

TD 2 : Exercice : biais taphonomiques

Source : Wright *et al.*, *Geology*, mars 2003

Contexte :

Les auteurs de cette étude ont échantillonné et analysé des faunes de Bivalves **de même âge** provenant de deux formations sédimentaires affleurant en Galles du Sud (Figure 1). Ces affleurements montrent deux types de faciès (faciès de plate-forme, au large, et faciès côtier). L'un des deux affleurements de faciès de plate-forme a fourni une faune silicifiée, les autres une faune calcaire. Ces deux sites correspondant au même âge et au même faciès, on peut faire l'hypothèse qu'ils abritaient des faunes très semblables.

L'objectif de l'étude est de déterminer l'influence de l'épisode de silicification sur la préservation de la biocénose d'origine par rapport à la faune non-silicifiée déposée dans le même contexte paléoenvironnemental.

Les mollusques récupérés (Bivalves, Céphalopodes, Gastéropodes...) appartiennent à des genres bien déterminés, pour lesquels on connaît la composition minéralogique initiale de la coquille, du vivant de l'animal (aragonite seule, aragonite et calcite ou calcite seule).

Questions :

Question1 - Rappelez ce qui distingue, en termes de minéralogie et de stabilité, silice, aragonite et calcite.

Aragonite et calcite sont deux polymorphes du carbonate de calcium CaCO_3 .

La calcite cristallise dans le système rhomboédrique, l'aragonite dans le système orthorhombique.

Aux conditions P-T de surface et de faible profondeur, la calcite est stable alors que l'aragonite est métastable.

L'aragonite est légèrement plus soluble que la calcite (à 25°C et 10^5 Pa).

La silice est un oxyde de silicium SiO_2 . Elle est relativement peu soluble à basse pression et basse température.

À faible profondeur, la silice se dissout dans l'eau de mer, car celle-ci est sous-saturée en silice à cause du pompage biologique de la silice dissoute par les microorganismes siliceux.

La calcite, elle, est peu soluble dans ces conditions. Par contre, lorsque la pression augmente (en eaux profondes ou dans les sédiments) et/ou que le pH diminue, la solubilité de la calcite augmente alors que la silice est stable.

Les fluides percolant en profondeur à travers des roches silicatées peuvent s'enrichir en silice dissoute. Cette silice peut remplacer le minéral initial d'une roche ou d'un fossile par épigénèse (ou épigénèse : remplacement lent d'un minéral par un autre dans une roche). Cette épigénèse s'effectue molécule à molécule et il y a conservation très précise des formes et des structures de l'élément originel.

Question 2 - Analyser les diagrammes A et D de la Figure 3. Proposer une explication aux différences constatées.

Les diagrammes A et D montrent que la faune non-silicifiée se caractérise par une sur-représentation des Bivalves (98%) par rapport aux autres Mollusques. Dans la faune silicifiée, les Bivalves, quoique dominants, ne représentent que 60% des Mollusques.

La quasi-absence d'autres mollusques que les Bivalves dans la faune non-silicifiée semble anormale dans la mesure où, dans la faune silicifiée, ces mollusques représentent quand même 40% du total et que, par hypothèse, les deux sites devaient, au départ, contenir la même biocénose.

La silicification ne pouvant expliquer « l'apparition » de mollusques non-bivalves dans la faune silicifiée, **on doit donc supposer, à l'inverse, que la faune non-silicifiée a subi une perte d'organismes au cours de la fossilisation, probablement par dissolution préférentielle** des mollusques non-bivalves, peut-être parce que leurs coquilles sont plus fines, moins résistantes, ou d'une minéralogie plus sensible à la dissolution.

Question 3 - Analyser les diagrammes B, E, C et F. Quelles différences distinguent les deux faunes de Bivalves ? Quel processus pourrait expliquer ces différences ?

Les diagrammes B et E montrent que les Genres de Bivalves à coquille en calcite ou en calcite et aragonite dominent la faune non-silicifiée, alors qu'ils sont minoritaires devant les Bivalves en aragonite dans la faune silicifiée. Les diagrammes C et F prouvent que ce phénomène est encore plus marqué lorsque l'on analyse les faunes en nombre d'individus plutôt que par Genres.

On peut en conclure :

- 1) que la modification taphonomique par dissolution constatée sur l'ensemble de la faune de mollusques à la question précédente a aussi largement affecté les Bivalves.
- 2) que cette modification se traduit par la disparition préférentielle des Genres en aragonite, ce qui entraîne une augmentation relative du pourcentage des Genres et des individus en calcite et en (aragonite + calcite) dans la faune non-silicifiée. La dissolution des individus en aragonite est même massive, puisqu'ils ne représentent plus que 2% de la faune des Bivalves dans la faune non-silicifiée.

Cette faune non-silicifiée a donc subi un épisode de dissolution intense, qui a principalement touché les mollusques (bivalves et autres) à coquille aragonitique.

Question 4 - Au vu de vos précédentes analyses, laquelle des deux taphocénoses, silicifiée ou non silicifiée, vous paraît la plus représentative de la biocénose initiale réelle ? Précisez, qualitativement, les caractéristiques de cette faune initiale (représentation des différents groupes de mollusques, représentation des différentes minéralogies de Bivalves). Résumez les histoires taphonomiques de ces deux affleurements.

Compte tenu des analyses précédentes, la faune silicifiée doit être considérée comme la plus représentative de la biocénose initiale.

Cette biocénose était donc dominée par les Bivalves (60%) et, parmi ces derniers, une majorité (~60% des 31 Genres, ~77 % des individus) possédaient une coquille en aragonite.

La faune non-silicifiée a donc subie :

- mort et dépôt des organismes
- une ou plusieurs phase(s) de dissolution, qui fait principalement disparaître l'aragonite.

La deuxième faune a connue une phase supplémentaire de silicification **avant** la (ou les) phase(s) de dissolution majeure(s). Il reste possible qu'une partie de la thanatocénose initiale ait été dissoute avant cette silicification, et que la taphocénose obtenue ne soit pas strictement identique à la thanatocénose, néanmoins ce site silicifié reste plus représentatif de la composition faunique initiale que le site non-silicifié.

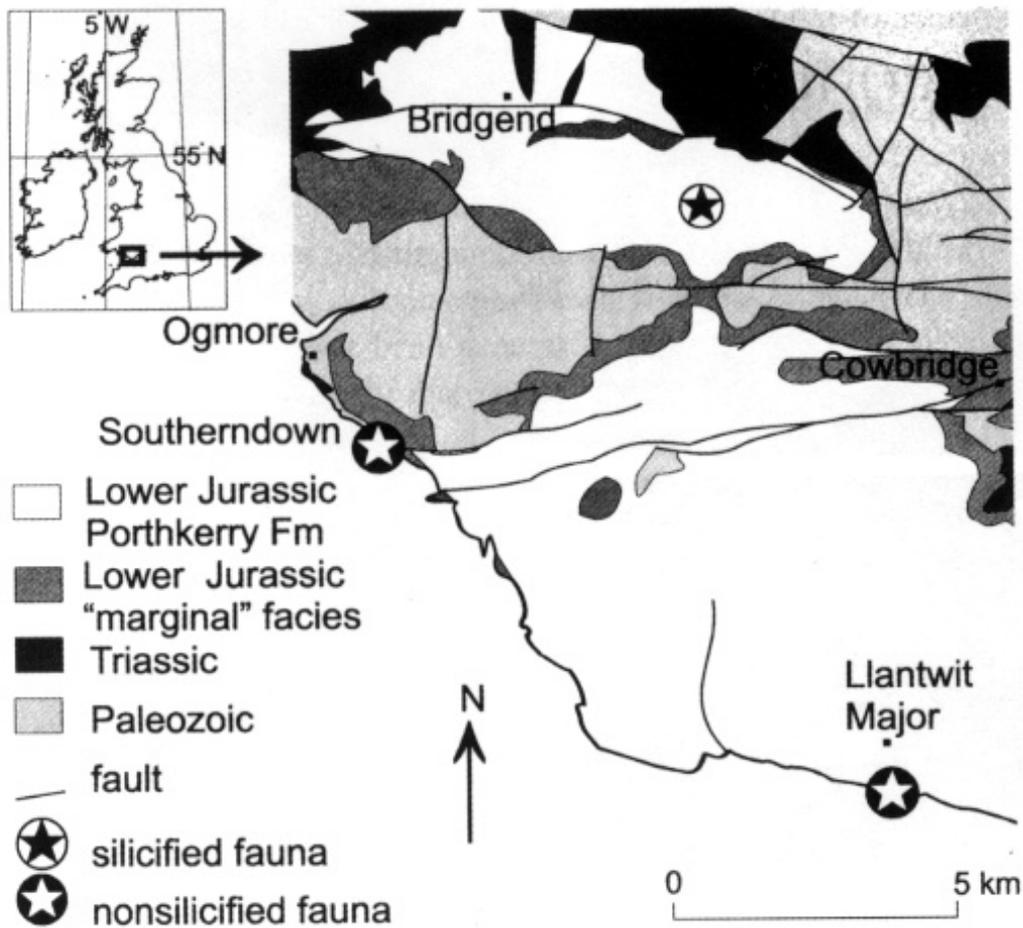


Figure 1 - Carte géologique du pays de Galles à l'est d'Ogmore, montrant les affleurements du Jurassique inférieur de faciès de plate-forme de la formation Porthkerry et de faciès marginal des formations Sutton Stone et Southerndown Beds. Les localités de la formation Pothkerry où ont été échantillonnées les faunes sont indiquées.

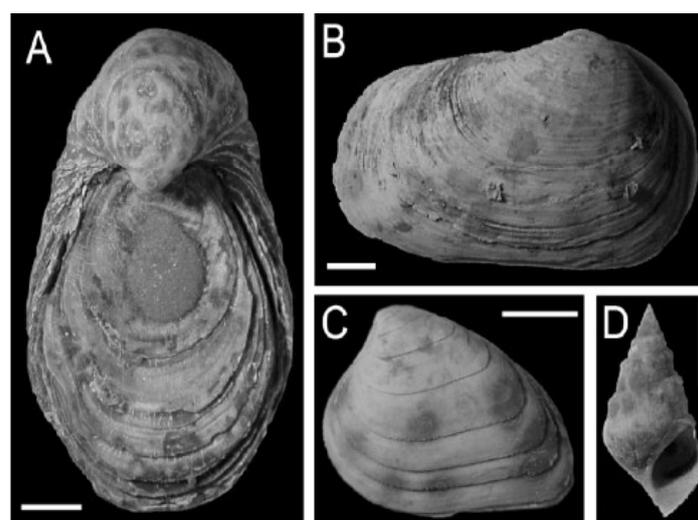


Figure 3. Molluscs from silicified fauna, showing fine preservation of shell features; scale bars represent 1 cm. Note beekitized patches on shell in A and C. A: *Gryphaea arcuata*, dorsal view. B: *Pholadomya glabra*, right valve. C: *Cardinia listeri*, left valve. D: *Allocosmia*.

Figure 2 - Exemples de mollusques de la faune silicifiée, montrant la préservation fine des détails des coquilles. La barre représente 1cm.

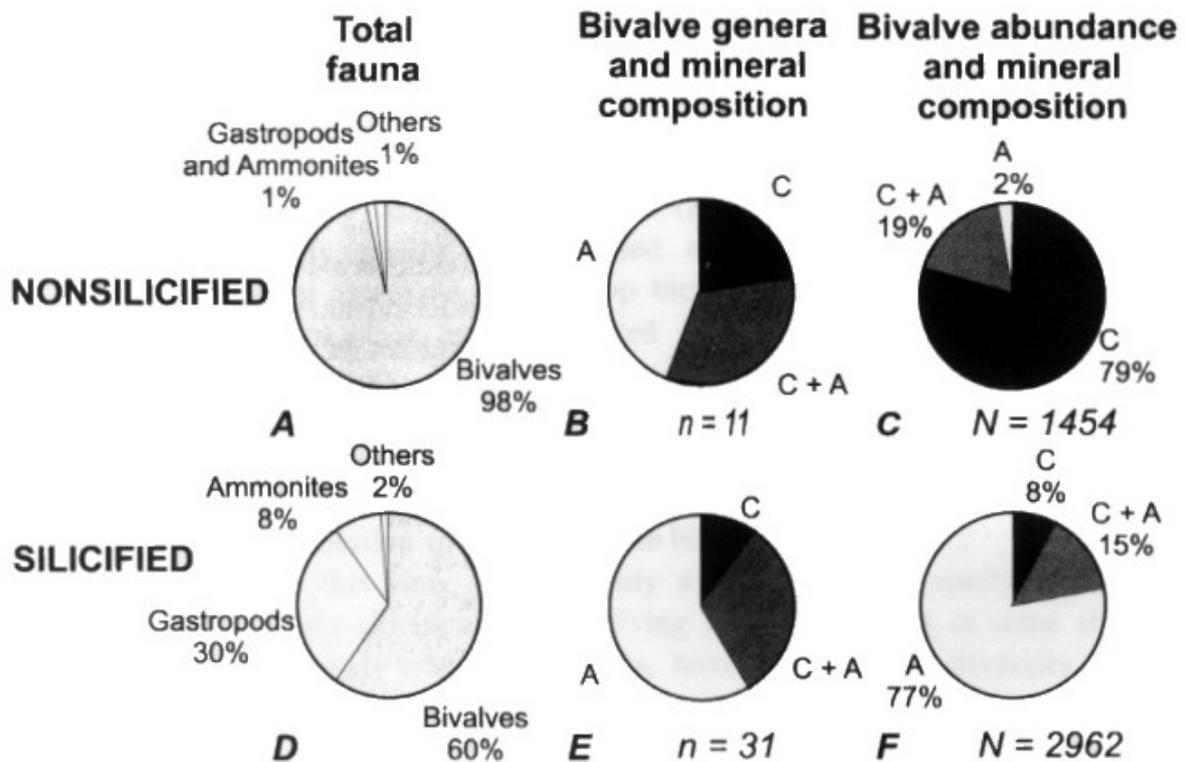


Figure 3 - Diagrammes de composition des faunes non-silicifiées (diagrammes A à C) et silicifiées (diagrammes D à F) de la formation Porthkerry.

Les diagrammes A et D représentent les compositions des faunes totales (Bivalves et autres mollusques) exprimées en pourcentages d'individus. Les diagrammes B et E montrent les proportions relatives des Genres de Bivalves selon leur composition minéralogique d'origine et les diagrammes C et F indiquent les proportions relatives des différents Bivalves, selon leur composition, exprimées en nombres d'individus.

N = nombre d'individus échantillonné, n= nombre de Genres représentés. A : aragonite ; A+C : aragonite et calcite ; C : calcite

BRACHIOPODES

Cyril Langlois

Novembre 2006

1 Caractères généraux

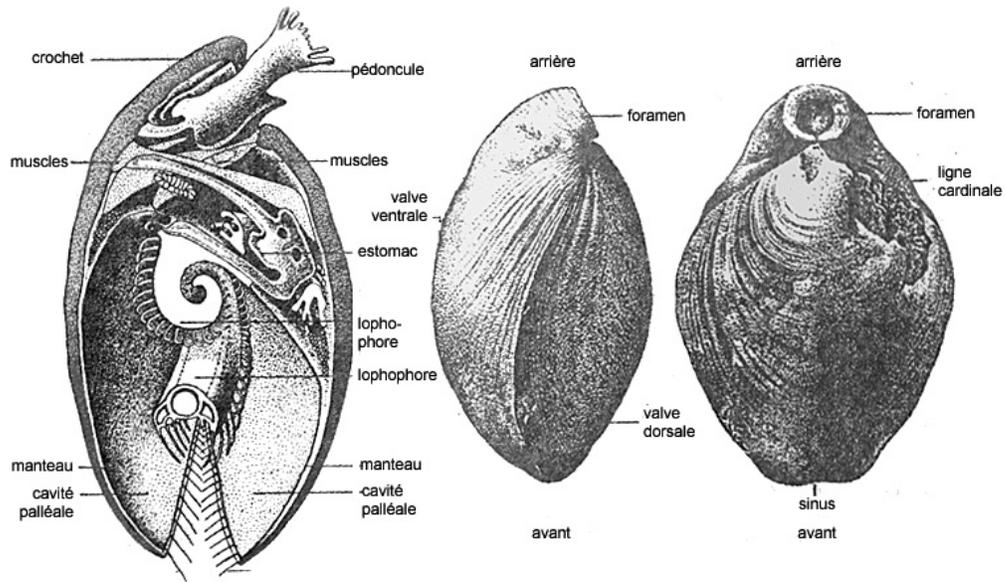
- **Organismes à coquille bivalve équilatérale**, (c'est-à-dire présentant un plan de symétrie bilatérale passant par le crochet) mais *inéquivolve* (la valve dorsale, ou brachiale, est plus petite que la valve ventrale, ou pédonculaire). La valve ventrale porte le crochet, lui-même percé, chez les Articulés, d'un *foramen*, par lequel sort, du vivant de l'animal, un pédoncule de fixation (figure 1).
- L'organisme porte un système de nutrition tentaculé, le *lophophore*.
- La coquille est constituée de calcite chez les Articulés, de phosphate de calcium ou de calcite chez les Inarticulés.
- Les Articulés doivent leur nom à la présence, au niveau de la charnière, de deux dents sur la valve ventrale, qui s'insèrent dans deux fossettes de la valve dorsale.
- Organismes benthiques sessiles (attachés au substrat), on les trouve jusqu'à des profondeurs importantes.

2 Classification

Les Brachiopodes sont aujourd'hui associés aux Bryozoaires, autres organismes à lophophore, au sein des Lophophoriens, et rapprochés des Annélides et Mollusques, à larve trochophore, dans l'ensemble des **Lophotrochozoaires**.

Ils sont traditionnellement divisés en deux ensembles, les **Inarticulés** et les **Articulés** (cf. ci-dessus), mais les classifications récentes présentent les Inarticulés comme un regroupement paraphylétique (figure 2).

On notera sur le cladogramme de la figure 2 l'importance, en nombre relatif des groupes fossiles (désignés par une croix) et leur apport à la résolution de la phylogénie du groupe.



Anatomie interne et nomenclature de la coquille des Brachiopodes

FIG. 1 – Anatomie générale d'un Brachiopode Articulé

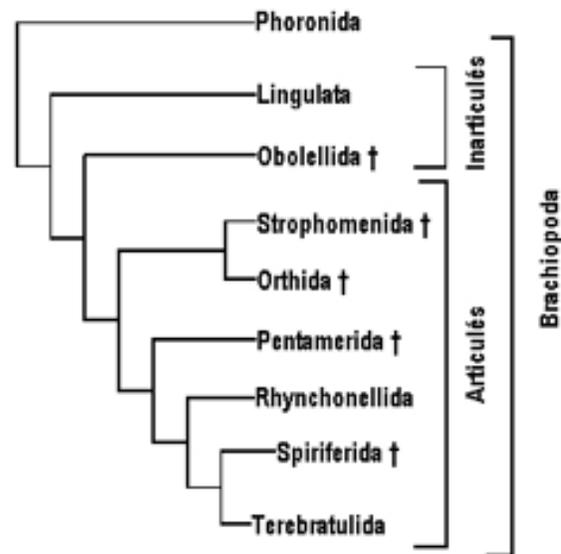
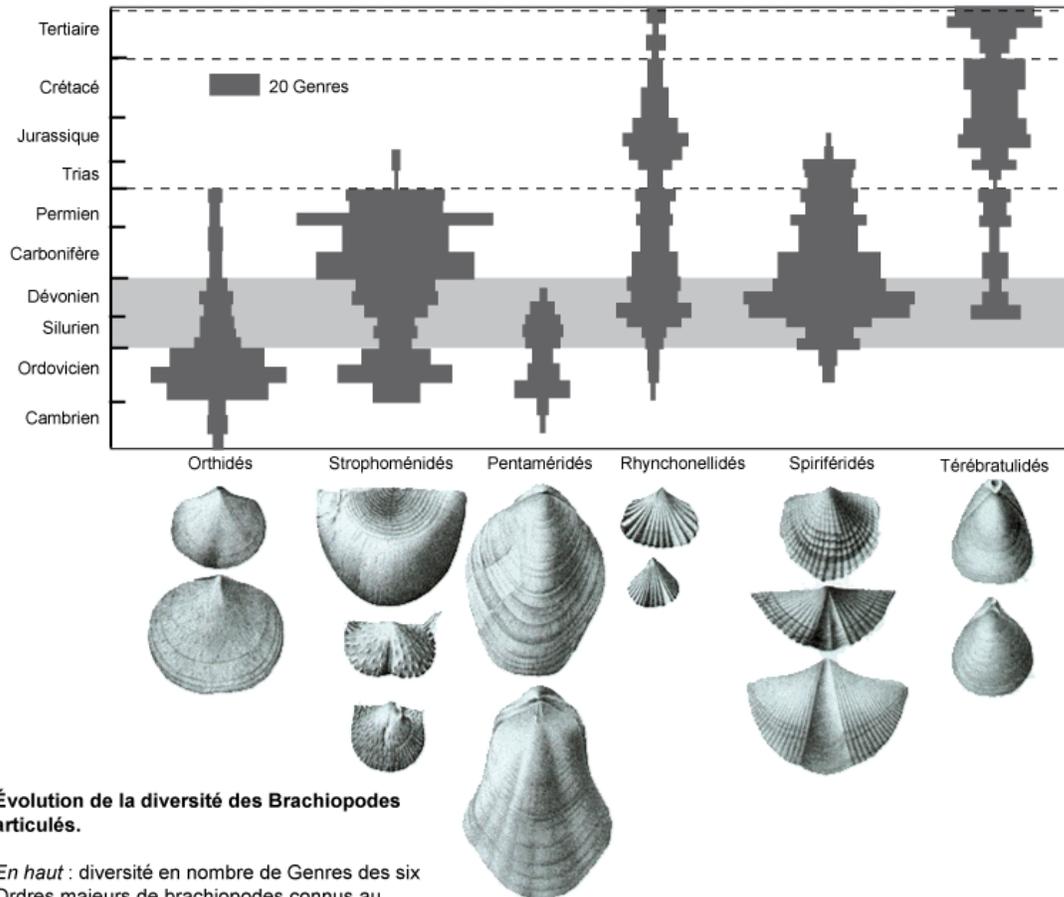


FIG. 2 – Cladogramme d'après l'UCMP et Popov *et al.*, 1993. Les Phoronidés, autres Lophophoriens, constituent le groupe-frère des Brachiopodes.

3 Répartition temporelle

Groupe toujours représenté aujourd’hui, mais beaucoup moins diversifié qu’au Paléozoïque. Comme le montre la figure 3, trois groupes de Brachiopodes sont exclusivement paléozoïques : les **Orthidés**, les **Pentaméridés** et les **Spiriféridés**.

Groupe très sévèrement affecté par la crise Permien-Trias, comme le montre la figure 3. Cette crise n’est pas aussi visible sur les taxons d’ordre supérieur au Genre.



Évolution de la diversité des Brachiopodes articulés.

En haut : diversité en nombre de Genres des six Ordres majeurs de brachiopodes connus au Paléozoïque. Tous étaient représentés au Silurien et au Dévonien.

En bas : Représentants paléozoïques typiques de chaque Ordre.

Données de diversité : Treatise on Invertebrate Paleontology
Illustration : James Hall's volume of the New York State Natural
History Survey (1862 -1894)

FIG. 3 – Diversité en nombre de genres des Ordres de Brachiopodes articulés au cours du Phanézoïque.

4 Caractéristiques des principaux groupes de Brachiopodes fossiles

Les principaux groupes à connaître sont :

- les **Spiriferidés**, facilement reconnaissables (coquille striée, forme fuselée et triangulaire, charnière rectiligne ; ils doivent leur nom à la forme en double spirale conique de leur appareil brachial, qui supporte le lophophore), et **typiques du Primaire** (apogée au Dévonien) ;
- les **Rhynchonellidés** (coquille striée, cordiforme, commissure des valves dentelée), les plus abondants au Secondaire ;
- les **Térébratulidés** (coquille oblongue, lisse, commissure sinueuse lisse, formant deux lobes en vue frontale), qui constituent actuellement le groupe prépondérant.



FIG. 4 – De gauche à droite : un spécimen de Spiriferidé, un Rhynchonellidé et une Térébratule actuelle. Image : [UCMP](#)

5 Intérêts scientifiques : exemples

- Fossiles stratigraphiques.
- Étude de la crise Permo-Triasique.
- Études paléoécologiques et évolutives : hétérochronies du développement en relation avec le milieu de vie, par exemple ; reconstitutions paléoenvironnementales, mesures géochimiques ($\delta^{18}\text{O}$ sur la calcite ou le phosphate des coquilles, p. ex.).

Références

- [1] *Museum of Paleontology, University of California, Berkeley*
<http://www.ucmp.berkeley.edu/exhibit/phylogeny.html>.

Annexe : Morphologie comparée des Brachiopodes et des Bivalves

TAB. 1 – Tableau comparatif des morphologies des Brachiopodes et des Bivalves

Caractères	Brachiopodes	Bivalves
Symétrie	Bilatérale passant par le crochet au milieu des valves (sauf exception, p.ex. <i>Uncites</i>)	Bilatérale passant entre les 2 valves (sauf exception, p.ex. <i>Pecten</i> , <i>Ostrea</i> ...)
Valves	Généralement inéquivalve : valve ventrale plus grande que la dorsale et percé au niveau de l'umbo.	Généralement inéquivalve sauf exceptions, valves droite et gauche. Aucune des 2 valves n'est percée.
Test	Ponctué, pseudoponctué ou im-ponctué selon les groupes.	Jamais ponctué.
Fixation	Toujours fixé par un pédoncule musculéux ou par une valve.	Quelques formes fixées, soit par une valve, soit par un byssus. Nombreuses formes libres ou fouisseuses.
Brachidium	Existence d'un appareil brachial chez les Articulés.	Aucun appareil squelettique interne.
Delthyrium*	Existence d'un delthyrium ou d'un deltidium.	Inexistant
Système musculaire	Présence de muscles pour la fermeture et l'ouverture des valves (diducteurs et adducteurs).	Présence de muscles pour la fermeture des valves (adducteurs), l'ouverture est passive (ligament).
Système respiratoire	Respiration par un lophophore cilié et des sinus palléaux.	Respiration par des lamelles branchiales (= branchies).
Mode de vie	Marin	Marin et d'eau douce

* **Delthyrium** : Échancrure située près du crochet sur la valve portant les dents (dorsale). Parfois fermée par 2 plaques calcaires, les *plaques deltidiales* qui enserre le foramen par où sort le pédoncule de fixation.

CÉPHALOPODES : COLÉOÏDES et NAUTILOÏDES

Cyril Langlois

Novembre 2006

1 Classification

Groupe ayant encore de nombreux représentants actuels. La classification des Céphalopodes est encore instable. Ne sont mentionnés ci-après que certains groupes, fossiles ou encore actuels, bien connus.

Classe des Céphalopodes

- **Sous-classe des Nautiloïdes (*Nautiloidea*)** : seule Famille actuelle : les Nautilidés, deux Genres, *Nautilus*, le Nautilé, quatre espèces, et *Allonautilus*, une espèce.
- **Sous-classe des Coléoïdes (*Coleoidea*)** : actuels et fossiles, à coquille interne, présence d'une poche à encre (au moins chez les actuels) et d'un œil pourvu d'une lentille.
 - Représentants actuels : entre autres, Seiches et Calmars (Super-Ordre des Décapodiformes), Pieuvres (Super-ordre des Octopodiformes, Ordre des Octopodidés)
 - Fossiles à coquille interne : Super-Ordre des Bélemnoidés, avec surtout l'Ordre des Belemnitidés
- **Sous-classe des Ammonoïdes (*Ammonoidea*)**
 - *Ordre des Orthocéridés*, à coquille droite.
 - *Ordre des Clyménidés* : coquille enroulée dans le plan vertical, légèrement elliptique.
 - *Ordre des Goniatitidés* : coquille enroulée dans le plan vertical, suture simple (cf. plus loin), forme globuleuse.
 - *Ordre des Cératitidés* : coquille enroulée dans le plan vertical, suture peu complexe.
 - *Ordre des Ammonitidés* : coquille enroulée dans le plan vertical, suture complexe.

2 Caractères généraux

2.1 Caractéristiques des différents groupes

Coléoïdes actuels : coquille interne, en « plume » (Calmars) ou « os » (Seiches) ou complètement disparue (Pieuvre).

Bélemnitidés : coquille « en pointe » (d'où leur nom), située à l'arrière de l'animal (figure 1). La coquille interne des Bélemnites était constituée, de l'arrière vers l'avant de l'animal, du *rostre*, en calcite lamelleuse, prolongé par le *phragmocône* — structure segmentée et traversée par un siphon central, donc homologue de la coquille des Nautilés et des Ammonoïdes — lui-même terminé par une lame cornée, le *proostracum* (figure 2).

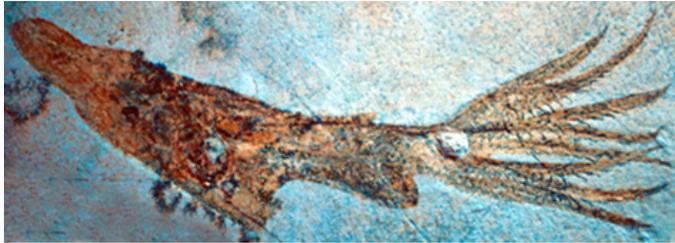


FIG. 1 – Empreinte d’une bélemnite (*Acanthoteuthis*) montrant l’aspect du corps mou de l’animal et les tentacules (tous de même taille) garnis de piquants plutôt que de ventouses. Solnhofen, Allemagne. Image : [the Tree of Life](#)

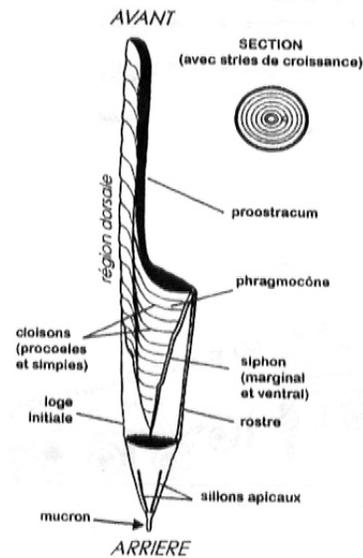
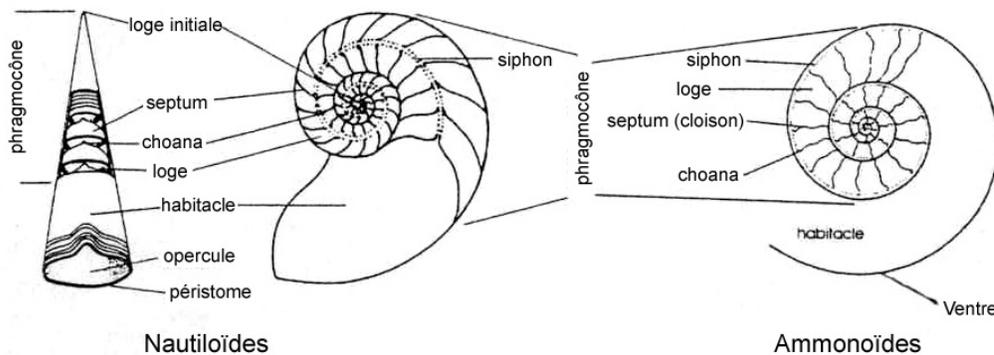


FIG. 2 – Structure du rostre d’une Bélemnite

Fossiles à coquille externe, et Nautiloïdes actuels : Coquille *aragonitique*, enroulée sur elle-même, cloisonnée en loges emplies d’air, sauf la dernière loge, la plus grande, où vit l’animal.

Le corps de l’animal se prolonge jusqu’aux premières loges par un siphon, tube de chair qui perce les cloisons des loges par une ouverture dans chacune d’elles. Cette ouverture est en position externe (= ventrale) chez les Ammonoïdes, sauf chez les Clyménidés (position interne = dorsale), et centrale chez les Nautiloïdes et les Orthocéridés.

Le siphon est entouré d’un *goulot siphonal*, calcaire, orienté vers l’avant chez les Ammonoïdes, vers l’arrière chez les Nautiloïdes (figure 3).



Schémas en coupe des coquilles de Céphalopodes
(d’après Teichert, 1964 & Kuhn-Schnyder, 1984)

FIG. 3 – Coupes interprétées des coquilles de différents Céphalopodes

2.2 Critères descriptifs des fossiles à coquille externe

Les cloisons des loges, relativement rectilignes chez les Nautiloïdes, prennent des formes sinueuses chez les Ammonoïdes. Les fossiles d'Ammonoïdes sont souvent des moules internes de l'animal, à la surface desquels la trace de ces cloisons dessinent des *sutures*. Ces cloisons et ces sutures permettent de différencier les trois grands groupes d'Ammonoïdes (figure 4) :

- Suture à angles aigus chez les Goniatites.
- Suture à *selle* lisse et *lobes* épineux chez les Cératites.
- Suture à tracé complexe, dit *persillé*, chez les Ammonites.

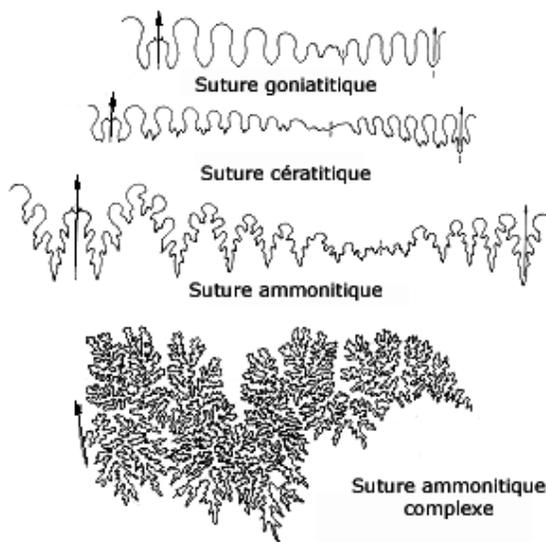


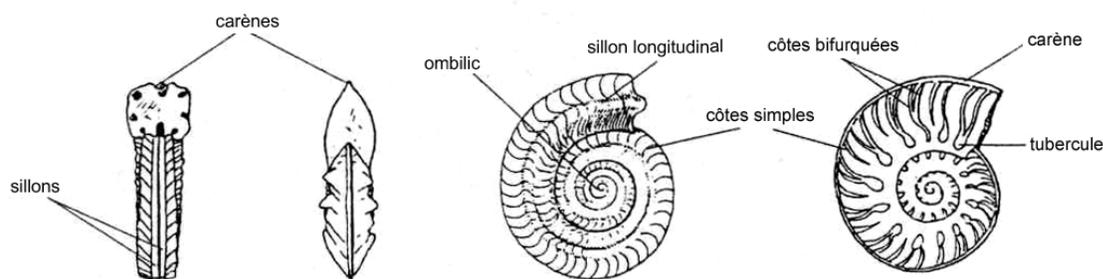
FIG. 4 – Schémas des sutures des Ammonoïdes

La forme, l'enroulement et l'ornementation de la coquille sont également variables. On décrit la coquille par :

- le recouvrement relatif d'un tour par le suivant (depuis le centre de la spirale (*ombilic*) vers la loge d'habitation), dans le cas classique où tous les tours se placent dans le même plan :
 - Coquille *évolutive* : tous les tours sont visibles.
 - Coquille *involute* : le dernier tour recouvre et cache les précédents.
- La forme de la section du tour : arrondie, rectangulaire, aplatie, etc.

Certains Genres d'Ammonitidés, dites Ammonites **hétéromorphes**, présentaient des coquilles partiellement déroulées (p.ex. *Scaphites*), ou enroulées dans les trois dimensions (p.ex. *Turrilites*), ou même secondairement droite (p.ex. *Baculites*).

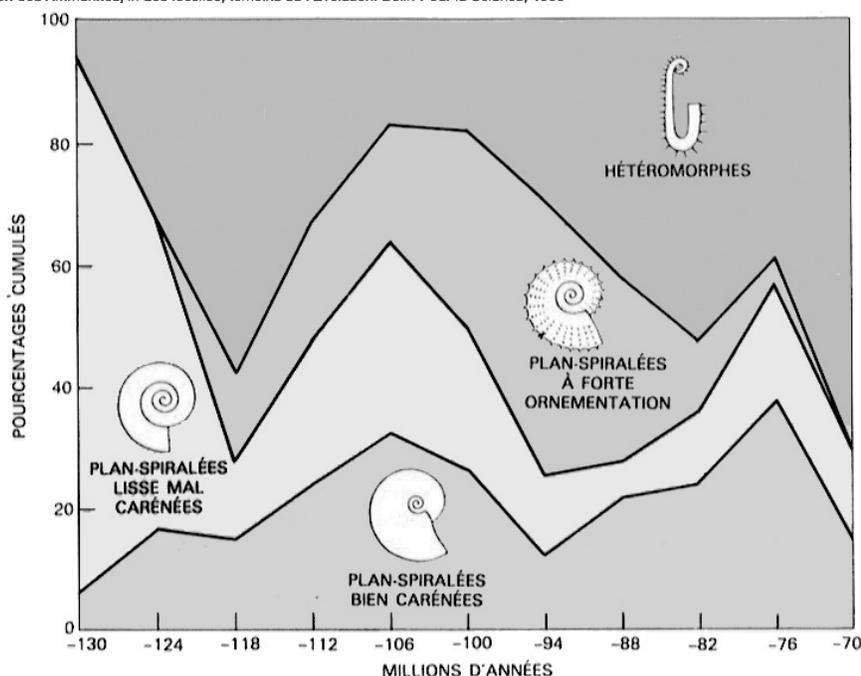
Ces Ammonites hétéromorphes ne sont pas limitées au Crétacé supérieur (figure 6) et ne peuvent donc pas représenter, comme on l'a parfois dit, la manifestation d'une « dégénérescence » des Ammonites qui expliquerait leur disparition à la limite Crétacé-Tertiaire. Il s'agirait plutôt d'adaptations de ces animaux : l'éloignement du centre de flottabilité (point d'application de la poussée d'Archimède) et du centre de gravité de ces coquilles déroulées permettait peut-être à ces animaux de changer plus rapidement de direction ou de profondeur dans la tranche d'eau et d'échapper ainsi à certains prédateurs (ou d'être eux-mêmes des prédateurs plus efficaces ?).



Ornementation de la coquille des Ammonoïdes (d'après Moret, 1966)

FIG. 5 – Ornementations des Ammonoïdes

P. Ward, *L'extinction des Ammonites*, in *Les fossiles, témoins de l'Évolution*. Belin-Pour la Science, 1990



POUR LES AMMONITES DU CRÉTACÉ, les formes de coquilles peuvent être regroupées en trois types. Le nombre d'espèces à coquille carénée et très ornementée ou hétéromorphes augmenta par rapport au nombre d'espèces aux coquilles mal carénées, lisses et plan-spiralées. On peut interpréter l'apparition de ces trois types de coquilles comme des adaptations à l'apparition de prédateurs marins évolués, au Jurassi-

que et au Crétacé. Certaines adaptations étaient meilleures que d'autres. L'adaptation la plus nette est l'apparition de formes de plus en plus aberrantes qui finirent par prédominer. L'évolution vers une ornementation de coquilles plus marquée fut moins bien adaptée: vers la fin du Crétacé, les Ammonites aux coquilles très fortement ornementées avaient presque disparu.

FIG. 6 – Proportions relatives des différentes formes d'Ammonites de 130 à 70 Ma. Les hétéromorphes sont présentes dès 130 Ma et leur importance relative varie au cours du temps. Elles dominent vers 70 Ma, mais aussi vers 125 Ma.

Dans tous les cas, l'attribution de ces espèces aux Ammonitidés est possible par l'observation des *sutures persillées* typiques du groupe. Pour *Turrilites* ou *Baculites*, l'attribution aux Céphalopodes Ammonoidés peut également se faire par l'observation de la conservation d'une symétrie

bilatérale.

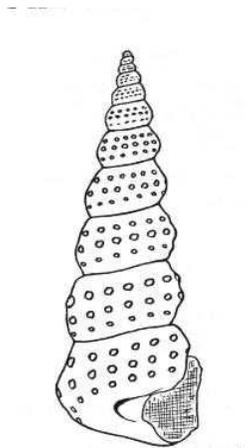
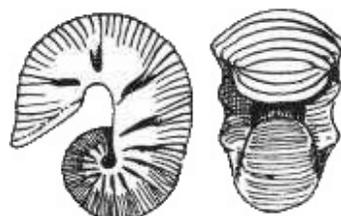
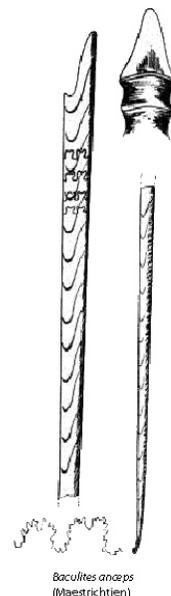


FIG. 7 – *Turrilites*. Crétacé supérieur (Maestrichtien).



Scaphites equalis.

FIG. 8 – *Scaphites equalis*. Crétacé supérieur (Cénomannien).



Baculites anceps
(Maestrichtien)

FIG. 9 – *Baculites*, Ammonite hétéromorphe droite. Crétacé supérieur (Maestrichtien).

2.3 Remarques

Les Aptychus. Ce terme désigne de petites plaques calcaires striées, se présentant par paire, et que l'on rencontre fréquemment en association avec les Ammonites. On les interprète soit comme les deux valves d'un opercule qui aurait permis la fermeture de la coquille, soit comme les éléments de la mâchoire inférieure.

Diversité de taille des Ammonoïdés. Les fossiles retrouvés correspondent à des individus d'âge différent, pas forcément adultes, d'où une variété de taille, même pour des individus de la même espèce. Par ailleurs, la gamme de taille des Ammonoïdés a été très large : les plus grands spécimens connus atteignaient 2 mètres de diamètre.

3 Répartition temporelle

- **Nautiloïdes** : du début de l'Ordovicien (500 Ma) à l'actuel.
- **Ammonites** : du Jurassique ancien à la limite (crise) Crétacé / Tertiaire (65 Ma).
- **Goniatites** : du Dévonien ancien (400 Ma) à la limite (crise) Permien-Trias (250 Ma).
- **Cératites** : Trias, extinction à la crise de la fin du Trias (206 Ma).
- **Bélemnoides** : Carbonifère (355 Ma) à la limite (crise) Crétacé-Tertiaire (65 Ma).
- **Orthocéridés** : du début de l'Ordovicien (500 Ma) à la fin du Trias (206 Ma).

4 Intérêts scientifiques

Stratigraphie : L'évolution rapide de certaines ammonites a permis de définir, pour certaines périodes du Jurassique, des biozones d'une durée n'excédant pas 1 Ma, ce qui est exceptionnel pour les macro-organismes fossiles.

Modalités d'évolution : Les ammonites permettent d'illustrer des cas d'*anagenèse* et de *gradualisme phylétique* (cf. par exemple Daniel et coll., *Sciences de la terre et de l'Univers*, p.536)

Études paléoécologiques : La variété des formes d'Ammonites a pu être mise en relation avec leur milieu et leur mode de vie. Les formes peu globuleuses, aplaties latéralement, ou déroulées, se rencontrent surtout sur la plate-forme continentale peu profonde, ou dans le domaine pélagique. Les formes plus globuleuses correspondent à des milieux plus profonds (adaptation à la pression).

Études anatomiques et écologiques : Les découvertes fréquentes, aux mêmes endroits et en nombre équivalent, de deux formes de tailles différentes, mais attribuées au même genre, *Kosmoceras*, a fait supposer qu'il s'agirait là, non pas de deux espèces, mais d'un dimorphisme sexuel.



FIG. 10 – *Kosmoceras*. Cas probable de dimorphisme sexuel chez les Ammonites : la forme la plus petite et munie d'un « éperon » serait le mâle.

Intérêt géochimique : le standard PDB (Pee Dee Belemnite) du carbone 13 (Bélemnite de la pee Dee Formation, aux Etats-Unis)

Références

- [1] [Museum of Palaeontology](http://www.ucmp.berkeley.edu), University of California, Berkeley. <http://www.ucmp.berkeley.edu>
- [2] Enay, R., *Paléontologie des Invertébrés*, Dunod, 1990.

BIVALVES : RUDISTES

Cyril Langlois

Novembre 2006

1 Classification

Les Rudistes constituent une super-Famille de Mollusques Bivalves, entièrement éteinte.

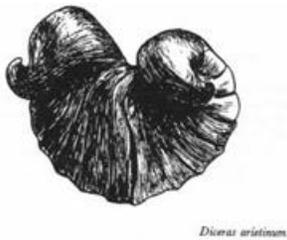


FIG. 1 – *Dicerat*, l'un des premiers Rudistes. Les deux valves sont de taille voisine. Jurassique supérieur

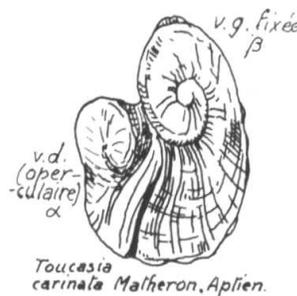


FIG. 2 – *Toucasia*, Rudiste inéquivalve à coquille spiralée. La valve gauche est la plus grande et fixée. Crétacé supérieur



FIG. 3 – *Hippurites*, Rudiste inéquivalve à coquille droite. La valve droite est la plus grande et fixée. Crétacé supérieur

Une douzaine de Familles de Rudistes ont été décrites (*Diceratidae*, *Requienidae*, *Capronitidae*, *Polyconitidae*, *Caprinidae*, *Ichtyosarcolitidae*, *Hippuritidae*, *Plagioptychidae*, *Antillocaprinidae*, *Dictyoptychidae*). Elles se répartissent entre le Jurassique supérieur et la fin du Crétacé, avec des répartitions géographiques plus ou moins étendues.

2 Description du groupe

2.1 Caractères généraux

Les Rudistes se caractérisent par :

- Leur charnière, dite *pachyodonte* (« dent épaisse »), caractérisée par la présence de deux grandes « dents » et une fossette sur l'une des valves (la valve libre) et par deux « fossettes » et une dent sur l'autre valve (la valve fixée). Les dents d'une valve viennent s'insérer dans les fossettes correspondantes de l'autre (figure 5).

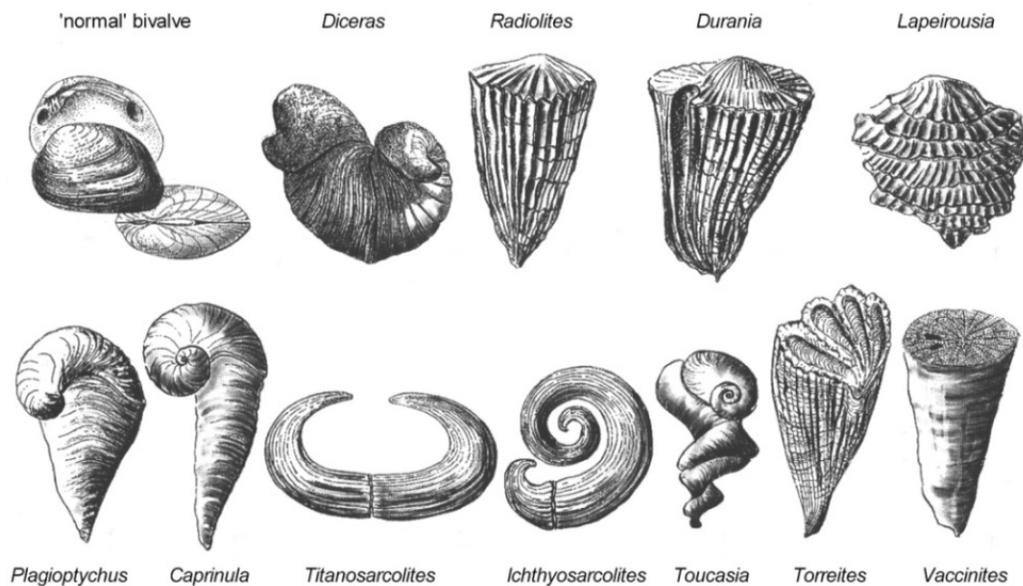


FIG. 4 – Exemples de Rudistes et comparaison avec un Bivalve actuel [3]

- Leur dissymétrie (*coquille inéquivalve*) : l'une des valves est hypertrophiée, tandis que l'autre, très réduite, forme un « couvercle ». Selon les groupes, la valve hypertrophiée est soit la valve droite soit la valve gauche.
- Un *mode de vie fixé*. L'animal est fixé, soit sur un autre individu, soit au substrat, par la grande valve. Les Diceratidés étaient fixés par l'une ou l'autre valve, les Requieridés (*Toucasia*, fig. 2, *Requiena*) par la valve gauche, tous les autres groupes, plus récents, par la valve droite (*Hippurites*, fig. 3).
- Un ligament réduit, voire absent, sur la charnière. Celle-ci ne s'ouvrait donc pas passivement, comme chez les autres Bivalves, mais par une turgescence du manteau ou un système musculaire adapté.

Les Rudistes étaient initialement des Bivalves solitaires. Au Crétacé supérieur, certains groupes acquièrent un mode de vie colonial : les individus se développent les uns sur les autres, (par fixation des larves sur les adultes après la reproduction et non, comme chez les Cnidaires coralliens, par reproduction asexuée).

Du fait du mode de croissance de ces Rudistes coloniaux, les « récifs à rudistes » n'ont pas la même structure que les récifs coralliens. Les récifs à Rudistes sont des structures peu élevées, plus ou moins tabulaires.

2.2 Un rudiste typique, *Hippurites*

Chez *Hippurites*, la valve droite, fixée au substrat, porte les fossettes et contient l'animal. La valve gauche, operculaire, porte les deux « dents ». Cette valve se soulevait à la façon d'un piston (figures 3 et 8).

Les muscles de l'animal assurant l'ouverture étaient fixés sur des invaginations internes de la coquille, les deux *piliers*, alors que l'*arête* portait le ligament.

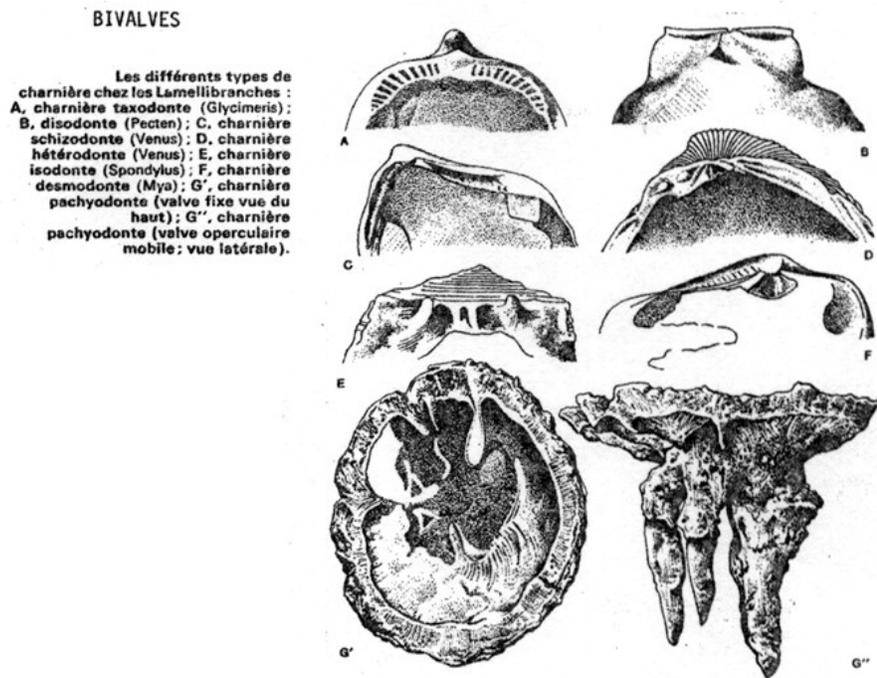


FIG. 5 – Les grands types de charnières des Bivalves

FIG. 6 – Récif de *Vaccinites vesiculosus* (Hippurité), Campanien. Oman. Source : [3]

FIG. 7 – Recif à Rudistes du Santonien. Montagne des Cornes, Pyrénées, France. Source : [3]

Vu du sommet de la coquille, depuis la valve gauche, ces trois structures se suivent dans l'ordre « arête - pilier - pilier » en tournant dans le sens horaire. Ainsi, on peut reconstituer, à partir de sa vue en coupe, la position de vie de l'Hippurite. Une coupe d'Hippurite sur une couche rocheuse basculée fournit donc un critère de polarité de cette couche (figure 9).

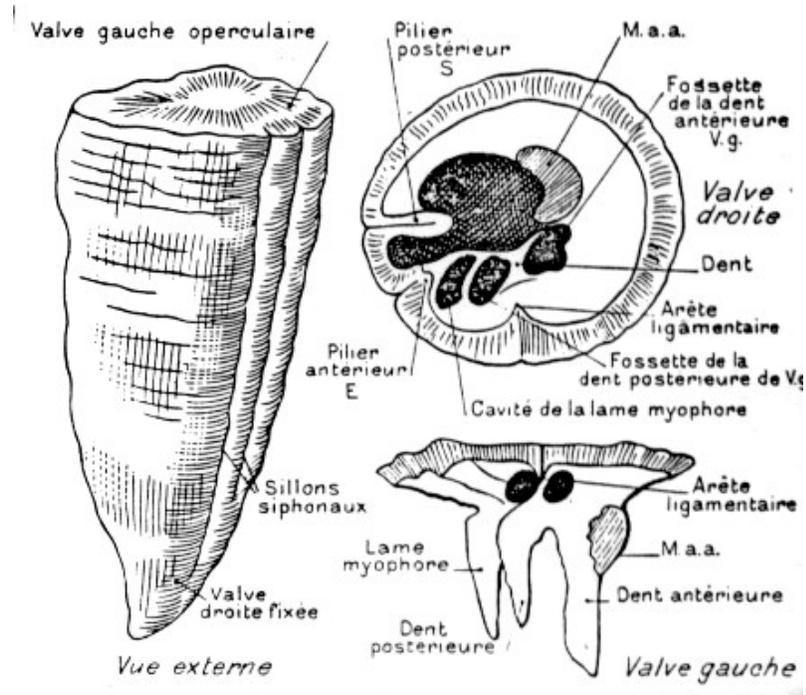


FIG. 8 – Structure d'un Hippurite

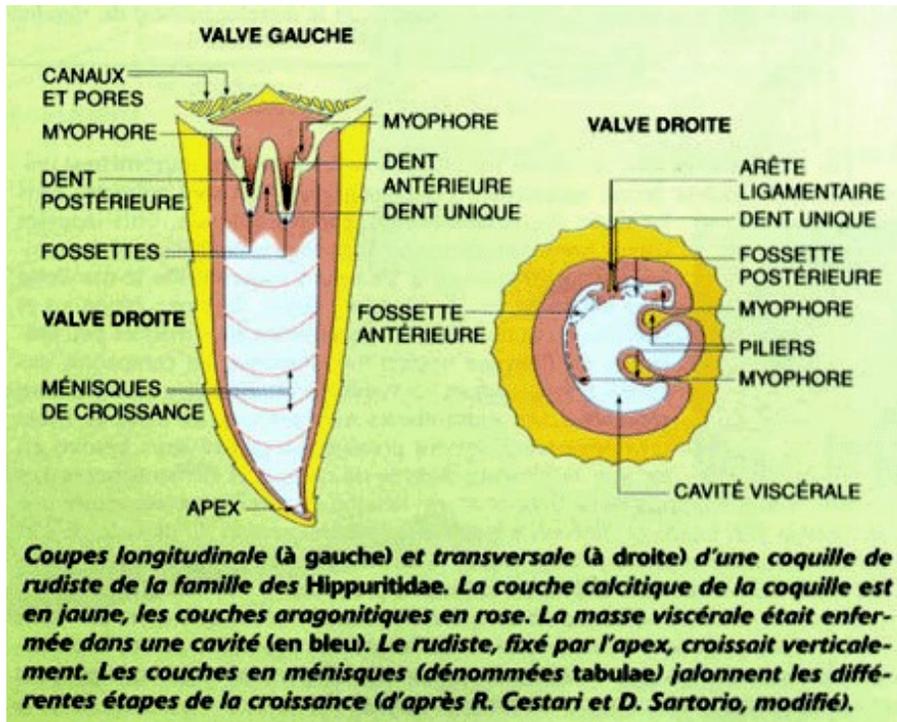


FIG. 9 – Anatomie d'un Hippurite. Source : [Pour la Science](#) [1]

3 Répartition temporelle

Les Rudistes apparaissent dans le registre fossile à la fin du Jurassique, vers 145 Ma, avec par exemple *Diceras*, chez qui la dissymétrie des deux valves est encore peu marquée (ce que rappelle son nom, « deux cornes »).

Ils se diversifient au Crétacé inférieur, avec des formes très dissymétriques (par exemple *Requiena* ou *Hippurites*) et disparaissent à la fin du Crétacé (65 Ma).

Ils subissent une crise importante à la limite Cénomanién / Turonien : plusieurs familles disparaissent et les familles survivantes ne se diversifient à nouveau que deux millions d'années plus tard.

- *Diceratidae*. La plus ancienne famille. Connue du Jurassique supérieur au début du Crétacé supérieur.
- *Caprinidae*. Cette famille apparaît à l'Aptien et devient la plus diversifiée du groupe en nombre d'espèces. Elle s'éteint à la limite Cénomanién / Turonien.
- *Ichtyosarcolitidae*. Rudistes très répandus au Cénomanién. Disparaissent à la limite Cénomanién / Turonien.
- *Polyconitidae*. Abondance maximale à l'Aptien. Connue du Barrémien jusqu'à la limite Cénomanién / Turonien.
- *Requienidae*. Rudistes abondants sur les plate-formes carbonatées du Barrémien et de l'Aptien inférieur. Du Jurassique terminal jusqu'à la fin du Crétacé.
- *Capronitidae*. Du Jurassique terminal jusqu'à la fin du Crétacé.
- *Hippuritidae*. Ces Rudistes apparaissent au Turonien et s'éteignent à la limite Crétacé / Tertiaire.
- *Antilocaprinidae*. Famille du Crétacé terminal, restreinte aux plate-formes des Amériques et des Caraïbes.
- *Dictyoptychidae*. Crétacé terminal du nord-est de la plate-forme arabe.
- *Plagioptychidae*. Crétacé supérieur.

4 Intérêts scientifiques

Les Rudistes, Bivalves benthiques fixés, ont été, avec les Coraux, d'importants constructeurs de récifs dans la mer Téthys intertropicale, durant le Crétacé. Ils caractérisent donc les milieux marins intertropicaux peu profonds.

Ils font partie des groupes qui disparaissent à la limite Crétacé / Tertiaire et, à ce titre, sont étudiés pour comprendre cet événement, son déroulement et ses causes. Il apparaît ainsi que l'extinction de ce groupe s'est produite par étapes : sa diversité et son extension géographique à la limite Crétacé / Tertiaire était déjà fortement réduite.

De même, ils permettent d'étudier les phénomènes survenus à la limite Cénomanién / Turonien.

Références

- [1] Philip J., *Une extinction dans les mers tropicales de l'ère Secondaire*, in [Pour la Science](#), dossier spécial *La valse des espèces*, juillet 2000
- [2] Foucault A. & Raoult J.-F., *Dictionnaire de géologie*, Masson, 1995
- [3] *A palaeontological database of Rudist Bivalves (Mollusca : Hippuritoidea, Gray 1848)*

<http://www.ruhr-uni-bochum.de/sediment/rudinet/intro.htm>