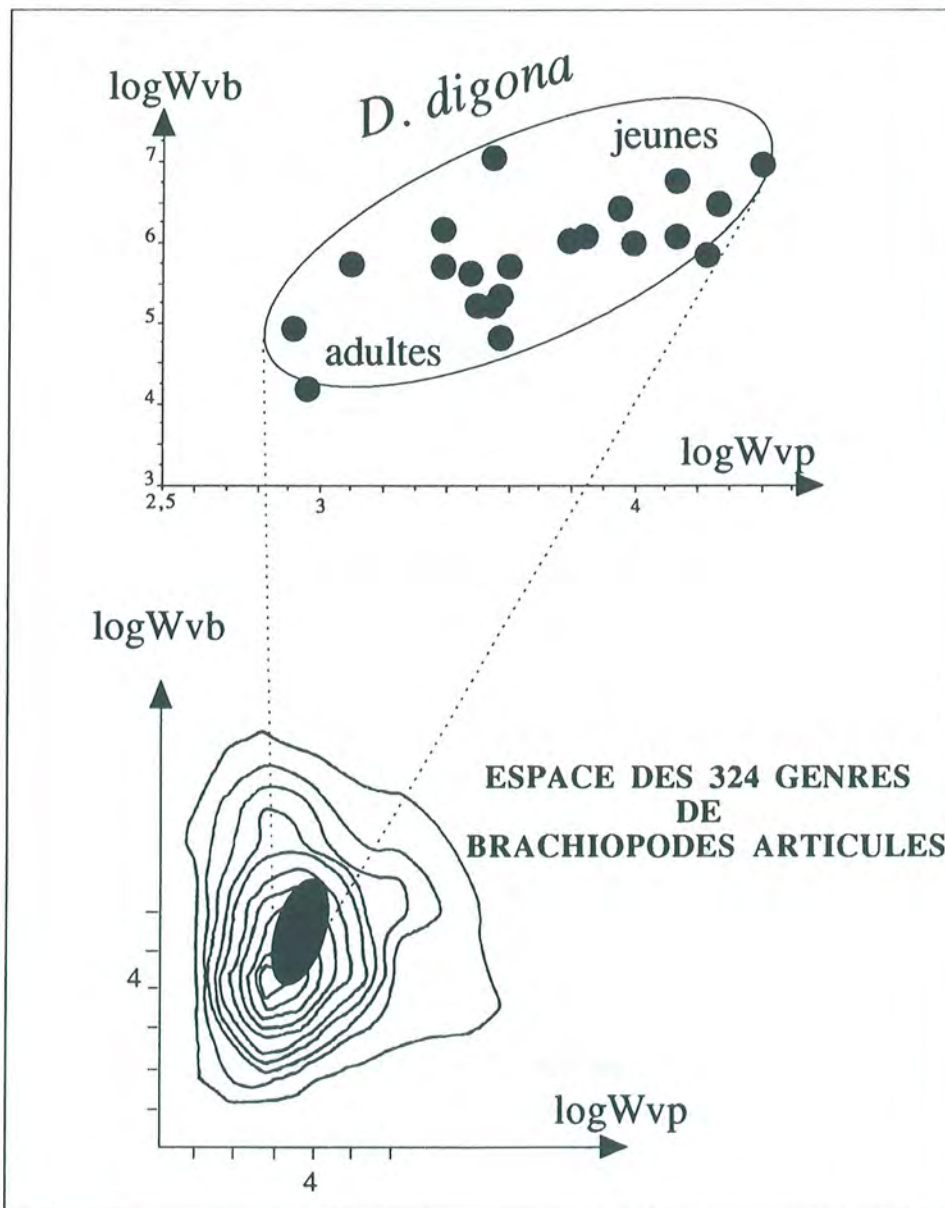


Fig. 170 - Place d'une population de *D. digona* dans l'espace des brachiopodes articulés (d'après Mc Ghee, 1980 b).

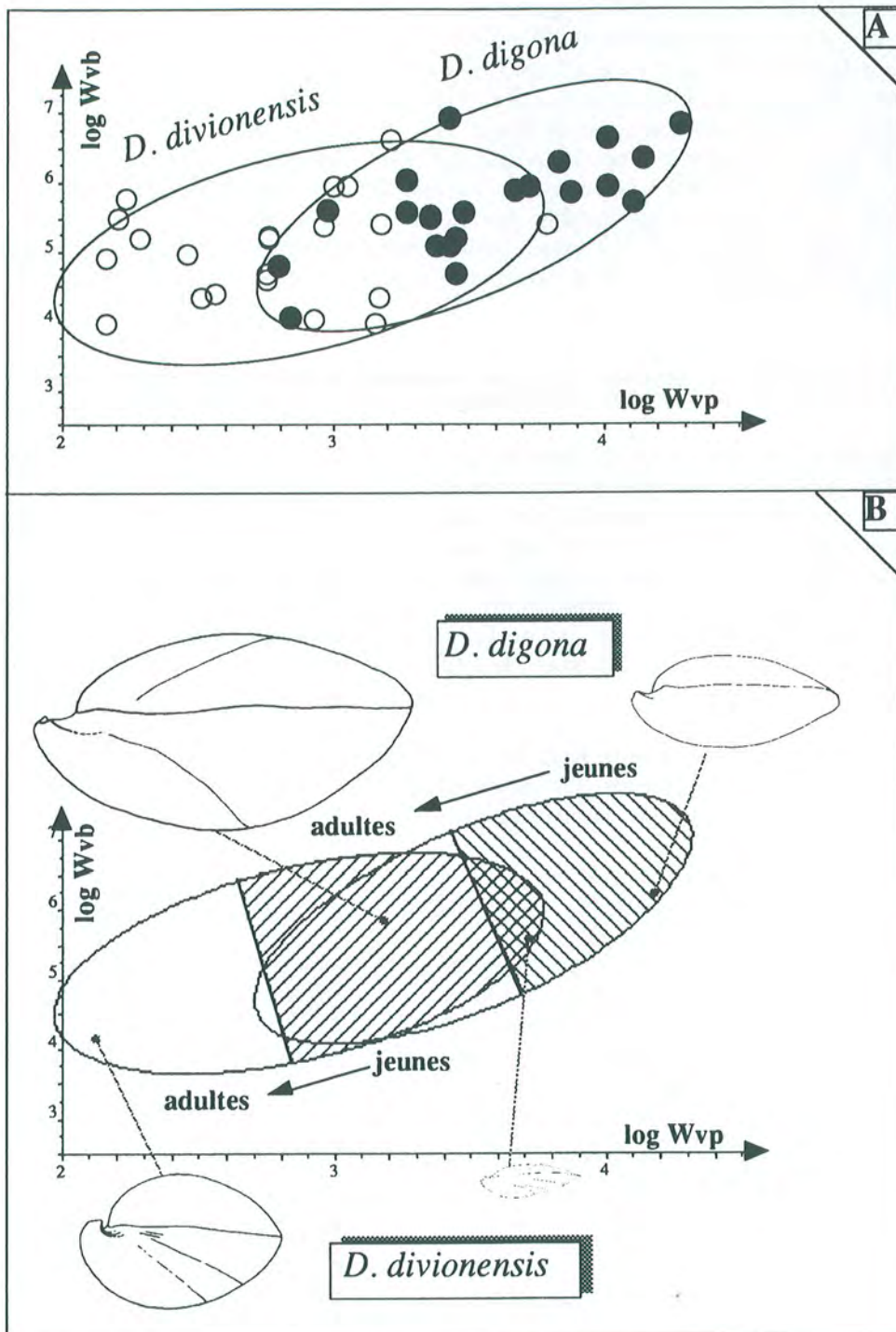


Fig. 171 - A : Différenciation de *D. divionensis* par rapport à *D. digona* par leurs paramètres W.
 B : Position schématique des jeunes et des adultes de chaque population. Les individus juvéniles de *D. divionensis* se superposent aux adultes de *D. digona* : ils sont donc semblables pour ce qui concerne la courbure de leurs valves. Le développement de *D. digona* apparaît donc ralenti par rapport à celui de *D. divionensis*.

En replaçant les individus sur les points qui leur correspondent, on obtient une ordonination logique des morphologies (fig. 171B): les valeurs élevées de W représentent un fort taux d'expansion du tour qui correspond morphologiquement à une valve plate; les faibles taux d'expansion quantifient la convexité des valves bombées; en revanche, il font peu référence à la taille. La dispersion des points représente la variabilité de convexité des deux valves et l'allongement des deux nuages, la liaison des convexités des deux valves: W_{vb} augmente avec W_{vp} . On constate que la variabilité est plus importante sur W_{vp} que sur W_{vb} . Cette relation semble plus étroite chez *D. digona*. Ce fait est pressenti à l'observation : à une valve pédonculaire très bombée (W_{vp} faible) correspond une valve brachiale bombée chez *D. digona*, alors que *D. divionensis* peut associer des valves brachiales assez plates à des valves pédonculaires fortement convexes. **Les valeurs de W des valves brachiales et pédonculaires donnent donc une idée représentative et globale des morphologies observées.**

4/Décroissance de W au cours de l'ontogenèse

Les individus juvéniles et les adultes sont placés sur le graphique ($\log W_{vp}$, $\log W_{vb}$ fig. 171 A). On constate pour chaque population, que les jeunes se situent vers les valeurs élevées de W. La plupart des adultes se placent dans la partie gauche de chaque nuage vers les valeurs de W les plus faibles. Il y a donc au cours de l'ontogenèse une décroissance générale de W, les jeunes, plus plats ayant un taux d'expansion du tour plus élevé que celui des adultes, plus bombés. De plus, on remarque que le chevauchement des deux populations est celui des jeunes de *D. divionensis* et d'une grande partie des adultes de *D. digona*. Par la courbure des valves, les adultes de *D. digona* ressemblent donc aux jeunes de *D. divionensis*, même si la taille des individus ne laisse aucune ambiguïté sur leur distinction.

Le chevauchement des variabilités de W des deux espèces laisse entrevoir la possibilité d'interpréter la différenciation des deux espèces comme le résultat d'hétérochronies de développement portant sur la décroissance de W.

5/Mode de décroissance de W

Pour un individu, les diagrammes précédents n'utilisant que le taux d'expansion final du tour, résultat d'une décroissance qui s'est déjà produite. Pour interpréter les décalages possibles du développement des deux espèces, il convient d'étudier en détail le mode de décroissance de W au cours de l'ontogenèse. Pour chaque individu, la représentation ($\log W$, r) ou ($\log W$, ϕ) des deux valves permet la visualisation de la décroissance de W. La première est choisie parce que le rayon r , contrairement à ϕ est un paramètre de taille. J'ai écrit un programme Basic (REGPP) qui calcule les différentes valeurs de W pour chaque mesure de r sur la coquille, soit une cinquantaine de régressions linéaires par coquille.

Pour l'une et l'autre espèce, la décroissance de W, posée comme linéaire par McGhee (1980 b), s'effectue en réalité en plusieurs phases qui se relaient (fig. 172):

- une première phase, juvénile ($r < 5\text{mm}$) pendant laquelle W décroît fortement;
- une seconde, adulte ($5 < r < 18\text{ mm}$) où la décroissance de W est plus faible;
- enfin, une phase terminale dite "sénile" marquée par un infléchissement de la décroissance.

6/ Différenciation ontogénétique de *D. digona* et *D. divionensis*

Chaque population est représentée par un faisceau de courbes individuelles ($\log W$, r). Ces courbes étant, en première approximation, du même type, il faut rechercher où se situent les différences précédemment observées (fig. 173).

Le faisceau *D. divionensis* est situé sous le faisceau *D. digona* vers les valeurs de W plus faibles. Comme plus haut, on retrouve des individus de *D. digona* parmi ceux de *D. divionensis*.

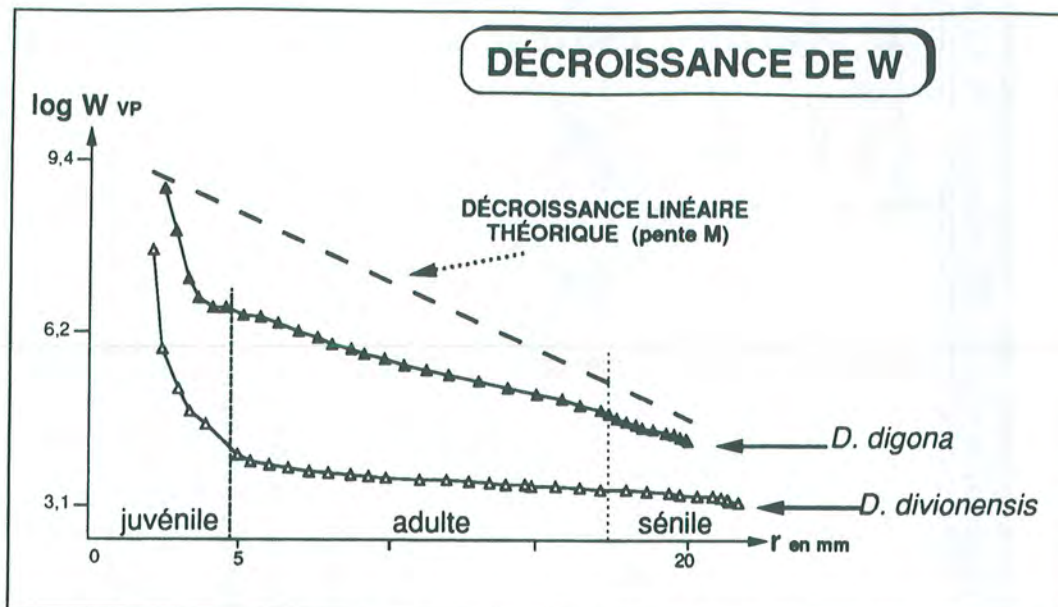


Fig. 172 - Modèle de décroissance de W_{vp} en fonction de r pour un individu de chaque espèce. La coquille suit trois phases successives qui correspondent à trois courbures différentes.

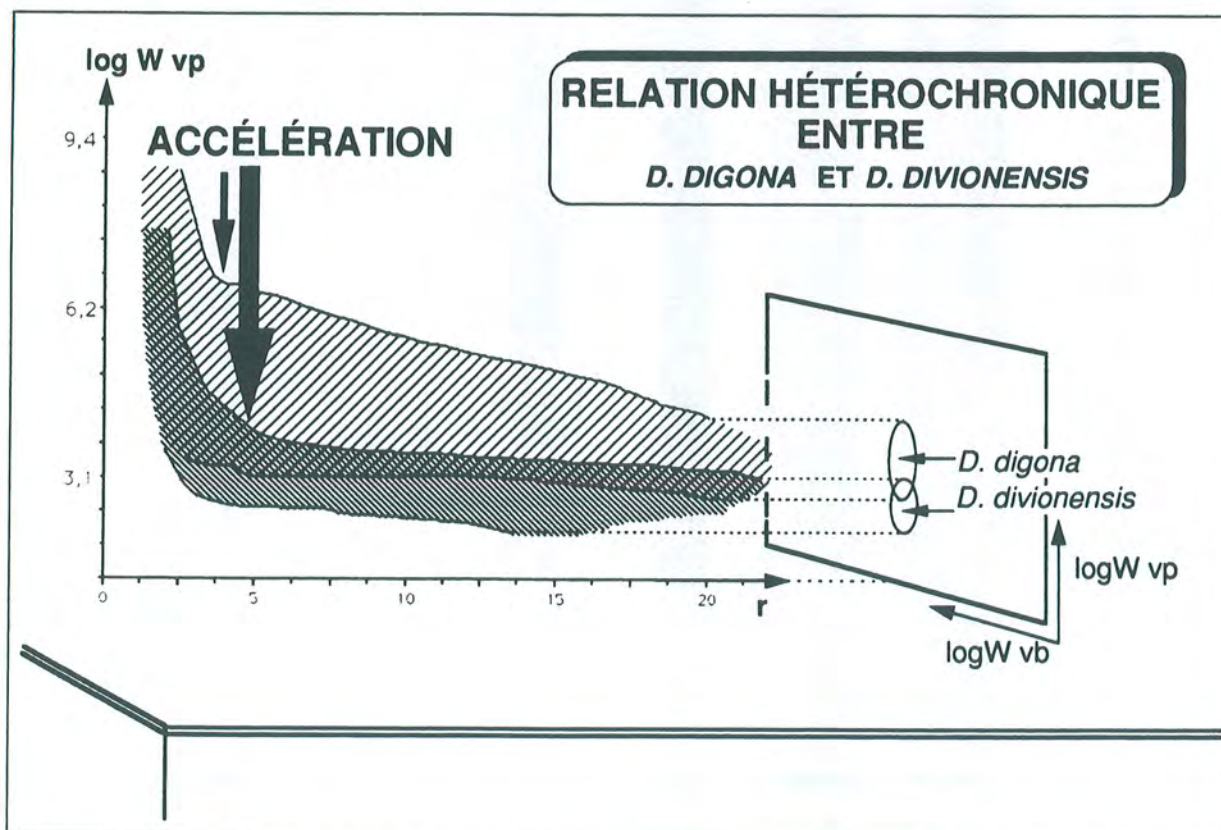


Fig. 173 - Position des courbes individuelles de décroissance de W_{vp} des population de *D. digona* et *D. divionensis*. La différenciation de *D. divionensis* vis à vis de *D. digona* mise en évidence fig. 171 vient d'une accélération de décroissance en phase juvénile.

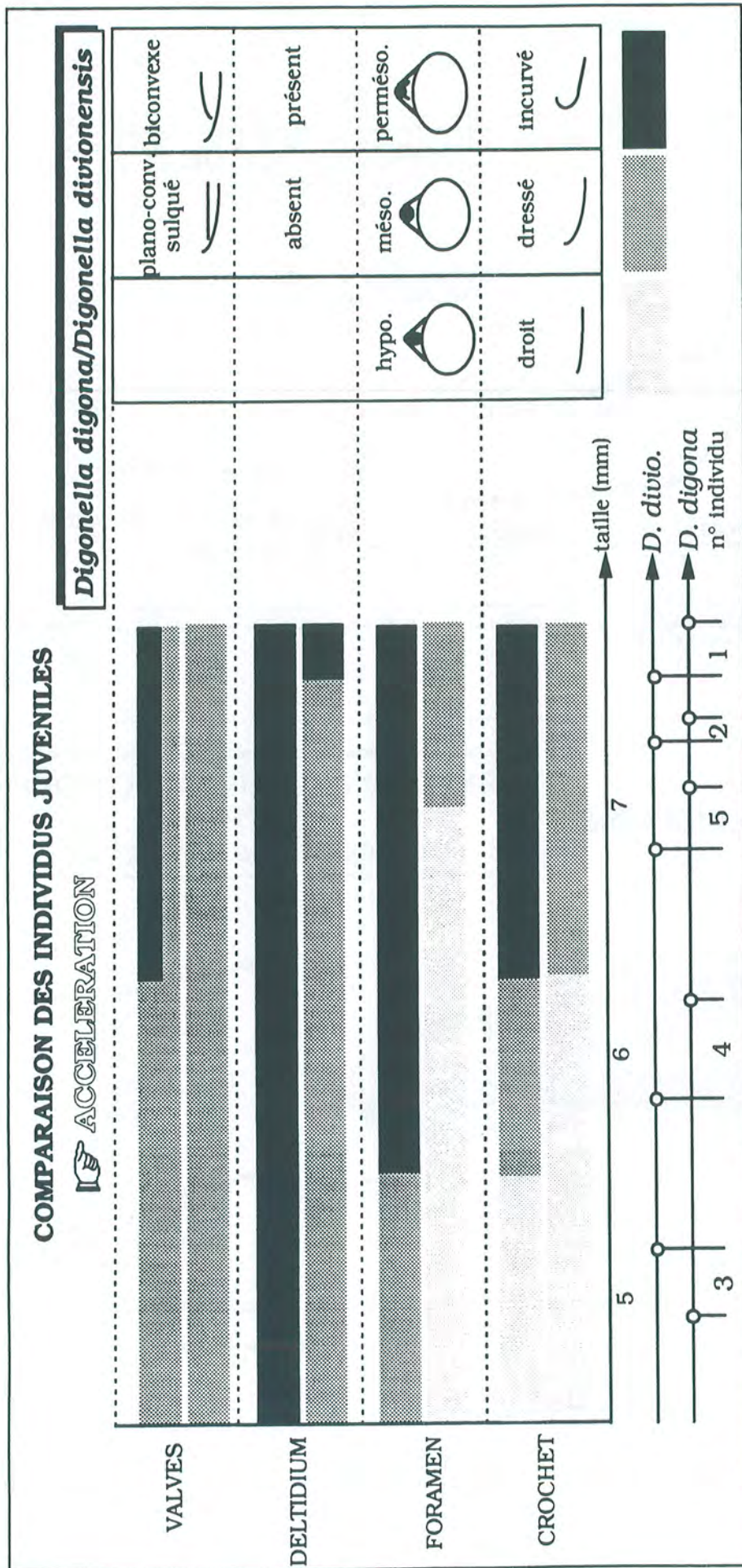


Fig. 174 - Comparaison de caractères descriptifs de la coquille d'individus juvéniles des deux espèces *D. divionensis* et *D. digona*. Les caractères apparaissent à une taille inférieure chez *D. divionensis* par rapport à *D. digona*; ce qui confirme l'accélération sensible de *D. divionensis* dès les stades juvéniles (cf. fig. 173).

Chez *D. digona*, W décroît à partir de valeurs élevées, jusqu'à des valeurs terminales encore élevées relativement à leur taille. Ces valeurs sont celles de *D. divionensis* dans leur phase juvénile. Pour *D. divionensis*, la décroissance est plus forte, aboutissant à des valeurs plus faibles que celles de *D. digona* ($\log W < 3$). Ainsi, se retrouve la différenciation des deux espèces observée précédemment sur $\log W_{vp}$. **La discrimination des deux espèces est le résultat d'une décroissance juvénile de W plus forte chez *D. divionensis***: les jeunes de cette espèce ont acquis une forte biconvexité à une taille inférieure à 5 mm. Le processus hétérochronique qui conduit à cette différenciation s'apparente à une **accélération en phase juvénile**. C'est une hétérochronie complexe en particulier parce qu'elle porte sur des taux d'accroissement (caractères dynamiques) et non plus sur des caractères fixes. Une analyse plus fine pourrait être tentée par la suite en comparant les individus phase par phase pour mettre en évidence d'éventuels décalages ou différences de taux de décroissance.

Cette accélération en phase juvénile est perceptible par la comparaison des individus juvéniles de l'une et l'autre espèce (fig. 174). L'apparition de caractères (présence du deltidium, position du foramen, la courbure du crochet) est accélérée chez *D. divionensis* par rapport à *D. digona*.

On notera enfin que ces différences de paramètres spiraux, entre les populations de *D. divionensis* et *D. digona*, sont cohérentes avec la différence de représentation des morphes définis par l'analyse bivariée précédente.

IV/ Proposition d'un modèle de contraintes et expression des hétérochronies

La relation entre différenciation du contour dorsal et décroissance du taux d'expansion du tour qui crée la convexité de la coquille est visualisée, en reportant pour chaque individu, son indice de contour et son taux W de la valve pédonculaire (fig. 175 A).

Sur un tel diagramme, on constate une grande dispersion des individus de *D. digona* et de *D. divionensis*, les deux espèces se différenciant surtout par leurs valeurs de $\log W$. L'indice de contour S/P^2 atteint des valeurs plus faibles pour *D. digona*.

Les individus adultes des deux populations viennent s'aligner suivant une droite. Le report des contours le long de cette droite les ordonne suivant une **complexité croissante** (valeurs décroissantes de S/P^2 et contour successivement arrondi, pentagonal, tronqué, trigone, triangulaire indenté). Cette série n'est pas une ontogenèse individuelle mais la suite des potentialités de formes de contour dans ce groupe. Les voies qui y mènent sont multiples. **L'existence de cette limite montre que l'éventail des possibilités morphologiques est contraint par le jeu concurrent de l'acquisition de la convexité de la valve en regard de la différenciation du contour**. Tout n'est pas possible dans l'espace défini par ces deux critères. Ainsi, une décroissance rapide de W entraîne une faible différenciation du contour et donc des individus adultes à forte convexité et contour circulaire à subcirculaire. A l'opposé, un contour complexe, avec par exemple des cornes aux angles frontaux et une indentation du contour, ne peut être obtenu que par une décroissance lente de W qui donnera des valves relativement plates.

Les individus juvéniles de chaque population, à contour subcirculaire, sont situés vers les valeurs élevées de S/P^2 . Une visualisation schématique des trajectoires possibles à partir des individus juvéniles (fig. 175 B) montre plusieurs faisceaux de trajectoires inégalement occupés par chaque population. La décroissance plus ou moins rapide du taux d'expansion du tour, par rapport à la différenciation du contour, conduit à la distinction des formes de *D. divionensis* et de *D. digona*. **La décroissance rapide de W chez *D. divionensis* en phase juvénile explique l'acquisition fréquente d'un contour subcirculaire à pentagonal chez cette espèce. *D. digona* dont la décroissance est ralentie peut montrer des individus à contour très différencié. La matérialisation de cette contrainte conduit à définir une trajectoire ontogénétique individuelle comme le résultat de deux composantes (fig. 176 A): l'une de décroissance du taux d'expansion du tour W et l'autre de différenciation du contour.**

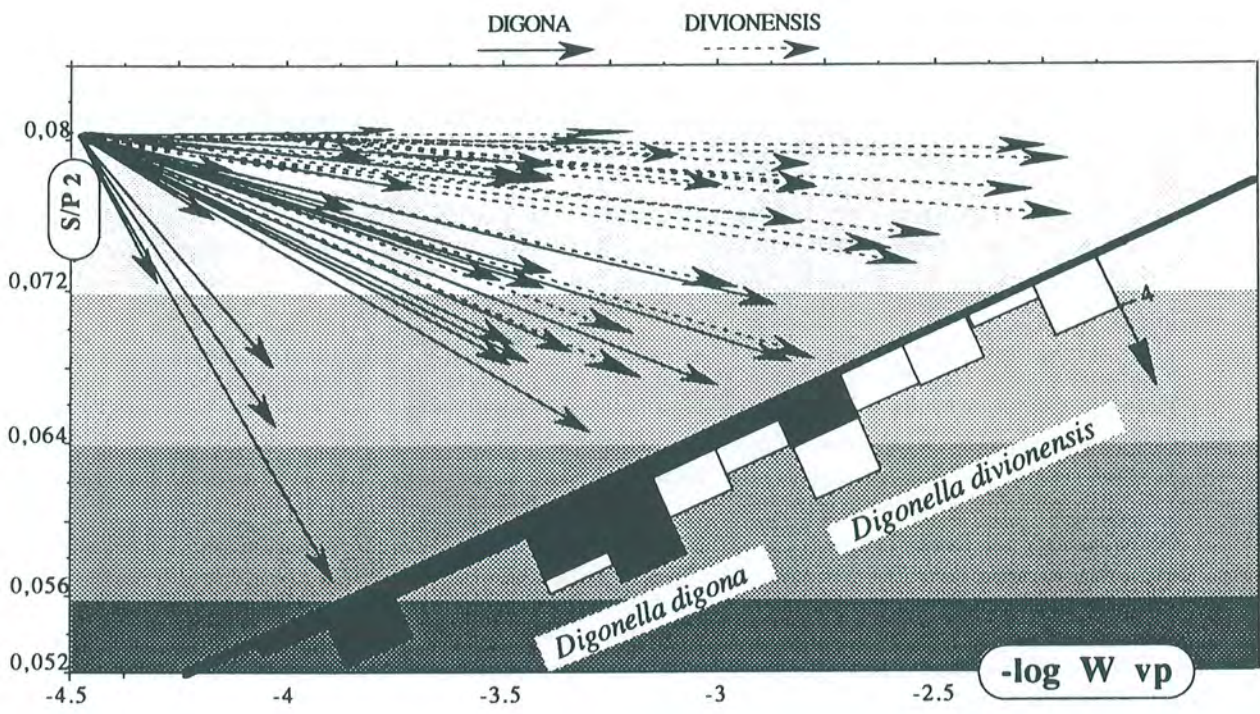
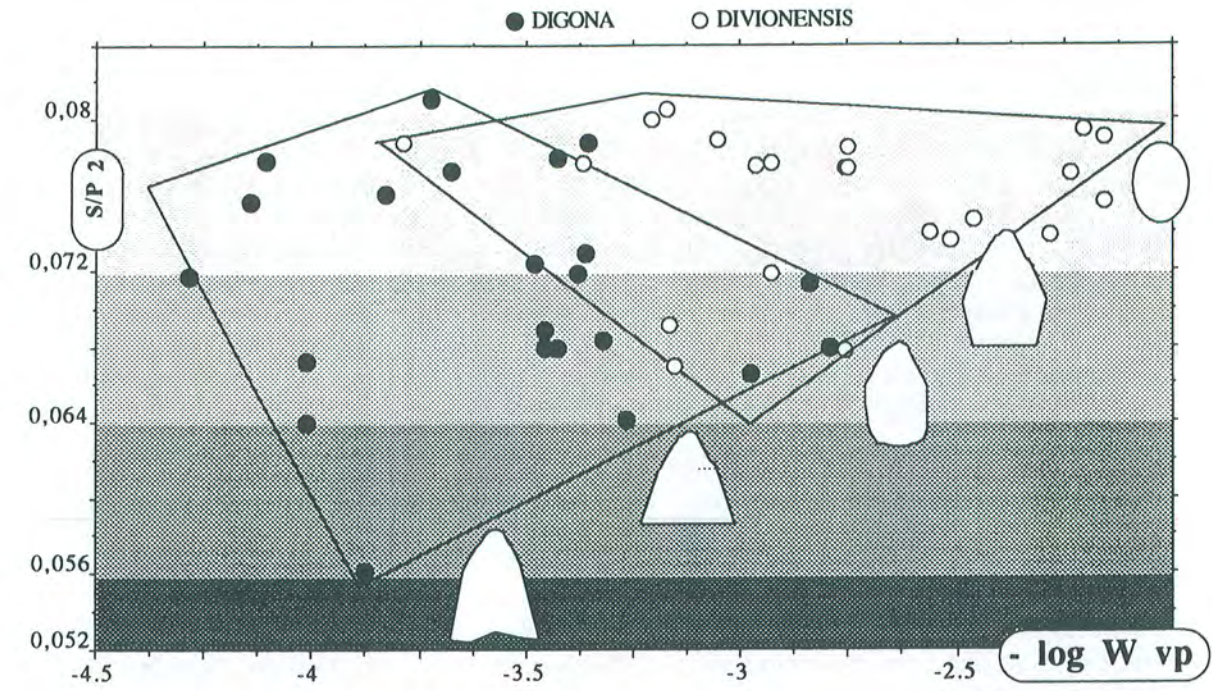


Fig. 175 - A : position des individus de *D. divionensis* et *D. digona* caractérisés chacun par leur indice de contour et le taux d'expansion du tour W. Les individus adultes viennent se placer suivant la droite limite. Les contours s'ordonnent suivant cette droite par complexité croissante (quand S/P^2 diminue)
 B : trajectoires schématiques des individus des deux populations et histogramme des fréquences suivant la droite limite.

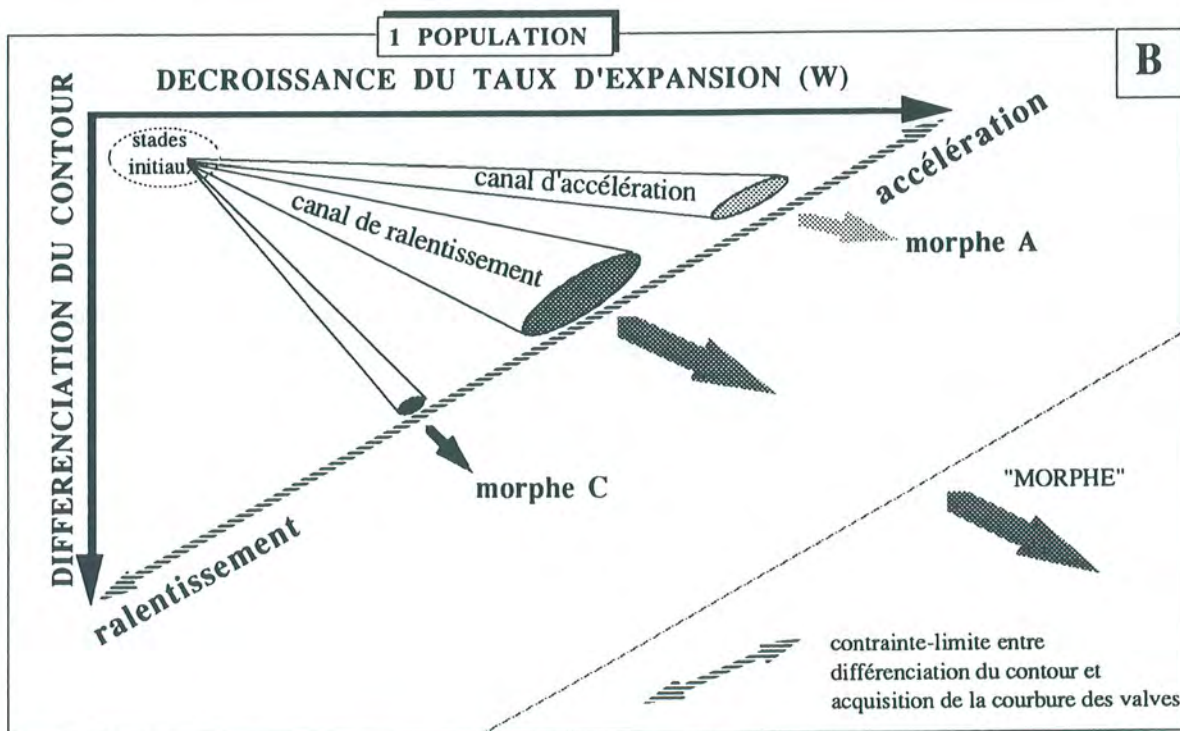
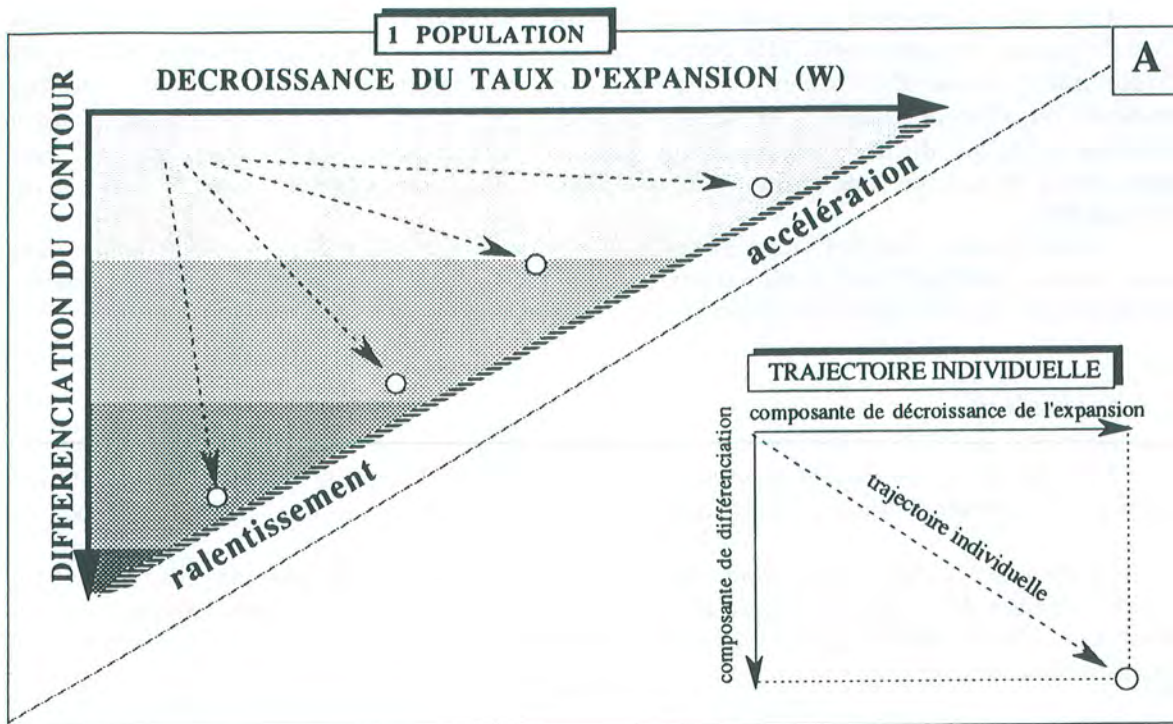


Fig. 176 - A : Interaction entre acquisition de la convexité des valves (décroissance de W) et la complexité du contour (décroissance de S/P^2). Cette contrainte indique par exemple qu'un contour différencié (triangulaire, etc...) ne sera obtenu que par une faible décroissance de W . Elle ordonne les morphologies entre un pôle d'accélération et un pôle de ralentissement. B : canalisation de la décroissance de W et de S/P^2 donnant lieu à l'existence de morphes (A, B, C ...)

Une population est le résultat de faisceaux de courbes individuelles (fig. 176 A) dans un espace défini par ces contraintes. Elle montre un éventail plus ou moins large de morphologies possibles qui s'ordonnent suivant un pôle de ralentissement (forte décroissance de S/P^2 par rapport à celle de W ; coquilles de grande taille, aplaties à contour très différencié) et un pôle d'accélération (décroissance faible de S/P^2 par rapport à celle de W ; coquilles globuleuses à contour peu différencié). C'est suivant cette droite-limite que peuvent être lues les hétérochronies à l'origine de la variabilité.

La distribution des individus mesurés montre que ces trajectoires imposées qui suivent certains canaux privilégiés sont plus ou moins occupés dans les populations. Le résultat est l'existence de morphes que les paramètres classiques avaient déjà décelés (fig. 176 B).

V/ Conclusion

Les paramètres de modélisation expriment la forme de la coquille comme le résultat d'une dynamique de croissance, qui ne peut être complètement saisie par les nombreux indices de forme.

Le principal fait mis en évidence est la décroissance du taux d'expansion du tour W qui définit la courbure de la valve. Associé à un indice de contour mesuré par analyse d'image (S/P^2), il permet une discrimination de groupes morphologiques pourvu qu'il existe une différence hétérochronique entre ceux-ci.

Ces deux paramètres permettent en outre la matérialisation de contraintes morphogénétiques entre lesquelles s'exprime la variabilité des populations. Ils définissent l'éventail des morphologies possibles dans lesquelles peuvent être lues les hétérochronies de développement : ralentissement (hypermorphose et/ou néoténie) *vs* accélération (accélération et/ou progénèse). Ne faisant pas référence à l'âge des individus, cette démarche ne peut prétendre distinguer que les processus de ralentissement opposés à l'accélération. **D'ailleurs, il apparaît que les contraintes imposent l'association de l'hypermorphose et de la néoténie de même que l'accélération et la progénèse.** Cette association obligatoire de processus chez les brachiopodes a été observée par Laurin (1989), qui constate la nécessité d'une néoténie initiale pour prolonger le développement hypermorphique de la coquille de rhynchonelles jurassiques (*Sphenorhynchia*, *Septaliphoria*).

Enfin, on remarquera que ces conclusions concernent une cinquantaine d'individus seulement en raison des contraintes techniques de relevé des mesures. Des procédés d'acquisition des profils et contours plus automatisés sont souhaitables pour permettre une étude statistique de populations nombreuses. Néanmoins, cette étude-pilote procure des éléments d'interprétation des analyses multivariées qui portent sur l'ensemble des populations.

D / LES VARIATIONS DE COMPOSITION MORPHOTYPIQUE DES POPULATIONS ET LE CONTEXTE ENVIRONNEMENTAL

La recherche de relations entre l'évolution des Ornithellidés et la dynamique de l'environnement implique une approche statistique des populations. La question est donc de transcrire les résultats obtenus par la modélisation dans les analyses multivariées précédentes.

Afin de donner une signification hétérochronique à la variabilité, l'ordonnement des morphologies obtenu par les paramètres de modélisation est plaqué sur les résultats de l'analyse en composantes principales de l'ensemble des *Digonella*.

La relation avec la dynamique de milieu sera appréciée à partir de la variation de **composition morphotypique** des populations, qui quantifie la représentation différentielle des morphes. Cette notion a été appliquée par McKerrow (1953) pour expliquer les variations de populations d'*Ornithella bathonica* du Fuller's Earth Rock d'Angleterre, dans différentes situations environnementales ou paléogéographiques. On a vu que cette conception de la variation peut s'appliquer aux autres Ornithellidés, dont la composition morphotypique peut représenter leur réponse populationnelle à la dynamique imposée par l'environnement.

I/ Définition hétérochronique des morphes

1/ Report des morphes obtenus par modélisation

Les individus qui ont fait l'objet de l'analyse par modélisation sont visualisés dans le diagramme de l'ACP des digonelles (fig. 177). Une grande partie des coquilles de type accéléré sont en fait des individus juvéniles, une certaine ambiguïté subsiste pour les individus situés à proximité de l'origine des axes. Néanmoins, les autres coquilles accélérées se situent vers les valeurs positives de F2: pour celles-ci, les variables liées à la convexité et au caractère inéquivalve ont un rôle important (H/L, HP/L, HP/H) associées à un front arrondi.

Les coquilles ralenties, à contour trigone sont situées à l'opposé des variables de convexité: ce sont les coquilles les plus plates et allongées (W élevé). Le morphe intermédiaire, le plus représenté, se place entre les coquilles les plus accélérées et les plus ralenties avec un léger chevauchement. Le contour est pentagonal ou tronqué.

2/ définition des champs morphologiques sur le diagramme de l'ACP

Les relations entre les morphes obtenus par modélisation sont explicitées sur le plan F1-F2. Elles définissent des champs morphologiques depuis des formes accélérées à contour arrondi ou pentagonal jusqu'à des formes ralenties à contour tronqué ou trigone et valves plus plates. Les vecteurs-variables indiquent les variables significatives pour chaque champ morphologique (fig. 178).

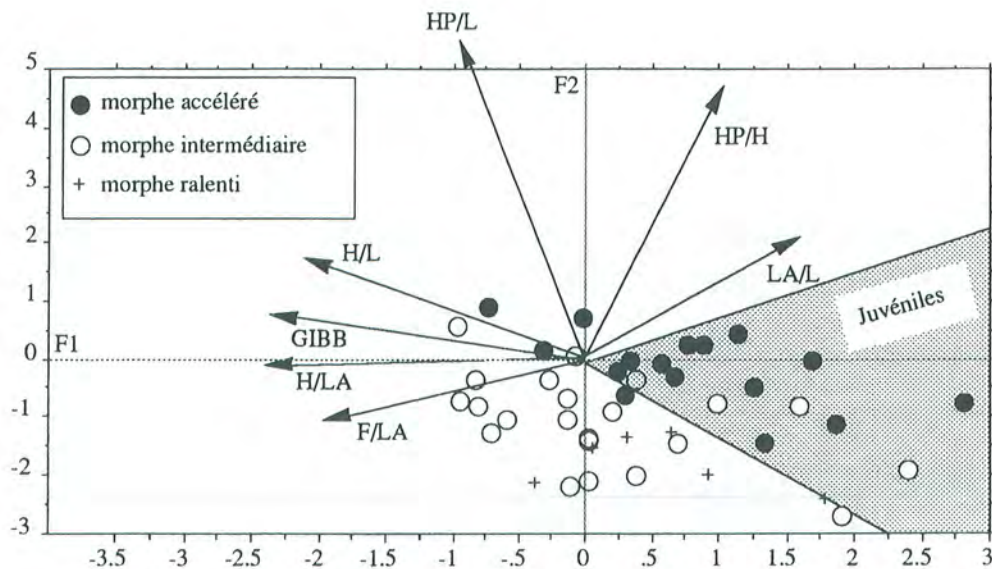


Fig. 177 - Visualisation sur l'ACP générale des morphes définis par les paramètres de modélisation (W et S/P2). Les vecteurs-variables (agrandis 10 fois) et les juvéniles ont été reportés pour la correspondance entre les variables classiques et les paramètres de modélisation (et leur signification hétérochronique).

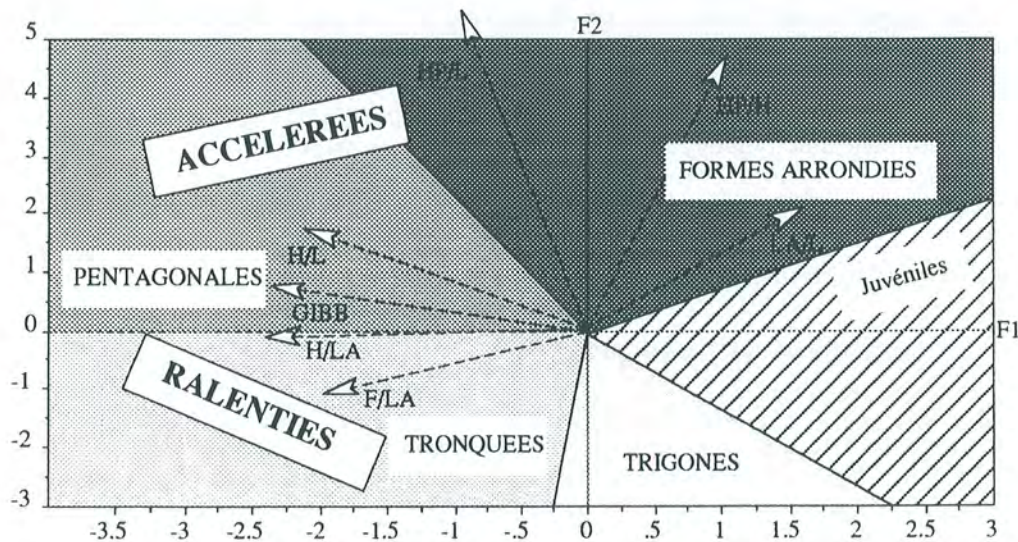


Fig. 178 - Définition des champs morphologiques sur l'ACP générale et leur signification hétérochronique

COMPOSITION MORPHOTYPIQUE

CLE DE LECTURE

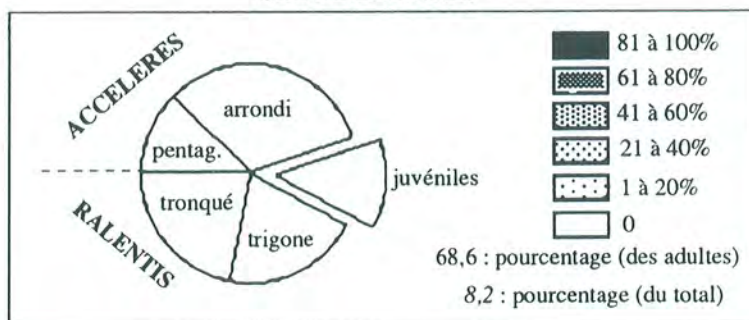
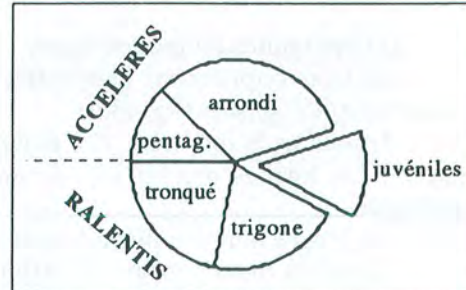


Fig. 179 - Clé de lecture des diagrammes circulaires donnant la composition morphotypique d'une population

Digonella digona

CLE DE LECTURE



COMPOSITION MORPHOTYPIQUE

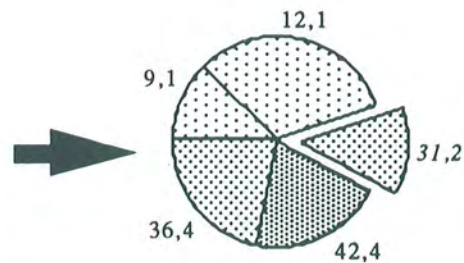
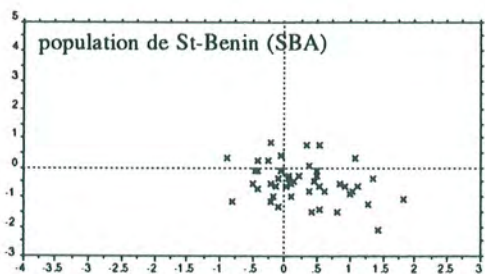
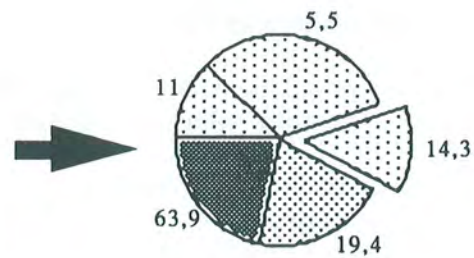
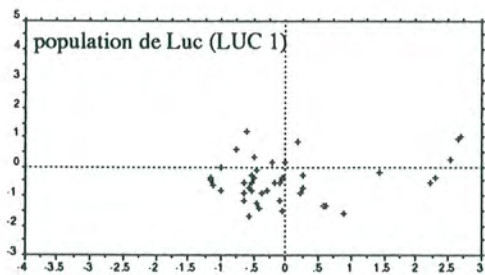
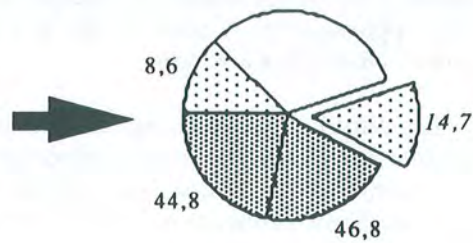
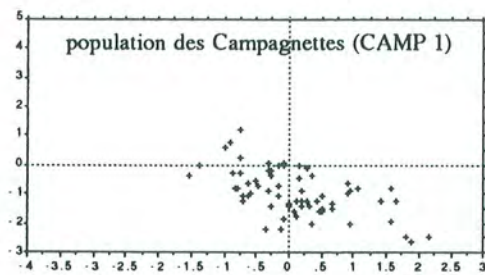


Fig. 180 - Position dans l'ACP générale et composition morphotypique des trois principales populations de *D. digona*.

C'est l'occupation différentielle de ces champs morphologiques par chaque population qui va être quantifiée (fig. 179), afin de donner à chacune la signification hétérochronique de sa variabilité, dans le but de les comparer dans les différentes dynamiques de milieu définies dans la seconde partie de cette étude (fig. 113-115).

II/ Composition morphotypique des populations

1/ Populations du groupe *digona*

Les trois populations principales de ce groupe sont comparées en termes d'occupation des champs morphologiques (fig. 180).

- Toutes trois montrent une majorité (plus de 75 %) d'individus ralentis (contour tronqué, trigone); des formes accélérées, arrondies existent cependant en petit nombre dans chaque population.

- La proportion des juvéniles est faible dans toutes les populations et plus forte cependant chez *D. digona* du niveau majeur de Saint-Benin.

Les différences de proportions entre les trois populations sont difficiles à interpréter. Un champ morphologique peut dominer les autres. Dans la population des Campagnettes, aucun morphe ne domine; à Luc, c'est le morphe tronqué qui est prépondérant en même temps que les individus arrondis apparaissent. A Saint-Benin, il n'y a pas de dominance véritable avec une plus forte proportion d'individus arrondis.

Les populations de *D. digona* sont caractérisées par une composition morphotypique où la composante de ralentissement est prépondérante. La seule différence entre les populations des trois niveaux majeurs porte sur une différence de dominance parmi les deux morphes les plus ralentis. Les *D. digona* de Saint-Benin (et ceux du Cher qui n'ont pas été mesurés ici) montrent une variation morphologique plus grande, avec l'apparition d'individus accélérés corrélée au plus grand nombre d'individus juvéniles.

2/ Populations du groupe *marcoui*

Trois populations décrivent la variation de ce groupe: la population de Ladoix et deux populations du Jura (Maizières et Tarcenay) populations types de *D. sinuata* (fig. 181). La population de Prénovel (*D. cf. marcoui*) en raison de ses caractères internes de type *Ornithella* n'a pas été incluse dans cette étude.

- Toutes les populations contiennent une proportion importante (plus de 75 %) d'individus ralentis. Ce sont ces individus trigones et allongés qui montrent les caractères du front les plus différenciés (cornes, cintrage et indentation du front).

- La proportion d'individus juvéniles est toujours très faible. Elle ne provient pas de l'échantillonnage : dans les lavages, les juvéniles sont toujours très peu représentés.

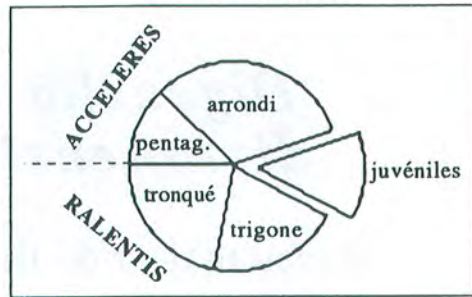
- Il y a peu de différences entre les populations, ce qui peut justifier encore la synonymie entre *D. marcoui* et *D. sinuata*.

Les populations non mesurées en raison de leur conservation, comme celles de Chateauvillain et de Blin, montrent la même dominance de morphologies. Les *D. cf. marcoui* de Prénovel dont seuls les individus les plus grands possèdent une commissure uniplissée, viendraient se placer vers le pôle accéléré à contour pentagonal allongé, et tronqué. La même remarque peut être faite pour les digonelles du niveau majeur de Ladoix de la coupe de Saint-Benin.

Les digonelles des groupes *digona* et *marcoui* sont donc similaires du point de vue de leur composition morphotypique où les morphes ralentis prédominent largement. Ce sont des espèces de niveaux majeurs de condensation environnementale, et on peut penser que la concentration des restes coquilliers due à la rétroaction taphonomique semble bénéficier aux digonelles dans leur composante d'individus fixés tout au long de leur vie à leur support. Une simple condensation passive ne pourrait expliquer la prédominance de morphes ralentis. Cette prédominance résulte aussi d'une réponse biologique.

Digonella marcoui

CLE DE LECTURE



COMPOSITION MORPHOTYPIQUE

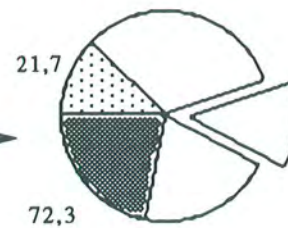
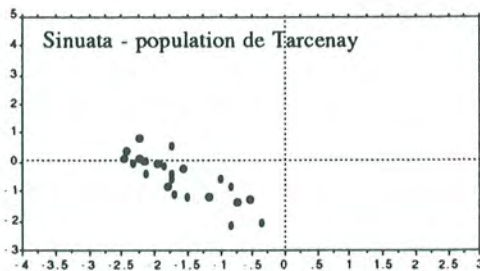
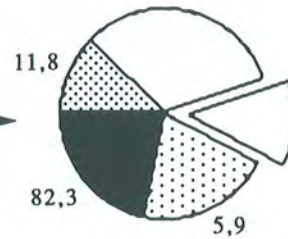
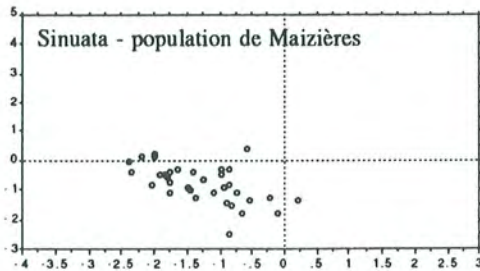
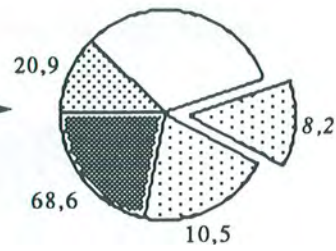
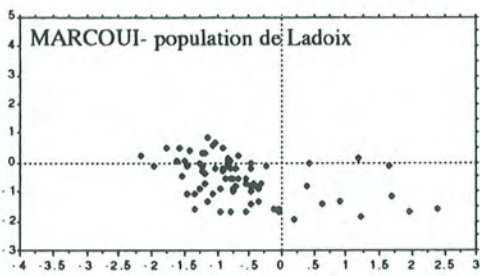
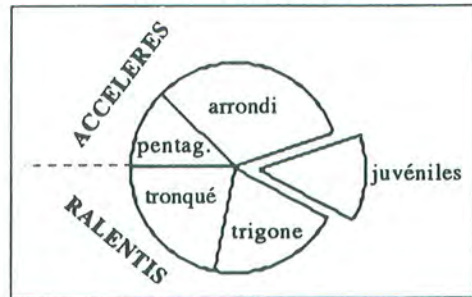


Fig. 181 - position dans l'ACP générale et composition morphotypique de la population type de *D. marcoui* (BUI) comparée à celle de *D. sinuata* (MAIZ et TARC).

Digonella divionensis

niveau majeur de Buffon

CLE DE LECTURE



COMPOSITION MORPHOTYPIQUE

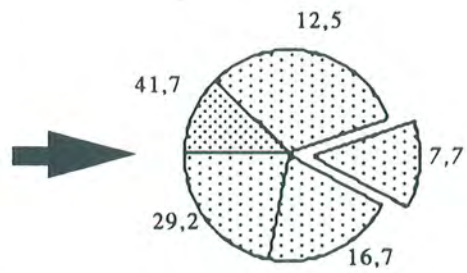
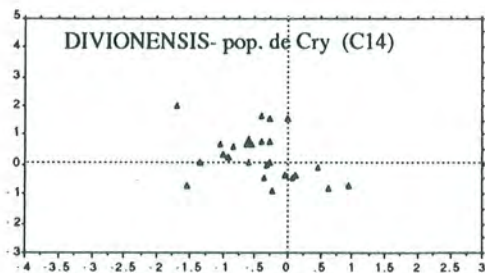
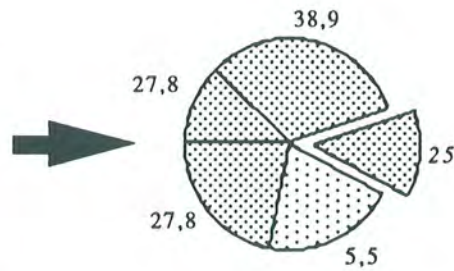
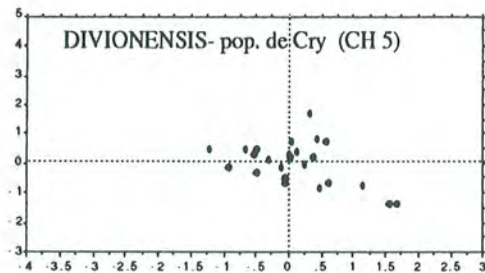
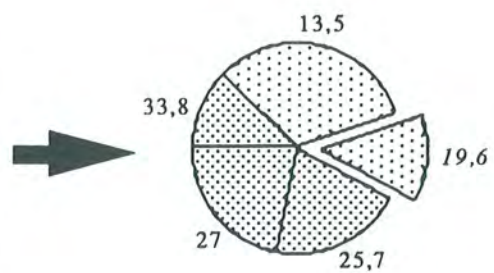
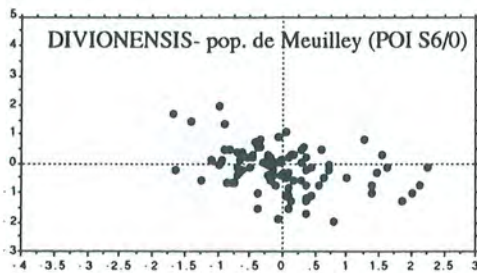


Fig. 182 - position dans l'ACP et composition morphotypique des populations de *D. divionensis* situées sous la surface d'inondation des Marnes à digonelles (niveau majeur de Buffon).

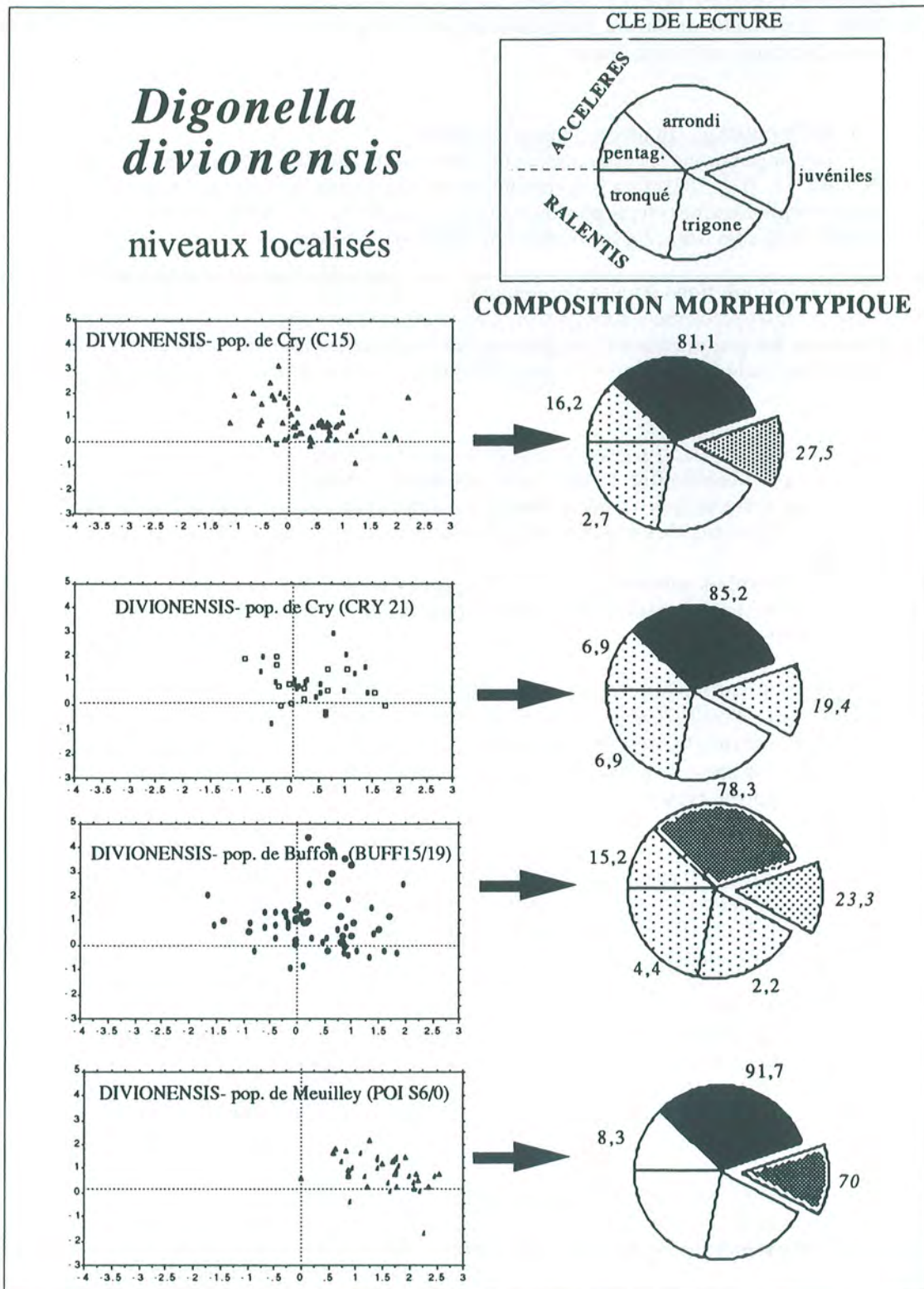


Fig. 183 - position dans l'ACP et composition morphotypique des populations de *D. divionensis* situées au-dessus de la surface d'inondation des Marnes à digonelles (niveaux localisés à *D. divionensis*).

3/ Populations du groupe *divionensis*

Le nombre de populations analysées et les différences morphologiques observées obligent à un exposé en deux parties: populations situées sous la surface d'inondation maximale de la séquence Ca1 (niveau majeur de Buffon proprement dit) et populations situées au-dessus de cette surface (niveau localisés à *D. divionensis*).

a/ Populations du niveau majeur de Buffon

Les populations les plus abondantes sont celles de la coupe de la Serrée (POI S6/0), de Cry: CH5, CRY 14 (fig. 182). Ces populations sont caractérisées par une occupation de l'ensemble des champs morphologiques en proportions voisines (13 à 38 %). **Toutes montrent donc une grande variété de formes et la coexistence d'individus à morphologie accélérée et à morphologie ralentie.**

Des populations géographiquement éloignées comme celles de Cry et de La Serrée (POI S6/0) sont remarquablement superposées. **Elles montrent une stabilité de composition morphotypique pour toutes les populations de la plate-forme bourguignonne situées dans la même dynamique environnementale** (condensation dans la dernière paraséquence du cortège transgressif).

b/ Populations situées au dessus de la surface d'inondation maximale

Ces populations (fig. 183) ont des caractères particuliers:

- une forte proportion d'individus accélérés (plus de 80 %), arrondis, à valves bombées et front non différencié; des adultes de petite taille peuvent également avoir un front relativement différencié;
- les morphes ralentis sont pas ou peu représentés;
- une forte proportion d'individus juvéniles; dans la population POI S6/7, la majorité des individus sont juvéniles.

Les populations successives de Cry (CRY 15 et CRY 21) sont très proches l'une de l'autre sur le diagramme de l'ACP. La population de Buffon BUFF15/19 située au niveau de la surface d'inondation maximale, développe une composition identique. La population de Vosne-Romanée (VR 8a) qui ont servi à la modélisation, pourtant éloignée géographiquement, montre la même composition morphotypique.

c/ Evolution verticale des populations de *D. divionensis*: coupes de Buffon et de Cry

On suit cette évolution au cours du temps grâce aux populations de la paraséquence PS1 (BUFF 13/29), PS2 (BUFF 13/30), celles du niveau majeur de Buffon, puis celles des niveaux localisés à *D. divionensis*.

La population BUFF 13/29 est composée d'individus pentagonaux ou tronqués de taille assez importante (voir fig. 184); leur gibbosité et leur hauteur relative sont importantes comme le montre leur dispersion en direction des valeurs les plus négatives de l'axe F1 déterminées par les variables (GIBB, H/L, H/LA). Néanmoins, la dispersion des individus sur ce plan est faible. Ces individus sont très proches des Ornithellidés trouvés avec *C. nutiensis* un peu en-dessous du niveau BUFF13/29. D'une manière générale, ils ont beaucoup de caractères des *Ornithella sp.* du Bathonien.

Les représentants de la population de la paraséquence suivante (BUFF 13/30, fig. 184) sont aussi assez peu dispersés; leur position indique que la variable HP/L est très significative dans cette population (valeurs positives de F2): les individus qui la composent ont des valves plus bombées que les précédentes, mais non inéquivalves (position éloignée de HP/H).

Comme on l'a vu plus haut, les *D. divionensis* du niveau majeur de Buffon au-dessus montrent une plus grande variété de formes au sein de chaque population et surtout l'existence de formes ralenties plus nombreuses. Après la surface d'inondation maximale, la variabilité est à nouveau plus réduite en direction des formes accélérées, inéquivalves.

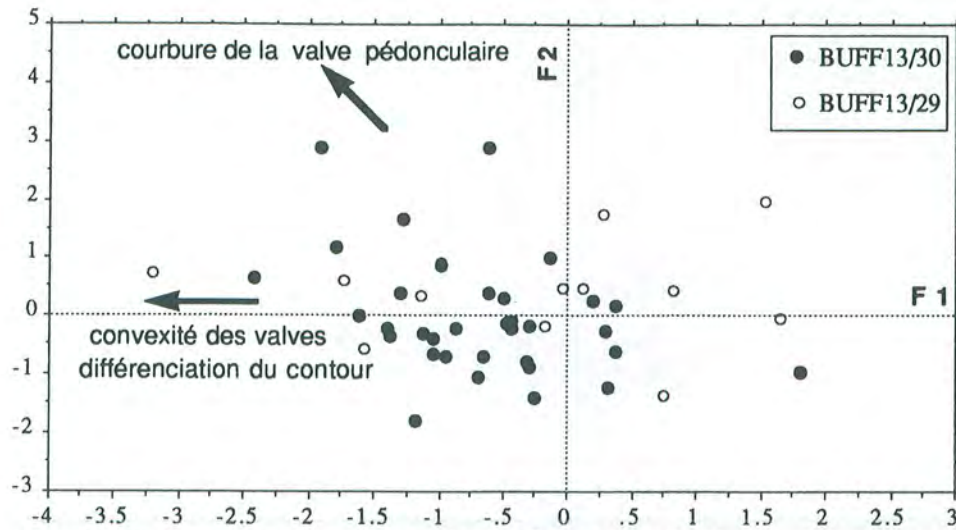


Fig. 184 - Position, dans le premier plan de L'ACP des *Digonella*, des populations rapportées à *Digonella divionensis* situées sous le niveau majeur de Buffon. Ce sont des coquilles assez gibbeuses avec une proportion plus importante de valves pédonculaires très convexes dans la population 13/30. La population 13/29 montre une variabilité plus faible que celles du niveau majeur de Buffon.

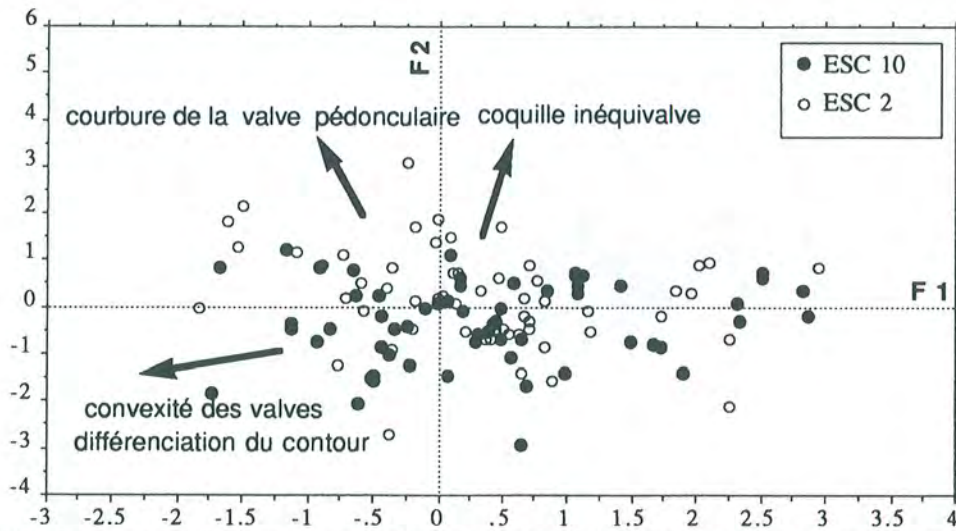


Fig. 185 - Position, dans le premier plan de L'ACP des *Ornithella*, des populations des Argiles de Lion, rapportées à *Ornithella sp. 1*. ESC 2 contient plus d'individus relativement ralentis (inéquivalves, peu bombés) que la population suivante

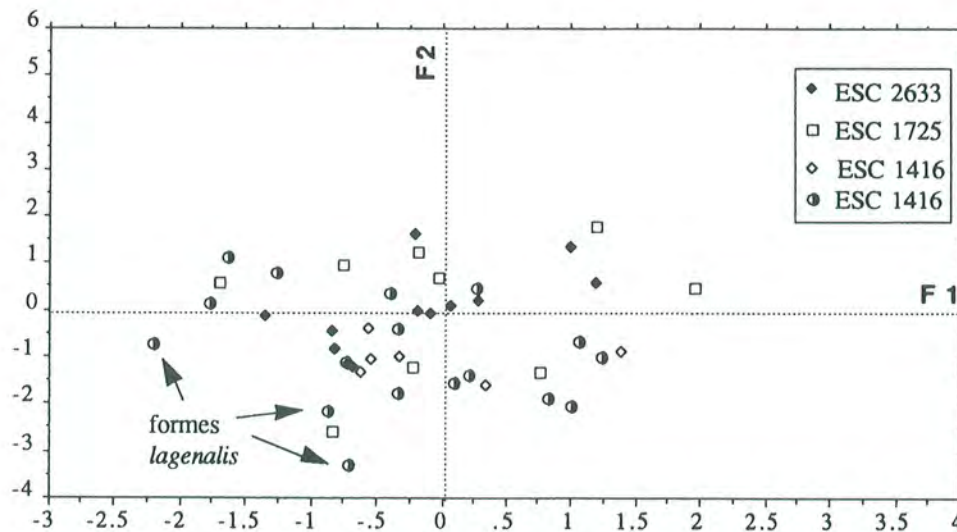


Fig. 186 - Position, dans le premier plan de L'ACP des *Ornithella*, des premières populations d'*Ornithella sp. 1* d'Escoville. Elles montrent au cours du temps et comme précédemment, un décalage suivant l'axe 2 (augmentation de la représentation des individus ralentis (ESC2633)).

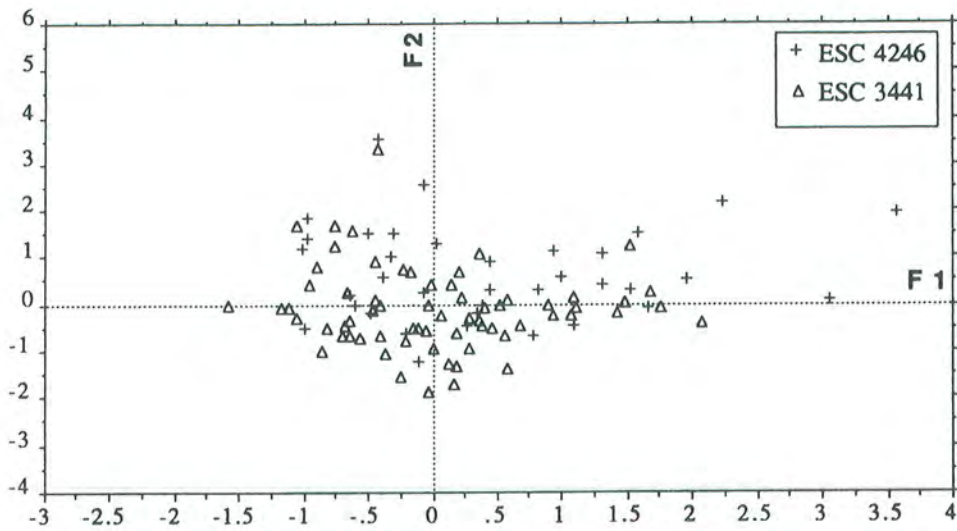


Fig. 187 - Différenciation sur l'axe 2 de deux populations successives d'*Ornithella sp. 1* (suite de la figure 186).

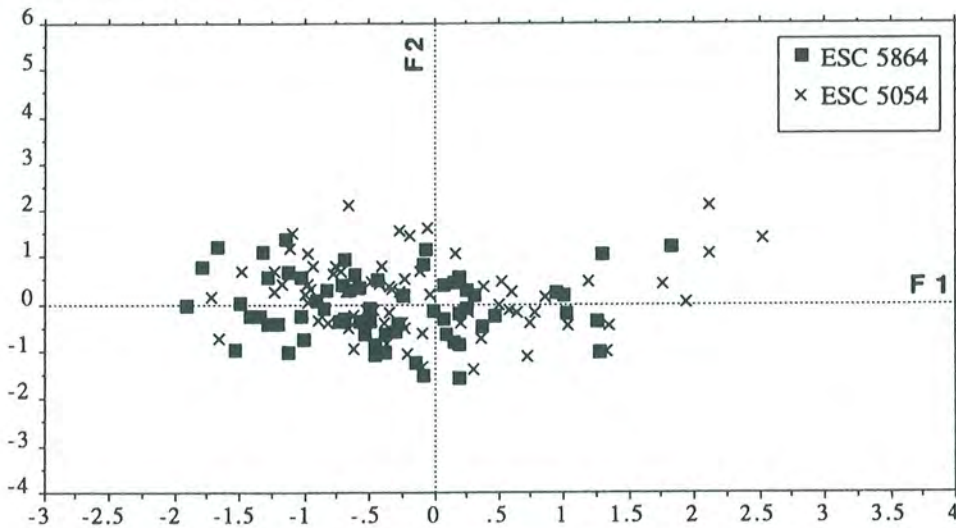


Fig. 188 - Position des populations d'*Ornithella sp. 1* du sommet des Marnes d'Escoville (suite de la figure 187); elles contiennent plus d'individus à forte convexité, plus hautes, plus étroites.

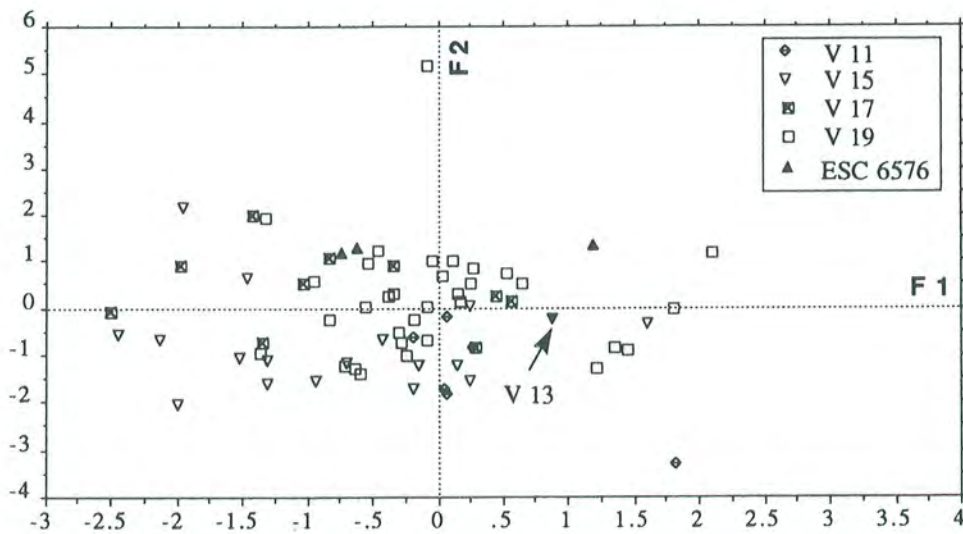


Fig. 189 - Position des individus d'*Ornithella sp. 2*.

En résumé:

- la variété morphologique des populations évolue au cours du temps: elle est relativement restreinte dans les deux premières paraséquences, importante dans le niveau majeur, restreinte ensuite dans les niveaux localisés du cortège de bas niveau.

-Les *D. divionensis* sont d'abord très bombées et de grande taille et proches de la morphologie *Ornithella*, donc accélérées; dans le niveau majeur, les morphes accélérés coexistent avec des morphes ralentis; les individus des niveaux localisés sont plutôt accélérés mais plus proches de la morphologie juvénile à coquille inéquivalve et de taille réduite. La proportion des individus juvéniles est plus importante.

Cette évolution des caractères morphologiques, de la représentation des processus hétérochroniques, de l'abondance des juvéniles est en accord avec le degré de condensation des niveaux de faune d'où proviennent les populations (fig. 114). Le niveau le plus condensé (condensation intra-habitat du niveau majeur de Buffon) contient les populations à plus grande variabilité morphologique et en même temps à plus grande proportion de morphes ralentis. Il s'oppose aux niveaux plus anciens ou plus récents qui possèdent une variabilité populationnelle plus étroite. Cette liaison indique que c'est sans doute l'effet de rétroaction taphonomique qui permet la coexistence de morphes ralentis constamment fixés à leur support, et d'individus plus accélérés vivant secondairement libres sur le fond. L'observation confirme d'ailleurs ce résultat. La condensation passive pourrait aussi expliquer cette variété plus importante mais non l'apparition significative de morphes ralentis. Dans les niveaux situés au-dessous du niveau majeur, la courbure des valves et du crochet semble indiquer un mode de vie secondairement libre sur le fond, comme chez les *Ornithella* en général. Au dessus, où les supports potentiels sont rares, les *D. divionensis* sont de petite taille en raison d'un développement accéléré tandis que la mortalité juvénile serait élevée.

4/ Populations d'*Ornithella*

Ne disposant pas d'une modélisation analogue à celle qui a été établie pour *Digonella*, il n'est pas possible de quantifier de la même manière les variations de composition morphotypique. On se bornera à décrire les variations, guidées par la position des vecteurs-variables, des populations d'Escoville (*Ornithella* sp. 1) et de celles rapportées à *Ornithella* sp. 2 (Escoville et Vendoeuvre).

Les variations concernent principalement les proportions respectives des individus sur le facteur F2. Elles correspondent à une plus ou moins grande proportion d'individus bombés à forte biconvexité (GIBB, H/L...), relativement inéquivalves (HP/L, HP/H) et donc vraisemblablement d'individus relevant de l'accélération vs ralentissement au sein d'un ensemble globalement accéléré par rapport à *Digonella*.

a/Ornithella des Argiles de Lion ("Obovothyris sp.")

Ces deux populations (fig. 185) comportent toutes deux une bonne part d'individus juvéniles. La différence entre les deux est une plus forte proportion d'individus ralentis dans la population ESC 2 et d'individus accélérés dans la seconde population (ESC 10).

b/populations rapportées à Ornithella sp. 1

La première population (ESC 1416) est nettement décalée vers les morphologies plus bombées à front différencié (fig. 186). On remarque que la forme *lagenalis* se place dans la même région du diagramme. Les individus extrêmes attribués d'emblée à *O. lagenalis* se situent vers les valeurs les plus négatives de l'axe F1, en raison de leur forme allongée, étroite et haute traduites par H/LA et GIBB. On montre ici encore la continuité morphologique entre les deux espèces et l'interprétation de *lagenalis* comme un morphe extrême de *Ornithella* sp. 1.

Les populations suivantes (ESC 1725 et ESC 2633) sont assez peu abondantes en individus (fig. 186) et se trouvent décalées vers les coquilles plutôt ralenties, d'aspect juvénile par leur profil, relativement inéquivalves.

La population ESC 3441 revient dans la région des coquilles accélérées et plus bombées (fig. 187). La suivante (ESC 4246) suit le chemin inverse avec une plus forte proportion de coquilles ralenties. Les deux dernières (ESC 5054 et ESC 5864 - fig. 188) sont caractérisées par des proportions des deux morphes sensiblement égales mais avec une tendance plus marquée à l'allongement du nuage vers les valeurs négatives de F1 et donc des coquilles pentagonales plus hautes et plus étroites.

b/populations rapportées à *Ornithella* sp. 2

Les quatre populations de la coupe de Vendoeuvre (V19, V17, V15, V11) ont des variations de composition morphotypique depuis les formes plutôt ralenties, inéquivalves jusqu'à des formes beaucoup plus bombées (fig. 189). Les rares formes d'Escoville mesurables (ESC 6576) sont rares et analogues à celles de V19.

III/ Interprétation des variations de composition morphotypique

1/ Résumé des variations hétérochroniques chez *Digonella*

La composition morphotypique de *D. digona* (niveau majeur des Campagnettes, de Luc, de Saint-Benin) est voisine de celle de *D. marcoui* (niveau majeur de Ladoix) avec une majorité d'individus ralents par rapport aux individus accélérés. La proportion d'individus juvéniles dans chaque population est très faible (fig. 190). Chacun de ces deux morphes est relié au mode de vie de l'animal, tantôt fixé tantôt secondairement libre sur le fond.

Chez *D. divionensis*, dans le niveau majeur de Buffon, la composition morphotypique est plus large: elle embrasse la totalité des morphes ralents ou accélérés représentés chacun par des proportions voisines; les populations postérieures à l'inondation maximale sont nettement accélérées avec une forte proportion d'individus juvéniles.

Ainsi, la composante de ralentissement dans les populations de *Digonella* semble d'autant mieux représentée que celles-ci proviennent de niveaux majeurs plus condensés sous-tendus par la rétroaction taphonomique. Les niveaux majeurs de plus haut degré de condensation (condensation environnementale accompagnant les séquences d'inondation de plate-forme) contiennent des populations de digonelles à plus fortes proportions d'individus ralents. Dans le niveau majeur de Buffon, moins condensé que les précédents (condensation intra-habitat représentant une tranche de temps moins longue), les individus ralents et accélérés sont représentés en proportions sensiblement égales. Dans les niveaux localisés, les digonelles sont accélérées et leur mode de vie est visiblement celui de brachiopodes vivant secondairement libres sur le fond. Celles qui proviennent des niveaux de faunes *intra*-paraséquences ont aussi ces caractères mais une taille plus grande, des valves convexes et sont analogues à *Ornithella*.

2/ Chez *Ornithella*

Les variations de composition chez *Ornithella* sont des oscillations entre un pôle ralenti et un pôle accéléré. Les changements de composition morphotypique sont parallèles aux variations du détritisme représentés sur la coupe d'Escoville (fig. 59). Les populations à dominante accélérée correspondent aux minima d'apports silto-sableux et les populations plutôt ralenties, aux maxima de cette fraction détritique.

L'évolution de *O. sp. 2* est analogue avec l'augmentation de la proportion d'individus accélérés, en même temps que l'augmentation du contenu arglieux au cours du TST (v. fig. 60).

Toutefois, on remarque que ces variations sont celles de populations de niveaux localisés, dont la morphologie est cantonnée dans un ensemble globalement accéléré par rapport à *Digonella*.

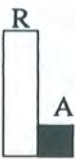

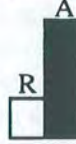
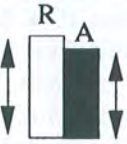



	<i>DIGONELLA</i>			<i>ORNITHELLA</i>
	<i>digona marcoui</i>	<i>divionensis</i>		
		ante MFS	post MFS	
MORPHES DOMINANTS Ralentis vs Accélérés				
importance des juvéniles				
callosités	absentes	absentes		présentes
Degré de condensation	+ +	+	-	-
MODE DE VIE	constamment fixé	constamment fixé ou secondairement libre		libre

Fig. 190 - Résumé des différents résultats concernant la variabilité des populations de *Digonella* et d'*Ornithella* en relation avec le degré de condensation des niveaux à brachiopodes.

3/ Éléments d'interprétation convergents

a/Hétérochronies et métabolisme

Le modèle de Rosenberg *et al.* (1988) a montré l'importance de l'existence d'un gradient de métabolisme pour créer une coquille courbe et a prouvé que sa courbure est d'autant plus forte que ce gradient est élevé. On peut penser que chez les individus accélérés, à coquille fortement biconvexe, la décroissance rapide du taux d'expansion du tour W résulte d'un fort gradient métabolique. A l'opposé, ce gradient métabolique serait plus faible chez les individus ralenti, chez qui la prolongation de la croissance autorise l'apparition de caractères terminaux comme le pli de la commissure frontale, les cornes frontales etc. **La différence d'activité métabolique dans l'une et l'autre situation pourrait ainsi correspondre à deux stratégies en rapport avec l'abondance ou la rareté des supports de fixation.**

b/Callosités et mode de vie

Les callosités sont présentes chez *Ornithella* et absentes chez *Digonella*. Ce lest de la coquille est toujours interprété comme une adaptation à un mode de vie secondairement libre sur le fond (Delance, 1974; Laurin, 1984). Un tel mode de vie est en accord avec la forte courbure du crochet et la présence d'un foramen souvent non fonctionnel. Les *Digonella digona* et *D. marcoui* à crochet subdressé, foramen ouvert, seraient fixées pendant la majorité de leur existence, à des supports présents sur le fond. Ce fait est à nuancer chez *D. divionensis* dont la composition est plus variée. Les populations accélérées postérieures à l'inondation maximale de la plate-forme, ont un crochet pédonculaire très fortement courbé, et un foramen minuscule qui indiquent un mode de vie posé libre sur le fond. Ces formes ne développent cependant pas de callosités. En outre, la forte mortalité juvénile et leur mode d'occurrence montrent que ces populations correspondent à des événements opportunistes de colonisation de fonds boueux à supports potentiel raréfiés.

4/ Relation avec le degré de condensation: impact de la rétroaction taphonomique

Les faits mis en évidence précédemment montrent:

- une composition morphotypique populationnelle, résultant de processus hétérochroniques de ralentissement ou d'accélération;
- une variation de composition liée aux variations d'argilosité du fond chez *Ornithella*;
- une stabilité et similitude de composition morphotypique à tendance ralentie, chez les populations de *D. digona* et *D. marcoui*, espèces de niveaux majeurs, où la rétroaction taphonomique est omniprésente et bénéficie à toutes les autres espèces épibenthiques de substrats durs;
- une composition morphotypique plus large et variée chez *D. divionensis* du niveau majeur de Buffon, caractère lié à la coexistence de deux modes de vie et de relations avec le substrat: fixation pérenne ou vie secondairement libre;
- un changement de composition morphotypique vers le pôle accéléré chez *D. divionensis*, postérieur à l'inondation maximale de la plate-forme et la raréfaction des supports.

Tous ces faits s'interprètent de façon cohérente quand on constate leur relation avec le degré de condensation et l'importance de la rétroaction taphonomique (fig. 190).

Dans les niveaux majeurs de condensation environnementale, la rétroaction taphonomique permet le maintien d'un nombre suffisants de supports constamment disponibles pendant un temps assez long, dont l'impact est une composition morphotypique à dominante ralentie avec ses conséquences morphologiques sur les caractères terminaux. Cette condensation n'est pas donc seulement passive: elle induit aussi des phénomènes biotiques

L'importance de la composante de ralentissement d'une population est d'autant plus marquée que celle-ci provient d'un niveau plus condensé où la rétroaction taphonomique est plus répandue. Ainsi, dans le niveau majeur moins condensé de Buffon, celle-ci n'est pas assez développée pour garantir des fonds à substrats de fixation permanents, et la composition des populations de *D. divionensis* est plus variée, associant des individus ralenti et des individus accélérés qui vivent sur les fonds boueux.

Les populations de niveaux localisés, de concentration événementielle, sont celles qui ont la plus grande résolution temporelle (cf. 2ème partie).

C'est le mode d'occurrence des *Ornithella* dont les caractères externes et internes indiquent un mode de vie libre sur le fond ne bénéficiant pas a priori de la rétroaction taphonomique. Les variations de leurs populations en regard du détritisme peuvent être expliquées également par la différence de qualité du fond.

C'est aussi le mode d'occurrence de *D. divionensis* après la disparition des conditions de rétroaction taphonomiques du niveau majeur de Buffon. Ses caractères morphologiques ne sont pourtant pas ceux des Ornithellidés qui précèdent ce niveau majeur (cf. BUFF 13/29, 13/30), qui sont encore proches morphologiquement des *Ornithella*.

On remarquera que des populations d'*Ornithella cf. classis* rattachées à *Ornithella sp. 1*, apparaissent conjointement avec les dernières *D. divionensis*, avec le même mode d'occurrence, ce qui montre l'identité de facteurs déterminants.

On voit également que restreindre l'analyse à ces seules populations "bien enregistrées" priverait l'étude de la majeure partie de l'information recélée par les niveaux de faune condensés et donc des faits évolutifs réels.

Ainsi, La composition morphotypique des populations est le résultat de dynamiques individuelles de développement contraintes par des limites géométriques, en réponse à la dynamique environnementale guidée par la rétroaction taphonomique. Les caractères des espèces du groupe des Ornithellidés pourraient ainsi être interprétées comme les réponses évolutives d'un groupe de brachiopodes de domaine distal de type *Ornithella*, à l'établissement, l'extension et au maintien de conditions écotaphonomiques qui régissent les substrats de fixation.

E/ SYNTHÈSE: PROPOSITION D'UNE HISTOIRE DU GROUPE DES ORNITHELLIDES

Les considérations précédentes ont établi la correspondance entre l'importance de la rétroaction taphonomique et les variations morphologiques au sein du groupe des *Digonella* ou *Ornithella*. Il convient dans cette synthèse de relier la distribution des espèces ou des groupes au renouvellement des espèces et aux événements historiques produits par les variations du niveau marin après avoir établi la relation spatiale entre ces deux groupes contemporains.

1/Événements

Les événements sont ceux que détermine l'ampleur des variations du niveau marin, formalisées par les deux types de séquences: séquences d'inondation ou séquences de construction de plate-forme qui sont séparées par une baisse du niveau marin conduisant ou non à l'émersion de la plate-forme. On a vu que ces événements n'ont pas le même impact sur les communautés puisqu'ils induisent des renouvellements de faune d'ampleur différentes (v. fig. 115).

Ces variations du niveau marin permettent la colonisation répétée du domaine de plate-forme, par des faunes originaires du domaine distal, à la suite d'émersions, ou encore la survie de certaines espèces précédemment établies sur la plate-forme. Une émersion généralisée cause la disparition des faunes de plate-forme tandis qu'à lieu un renouvellement des faunes de domaine distal.

2/Structures des niveaux de faune, degré de condensation et durée

Les résultats de la 2ème partie de ce mémoire expliquent le lien entre la structure des niveaux à brachiopodes (mono, oligo, polypécifique) et leur degré de condensation par l'existence d'une rétroaction taphonomique qui s'étend sur une durée allant de quelques années à 100000 ans environ. Ces durées sont du même ordre que celles des processus évolutifs.

Pour les niveaux à brachiopodes les plus courants et les plus étendus, amalgamant généralement une tranche de temps longue, il faut envisager que le changement évolutif soit à rechercher *au sein même* de telles concentrations de brachiopodes, d'autant que la rétroaction taphonomique peut favoriser certaines espèces ou morphes, qui bénéficient de l'existence de supports.

3/Séries spatiales

La distribution des espèces en regard des niveaux de faune permet d'établir des correspondances spatiales entre espèces contemporaines afin de proposer une histoire du groupe. On a ainsi les relations, par ordre chronologique (fig. 128):

- entre *Ornithella bathonica* du Boulonnais et *Ornithella bathonica* de Bourgogne (séquence Bt 4);
- entre *Ornithella sp.* (Les Quarts) en Bourgogne et *Digonella digona* dans le sillon de la Loire et la Normandie (séquence Bt 5);
- entre *Ornithella sp.* dans le sillon de la Loire ou "*Obovothyris sp.*" (rattaché à *Ornithella sp. 1*) et *Obovothyris obovata* du domaine de plate-forme en Bourgogne (séquence Ca 0);
- entre *Ornithella sp.* et les *Digonella divionensis* du niveau majeur de Buffon et celles qui le précèdent (séquence Ca 1);
- entre *Ornithella sp. 2* et *Digonella marcoui* (séquence Ca 1 bis).

4/Proposition d'une histoire

On doit exclure en premier lieu l'existence de lignées séparées (*Ornithella*, *Obovothyris*, *Digonella*) évoluant séparément dans des milieux différents. Les caractères distinctifs de ces groupes, qu'ils soient internes ou externes, sont trop flous. Leur répartition n'est pas celle de groupes cantonnés aux domaines paléogéographiques de plate-forme ou de bassin par exemple. De plus,

-l'existence de populations "intermédiaires" comme *Digonella cf. marcoui* à Prénovel et dans la Nièvre, à caractères externes de *Digonella* et caractères internes trouvés chez *Ornithella*.

-de relais morphologiques continus entre *Ornithella sp.* et *Obovothyris sp.* au sein du même niveau majeur depuis le domaine distal jusqu'à la plate-forme;

- de l'apparition simultanée de caractères communs aux trois groupes comme les crêtes du crochet aigües puis émoussées, que l'on imagine difficile à réaliser dans trois groupes indépendants; **tous ces éléments imposent au contraire une relation spatiale étroite entre les espèces d'Ornithellidés, dont la systématique semble s'être focalisée sur des morphes particuliers et spectaculaires, en l'absence d'une vue globale sur le groupe.**

Un autre argument contre l'existence de lignées séparées est paléogéographique. Les baisses du niveau marin font disparaître toute faune du domaine de plate-forme émergée et/ou contraignent la faune à migrer vers les domaines distaux plus profonds. Or on ne trouve pas de digonelles dans le domaine distal susceptibles d'être les descendants de celles qui vivaient précédemment sur la plate-forme.

Ces remarques renforcées par l'interprétation des niveaux de faune de domaine distal (v. conclusions de la 2ème partie) qui jouent le rôle de réserve, amènent à considérer qu'il existe **plutôt un ensemble cohérent de type *Ornithella* en domaine distal qui évolue au cours du temps et qui émet**

de façon répétitive des formes nouvelles en domaine de plate-forme que l'on trouve alors dans les niveaux majeurs de faune.

L'intégration des éléments historiques et écologiques de la dynamique de milieu, des variations de composition morphotypique, de leur incidence sur le mode de vie des Ornithellidés, permet de proposer trois cas de figure (fig. 191).

a/ Evolution vers *Digonella*

On a établi l'existence d'une variabilité morphotypique au sein des populations d'*Ornithella* en domaine distal, possédant une proportion variée de morphologies ralenties ou accélérées suivant les variations de la qualité du fond. La plupart des individus ont des caractères d'espèces vivant secondairement libres sur le fond. Ce groupe de milieu relativement profond, ne subit pas les effets des variations du niveau marin sur la qualité des substrats.

Une montée rapide du niveau marin lui rend accessible des régions jusqu'alors émergées (niveau majeur de séquence d'inondation de plate-forme). Elle peut occasionner en même temps l'isolement d'une fraction de la variabilité de populations d'*Ornithella*. Ces populations peuvent bénéficier au cours du temps du phénomène de rétroaction taphonomique dont le résultat est le renforcement du processus hétérochronique de ralentissement. Les individus qui vivaient primitivement libres sur le fond, adoptent un mode de vie fixé, grâce à cette dynamique qui garantit l'existence de supports constamment disponibles. La perte des callosités internes et l'allègement des structures internes participe du même processus. On peut prévoir également que, favorisés par la rétroaction taphonomique, ces Ornithellidés font partie du groupe d'espèces dominantes au sein des communautés. **Le résultat de ces processus est l'existence de populations de type *Digonella* dans des niveaux majeurs d'inondation de plate-forme, condensés, de structure polyspécifique, qui reposent sur une limite de séquence.** Ce cas de figure s'applique à *Digonella digona* et *D. marcoui* (niveaux majeurs des Campagnettes, de Luc, de Saint-Benin, de Ladoix et Vendoeuvre) et sans doute aussi aux *Ornithella bathonica* de la séquence Bt4.

On voit ici l'impact d'un événement de montée du niveau marin, événement qui met en **conjonction** l'émission de fractions de la population d'origine avec l'établissement de conditions écotaphonomiques favorables à un changement de mode de vie. On pourrait interpréter cette variation morphologique vers *Digonella* comme une réponse écophénotypique. Cependant, deux arguments contredisent cette interprétation: d'une part **la durée de la séparation et de la coexistence stables**, dans deux domaines différents, des *Ornithella* et des *Digonella* qui est de l'ordre de plusieurs dizaines de milliers d'années au moins; et d'autre part, **l'absence de réversibilité des caractères**: une population de *Digonella* dans un milieu où les supports sont dispersés (ex. population de St-Benin chez *D. digona* et population de *Digonella divionensis* postérieures à la surface d'inondation maximale) ne retrouve pas les caractères de type *Ornithella*, même si sa composition morphotypique change.

b/ Evolution vers *Obovothyris*

Si les individus issus de l'isolement d'une partie de la population d'origine, ne suivent pas la rétroaction taphonomique et vivent toujours libres sur le fond, les formes résultantes sont de type *Obovothyris* en domaine de plate-forme et gardent une morphologie arrondie, de grande taille, accélérés, un développement encore important des callosités. Ici, l'évolution semble porter essentiellement sur l'augmentation de taille car on a vu le peu de différences qu'il existe entre ces formes et les *Ornithella* sp. Le suivi des Ornithellidés au sein du niveau majeur de Chaulgnes a d'ailleurs montré le relais entre ces deux formes. Les processus mis en jeu, plutôt indifférents à la rétroaction taphonomique, font que cette espèce sera **un élément minoritaire au sein de la communauté polyspécifique** développée avec l'inondation de la plate-forme.

c/ Baisse du niveau marin sans émerision: évolution vers *D. divionensis*

Si les deux modalités décrites précédemment sont possibles lors de l'inondation de la plate-forme succédant à une période d'émerision, il en est autrement si la plate-forme n'est pas émergée. On a vu que dans ce cas (séquences Ca 1 et Ca 2) des espèces peuvent continuer à vivre en domaine de plate-forme et former, avec d'autres espèces inconnues sur la plate-forme, venues du domaine distal, une nouvelle communauté à structure oligospécifique. Mis à part les "*Zeilleria*" d'Etrochey, on s'intéressera à la séquence Ca 1 avec *D. divionensis*.

Les premiers Ornithellidés de cette séquence apparaissent en petit nombre dans la paraséquence PS1, et sont morphologiquement très proches d'*Ornithella sp.* de domaine distal ou d'*Obovothyris* qui les précèdent sur la plate-forme. Cependant, l'absence de crêtes aigües sur le crochet chez ces formes les rattache plutôt aux *Ornithella* qui dans le même temps développent des crêtes émoussées (cf. Normandie).

Ensuite, les variations de composition morphotypique reflètent la plus ou moins grande importance de la rétroaction taphonomique et la plus grande variabilité morphologique, liée à des modes de vie variés dans le niveau majeur de Buffon. On notera que l'arrêt brusque de la rétroaction taphonomique après l'inondation maximale, provoque le développement accéléré d'individus opportunistes vivant libres sur les fonds boueux mais qui ne développent pas à nouveau les caractères d'*Ornithella*. A ce titre, la proportion d'individus juvéniles, qui mesure le caractère anormal des conditions dans lesquelles se trouve la population, est élevée dans ce cas, alors qu'elle est habituellement faible chez *Ornithella* dont le mode de vie habituel est d'être posé sur le fond.

Cette interprétation est renforcée par l'arrivée de *Ornithella cf. classis* (proches de *Ornithella sp. 1*) qui coexistent avec les dernières *D. divionensis*, vraisemblablement par migration depuis le domaine distal. Il est probable que c'est un événement analogue qui est à l'origine de l'installation des *Ornithella* de la paraséquence PS1 qui conduisent à *D. divionensis*. **Cependant, ici, dans le cortège de haut niveau marin, l'absence de condensation inhibe la rétroaction taphonomique, empêche la répétition éventuelle du phénomène et a pour résultat un simple niveau localisé. On voit là encore la cohérence entre caractères stratigraphiques, écologiques et morphologiques.**

En conclusion à cette synthèse sur les modalités évolutives au sein du groupe des Ornithellidés, on retiendra l'importance de la **conjonction historique et écologique** à l'origine de la répétition de ces phénomènes:

- **historique** car l'événement de montée du niveau marin crée le déséquilibre et l'isolement de populations ou de fractions de populations en même temps qu'il offre une extension géographique à ce groupe;

- **écologique** car la dynamique mise en oeuvre crée les conditions éco-taphonomiques dont peuvent bénéficier ou non ces isolats de populations.

Le caractère historique non prévisible de ces modalités est renforcé par le fait qu'aucun a priori ne permet de désigner quelle sera la voie choisie, en particulier si telle ou telle population d'*Ornithella* va évoluer en bénéficiant ou non de la rétroaction taphonomique. C'est ainsi qu'une évolution vers *Digonella* se répète deux fois (séquence Bt 5, séquence Ca 1 bis), mais ces deux séquences sont séparées par deux autres séquences (séquence Ca 0, séquence Ca 1) la première avec *Obovothyris*, la seconde avec *Digonella divionensis* à partir d'autres *Ornithella sp.* Dans la séquence Ca 2, les "*Zeilleria*" remplacent les *Ornithella*, arrivées elles aussi du domaine distal.

On peut envisager que d'autres groupes de brachiopodes contemporains des Ornithellidés étudiés montrent des modalités évolutives analogues, pourvu que leurs relations avec le substrat soient de même type et que leurs potentialités morphologiques restent suffisamment plastiques. A l'heure actuelle, seules les modalités évolutives des espèces de rhynchonelles cantonnées aux niveaux localisés (e. g. *Burmirhynchia* et *Rhynchonelloidella*) ont été explicitées (Laurin, 1984; Laurin, 1989) ce qui n'autorise pas une comparaison. Cependant, celles-ci sont à rechercher puisque c'est la cohérence évolutive de plusieurs groupes différents qui permettra de contraindre ces interprétations.

Enfin, il restera à tester cette proposition d'histoire du groupe par une analyse phylogénétique, après une réflexion sur les caractères à prendre en considération. **Il est apparu un découplage dans la variation des caractères des Ornithellidés.** Tous les caractères liés à la courbure des valves varient dans les populations comme l'indique leur composition morphotypique, et sont liés au mode de vie. Les callosités sont également des caractères visiblement convergents. Ils ne peuvent prétendre servir à l'analyse phylogénétique. En revanche, d'autres caractères moins nombreux mais qualitatifs, apparaissent potentiellement importants: ce sont par exemple, les crêtes du crochet aigües au Bathonien, émoussées chez les formes calloviennes, ou encore le plissement plus accusé de la commissure frontale depuis une commissure rectimarginée, puis uniplissée, et encore plus complexe chez la forme plus récente *Digonella pseudoantiplecta* Delance 1967 du Callovien supérieur. Dans l'hypothèse de telles relations phylogénétiques, le sous-genre *Digonella* serait polyphylétique. Ce n'est qu'après une analyse phylogénétique fiable que pourra être envisagée la révision systématique du groupe en intégrant en outre les formes décrites en Angleterre.

CONCLUSION GENERALE

Il faut être modeste, car existe-t-il une conclusion générale à un sujet aussi vaste que les contraintes de l'évolution?

Au terme de ce mémoire, je voudrais faire ressortir l'intérêt des trois approches qui ont été menées dans chacun des chapitres et les résultats qui ont été obtenus.

- **En ce qui concerne le groupe des Ornithellidés**; leur variabilité étant représentée par une composition morphotypique, l'utilisation des paramètres de modélisation a montré:

-que celle-ci est limitée et canalisée en morphes particuliers par des contraintes géométriques;

-qu'elle peut être lue en termes d'hétérochronies (accélération et ralentissement).

- **Dans les niveaux de concentration de brachiopodes**; les caractères éco-taphonomiques des niveaux de brachiopodes et l'analyse de leur diversité montrent qu'ils sont le résultat de degrés différents de condensation pendant des durées variées. Cela peut donner lieu ou non à la mise en place d'une dynamique de peuplement contrôlée par la rétroaction taphonomique. Chez les Ornithellidés, les digonelles, limitées au domaine de plate-forme, ont une croissance globalement ralentie par rapport aux *Ornithella* et leur composition morphotypique comporte d'autant plus d'individus ralentis que le degré de condensation est élevé. Cette relation met en valeur l'importance des substrats de fixation tant pour les sujets juvéniles que pour les sujets adultes.

- **La stratigraphie séquentielle des séries étudiées** apporte les arguments de corrélations pour assurer la comparaison de populations réellement contemporaines. Elle permet de voir en retour les niveaux de faune en tant qu'objets stratigraphiques, recélant l'essentiel de l'information paléontologique à décrypter. Elle autorise de plus le déchiffrement des événements cardinaux dans l'histoire des brachiopodes et celle des faunes benthiques de milieu peu profond en général, tels que les inondations de plate-forme qui peuvent succéder à des émergences.

La justification et la nécessité de cette approche sont supportées par la tendance des brachiopodes articulés à se développer sur leurs propres restes, à vivre en quelque sorte sur leurs propres cimetières, en bénéficiant des effets de la rétroaction taphonomique. C'est ainsi que se trouvent liés:

-leur mode d'enregistrement stratigraphique sous forme de niveaux coquilliers étendus qui ne peuvent qu'être denses, complexes, et condensés pendant un temps relativement long, à l'échelle des phénomènes évolutifs;

-leur relation avec les cortèges de la stratigraphie séquentielle, particulièrement les intervalles condensés et les transgressions en domaine de plate-forme: les variations du niveau marin occasionnent des renouvellements des associations qui en retour permettent d'identifier chaque séquence par sa faune caractéristique;

-les modalités évolutives au sein des Ornithellidés, vues comme l'exploitation répétitive des conditions écotaphonomiques (type *Digonella*) ou comme une simple extension paléogéographique d'une forme de domaine distal vers la plate-forme (type *Obovothyris*). Le groupe des Ornithellidés, représenté dans des domaines paléogéographiques variés répond visiblement aux variations de l'environnement marin; ses modalités évolutives sont déterminées par les variations du niveau marin: déséquilibre créé par une montée rapide, émergences qui empêchent l'existence de lignées stables en domaine de plate-forme, et maintien des faunes de domaine profond dans leur rôle de réserve pour chaque invasion de plate-forme.

Par cette démarche, on entrevoit l'intérêt d'une **approche hiérarchique** des phénomènes dans le but de rechercher l'impact de facteurs externes sur l'évolution d'un groupe d'organismes marins benthiques. **La mise en évidence d'échelles de temps différentes** où s'exercent les phénomènes permet de poser les questions avec plus de pertinence. L'interaction des trois dynamiques (de l'environnement marin, des communautés, des populations) donne nécessairement une cohérence à l'ensemble des résultats qui garantit et renforce les interprétations; et **c'est la stratigraphie séquentielle qui est un premier moyen de lecture de cette cohérence, car elle définit à la fois le cadre spatial (corrélations de milieux différents) et les événements majeurs de changement de l'environnement marin.**

L'étude des niveaux de faune en tant que tels montre que **sauf dans les cas de niveaux localisés, l'enregistrement fossile n'est aucunement celui d'un état - d'une population, d'une communauté - mais celui de la dynamique, du fonctionnement d'un système gouverné par des taux, des vitesses, des variations, toutes grandeurs relatives au temps.** En conséquence, toute concentration fossile significative condense une certaine tranche de temps relativement longue par rapport à la durée de vie des organismes ("time-averaging"). Cette constatation peut certes paraître pessimiste pour une démarche paléontologique. Cependant, **la très grande majorité de l'information fossile est amalgamée sous cette forme. Limiter l'étude fossile aux seuls gisements de type Lägerstätten revient donc à négliger la dynamique des communautés et des populations passées.** Et c'est justement l'intérêt des brachiopodes au Jurassique que d'avoir une histoire dépendante des facteurs influençant leur enregistrement fossile. **Ce lien entre conditions écologiques et enregistrement est sous-tendu par la rétroaction taphonomique.**

L'évolution des Ornithellidés dépend significativement de ces conditions écotaphonomiques particulières. Il peut sembler alors illusoire de chercher des sections non condensées susceptibles d'avoir enregistré sous forme dilatée l'évolution qui mène par exemple de *Ornithella* à *Digonella* au cours de la montée du niveau marin. Cependant, ce phénomène reste à tester par les modalités évolutives d'autres groupes épibenthiques, dans la même tranche de temps ou à d'autres périodes.

Ces résultats font apparaître deux classes de phénomènes passés: d'une part, ceux qui sont dépendants de leur enregistrement et d'autre part ceux qui peuvent en être dissociés. Cette conception a une forte incidence sur la démarche d'étude et sur la méthodologie d'analyse. C'est un des premiers points qu'il faut prendre en considération quand on veut comparer les modalités évolutives de deux groupes différents et les facteurs qui les influencent, comme, par exemple, celle d'organismes aussi éloignés anatomiquement et écologiquement que les ammonites et les brachiopodes, vivant pourtant ensemble dans le même environnement marin. En effet, pourquoi l'enregistrement serait-t-il toujours cette bande magnétique qui se déroule continûment avec le temps sur laquelle viennent se graver les événements ou les phénomènes? **Beaucoup des traits de l'évolution du groupe de brachiopodes étudié découlent de ce lien entre causalité et enregistrement;** le type d'analyse hiérarchique qui vient d'être menée, apparaît ainsi indispensable pour décrypter l'évolution de faunes benthiques anciennes, dans une démarche paléontologique et stratigraphique plus cohérente encore.

Les beaux bâtisseurs de pierres mortes
n'ont point place dans mon livre de vie;
je ne bâtis que pierres vives, ce sont Hommes.

F.Rabelais (Le Tiers Livre, VI)

REFERENCES
BIBLIOGRAPHIQUES

REFERENCES
BIBLIOGRAPHIQUES

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ACKERLY S.C.(1989) - Kinematics of accretionary shell growth, with examples from brachiopods and molluscs. *Paleobiology*, 15(2): 147-164
- AIGNER T. (1982) - Calcareous tempestites: storm-dominated stratification in Upper Muschelkalk limestones (Middle Trias). In Seilacher & Einsele (eds): Cyclic and event stratification, *Springer Verlag*, Berlin: 180-198.
- AIGNER T. & BACHMANN G. H. (1992) - Sequence stratigraphic framework of the German Triassic. *Profil*, 1: 1-2
- AIGNER T., HADGORN H., MUNDLOS R. (1978) - Biohermal, biostromal, and storm-generated coquinas in the Upper Muschelkalk. *Neues Jahrbuch Geol. Paläontol. Abh.*, 157: 42-52.
- ALMERAS Y. (1970) - Les Terebratulidae du Dogger dans le Mâconnais, le Mont d'Or et le Jura Meridional. *Doc. Lab. Géol. Fac. Sc. Lyon*, 39, 690 p.
- ALMERAS Y. (1980) - Révision systématique du genre *Sphenorhynchia* BUCKMAN, 1918 (Brachiopoda, Rhynchonellidae), *Géobios*, Lyon, 13 (3), 327-409
- ALMERAS Y., BOULLIER A., LAURIN B. (1990) - Les zones de brachiopodes du jurassique en France. *Ann. Sc. Univ. Franche-Comté*, 10 (4): 1-28
- ARKELL W. J. (1930) - A comparison between the Jurassic rocks of the calvados coast and those of southern England. *Proc. Geol. Ass.*, 41: 396-411
- ARKELL W. J. (1933) - The Jurassic system in Great Britain. *Clarendon Press*, Oxford, 681 p.
- C. BABIN et M. GLEMAREC (1971) - Ecologie et paléocologie des bivalves marins des sédiments meubles. *Haliotis*, 1, n° 2, 105-125.
- BABIN C., DELANCE J.-H., EMIG C., RACHEBOEUF P.R. (1990) - Brachiopodes et mollusques bivalves: concurrence ou indifférence, *Géobios*, Mém. sp.14: 35-44.
- BACHMANN (1979) - Bioherme der Muschel *Placunopsis ostracina* v. Schlotheim und ihre Diagenese. *Neues Jahrbuch Geol. Paläontol. Abh.*, 158, 3: 381-407
- BAGUE M. (1952) - Les Zeilleridae de la zone à "Terebratula" digona var. minor Martin en Côte-d'Or. *Bulletin Scientifique de Bourgogne*, XIII: 13-38.
- BAMBACH R.K. (1983) - Ecospace utilization and guilds in marine communities through the Phanerozoic. in Tevesz M.J.S. & McCall P.L.(eds.): Biotic interactions in recent and fossil communities, *Plenum Press*, New-York: 719-746
- BANERJEE I. and KIDWELL MS.M. (1991) - Significance of molluscan shell beds in sequence stratigraphy: an example from the Lower Cretaceous Mannvill Group of Canada. *Sedimentology*, 38: 913-934.
- BASSOULET J. P., BERNIER P., CONRAD M.A., DELOFFRE R., JAFFREZO M. (1978) - Les algues Dasycladales du Jurassique et du Crétacé. *Géobios*, Mém. spéc. n°2, 330 p.
- BEUS S.S. (1984) - Fossil associations in the High Tor limestone (Lower Carboniferous) of South Wales. *Journal of Paleontology*, 58, 3: 651-667.
- BEGON M., HARPER J. L., TOWNSEND C. R. (1986) - Ecology: Individuals, Populations, and Communities. *Sinauer Associates*, Sunderland, Massachusetts: 876p.

- BENNETT K.D. (1990) - Milankovich cycles and their effects on species in ecological and evolutionary time. *Paleobiology*, 16(1): 11-21
- BERGER W.H. (1982) -Deep-sea stratigraphy: Cenozoic climate steps and the search for chemico-climatic feedback. In Seilacher & Einsele (eds): *Cyclic and event stratification*, Springer Verlag, Berlin: 121-157
- BERNIER P. (1984) - Les plates-formes carbonatées du Kimméridgien et du Portlandien dans le Jura méridional. Doc. Lab. Géol. Lyon, n° 92 (fasc. 2): 445-803.
- BLOOS G. (1982) - Shell beds in the Lower Lias of South Germany-Facies and Origin. In Seilacher & Einsele (eds): *Cyclic and event stratification*, Springer Verlag, Berlin, p. 223-239
- BODZIOCH A. (1985) - Palaeoecology and sedimentary environment of the Terebratula beds (Lower Muschelkalk) from Upper Silesian (South Poland). *Annales Soc. Geol. Poloniae*, 55, 1/2: 127-138.
- BODZIOCH A. (1989) - Biostratinomy and sedimentary environment of the echinoderm-sponge biostromes in the Karchowice beds, middle Triassic of Upper Silesia. *Annales Soc. Geol. Poloniae*, 59: 331-350.
- BONTE A., COLBEAUX J.-P., THIERRY J. (1985) Le Jurassique. In Colbeaux (coord.): *Géologie du Boulonnais*, Parc Naturel Régional du Nord-Pas de Calais: 44-65
- BONTE A., COLLIN J.-J., GODFRIAUX I., LEROUX B. (1958) - Le Bathonien de la région de Marquise. Le Wealdien du Boulonnais. *Bull. Cart. Géol. France*, 255, 56 : 1-28
- BOULLIER A. (1976) - Les Térébratulidés de l'Oxfordien du Jura et de la bordure sud du Bassin de Paris. *Thèse Univ. Besançon*, 457 p.
- BOULLIER A., ALMERAS Y., LEBERT (1987) - Le Genre *Caryona* COOPER, brachiopode térébratulidé Jurassique du Haut-Maine nord (France). *Ann. Sc. Univ. Besançon*, 8 : 9-36
- BOULLIER A., DELANCE J.H., EMIG C.C., D'HONT J.L., GASPARD D. & LAURIN B. (1976) - Les populations actuelles de *Gryphus vitreus* (Brachiopoda) en Corse. Implications paléontologiques. In Racheboeuf P.R. & Emig C.C. (Eds): *Les brachiopodes actuels et fossiles*, *Biostratigr. Paléozoïque*, 4 : 179-196.
- BRENCHLEY P.J. and COCKS R.M. (1982) - Ecological associations in a regressive sequence : the latest Ordovician of the Oslo-Assker district, Norway. *Palaeontology*, 25, 4: 783-815
- BUFFETAUT E. & THIERRY J. (1977) - Les crocodiliens fossiles du Jurassique moyen et supérieur de Bourgogne. *Géobios*, Lyon, 10(2): 151-194
- COLLINS M. J. (1991) - Growth rate and substrate-related mortality of a benthic brachiopod population., *Lethaia*, Oslo, 24: 1-11
- CONNELL J. H. & SLATYER R. O. (1977) - Mechanisms of successions in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist*, 111 (982) : 1119-1144
- CONTINI D. (1979) - Relations entre les bassins sédimentaires souabo-lorrains et jurassico-dauphinois au Dogger. Naissance, évolution et disparition d'une plate-forme carbonatée. Symposium "Sédimentation jurassique Ouest-Européen", ASF ed., 125-134
- CONTINI D. (1984) - Jura . In *Jurassique moyen* (S. Elmi coord.)in *Synthèse Géologique du Sud-est de la France*. Mém. BRGM n°104, 191-195

CONTINI D. & ROLLET A. (1968) - Les digonelles du Callovien inférieur du Jura franc-comtois. *Bull. Féd. Soc. Hist. Nat. Franche-Comté*, t.70, 3: 1-5

CONTINI D., BONNOT A. ET MARCHAND D. (1990) - Le passage Dogger-Malm en bordure de la chaîne de l'Heute. *Ann. Sc. Univ. Franche-Comté*, 4 (9): 17-25

COPE J.C.W., DUFF K.L., PARSONS C.F., TORRENS H.S., WIMBLEDON W.A., WRIGHT J.K. (1980) - A correlation of Jurassic rocks in the British Isles. Part 2: Middle and Upper Jurassic. *Geol. Soc London Sp. Rep.*, 14, 73p.

COURVILLE P. et GARCIA J.P. (1989) - Bioconstructions de la carrière de Roche à Etrochey, Côte-d'Or. *Bull. de l'Association Géologique Audoise*, n°11: 25-32

CURNELLE R. & DUBOIS P. (1986) - Evolution mésozoïque des grands bassins sédimentaires français: Bassin de Paris, Bassin d'Aquitaine et du Sud-Est. *Bull. Soc. Géol. France*, sér. 8, t. 2, n°4: 529-546

CURRY G.B. (1982) - Ecology and population structure of the Recent brachiopod *Terebratulina* from Scotland. *Paleontology*, 25, 2: 227-246.

DASSIBAT C., DORE F., KUNTZ G., LE GALL J., RIOULT M., VERRON G. (1982) - Notice explicative de la feuille Alençon (carte géologique de la France 1/50000). B.R.G.M. éd., 70 p.

DAVID B. & LAURIN B. (1989) - Déformations ontogénétiques et évolutives des organismes: l'approche par la méthode des points homologues. *C.R. Acad. Sc. Paris*, t. 309: 1271-1276

DE KEYSER T.L. (1977) - Late Devonian (Frasnian) brachiopod community patterns in western Canada and Iowa. *J. of Pal.*, 51, 1: 181-196.

DEBRAND-PASSARD S., MARCHAND D., LORENZ J. & G.-S. ODIN. (1980) - Les variations de faciès dans le département du Cher à la limite Dogger-Malm. Tentative de reconstitution paléogéographique. *Bull. Soc. Géol. France*, t.22, n°4: 567-572

DELANCE J.-H. (1974) - Zeilleridés du Lias d'Europe occidentale. *Mém. géol. Univ. Dijon*, n° 2, 406p.

DELANCE J.-H., LAURIN B. (1983) - Contrôle de l'évolution des brachiopodes mésozoïques par les facteurs de l'environnement. In Chalaine J. (éd.) "Modalités, rythmes et mécanismes de l'évolution biologique", CNRS édit.: 91-99.

DELANCE J.-H. & MENOT J.-C. (1968) - Observations sur l'écologie des brachiopodes dans le complexe récifal de la vallée de l'Yonne. *Bull. Soc. Géol. France, Paris* 10(3) : 336-340

DELANCE J.-H., LAURIN B., MARCHAND D. (1979) - Observations sur la stratigraphie du Bathonien et du Callovien inférieur dans la région de Saint-benin-d'Azy (Nièvre). *Bull. Sc. de Bourgogne*, t. 32, 2: 71-95

DELANCE J.H., GARCIA J.P., LAURIN B. (1993) - Enchaînement de communautés à brachiopodes: succession et remplacements en sédimentation discontinue (Jurassique moyen, Bourgogne, France). *Palaeoecology, Palaeoclimatology, Palaeogeography*, 100: 169-182

DELANCE J.-H., LABLANCHE G., CLOZIER L. (1988) - Notice explicative de la feuille Nevers (carte géologique de la France 1/50000), BRGM édit.. 55 p.

DERCOURT J., ZONENSHAIN L.P., RICOU L.E., KAZMIN V.G., LE PICHON X., KNIPPER A.L (1985) - Présentation de neuf cartes paléogéographiques au 1/20000000 s'étendant de l'Atlantique au Pamir pour la période du Lias à l'actuel. *Bull. Soc. Géol. France*, t.1 (5): 637-652

- DOHERTY P.J. (1979) - A demographic study of a subtidal population of the New Zealand articulate brachiopod *Terebratella inconspicua*. *Marine Biology*, 52 : 331-342
- DOUGLAS J. A. & ARKELL W. J. (1928) - The stratigraphical distribution of the Cornbrash. I -The South-Western Area. *Quat. Jour. Geol. Soc.*, 84: 117-178.
- DOUGLAS J. A. & ARKELL W. J. (1932) - The stratigraphical distribution of the Cornbrash. II -The North-Eastern Area. *Quat. Jour. Geol. Soc.*, 88: 112-170.
- DUGUE O. (1989) - Géodynamique d'une bordure de massifs anciens. La bordure occidentale du bassin anglo-parisien au Callovo-Oxfordien. *Thèse Univ. Caen*, 593p.
- DUMANOIS A. (1982) - Les huîtres des Marnes à *Ostrea acuminata* de Bourgogne. *Thèse Univ. Dijon*, 154 p.
- DURINGER P. (1982) - Sédimentologie et paléoécologie du Muschelkalk supérieur et de la Lettenkohle (Trias germanique) de l'Est de la France. *Thèse 3ème cycle Univ. Strasbourg*, 92 p.
- DURINGER P. (1985) - Stratégie adaptative de croissance de *Placunopsis ostracina* Schlotheim, épizoaire du Muschelkalk supérieur (Trias germanique, Est de la France). *Neues Jahrbuch Geol. Paläontol. Mh.* 164 : 1-22
- EINSELE G. (1991) -Submarine mass-flow deposits and turbidites. *In: Cycles and Events in Stratigraphy* (Einsele G., Ricken W., Seilacher A., eds.), *Springer Verlag*, Berlin, : 313-339
- EINSELE & SEILACHER A. (1991) - Distinction of tempestites and turbidites. *In: Cycles and Events in Stratigraphy* (Einsele G., Ricken W., Seilacher A., eds.), *Springer Verlag*, Berlin: 377-382
- EMIG C.C. (1985) - Distribution et synécologie des fonds à *Grypheus vitreus* (Brachiopodes) en Corse. *Mar. Biol.*, 90, 1: 139-146.
- EMIG C.C. & ARNAUD P.M. (1988) - Observations en submersible sur la densité des populations de *Gryphus vitreus* (Brachiopode) le long de la marge continentale de Provence (Méditerranée nord-occidentale). *C. R. Acad. Sc. Paris*, 306 : 501-505
- EMIG C.C. (1988) - Les brachiopodes actuels sont-ils de bons indicateurs (paléo)-bathymétriques? *Géo.l Méd.*, 15, 1: 65-71.
- FILY G. (1974) - Le bathonien au Nord de Caen. *C.R. Acad Sc. Paris*, t. 278: 3039-3042
- FILY G. (1975) - La série bathonienne de Saint-Germain -Le-Vieux (Campagne de Sées, Normandie): un conglomérat de roches paléozoïques intercalé au sein de dépôts carbonatés. Implication paléogéographique. *Bull. Soc. Géol. France*, 17, 4: 570-576.
- FILY G. (1978) - Les paléocourants du Bathonien moyen au Bathonien supérieur dans le Nord de la Campagne de Caen (Normandie). *Sedimentary Geol.*, Amsterdam, 20 (1): 49-74
- FILY G. & RIOULT M. (1978) - Contrôle sédimentaire et paléogéographique des biohermes à Eponges calcaires: exemples du Bathonien supérieur de Normandie (France). *C.R. Acad Sc. Paris*, 287: 587-590
- FILY G. & RIOULT M. (1981) - Development of relief on a Middle Jurassic cemented sea-floor: underwashing of a sponge micro-atoll prior to cementation and colonization in the Bathonian of Normandy. (Discussion of Fürsich & Palmer, 1979). *Sedimentology*, 28, 2, 133--139
- FISCHER (1991) - Orbital cyclicity in Mesozoic strata. *In: Cycles and Events in Stratigraphy* (Einsele G., Ricken W., Seilacher A., eds.), *Springer Verlag*, Berlin: 48-62

- FLOQUET M., LAURIN B., LAVILLE P., MARCHAND D., MENOT J.-C., PASCAL A., THIERRY J. (1989) - Les systèmes sédimentaires bourguignons d'âge bathonien terminal-callovien. *Bull. Centre Rech. Expl. Prod. Elf-Aquitaine*, Pau, 13 (1): 133-165.
- FLOQUET M., JAVAUX C., MENOT J.-C., PURSER B. H. (1991) - Sédimentation, diagenèse et séquences de dépôt dans les séries carbonatées de plate-forme d'âge bathonien à oxfordien en Bourgogne. *A.S.F. édit.*, 175 p., 50 fig.
- FÜRSICH F.T. & ABERHAN M. (1990) - Significance of time-averaging for paleocommunity analysis. *Lethaia*, Oslo, 23:143-152
- FÜRSICH F.T. & PALMER T.J. (1979) - Development of relief on a Middle Jurassic cemented sea-floor: origin of submarine pseudo-anticlines in the Bathonian of Normandy. *Sedimentology*, 26(3): 441-452
- GAETANI M., SACCA D. (1983) - Brachiopodi Neogenici e Pleistocenici della provincia de Messina e della Calabria meridionale. *Geologica Rom.*, 22: 1-43.
- GAILLARD C. (1983) - Les biohermes à spongiaires et leur environnement dans l'Oxfordien du Jura Méridional. *Doc. Lab. Géol. Lyon*, n° 90: 515 p., 187 fig.
- GARCIA J.-P. (1988). - Dynamique des communautés benthiques à brachiopodes et variabilité morphologique le long des séquences sédimentaires (Bathonien supérieur-Callovien inférieur); région de Buffon, Côte d'Or. - D.E.A. SEDIPAL Univ. Bourgogne, Dijon. 29 p. (inédit).
- GARCIA J.-P. et LAURIN B. (1989)- Communautés à brachiopodes et discontinuités dans le Jurassique moyen de la plate-forme bourguignonne. Livre des résumés colloque "enregistrement de l'eustatisme sur les marges ouest téthysiennes au Mésozoïque", Lyon,: 38-39
- GARCIA J.P., COURVILLE P., LAURIN B., THIERRY J., 1989 . Dégradation différentielle et encroûtement de constructions à Madréporaires dans le Callovien inférieur (Jurassique moyen) d'Étrochey (Côte d'Or). *Bull. Soc. Géol. France*, sér. 8, 5 (6): 1217-1225.
- GASPARD Danièle (1989) - Quelques aspects de la biodégradation des coquilles de brachiopodes; conséquences sur leur fossilisation. *Bull. Soc. Géol. France*, t.5, 6: 1207-1216
- GELY J.-P. & LORENZ J., (1991) - Analyse séquentielle du Jurassique (Hettangien à Callovien) du sondage de Couy (Bassin Parisien). *C. R. Acad. Sci. Paris*, t. 313, sér. II: 347-353
- GOODWIN & ANDERSON (1985) - Punctuated agradation cycles: a general hypothesis of stratigraphic accumulation. *J. of Geology*, 93: 515-530
- GOULD S.J. (1977) - Ontogeny and phylogeny. *Harvard Univ. Press*, 501 p.
- GOULD S. J. (1985) -The paradox of the first tier: an agenda for paleobiology. *Paleobiology*, 11 (1): 2-12
- GUILLIER A. (1886) - Géologie du département de la Sarthe. *Monnoyer édit.*, Le Mans, 430p.
- GUILLOCHEAU F. (1990) - Stratigraphie séquentielle d'un bassin de plate-forme: l'exemple du Dévonien armoricain. *Thèse Doc. Sc. Nat. Strasbourg*, 257 p.
- GUILLOCHEAU F. (1991) - Modalités d'empilement des séquences génétiques dans un bassin de plate-forme (Dévonien armoricain): nature et distorsion des différents ordres de séquences de dépôts emboîtés. *Bull. Centres Rech. Expl. Prod. Elf-Aquitaine*, 15 (2): 383-410, 21 fig.

HADGORN H. (1982) - The "Bank der kleinen Terebrateln" (Upper Muschelkalk, Triassic) near Schwäbisch Hall (SW-Germany)- a tempestite condensed horizon. In: Seilacher & Einsele (eds): *Cyclic and event stratification*, Springer Verlag, Berlin: 263-285

HAQ, HARDENBOL I., VAIL P.R. (1987) - Chronology of fluctuating sea-levels since the Triassic. *Science*, vol. 235: 1156-1167

HOLLOWAY S. (1983) - The shell-detrital calcirudites of the Forest Marble Formation (Bathonian) of southwest England. *Proc. Geol. Ass.*, 94 (3): 259-266

JACQUIN T., ARNAUD-VANNEAU A., ARNAUD H, RAVENNE C., VAIL P.R. (1991) - Systems tracts and depositional sequences in a carbonate setting : a study of continuous outcrops from platform to basin at the scale of seismic lines. *Marine and Petroleum Geology*, 8: 122-139

JACQUIN T., GARCIA J.-P., PONSOT C., THIERRY J., VAIL P.R. (1992)- Séquences de dépôt et cycles régressif/transgressifs en milieu marin carbonaté: application au Dogger du Bassin de Paris. *C.R. Acad. Sc. Paris*, t. 315: 353-362

JAVAUX C. (1992) - La plate-forme parisienne et bourguignonne au Bathonien terminal et au Callovien. *Mém. Géol. Univ. Dijon*, 16, 342 p., 177 fig.

JOHNSON A. (1984) - Paleobiology of the families Propeamussidae, Pectinidae in the Jurassic of Europe. *Zitteliana*, München, 11, 235 p., 11 pl.

JOHNSON E. and LESCINSKY H. (1986) - Depositional dynamics of cyclic carbonates from the interlake group (Lower Silurian) of the Williston Basin. *Palaios*, 1: 111-121.

JUIGNET P. et LEBERT A. (1986) - Notice explicative de la feuille Mamers (carte géologique de la France 1/50000). *B.R.G.M. édit.*, 38 p.

JUIGNET P., LEBERT A., LE GALL J. (1984) - Notice explicative de la feuille Fresnay -sur-Sarthe (carte géologique de la France 1/50000). *B.R.G.M. édit.*, 56 p.

JUIGNET P., LEBERT A., MARY G., VAUTRELLE C. (1989) - Notice explicative de la feuille Beaumont-sur-Sarthe (carte géologique de la France 1/50000). *B.R.G.M. édit.*, 63 p.

KENDALL G. & SCHLAGER W. (1981) - Carbonates and relative sea level. In *Carbonate Platform of the Passive Type Continental Margins, Present and Past* (Eds. M.B. Cita and W.B.F. Ryan) *Mar. Geol.*, 44: 181-212.

KIDWELL S.M. (1986) - Taphonomic feedback in Miocene assemblages: testing the role of dead hardparts in benthic communities, *Palaios*, 1: 239-255

KIDWELL S.M. (1989) - Stratigraphic condensation of marine transgressive records: origin of major shell deposits in the Miocene of Maryland., *J. of Geology*, Chicago. 97: 1-24

KIDWELL S.M. (1990) - Phanerozoic evolution of macroinvertebrate shell accumulations: preliminary data from the Jurassic of Britain. In *Paleocommunity Temporal Dynamics* (W. E. Miller III, éd.), *Paleontol. Soc. Spec. Publ.*, 5: 309-327

KIDWELL S.M. (1991a) - The stratigraphy of shell concentrations. In Allison et Briggs (eds.): *Taphonomy : Releasing the data locked in the fossil record*, Plenum Press, New-York, 9: 211-290.

KIDWELL S.M. (1991b) - Taphonomic feedback (live/dead intetations) in the genesis of bioclastic beds : keys to reconstructing sedimentary dynamics. In : *Cycle and events in stratigraphy* (Einsele G. et al. eds), *Springer Verlag*, Berlin: 268-282.

KIDWELL S.M. (1991c) - Condensed deposits in siliciclastic sequences : expected and observed features. In : Cycle and events in stratigraphy (Einsele G. *et al.* eds), Springer Verlag, Berlin: 682-695.

KIDWELL S.M. and BOSENCE D. (1991) - Taphonomy and time-averaging of marine shelly faunas. In Allison et Briggs (eds.): *Taphonomy : Releasing the data locked in the fossil record*, Plenum Press, New-York, 9: 115-209.

KIDWELL S.M. & JABLONSKI D. (1983) -Taphonomic feedback. Ecological consequences of shell accumulation. In: Tevesz M.J.S. & McCall P.L. (eds.) *Biotic interactions in recent and fossil communities*, Plenum Press, New-York: 195-248

KREISA R.D. & BAMBACH R.K. (1982) - The role of storm processes in generating shell beds in Paleozoic shelf environnements. In Seilacher & Einsele (eds): *Cyclic and event stratification*, Springer Verlag, Berlin: 200-207

KUNTZ G., MENILLET F., LE GALL J., RIOULT M. (1989) - Notice explicative de la feuille Argentan (carte géologique de la France 1/50000), BRGM édit., 99 p.

LABLANCHE G., MARCHAND D., DEBRAND-PASSARD S., GROS Y., MAGET P. (1992 à paraître) - Notice explicative de la feuille Nérondes (carte géologique de la France 1/50000).

LABLANCHE G., MARCHAND D., DEBRAND-PASSARD S., GROS Y., MAGET P. (1993 à paraître) - Notice explicative de la feuille Dun-sur-Auron (carte géologique de la France 1/50000).

LABLANCHE G., MARCHAND D., DUBUGET M., GARCIA J.-P. (1991)- Lithostratigraphie et structuration du sous-bloc biturige (sud du bassin de Paris) au Dogger et au Malm. *Géologie de la France*, 2, : 31-38

LACOMBE P., N'GOMA C., VINCENT E. (1985) - La carrière de Laives. In: Berbey *et al.*, Etudes de formations carbonatées jurassiques du Chalonnais. *DEA Univ. Bourgogne*, 49 p.

LAURIN B. (1972)- Etude de quelques formes de rhynchonelles du Callovien inférieur de Côte-d'Or. Thèse 3ème cycle, Dijon, 115 p.

LAURIN B. (1974)- Etude sur la structure et la variabilité de l'espèce *Burmirhynchia latiscensis* nov. sp., Bull. Soc. Géol. France, sér. 7, 16 (4): 396-404.

LAURIN B. (1980)- Ardenne et Boulonnais. In: Jurassique Moyen (J. Thierry, coord.). In: Synthèse Géologique du Bassin de Paris (C. Mégrien & F. Mégrien, coord.), Mém. BRGM, n° 101: 167-170.

LAURIN B. (1983)- Un test du "bottle neck effect"(Stanley, 1978) en tant que modalité évolutive chez les rhynchonelles (brachiopodes) jurassiques. In: Modalités et rythmes de l'évolution (J. Chaline coord.), CNRS édit.,: 155-164.

LAURIN B. (1984)- Les rhynchonelles des plates-formes du Jurassique moyen en Europe occidentale. *Cahiers de paléontologie*, CNRS édit. , 465 p.

LAURIN B. (1989) - Hétérochronies, variabilité morphologique et tendances évolutives chez les brachiopodes jurassiques. *Géobios*, mém. sp., Lyon, 12 :257-267

LAURIN B., GARCIA J.P., MARCHAND D., THIERRY J. (1990) - Hiérarchisation et datation des discontinuités sédimentaires; démarches et limites dans le Jurassique moyen de la plate-forme bourguignonne. *Bull. Soc. géol. France.* (8), 6: 975-983

LAVILLE P., CUSSEY R., DURAND J., FLOQUET M. (1989) - Faciès, structure et dynamique de mise en place de dunes oobioclastiques au Callovien inférieur en Bourgogne. *Bull. Centres Rech. Explor.-Prod. Elf-Aquitaine*, 13, 2: 379-393

- LEDIER J. (1986) - Etude du bassin-versant du Sauzay (Nièvre). *Thèse Univ. Bourgogne*, 266 p.
- LEMOIGNE Y. & THIERRY J. (1968) - La paléoflore du Jurassique moyen de Bourgogne. *Bull. Soc. Géol. France*, Paris, 10 (3): 323-333
- LEMOINE M., DARDEAU G., DELPECH P.Y., DUMONT T., GRACIANSKY P.-C., GRAHAM R., JOLIVET R., ROBERTS D., TRICART P. (1989) - Extension synrift et failles transformantes jurassiennes dans les Alpes occidentales. *C. R. Acad. Sc.*, t. 309, sér. 2, p. 1711-1716
- LEVINTON J.S. (1970) - The paleontological significance of opportunistic species. *Lethaia*, Oslo, 3: 69-78
- LORENZ J., (1989) - Le Dogger du Berry. contribution à la connaissance des plates-formes carbonatées européennes au Jurassique. *Thèse Doct. Etat, Univ. P. et M. Curie Paris VI*, 394 p.
- LORENZ J., LEFAVRAIS A., DEPECHE F., LECLERC V., MARCHAND D., ROY B., TAUGOURDEAU (1987) - Forage scientifique de Sancerre-Couy (Cher). *Le Jurassique. Doc. BRGM*, 136: 19-26
- McCAMMON H. (1973) - The ecology of *Magellania venosa*, an articulate brachiopod. *J. of Paleontology*, 1.47, 2: 266-278
- McCAMMON H. M. & REYNOLS W.A. (1976) - Experimental evidence for direct nutrient assimilation by the lophophore of articulate brachiopods. *Marine Biology*, 34: 41-41
- McGHEE G.R. Jr (1980a) - Shell geometry and stability strategies in the biconvex Brachiopoda. *N. Jb. Geol. Paläont. Mh.*, 3 : 155-184
- McGHEE G.R. (1980b) - Shell form in the biconvex articulate Brachiopoda : a geometric analysis. *Paleobiology*, 6(1): 57-76
- McGHEE G.R. , BAYER U., SEILACHER A. (1991) - Biological and evolutionary responses to transgressive regressive cycles. *In : Cycles and events in stratigraphy (Einsele G. et al. eds)*, Springer Verlag, Berlin: 696-708.
- McKERRROW (1953) - Variation in the Terebratulacea of the Fuller's Earth Rock. *Quart. J. Geol. Soc.*, London, vol. 109: 97-124.
- MAGNIEZ J.-M., MARCHAND D., THIERRY J., VADET A. (1984) - Nouvelles observations (stratigraphie, biostratigraphie, paléogéographie, paléobiogéographie) sur les sédiments affleurants du Jurassique moyen et supérieur du Bas-Boulonnais. *C.R. Acad. Sc. Paris*, t. 298: 605-608
- MANGOLD C. (1971) - Stratigraphie des étages bathoniens et calloviens du Jura méridional. *Thèse Uni. Lyon*, 369 p.
- MARTIN J. (1878) - Description du groupe Bathonien dans la Côte-d'Or. *Mém. Acad. Dijon*, 2ème série, 5: 1-100.
- MASSE & PHILLIP J. (1989) - Les bioconstructions à *Placunopsis ostracina* v. Schlotheim dans le Ladinien supérieur de Provence (SE France). *Bull. Soc. Géol. France*, (8), t. 5, n°6: 1201-1206
- MENOT J. C. (1992 sous presse) - Notice explicative de la feuille La Charité- sur -Loire (carte géologique de la France 1/50000).
- MERCIER J. (1927) - Sur l'âge de la faune des assises argileuses de Lion-sur-Mer (Calvados). *Bull. Soc. Linn. Normandie* , sér.7, vol. 10, : 23-32.

- MERCIER J. (1928) - Etude sur le contact du Bathonien et du Callovien en Normandie et dans la Sarthe et sur l'équivalent du Cornbrash anglais. *Bull. Soc. Linn. Normandie*, sér.8, vol. 2 : 7-29.
- MERCIER J. (1929) - Observation géologique sur la région de Colleville-sur-Orne (Calvados). *Bull. Soc. Linn. Normandie*, sér.8, vol. 2: 71-72.
- MERCIER J. (1932 a) - Etudes sur les échinides du Bathonien de la bordure occidentale du bassin de Paris. *Imp. Le Tendre*, Caen, 273 p.
- MERCIER J. (1932 b) - A propos d'une note de W.J. Arkell sur la comparaison du Jurassique de la côte du Calvados et du sud de l'Angleterre. *Bull. Soc. Linn. Normandie*, sér.8, vol. 5: 12-14.
- MORESTIN B. (1982) - Les dispositifs biosédimentaires au Callovien dans la région d'Etrochey. *DEA Univ.Dijon*, 51p.
- MOORE R.C. (1965) - Treatise on Invertebrate Paleontology - Brachiopoda, part H1-2; *Geological Society of America and Univ of Kansas Press*.
- MUIR-WOOD H.M. (1934) - On the internal structure of some mesozoic Brachiopoda. *Phil. Trans. Roy. Soc. London*,: 511-567.
- MUIR-WOOD H.M. (1936) - A monograph of the brachiopoda of the British Great Oolite Series. Pt 1: The Brachiopoda of the Fuller's Earth. *Paleont. Soc.*, vol. 89: 1-144
- NOBLE J.P.A., LOGAN A., WEBB G.R. (1976) - The Recent *Terebratulina* community in the rocky subtidal zone of the Bay of fundy, Canada, *Lethaia*, 9: 1: 1-17.
- PAGE K.N. (1989) -A stratigraphical revision of the English Lower Callovian. *Proc. Geol. Ass.*, 100 (3): 363-382
- PALMER T.J. & FURSICH F.T. (1981) - Ecology of sponge reefs from the Upper Bathonian of Normandy. *Palaeontology*, vol. 24, 1: 1-23.
- PARENT H. (1945) - Remarques sur la faune bathonienne. Importance des brachiopodes pour la division du terrain bathonien en horizon distincts. *Bull. Soc. Géol. Nord*, : 96-126.
- PARSONS K.M., BRETT C.E. and MILLER K.B. (1987) - Taphonomy and depositional dynamics of Devonian shell-rich mudstones. *Palaeogeogr Palaeoclim. Palaeoecol.*, 63 : 109-139.
- PHILIPPE M. (1991) - Bois fossiles du Jurassique de Franche-Comté. *Thèse Univ. Lyon*, 226 p.
- PLUCHERY E. (1990) - Cycles sédimentaires dans le Bathonien de la région de Santenay (21). Le passage plate-forme proximale- plate-forme distale. *Rapport de Maîtrise, Univ. de Bourgogne*, 55 p.
- POISSON A. & RIOULT M. (1964) - Précisions sur le Callovien et l'Oxfordien aux confins des départements de l'Orne et de la Sarthe. *Bull. Soc. Linn. Norm.*, 10 sér., vol.5: 57-76
- RAT P. (1986) - Bourgogne Morvan. *Guides Géologiques Régionaux*. Masson édit., Paris, 216 p.
- RAUP D. (1966) - Geometric analysis of shell coiling : general problems. *J. of Pal.*, 41 (1): 43-65.
- PURSER B.H. (1975). Sédimentation et diagenèse précoce des séries carbonatées du Jurassique moyen de Bourgogne. *Thèse Doct. Sci. Univ. Paris-Sud, Orsay, France*, p.384.
- REBOURG C. (1982) - Etude stratigraphique et sédimentologique des formations Bathonien supérieur et Callovien de la région de Clamecy. *DEA Univ. Dijon*, 36 p.

- RICHARDSON J.R., (1981) - Brachiopods and pedicles. *Paleobiology*, 7 (1):87-95.
- RIOULT M. (1985) -Ecueils paléozoïques armoricains dans les mers jurassiques sur la bordure occidentale du Bassin parisien. Sédimentation et peuplements d'écueils. Com. Trav. Hist. & Scient. Poitiers, *Bull. Sect. Sciences*, 9: 177-183
- RIOULT M. & FILY G. (1975) -Faunes et formations jurassiques de la marge armoricaine du Bassin parisien (Normandie et Maine). *Livret- guide Excursion du groupe Français d'étude du Jurassique. Lab. Géol. Armoricaine, Univ. Caen*, 47 p.
- RIOULT M., COUTARD J.-P. de LA QUERIERE P., HELLUIN M., LARSONNEUR C., PELLERIN J., (1989) - Notice explicative de la feuille Caen (carte géologique de la France 1/50000). B.R.G.M., 104 p.
- RIOULT M., DUGUE O., JAN DU CHENE R., PONSOT C., FILY G., MORON J.M., VAIL P.R. (1991) - Outcrop sequence stratigraphy of the Anglo-Paris Basin, Middle to Upper Jurassic (Normandy, Maine, Dorset). *Bull. Centr. Rech. Expl. Prod. Elf-Aquitaine*, 15 (1): 101-194.
- ROLLET A. (1958) - Révision d'une espèce de *Zeilleridae* des "marnes de Champforgeron" de Besançon. *Ann. Scient. Univ. Besançon*, 8, p. 29-40
- ROLLET A. (1962) - Les genres *Obovothyris* et *Digonella* (Brachiopodes). Etude de quelques *Digonella* et définition de *Digonella sinuata nov. sp.* *Bull. Soc. géol. France*, t. 4, n° 2: 273-280
- ROLLIER L. (1916-1920) - Synopsis des Spirobraches (brachiopodes) jurassiques celto-souabes. *Mém. Soc. Pal. Suisse*, in vol. 41-44, 422 p.
- ROSENBERG G.D., HUGUES W.W. et TKACHUCK R.D. (1988) - Intermediary metabolism and shell growth in the brachiopod *Terebratulina transversa*. *Lethaia*, 21 : 219-230.
- ROY B. (1983) - Géologie, Geophysique, hydrogéologie des formations d'âge Jurassique moyen dans le nord ouest de la Nièvre. Thèse Univ. Dijon, 174 p.
- SARG J. F. (1988) - Carbonate sequence stratigraphy. In: *Sea-level Changes- An Integrated Approach* (Eds C. K. Wilgus et al.) *SEPM Spec. Pub.*, 42, 155-181
- SCHLAGER W. (1989) - Drowning unconformities on carbonate platforms. *SEPM Sp. Pub.*44: 15-25.
- SCOFFIN T. P. (1972) - Fossilization of Bermuda patch-reefs. *Science*, New-York, 178: 1280-1282
- SEILACHER A. (1991) - Events and their signatures- an overview. In: *Cycles and Events in Stratigraphy* (Einsele G., Ricken W., Seilacher A., eds.), *Springer Verlag*, Berlin, p. 222-226
- SEILACHER A. & AIGNER T. (1991) - Storm deposition at the bed, facies and basin scale. In *Cycles and Events in Stratigraphy* (Einsele G., Ricken W., Seilacher A., eds.), *Springer Verlag*, Berlin, p. 249-267
- SEPKOSKI J.J. (1979) - A kinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity, II. Early Phanerozoic faunas and multiples equilibria. *Paleobiology*, 5 : 222-252
- SEPKOSKI J.J. (1988) - Alpha, beta, or gamma : where does all the diversity go ? *Paleobiology*, 14 (3): 221-234.
- SEPKOSKI J.J. , BAMBACH R.K. DROSER M.L. (1991) - Secular changes in Phanerozoic event bedding and the biological overprint. In : *cycles and events in stratigraphy* (Einsele G. et al. eds), *Springer Verlag*, Berlin, 298-312.

- STEWART I.R. (1981) - Population structure of articulate brachiopod species from soft and hard substrates. *New Zealand Journal of Zoology*, 8: 197-207.
- SURLYK F. (1972) - Morphological adaptations and population structures of the danish chalk brachiopods (Maastrichtian, upper Cretaceous). *Kon. Dan. Vid. Sels. Biol. Skrift.* 19(2) : 53p.
- THOMAS P. Y (1990) - Etude d'une coupe dans le Jurassique moyen: la Ferme de Blin, Druyes-les-Belles-Fontaines. Rapp. Maîtrise Univ. Bourgogne, 40 p.
- TARKOWSKI R., THIERRY J., MARCHAND D., MANGOLD C., DELANCE J.-H., GARCIA J.-P., LAURIN B., (1993)- L'"Oolithe de Balin" (Pologne méridionale): nouvelles observations et interprétations stratigraphiques; soumis à *Géobios* (à paraître)
- THIERRY J. (1965) - Etudes stratigraphiques sur le Jurassique du Châtillonnais. Dipl. Et. Sup., Univ. Dijon. 166 p.
- THIERRY J. (1966) - Analyse stratigraphique de la série Bathonien-Oxfordien du Chatillonnais *Bull. Soc. Géol. France*, T. 8, 5: 642-651
- THIERRY J. (1968) - Quelques précisions sur le Callovien du Châtillonnais. *Bull. Soc. Géol. Fr.*, 10 (3): 334-335.
- THIERRY J. (1971) - Observations sur le Callovien de la bordure Nord-Est du Massif Central. *Bull. Soc. géol. Fr.* Paris, (7), 13 (1-2),17-27.
- THIERRY J. (1980) - Jurassique moyen: Bourgogne et Nivernais. In: C. Mégnien et F. Mégnien (Coord.), *Synthèse géologique du bassin de Paris*- vol.1- Stratigraphie et Paléogéographie. Mém. BRGM 101, p. 154-160.
- THIERRY J. (1985) -*Coniporella micromera*, algue dasycladale des calcaires calloviens d'Etrochey (Côte-d'or) et son environnement biosédimentaire. *Bull. Mus. Hist. Nat. Paris.*, 7 , sect. C (2): 115-129
- THIERRY J. & TINTANT H. (1971) - In Cariou *et al.* . La succession des faunes dans le Callovien français, Mém. BRGM, 75: 665-695.
- THIERRY J., CARIOU E., CONTINI D., MARCHAND D., RIOULT M. - Etage Callovien. résumés *3rd Int. Symp. Jurassic Stratigraphy*, Poitiers, 1991, p. 131.
- TINTANT H. (1963) - Observations stratigraphiques sur le Jurassique moyen de Côte-d'Or. *Bull. Sc. de Bourgogne*, t. 21: 93-117.
- VACELET J. (1984) - Les éponges dans les récifs actuels et fossiles. *Oceanis*, Paris, 10 (1): 99-110
- VAIL P.R. (1991) - Sequence stratigraphy workbook. Ecole stratigraphie séquentielle, Dijon, juin 1991. 349 p. (inédit)
- VAIL P.R., AUDEMARD F., BOWMAN S., EISNER P., PEREZ-CRUZ G.A. (1991) - The stratigraphic signatures of tectonics, eustasy and sedimentology - An overview. In *Cycles and events in stratigraphy* (G.Einsele et al. Eds). Springer Verlag, Berlin: 617-659.
- VAIL P.R., COLIN J.P., Du CHENE R.J., KUCHLY J., MEDIAVILLA D. & TRIFILIEFF V. (1987) - La stratigraphie séquentielle et son application aux corrélations chronostratigraphiques dans le Jurassique du Bassin de Paris. *Bull. Soc. géol. Fr.* Paris, (8), 3 (7): 1301-1322.
- VAIL P.R., MITCHUM R.M. & THOMSON III S. (1977). Global cycles of relative changes of sea level. *Mem. Am. Assoc. Petrol. Geol.*, 26: 63-97.

VAN WAGONER J.C., MITCHUM R.M., CAMPION K.M., RAHMAIAN V.D. (1990). Siliciclastic Sequence Stratigraphy in Well Logs, Cores, and Outcrops : Concepts for High-Resolution Correlation of Time and Facies. *AAPG Methods in Exploration Series*, 7, 55 p.

VASSEUR (1984) - Les peuplements sessiles sciaphiles des récifs coralliens de la région de Tuléar (SW de Madagascar). résultats synthétiques. *Oceanis*, Paris, 10 (1): 51-83

WALTER B. (1969) - Les bryozoaires jurassiques en France. *Doc. Labl. géol. Fac. Sc. Lyon*, 35, 328p.

WESTERMANN G. (1984) - Gauging the duration of stages: a new approach for the Jurassic. *Episodes*, 7, (2): 26-28.

WILLIAMS A., LOCKELY M.G. and HURST (1981) - Benthic palaeocommunities represented in the Ffairfach group and coeval Ordovician successions of Wales. *Palaeontology*, 24 (4): 661-694.

ZIEGLER P.A. , COCKS I.R.M., BAMBACH R.K. (1968) - The composition and structure of Lower Silurian Marine communities. *Lethaia*, 1: 1-27.

ZIEGLER P.A. (1982) - Geological atlas of Western and Eastern Europ. *Elsevier Sci. Pub. Corp.*, 130p. 44 pl.

ZIEGLER P.A. (1985) - Evolution of the arctic North-Atlantic and the Western Tethys. AAPG mém. n°43, 197 p.

ANNEXES

INDEX

**LISTE DES CODES ET LOCALISATION
DES PRINCIPAUX AFFLEUREMENTS CITES DANS LE TEXTE**

COUPE	CODE	CARTE 1/50000	X	Y	TYPE ET LIEU
AMFREVILLE	AMF	Caen	412,5	175,25	bord de route
BUFFON	BUFF	Noyers	746,8	297,4	carrière "En Charibeu"
CAMPAGNETTES	CAMP	Caen	411,6	175,8	carrière
LA CELLE	CEL	St-Amand-Mrd	609	196,6	carrières
CHAMPLEMY	CHPLY	Prémery	678	256,5	route D 977
CHASSAGNE	CHASSA	Chagny	781,9	218,2	carrière
CHASSIGNELLES	CHASS	Tonnerre	739,1	307	carrière et route
CHATEAUVILLAIN	CHTV	Chateaufvillain	794,4	344	autoroute A26
CHATILLON (GARE)	GAR	Châtillon	767,8	322,5	tranchée SNCF
CHAULGNES	CHL	Nevers	658,2	236	coupe de butte
CLERON	CLER	Quingey	882,8	239,6	bord de route
CROTENAY	CROT	Champagnole	867,2	200	falaise naturelle
CRY	CRY	Tonnerre	743,2	303,2	carrière
DIJON-TALANT	BEL	Gevrey	802,6	262,3	carrière
EPEUGNEY	EPP	Quingey	880,5	241	bord de route
ESCOVILLE	ESC	Caen	413,5	169,8	carrière
ETROCHEY (ROCHE)	ETRR	Les Riceys	763,8	323	carrière "de Roche"
ETROCHEY (D)	ETRD	Les Riceys	763,5	323,1	carr. "Les Mergerons"
FERME DE BLIN	BLIN	Courson	683,6	282,6	coupe ancienne voie ferrée
FRESNE D'ARGENCE	ARG	Caen	418,1	162,5	carrière
JUGY	JUG	Chalon/Saône	793,3	181	carrière
LADOIX	BUI	Beaune	793,3	235,8	carrière "des Buis"
LADOIX	THE	Beaune	792,9	235,3	carrière "La Thébaïde"
LAIGNES	VAL	Châtillon	750,8	317,2	route "Val de Laignes"
LAIVES	LAI	Chalon/Saône	792	184,8	carrière
LA MANSE	MAN	Clamecy	692,3	271,3	chemin et carrière
LA SERREE	POI	Beaune	795,2	241,5	carrière
LES QUARTS	QART	Chagny	781	213,2	carrière
LUC -SUR-MER	LUC	Caen	404,2	182,9	falaises
MAIGNÉ	MAIG	Loué	422,5	328,7	tranchée autoroute A 11
MAIZIERES	MAIZ	Ornans	886,5	241,5	bord de route
MELONDE	MEL	Chagny	781,1	213,7	carrière
MOREY-ST-DENIS	MSD	Gevrey	798,3	248	carrière
PRENOIS	PRE	St-Seine	792,5	266	carrière
PRENOVEL	FAN	Morez	868,4	172,9	bord de route
SAINT-AUBIN	SAUB	Courseulles			falaise
SAINT-BENIN - (Le Châlet)	SBA	St -Saulge	682,9	223,3	route D978
SAINT-BENIN - (Bois-d'Azy)	SBA	St -Saulge	681,8	223,7	route D978
SAINT-MAURICE	SMA	Clamecy	689,9	277,5	carrière
SANCE	SAN	Mâcon	791,5	153,2	liaison autoroute A6-A43
SEES	SEES	Sées	441,2	101,3	tranchée route
LA SOULAINÉ	SOUL	St-Amand-Mrd	592	197,8	carrière du Plessis
TARCENAY	TARC	Ornans	886,8	246,6	carrière
VAL-SUZON	VSUZ	St-Seine	791,5	271	route
VENDOEUVRE	VEN	Le Mans	430,8	334,5	tranchée autoroute A 11
VOUTENAY/CURE	VOUT	Vermenton	707	285,8	route D 950

ECHELLE DE REFERENCE CHRONOSTRATIGRAPHIQUE (REVISION J. THIERRY)

BOREAL / SUB-BOREAL REALM

SUB-MEDITERRANEAN REALM

SEQUENCE STRATIGRAPHY

NORTHERN PARIS BASIN (BOULONNAIS, NORMANDY, MAINE), ENGLAND (DORSET-YORKSHIRE)/SCOTLAND, WESTERN GERMANY (SWABIA/FRANCONIA) AND SWITZERLAND

SOUTHERN PARIS BASIN (SARTHE, POITOU, BERRY, BURGUNDY, LORRAINE) AND AQUITAINE, PYRENEES, ALPS, JURA; ITALY, SPAIN (IBERIC AND BETIC RANGES) AND PORTUGAL (TAGUS BASIN AND ALGARVE)

SEQUENCE BOUNDARIES and MAXIMUM FLOODING SURFACES

Propositions of revision, often unpublished data from various authors, mainly JACQUIN, MARCHAND, PONSOT, THIERRY and VAIL

Cycle chart of HAQ, HARDENBOL & VAIL, 1988

RADIOCHRONOLOGY from HAQ et al. 1988

STAGES

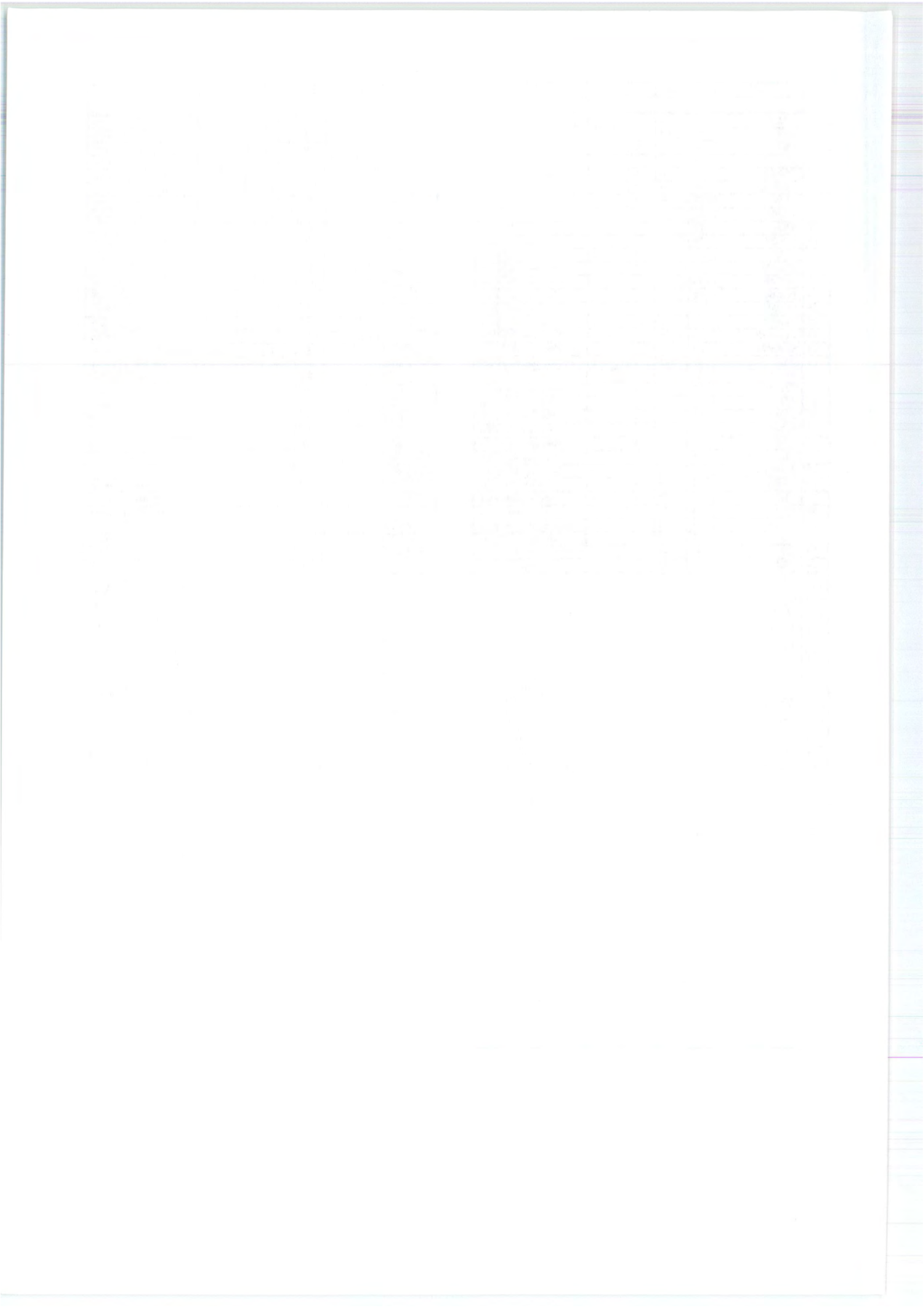
SUBSTAGES

AGE	STAGES	BOREAL / SUB-BOREAL REALM		SUB-MEDITERRANEAN REALM		SEQUENCE STRATIGRAPHY	SEQUENCE BOUNDARIES and MAXIMUM FLOODING SURFACES	Propositions of revision, often unpublished data from various authors, mainly JACQUIN, MARCHAND, PONSOT, THIERRY and VAIL	Cycle chart of HAQ, HARDENBOL & VAIL, 1988		
		ZONES	SUB-ZONES	SUB-ZONES	ZONES						
152	UPPER	LAMBERTI	LAMBERTI	LAMBERTI	LAMBERTI						
		ATHLETA	HENRICI SPINOSUM PRONIAE THAEINUM	POCULUM COLLOTIFORMIS TREZEENSE/NIVERNENSIS ROTA/GAILLARDI	ATHLETA	Ca 3	152.8				
	MIDD.	CORONATUM	GROSSOUREI OBDUCTUM	EUTHARDTI/WAAGENI/SPATHI BAYLEI/GIGANTEA	CORONATUM						
		JASON	JASON MEDEA	TYRANNIFORMIS/PULCHRICOSTATA STUEBELI	ANCEPS	Ca 2	154.5				
	LOWER	CALLOVIENSE	E. ENODATUM/PLANICERCLUS CALLOVIENSE GALLEI	PATINA/PROXIMUM MICHALSKII/ ARDESCICUM	PATINA						
			KOENIGI	CURTILOBUS GOWERIANUS	LAUGIERI PICTAVA REHMANNI DRAHECOUENSE	VOULTENSIS LAUGIERI PICTAVA REHMANNI DRAHECO	GRACILIS	Ca 1 bis	155.5		
		HERVEYI	KAMPTUS TEREBRATUS KEPPLERI					Ca 1	156		
				BULLATUS	BULLATUS	BULLATUS/ MACROCEPHALUS		Ca 0	157		
	157	UPPER	DISCUS	DISCUS	?	?	DISCUS	RETRO COST	DISCUS	Bt 5	157.8
ORBIS "ASPIDOIDES"			HOLLANDI OPPELI/ HANNOVERANUS WAAGENI/ BLANAZENSE	HOLL. RETRO/ ASPIDO BLANAZ PARRA- DOMO DDB	ANGULI HISTRI JULII	HOLL. HANNO/ HISTRIC	RETRO COSTATUM		Bt 4	159.3	
HODSONI											
MIDDLE		MORRISI	"WAGNERICERAS" MORRISI	MORRISI MORRISI	BULL. MORR.	FORTE	BREMERI MORRISI		Bt 3	161.2	
		SUBCONTRACTUS	SUBCONTRACTUS	SUBCONTR.	SUBCONTRAC.		SUB- CONTRACTUS				
		PROGRACILIS		PROG.	PROG.	ORBI.	PRO- GRACILIS		Bt 2	162.4	
LOWER		TENUPLICATUS	TENUPLICATUS	TENUPLICATUS/ POSTPOLLUBRUM	YEOVILENSIS/ RECINCTUS /PULCHRICUS	YEOVIL	ZIGZAG		Bt 1	163.3	
		ZIGZAG	MACRESCENS CONVERGENS	MACRESCENS	CONVERGENS/PARVUM/ DIMORPHIFORMIS	ZIGZAG					
165	UPPER	PARKINSONI	BUT FRIEDMANI TRILLEI/PARKIN ACRIS/ SUBARIEI	BOMFORDI BASTACRIS 358	DISP. FRIEDMANI BASTACRIS 358	PARKINSONI		Bj 5	165.4		
		GARANTIANA	BIGOTI SUBGARANITIA "GARANTIANA" TIANA	TETRAгона SUBGARANITIA "GARANTIANA" TIANA	TETRAгона SUBGARANITIA "GARANTIANA" TIANA	ANNU- LATUM	GARANTIANA				
		SUBFURCATUM/ NIORTENSE	SCHROEDERI BACULATA POLYSTRALIS BANSKI	BACULATA POLYSTRALIS ADLUS/BANSKI	SCHROEDERI BACULATA POLYSTRALIS ADLUS/BANSKI	LEPIDO- SPHINCTIS	NIORTENSE/ SUB- FURCATUM		Bj 4	167	
	LOWER	HUMPHRIESIANUM	HUMPHRIE- SIANUM RO- MANI EDOU- ARDI	HUMPHRIE- SIANUM CYCLOIDES FRENCH/EDOU- ARDI	HUMPHRIESIANUM ROMANI/CYCLOIDES		HUMPHRIESIANUM		Bj 3	168.2	
		SAUZEI	"HEBRIDICA" SAUZEI	"HEBRIDICA" SAUZEI	"HEBRIDICA" SAUZEI/PATELLA		SAUZEI/ PROPINGUANS		Bj 2	169.2	
		LAEVUSCULA	LAEVUSCULA OVALIS	LAEVUSCULA OVALIS	LAEVUSCULA		LAEVUSCULA				
171		DISCITES	"EUMPHLOCFERAS" "GRAPHOCERATIDAE"	EUMPHLOCFERAS "GRAPHOCERATIDAE"	DISCITES WALKERI	DISCITES		Bj 1	171		

	CODE	E	EB	S	SB	NIVEAUX
1	VR1	.48	.42	5	2	Niv. maj. BUFFON
2	VR3	.45	.43	6	3	Niv. maj. BUFFON
3	VR4	.32	0	6	1	Niv. loc. D. divio
4	VR5	.34	0	11	1	Niv. loc. D. divio
5	VR8A	.19	0	8	1	Niv. loc. D. divio
6	VR8B	.48	0	4	1	Niv. loc. D. divio
7	VR9	.27	0	5	1	Niv. loc. D. divio
8	VR10	.20	0	6	1	Niv. loc. D. divio
9	VR11	.12	0	5	1	Niv. loc. D. divio
10	VR12B	.58	0	9	1	Niv. loc. D. divio
11	POIS6B	.53	.72	8	3	Niv. maj. BUFFON
12	POIS6D	.38	.17	7	3	Niv. maj. BUFFON
13	POIS6F	.08	0	5	1	Niv. loc. D. divio
14	POIS6G	.45	0	5	1	Niv. loc. D. divio
15	CLAM5'	.59	.50	10	2	Ass. à Loth. gre.1
16	CLAM5	.62	.82	11	2	Ass. à Loth. gre.1
17	CLAM7B	.52	.64	8	3	Niv. maj. BUFFON
18	CLAM7S	.53	.26	10	3	Niv. maj. BUFFON
19	CSP1	.61	.85	6	3	Niv. maj. BUFFON
20	SJ151	.26	0	4	1	Niv. loc. D. divio
21	SJ153	.37	0	2	1	Niv. loc. D. divio
22	SJ151'	.19	0	2	1	Niv. loc. D. divio
23	SJ252A	.11	0	3	1	Niv. loc. D. divio
24	SJ252B	.23	0	5	1	Niv. loc. D. divio
25	BUFF15/2-9	.59	.98	10	3	Niv. maj. BUFFON
26	BUFF15/10	.78	.98	6	3	Niv. maj. BUFFON
27	BUFF15/13	.67	.79	9	3	Niv. maj. BUFFON
28	13/8-9	.22	.13	6	2	Niv. loc. C. nat.
29	13/29	.59	.78	9	3	Ass. à Loth. gre.1
30	13/30	.58	.71	16	3	Ass. à Loth. gre.1
31	13/31	.61	.67	5	2	Ass. à Loth. gre.1
32	C2	.68	.77	8	3	Niv. maj. BUFFON
33	C5	.67	.89	6	3	Niv. maj. BUFFON
34	CH5	.66	.81	6	3	Niv. maj. BUFFON
35	C14	.48	.60	10	3	Niv. maj. BUFFON
36	C15A	.35	0	5	1	Niv. loc. D. divio
37	C15B	.52	0	5	1	Niv. loc. D. divio
38	C21	.12	0	4	1	Niv. loc. D. divio
39	B15/16	.79	0	11	1	Niv. maj. BUFFON
40	B15/19	.33	.18	9	2	Niv. loc. D. divio
41	THES-6	.69	.75	11	4	Niv. maj. LADOIX
42	THES-6'	.68	.65	14	4	Niv. maj. LADOIX
43	THE	.65	.73	11	4	Niv. maj. LADOIX
44	THE7	.82	.68	8	4	Niv. maj. LADOIX
45	BUI SPON	.56	.55	16	4	Niv. maj. LADOIX
46	COR1	.82	.86	14	6	Niv. maj. CHAULGNES
47	COMB1	.68	.76	8	6	Niv. maj. CHAULGNES
48	BUFF5	.74	.74	7	6	Niv. maj. CHAULGNES
49	BUFF4	.68	.71	8	6	Niv. maj. CHAULGNES
50	ETRR1ag	.76	.94	7	3	Niv. maj. ETROCHEY
51	ETRR1b	.82	1.00	7	3	Niv. maj. ETROCHEY
52	ETRR1c	.80	1.00	8	3	Niv. maj. ETROCHEY
53	ETRR2h	.74	.93	5	3	Niv. maj. ETROCHEY
54	VOUTI	.66	.61	11	5	Niv. maj. CHAULGNES
55	Camp1	.57	.54	11	7	Niv. maj. CAMP.
56	camp2	.70	.76	13	8	Niv. maj. CAMP.
57	camp3-4	.76	.72	10	7	Niv. maj. CAMP.
58	luc1	.74	.85	15	8	Niv. maj. LUC
59	luc2	.68	.74	9	7	Niv. maj. LUC
60	luc2bis	.71	.80	8	5	Niv. maj. LUC
61	luc3	.72	.76	11	9	Niv. maj. LUC
62	luc3bis	.72	.71	8	7	Niv. maj. LUC
63	luc4	.74	.70	6	5	Niv. maj. LUC
64	ESC2	.61	.78	13	5	Ass. K. multi.
65	ESC2a	.71	.73	9	5	Ass. K. multi.
66	ESC1	.85	.91	7	4	Niv. loc. G. max.
67	ESC10	.44	.50	10	5	Ass. K. multi.
68	ESC14-16	.56	.57	16	4	Ass. O. lag. & L.ia.
69	ESC17-25	.77	.80	13	6	Ass. O. lag. & L.ia.
70	ESC26-33	.84	.93	16	5	Niv. maj. ESC.
71	ESC34-41	.60	.41	20	8	Niv. maj. ESC.
72	ESC42-46	.70	.76	24	8	Niv. maj. ESC.
73	ESC50-54	.58	.49	15	8	Niv. maj. ESC.
74	ESC50-54BIS	.51	.40	19	8	Niv. maj. ESC.
75	ESC58-64	.56	.43	20	7	Niv. maj. ESC.
76	ESC65-76	.89	.78	11	5	Niv. maj. VENDEOURE
77	SAN2B	.68	1.00	6	2	Niv. maj. CHAULGNES
78	SAN4.1	.53	.56	11	6	Niv. maj. LADOIX

	CODE	E	EB	S	SB	NIVEAUX
79	FAN2-3	.78	.70	16	6	N. I. D. cf. marc.
80	FAN3	.60	.58	11	8	N. I. D. cf. marc.
81	FAN5	.19	.15	10	5	N. I. D. cf. marc.
82	FAN7	.68	.64	9	7	N. I. D. cf. marc.
83	FAN9B	.72	.77	11	8	N. I. D. cf. marc.
84	SEES8	.55	.64	11	4	Niv. loc. R. spath.
85	AMF2A	.85	.88	15	6	Niv. loc. G. max.
86	AMF2B	.63	.66	10	5	Ass. K. multi.
87	AMF5	.72	.70	9	4	Niv. loc. R. spath.
88	AMF6	.86	.76	7	4	Niv. loc. R. spath.
89	AMF7	.53	.50	12	7	Niv. maj. ESC.
90	BUFF13/16	.22	.18	7	3	Niv. loc. C. nat.
91	LADOIVR	.60	.67	10	5	Niv. maj. LADOIX
92	VAL	.38	.38	10	5	Niv. maj. ETROCHEY
93	POIS60	.26	.35	8	3	Niv. maj. BUFFON
94	POIS61	.35	.50	4	2	Niv. maj. BUFFON
95	POIS63-4	.39	.25	7	2	Niv. maj. BUFFON
96	POIS67	.39	0	4	1	Niv. loc. D. divio
97	MAIZ	.69	.67	12	7	Niv. maj. LADOIX
98	CLERON	.89	.87	10	7	Niv. maj. LADOIX
99	URC2	.38	0	6	1	Niv. loc. D. divio
100	URC3	.26	0	3	1	Niv. loc. D. divio
101	POIS6-8	.39	0	7	1	Niv. loc. D. divio
102	MSD0	.58	.57	5	3	Niv. maj. BUFFON
103	MSD1	.66	.83	11	3	Niv. maj. BUFFON
104	MSD2b	.55	0	6	1	Niv. loc. D. divio
105	MSD3	.66	.50	11	3	Niv. loc. B. Lat.
106	V31B	.77	.73	5	3	Niv. loc. R. spath.
107	V31H	.58	.94	6	2	Niv. loc. R. spath.
108	V29B	.56	.99	5	2	Niv. loc. R. spath.
109	V29H	.49	.92	5	2	Niv. loc. R. spath.
110	V25	.47	.43	14	6	Niv. maj. ESC.
111	V23	.76	.79	14	8	Niv. maj. ESC.
112	V21	.68	.75	21	8	Niv. maj. ESC.
113	V19	.67	.66	16	7	Niv. maj. VENDEOURE
114	V17	.78	.90	6	3	Niv. maj. VENDEOURE
115	V15	.73	.89	11	3	Niv. maj. VENDEOURE
116	V11	.89	.74	16	5	Niv. maj. VENDEOURE
117	V9	.81	.77	12	4	Niv. maj. VENDEOURE
118	MAIG PECH	.73	.81	9	4	*
119	ST CHRIS PECH	.77	.63	11	3	*
120	CHAMPLEMY 15	.75	.62	21	6	Niv. maj. CHAMPLE...
121	CHAUL 4	.77	.80	15	5	Niv. loc. K. obs.
122	CHAUL 5B=47	.73	.74	19	10	Niv. maj. CHAULGNES
123	CHEVIKONY	.76	.76	10	7	*
124	BDAP 80538	.64	.65	10	6	Niv. Maj. ST BENIN
125	BDAP 8065	.77	.74	10	5	Niv. Maj. ST BENIN
126	QUAR 4A	.63	.44	10	2	Niv. loc. K. obs.
127	QUAR 4/5	.56	.68	4	2	Niv. loc. K. obs.
128	ESC65-70	.69	.54	15	6	Niv. maj. VENDEOURE
129	MARCENAY	.40	0	9	1	Niv. loc. B. Lat.
130	SMSS	.79	.90	15	8	Niv. St Marc
131	ETRR B	.85	.92	6	3	Niv. maj. ETROCHEY
132	ETRR D	.95	.93	5	3	Niv. maj. ETROCHEY
133	ETRR 2	.79	.90	7	3	Niv. maj. ETROCHEY

Liste des échantillons entrant dans
l'analyse factorielle de la diversité
(v. 2ème partie)



PLANCHES
PHOTOGRAPHIQUES

PLANCHES
PHOTOGRAPHIQUES

1888

2

SERIES DE PLATE-FORME DE BOURGOGNE

1

Coupe de la carrière Poillot à la Serrée (v fig. 28). La limite de séquence (orange) sépare le Calcaire de Comblanchien de la Pierre de Dijon-Corton suivie des Marnes à digonelles. Au sein de cette dernière unité, passe la surface d'inondation maximale (tirés verts)

3

Coupe de Val-Suzon (v. fig. 30 pour les détails).
En rouge: surface de ravinement érosive

2

Détail des Marnes à digonelles de la photo 1 montrant des biohermes à coraux (rouge) dans leur moitié supérieure



CALCAIRES A CORAUX D'ETROCHEY

4

Calcaires à Coraux d'Étrochey à Étrochey (voir fig. 15 et 76).
L'unité 1 est séparée de l'unité 2 par la surface d'inondation maximale (tiretés)

5

Bioherme de coraux installé sur
une pente de progradation
calcarénitique (unité 2) et
enseveli ensuite par la
progradation de la dune

6

Section d'un encroûtement concentrique à huîtres et
spongiaires de l'unité 1.
Les remplissages partiels des cavités (intervalles ou
perforations) indiquent un léger changement de
polarité (flèches) des encroûtements sur le fond.



BATHONIEN DE NORMANDIE

7

Détail des Marnes blondes à Luc-sur-Mer montrant les oncoïdes, certains de ceux-ci sont imbriqués

8

Coupe de la falaise de Luc-sur-Mer: les Marnes blondes à la base sont recoupées par une surface d'érosion sous les calcarénites à litages obliques du Calcaire de Langrune (v. fig. 56, 57, 82)

9

Coupe de la carrière des Campagnes: les Marnes à *boueti* ou niveau majeur des Campagnes (v. fig. 83) recouvrent le Calcaire de Ranville

10

Lit localisé lenticulaire de brachiopodes dans le calcaire de Langrune. Les coquilles ne sont pas remplies par le sédiment et la plupart, articulées. Ce niveau résulte de l'enfouissement rapide (et légal) d'un peuplement qui a colonisé le fond pendant un bref épisode d'arrêt de sédimentation (concentration événementielle)



11

Bioherme à spongiaires
de Saint-Aubin-sur-Mer
(Caillasse de basse-Ecarde, Bathonien supérieur, Normandie).
Sa forme en gerbe résulte de l'extension des éponges sur les
fonds sablo-argileux à bryozoaires qui les entouraient

12

base d'un bioherme
montrant les premières éponges pionnières

13

Coupe de la carrière d'Escoville:
Argiles bleu-noir à la base, au dessus de la surface
d'Escoville, suivies des Alternances à brachiopodes, et des
Marnes d'Argences (en jaune). Le personnage donne
l'échelle. Les paliers d'exploitation sont indiqués sur la coupe
(fig. 58)

14

Surface d'Escoville: réseau de *Thalassinoides*,



15

Carotte du centre du bassin de Paris (Elf-Aquitaine) montrant un niveau dense de brachiopodes (voir description fig. 90)

16

Gryphus vitreus vivants, fixés sur différents supports : coquilles de bivalves perforées (thanathocénose), rhodolithes... (profondeur: 148 m à l'W de la Corse)

(campagne BATHYMED-nov. 1988)

17

Megerlia truncata, *Platidia* sp. vivants, fixés sur les parties mortes du squelette de *Dendrophyllia cornigera*. Les parties vivantes sont jaunes. (profondeur: 139 à 147 m au nord de la Corse)

(campagne BATHYMED-nov. 1988)

