

Les Brachiopodes actuels sont-ils des indicateurs (paléo) bathymétriques ?

C.C. EMIG*

RÉSUMÉ

Les Brachiopodes sont présents depuis la zone intertidale jusque vers 6000 m de profondeur : 39 à 43 % d'espèces sont distribuées entre 50 et 400 m avec une nette dominance dans l'étage bathyal (entre 100 et 400 m). Leur distribution est directement liée à la circulation océanique : le facteur primordial est l'hydrodynamisme, incluant les facteurs qu'il induit (courant, substrat, sédimentation, turbidité, apport nutritionnel, renouvellement des eaux). Deux exemples, *Gryphus vitreus* et *Lingula anatina*, sont donnés. La valeur des Brachiopodes comme indicateurs bathymétriques est brièvement discutée.

ABSTRACT :

Are the living Brachiopods (palaeo) bathymetric indicators ?

The Brachiopoda are recorded between the intertidal zone to about 6000 m : 39-43 % of species are distributed between 50 and 400 m with a large occurrence in the bathyal zone (between 100 and 400 m). The brachiopod distribution is directly related to the oceanic circulation : the main factor is the hydrodynamics, including related factors (current, substrat, sedimentation, turbidity, nutrients, water exchange). Two examples, *Gryphus vitreus* and *Lingula anatina*, are given. The importance of the Brachiopoda as bathymetric indicators is briefly discussed.

I. INTRODUCTION

Les Brachiopodes, riches de - 30000 espèces fossiles et de - 360 actuelles, apparaissent dans les archives paléontologiques (à partir du Cambrien) et dans toutes les mers et océans actuels (depuis - 550 M.A. pour le genre *Lingula*), en remarquant que, de nos jours, ce groupe tend à se diversifier (WILLIAMS et

HURST, 1977). Et pourtant, leurs données et exigences écologiques sont encore fort peu connues, généralement limitées à la seule profondeur de récolte, encore qu'il soit parfois impossible de déterminer si les signalisations concernent des animaux vivants ou des coquilles vides. En outre, les études écologiques ne concernent que quelques espèces pour lesquelles on connaît assez bien l'intervalle bathymétrique ou celui de leur densité maximale. Enfin, la taxonomie et la systématique des Brachiopodes nécessitent révision pour bon nombre de genres et d'espèces, ce qui nous a conduit pour la distribution bathymétrique à exprimer les résultats en pourcentage plutôt qu'en nombre d'espèces.

II. CARACTÉRISTIQUES ÉCOLOGIQUES GÉNÉRALES

Les Brachiopodes sont benthiques sessiles et suspensivores, avec un métabolisme réduit et une relative uniformité de forme. Ils présentent quatre modes de vie :

* attaché par un pédoncule sur ou dans un substrat (la majorité des espèces) ;

* cimenté par une valve sur le substrat (comme par exemple *Neocrania*) ;

* fouisseur, vivant en terrier (*Lingula*, *Glottidia*) ou dans la faune interstielle de sédiments sableux (*Gwynia*) ;

* libre, posé sur le fond : ce mode (qui a regroupé les plus grands individus) n'est plus actuel ; néanmoins, les grands individus de certaines espèces actuelles, brisant leur pédoncule, peuvent présenter une vie libre, plutôt occasionnelle (par exemple *Gryphus*, *Terebratella*, *Magadina*) (FOSTER, 1982 ; BOULLIER *et al.*, 1986 ; RICHARDSON, 1986).

Les espèces actuelles occupent des habitats variés, au moins aussi divers que ceux des formes fossiles (en substrat, température, salinité, profondeur, courants..),

MOTS CLÉS : Brachiopoda, Distribution, Bathymétrie.
KEY-WORDS : Brachiopoda, Distribution, Bathymetry.

*CNRS-GR « Ecoprophyce », Station Marine d'Endoume, Rue de la Batterie-des-Lions, 13007 Marseille

ce qui ne les rend pourtant pas aussi tolérant vis-à-vis des conditions de l'environnement que le décrivent parfois les paléontologues. Parmi les principaux facteurs, régissant la distribution des Brachiopodes, on peut citer :

* **Température** : l'abondance maximale des espèces est dans les eaux tempérées, alors que peu d'espèces sont caractéristiques des eaux tropicales ou subtropicales, sauf les Inarticulés (Fig. 1) ; si l'on mesure l'influence de la température par la distribution bathymétrique, on constate alors que beaucoup d'espèces ont un intervalle relativement large (Fig. 1,2). La large distribution bathymétrique des espèces atlantico-méditerranéennes permet de conclure que celles-ci sont plutôt eurythermes et s'accoutument fort bien d'une relative homothermie en Méditerranée. Un autre exemple est *Magellania venosa*, vivant depuis l'Infralittoral jusqu'à 1900 m, à des températures entre 3 et 12°C (McCAMMON, 1973).

%	esp.	Prof.
-----		0 m
	21	
-----		25
48		
	30	
-----		50
	39	
-----		100
43		
-----		200
42		
-----		300
40		
-----		400
33		
-----		500
31		
-----		600
28		
-----		700
25		
-----		800
22		
-----		900
21		
-----		1000 m

Tableau 1 : Distribution bathymétrique des espèces de Brachiopodes (en pourcentage d'espèces présentes calculé sur 340 espèces décrites) entre 0 et 1000 m (voir aussi Fig. 1).
Bathymetric distribution (in percentage of present species based on 340 described species) between 0 and 1000 m (see also Fig 1)..

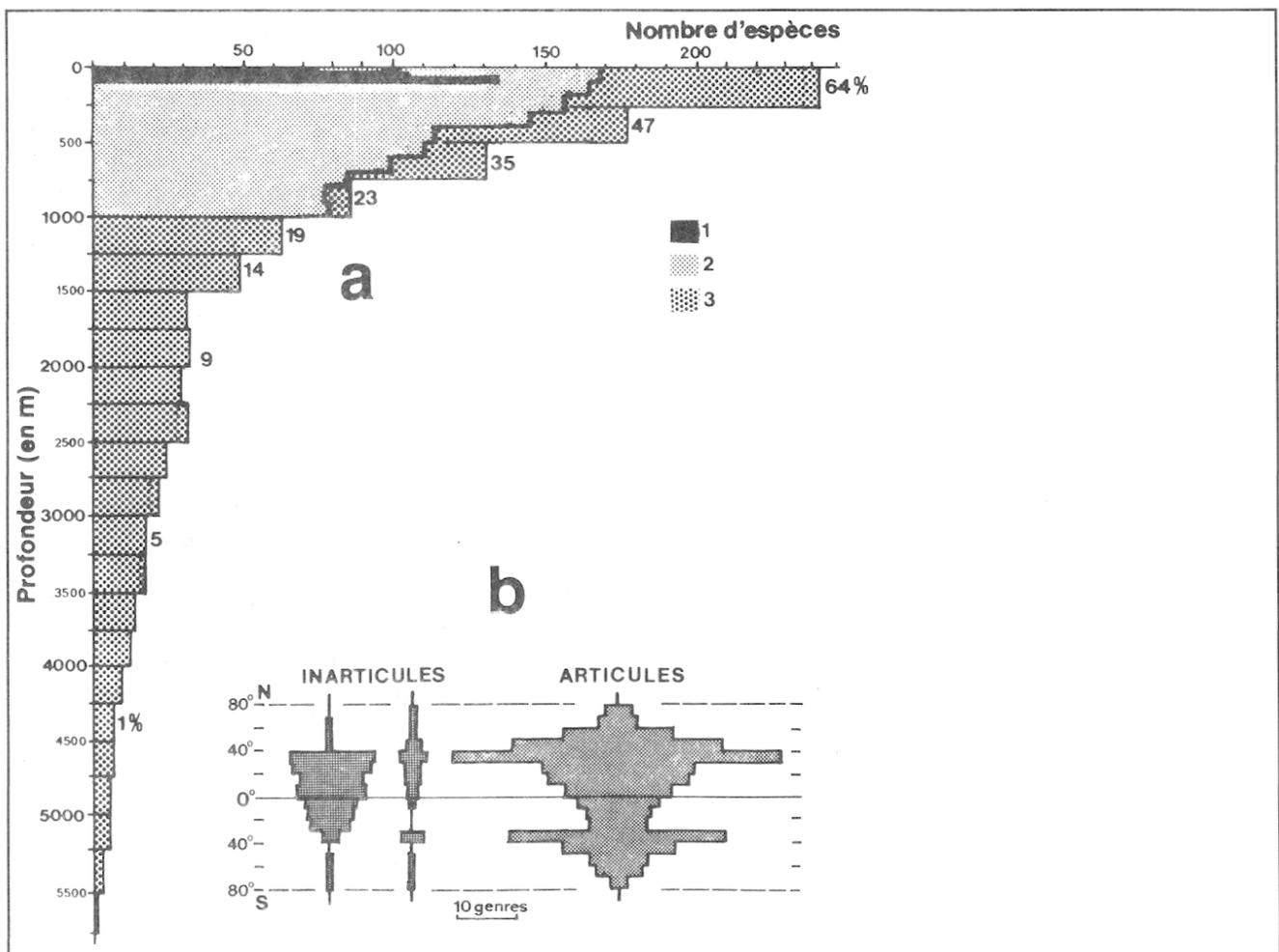


Figure 1 : a. Distribution bathymétrique des espèces actuelles de Brachiopodes : 1. 0-25 m et 50-100 m (en nombre d'espèces) ; 2. 0-1000 m par centaines de mètres (en nombre d'espèces) ; 3. par tranches de 250 m (en nombre et en pourcentage d'espèces présentes, calculé sur 340 espèces décrites) ; **b. Distribution latitudinale des genres** (d'après RUDWICK, 1970).
a. Bathymetric distribution of the living brachiopod species 1. 0-25 m, 25-50 m et 50-100 m (in number of species) ; 2. 0-1000 m, each hundred meters (in number of species) ; 3. each 250 m (in number and in percentage of present species based on 340 described species) ; **b. Latitudinal distribution of the genera** (after RUDWICK, 1977).

* le substrat : généralement dur pour la fixation du pédoncule, mais aussi sableux ou plus rarement vaseux, peut être un facteur limitant, car il traduit également les effets de l'hydrodynamisme et de la sédimentation ;

* la sédimentation : fine ou rapide peut être limitante, encore que des espèces tolèrent des eaux chargées en particules ou des environnements vaseux, car elles ont la possibilité de rejeter les particules hors de la cavité palléale ;

	Température (°C)	Salinité (‰)	Profondeur (en m)	
Golfe Persique	15 - 40	55 - 60	6 - 16	(?)
Nouvelle-Calédonie	18 - 30	15 - 25	intertidale jusqu'à ~1 m; 28-67 (infralittoral supérieur)	
Japon	1 - 22	30	5 - 18	(6-10)

Tableau II : Intervalle annuel de température et salinité dans trois localités à *Lingula anatina* et distribution bathymétrique (entre parenthèses la zone à densité maximale).

Annual variations of temperature and salinity in three locations of *Lingula anatina* and bathymetric range (between brackets the zone of maximal density).

* l'hydrodynamisme : est nécessaire à ces suspensivores pour l'apport nutritionnel et les échanges respiratoires. Mais, la force ou vitesse des courants n'est pas un facteur limitant, car l'ancrage par le pédoncule est aussi résistant que celui des mollusques par le byssus, notamment en zone intertidale (THAYER, 1975). L'apport nutritionnel est fait par du phytoplancton, des particules colloïdales et des substances dissoutes, l'un pouvant suppléer l'autre en fonction de variations annuelles. Les Brachiopodes (pour les espèces étudiées) utilisent avec un maximum d'efficacité l'énergie disponible ; ils ont un faible taux de métabolisme (surtout respiratoire), inférieur à celui d'autres invertébrés et notamment des mollusques, ce qui leur permet de vivre ou survivre dans des conditions « difficiles », voire dans des milieux oligotypiques (EMIG, 1988a).

La salinité n'apparaît pas comme un facteur important, car pratiquement tous vivent dans des eaux marines franches et, sous conditions expérimentales, supportent généralement des variations de salinité supérieures à celles de leur milieu ; quelques espèces sont largement euryhalines, comme les lingules.

Que leurs coquilles soient chitinophosphatées (dans la plupart des Inarticulés) ou carbonatées (chez les Craniidés et Articulés) ne conditionne pas leur distribution (bathymétrique ou géographique). En outre, l'homéomorphie de la coquille et parfois de ses structures internes peut conduire à ne pouvoir distinguer des familles fossiles entre elles ; elle est l'une des difficultés à l'identification des espèces actuelles, car tous les caractères taxonomiques ne portent que sur la coquille (dimensions, forme, ornementation, appareil brachial...) et aucun de ces caractères ne semble lié à la distribution bathymétrique. Par exemple, sur la

penne continentale méditerranéenne, on trouve ensemble les espèces de *Gryphus*, *Terebratulina*, *Megerlia* et *Megathyris*, parfois en grand nombre (Fig. 2) ; l'environnement abyssal ne semble pas montrer des modalités particulières de croissance de *Macandrevia africana*, comparées à celles d'autres Brachiopodes articulés vivant à des profondeurs moindres, tels (*Gryphus* ou *Terebratella* (cf. LAURIN et GASPARD, 1987). Néanmoins, chez *Terebratella inconspua* (0-40 m), STEWART (1981) a montré que, d'après des histogrammes de taille de coquilles, on pouvait distinguer les populations vivant dans la zone intertidale de celles vivant en profondeur et celles de substrat dur de celles sur substrat meuble ; en outre, le nombre de côtes de la coquille décroît avec la profondeur, tandis que ces côtes sont absentes dans les populations vivant sur substrat meuble.

Généralement en faible densité, les Brachiopodes peuvent néanmoins constituer les éléments dominants de faunes locales, tant à faible profondeur ou sur la pente continentale que dans l'étage abyssal. Peu d'espèces sont cosmopolites (telle que *Pelagodiscus atlanticus*), mais beaucoup ont une large distribution dans un océan ou mer (comme *Terebratulina retusa* dans l'hémisphère Nord, de la mer Méditerranée à la côte Est américaine).

III. DISTRIBUTION BATHYMETRIQUE

De la distribution bathymétrique des Brachiopodes (Fig. 1), il ressort que, si environ la moitié des espèces connues vivent dans les premiers 400 m, des espèces sont présentes jusque vers 6000 m, ce qui traduit l'aptitude du groupe à vivre dans un très large intervalle de profondeur. Le tableau I traduit de façon plus précise la distribution (en pourcentage) des espèces dans les premiers 1000 m : on constate que 39-43 % d'espèces sont présentes entre 50 et 400 m, tandis que 26-30 % le sont de 25 à 50 m et de 400 à 800 m, 21-22 % de 0 à 25 m et de 800 à 1000 m ; c'est donc dans les étages Circalittoral et Bathyal que s'observent la plus forte richesse spécifique. Les Brachiopodes ne peuvent, donc, être considérés comme un groupe ayant cherché un refuge « ultime » pour sa survie en profondeur, d'autant que certaines espèces occupent des habitats forts divers (comme souvent leurs formes fossiles) dans un intervalle bathymétrique très large. A titre d'exemple, la distribution bathymétrique de quelques genres actuels, dont ceux ayant des espèces en mer Méditerranée, a été représentée sur la figure 2.

Il convient néanmoins de remarquer que :

- peu d'espèces vivent dans la zone intertidale ;
- leur présence relative dans des zones littorales (où vivent le plus souvent des formes cryptiques) pourrait être liée aux prédateurs (surtout brouteurs comme les oursins ; ASGAARD, 1986) ; néanmoins, des espèces (non cryptiques) peuvent présenter une forte abondance à faible profondeur (en Nouvelle-Zélande, Canada, Antarctique). En outre, la partie du stock d'espèces littorales (0 - 50 m : 116 espèces) encore pré-

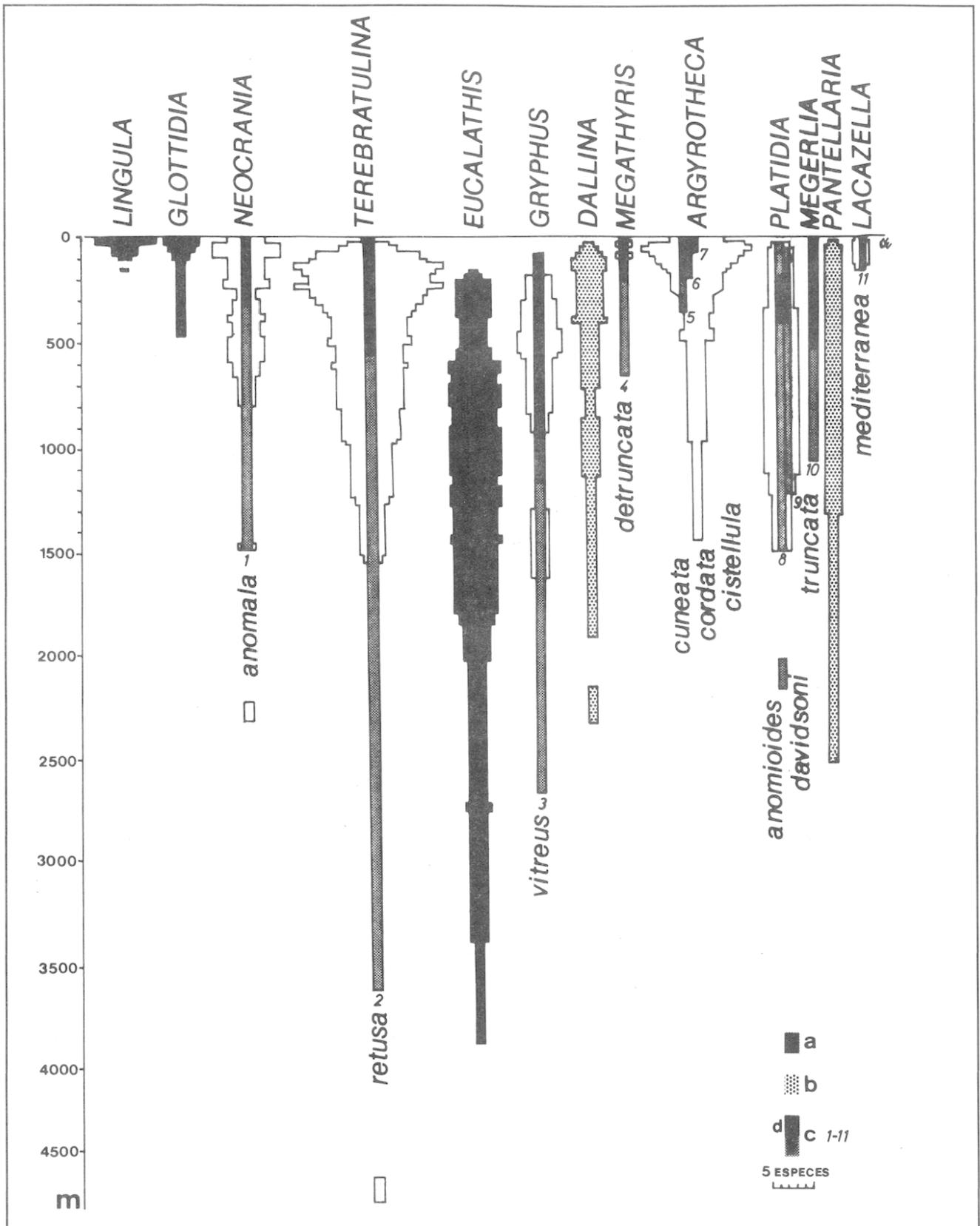


Figure 2 : Distribution bathymétrique de quelques genres de Brachiopodes, dont ceux ayant des espèces en mer Méditerranée ; (a. genres non représentés ; b. genres à présence incertaine ; c. espèces représentées en Méditerranée, 1 à 11 ; d. distribution en Méditerranée). Origines des espèces : Eocène : 2,4,11 ; Miocène : 3,5,6,8,10 ; Pliocène : 1,7,9.
Bathymetric distribution of some brachiopod genera, including those with species recorded in the Mediterranean (a. genera not recorded ; b. genera doubtful ; c. species recorded in the Mediterranean, 1 to 11 ; d. Mediterranean distribution). Species origin : Eocene 2,4,11 ; Miocene 3,5,6,8,10 ; Pliocene 1,7,9.

sente entre 100 et 2000 m correspond à 45-30 % des espèces de cette tranche bathymétrique.

- les espèces typiquement profondes, au delà de 1000 m, sont rares : seulement 26 espèces, soit moins de 8 % ;

- récemment, ZEZINA (1987) a montré que les limites bathymétriques pour une même espèce tendent à être plus profondes à l'Est qu'à l'Ouest dans les océans Atlantique, Indien et Pacifique.

- Distribution bathymétrique de *Gryphus vitreus* en Méditerranée.

L'étude de la pente continentale en Corse et Provence par dragages, chalutages et en submersible, a permis de modéliser la distribution spatiale et bathy-

métrique de *Gryphus vitreus* (cf. EMI, 1985, 1987, 1988b ; EMIG & ARNAUD, 1988). Les résultats concernant la bathymétrie sont résumés ci-dessous et sur la figure 3. La biocoenose sablo-détritique à *Gryphus vitreus* forme une ceinture le long de la marge continentale entre les biocoenoses cicallitorales (sur le plateau continental) et la biocoenose de la Vase Profonde bathyale. La topographie de la marge correspond à deux catégories de profils : - catégorie I, avec une pente continue dès le rebord du plateau continental ; - catégorie II, avec, après ce rebord plus ou moins accentué, un plateau « offshore » en pente douce, large de quelques centaines de mètres à plus de 5 km, jusqu'à sa rupture de pente vers 150 m, puis une pente régulière (Fig. 3).

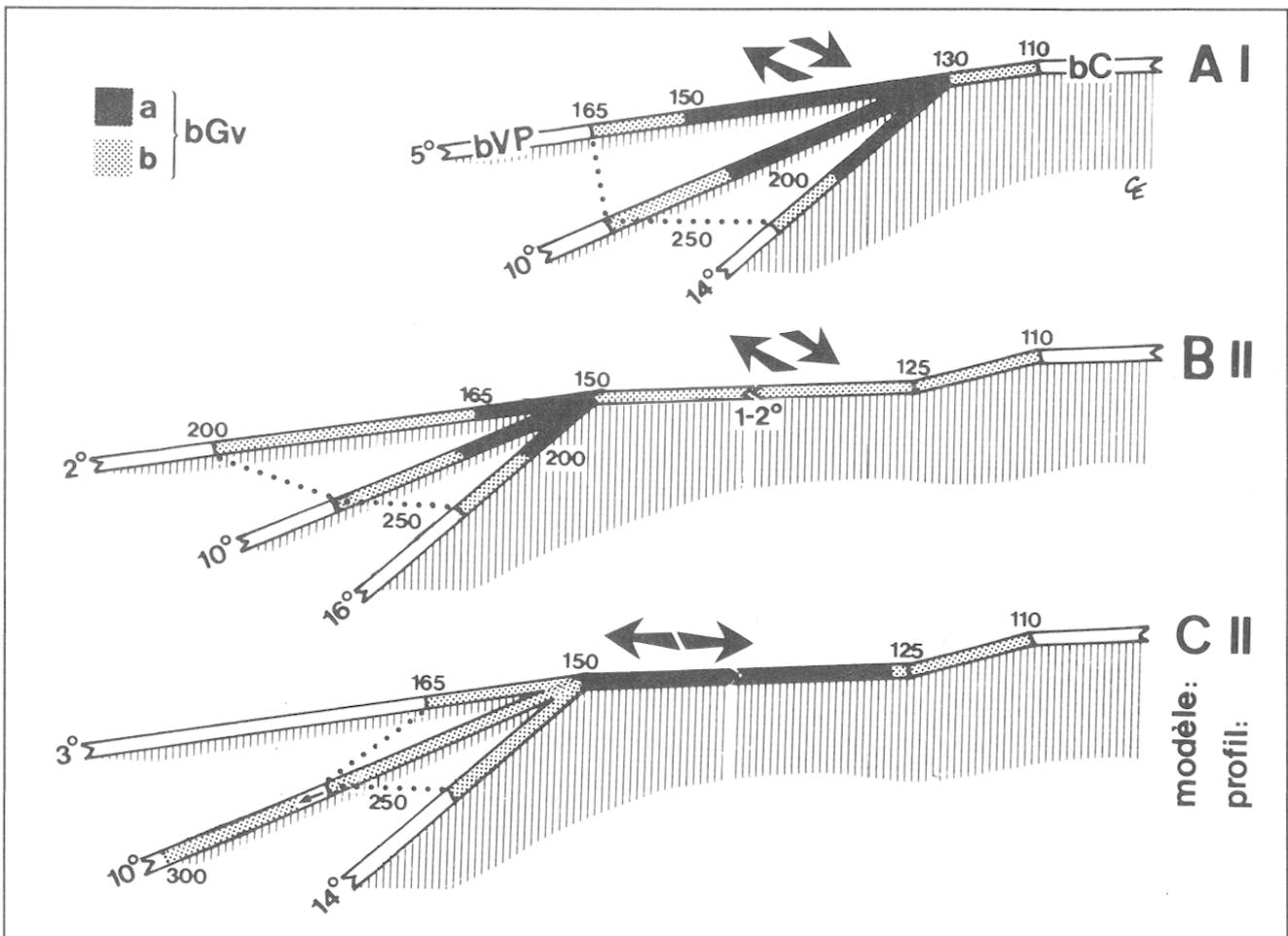


Figure 3 : Distribution bathymétrique de la biocoenose à *Gryphus vitreus* (bGv) sur la marge continentale en Provence et Corse en fonction de la topographie du fond (catégorie de profil I et II) pour les trois modèles A, B, C de densité des *G. vitreus* (d'après EMIG, 1988b, modifié). a. 200-700 individus/m² ; b. <10 à 100. Les flèches donnent le sens du courant de fond. bC : biocoenose cicallitorale ; bVP : biocoenose de la vase profonde bathyale. Bathymetric limits of *Gryphus vitreus* biocoenosis (bGv) along the continental margin of the Provence and Corsica according to the profile categories (I and II) for the three models (A,B,C) of density zones of *G. vitreus* (after EMIG, 1988b, modified). a. 200-700 individuals/m² ; b. <10 à 100. The arrows indicate the bottom-current direction. bC : Circalittoral biocoenosis ; bVP : bathyal mud biocoenosis.

L'extension bathymétrique de *Gryphus vitreus* répond à trois modèles (A, B, C : fig. 3), fonction de la direction du courant de fond et de l'inclinaison de la pente continentale. La limite supérieure de la distribution de *G. vitreus* correspond toujours au rebord

du plateau continental (100-120 m de profondeur), sauf dans quelques cas particuliers (jusqu'à 90 m ; EMIG, 1985). Au contraire, la limite inférieure dépend de la pente et des conditions hydrodynamiques :

- sur des pentes supérieures à 10° , cette limite se situe vers 250 m dans les trois modèles, mais dans certaines régions elle peut atteindre 300 m (Cap Corse) ou 400-700 m (Archipel Toscan et Algérie). Les profondeurs maximales de récolte en Méditerranée se situent entre 1000 et 1160 m, sans mention si les spécimens étaient vivants, car des coquilles mortes peuvent être entraînées en profondeur sur des fonds vaseux ;

- sur des pentes inférieures à 10° , cette limite inférieure remonte bathymétriquement avec l'atténuation de la pente, traduisant une extension moindre des courants en profondeur ; cette remontée est plus accentuée dans les modèles A et C (jusqu'à 165 m) que B (200 m) (Fig. 3).

Les zones à densité maximale de *G. vitreus* (200-700 individus. m) sont celles où la vitesse du courant est la plus forte (jusqu'à 2 nœuds). Et les limites bathymétriques de ces zones sont différentes dans chaque modèle (Fig. 3) : en A et B, la limite inférieure est vers 200 m pour des pentes supérieures à 10° et remonte dès que la pente s'atténue (inférieure à 10°), respectivement jusqu'à 150 et 165 m ; en C, au contraire, la zone à forte densité se situe toujours sur le plateau « offshore ».

Gryphus vitreus, espèce dominante exclusive de la biocoenose, est un excellent indicateur du bathyal supérieur et des conditions hydrodynamiques qui y règnent, permettant d'interpréter des gisements fossiles contenant cette espèce (connue depuis le Miocène et au moins depuis le Pléistocène en mer Méditerranée). En effet, la distribution bathymétrique de ce brachiopode est régie par des conditions hydrodynamiques particulières, satisfaisant à ses exigences écologiques : les courants de fond, provoqués par la dérive des eaux atlantiques en mer Méditerranée, renforcée par les vents dominants (SW-W-NW et NE-E-SE), assurent le renouvellement de l'eau et l'apport nutritionnel (eaux toujours fortement chargées en matériel particulaire), induisent une sédimentation faible ou nulle. Le sédiment est formé de sables bien classés (gravier, grossiers, fins), colmatés par une fraction fine, avec une forte proportion de débris, essentiellement de coquilles et coraux ahermatypiques, parfois d'origine thanatocoenotique. La température et la salinité varient peu au cours de l'année ($13^\circ\text{C} \pm 1^\circ\text{C}$ et $38 \pm 0,5 \text{‰}$). Pour une espèce de l'Atlantique Sud, *Magellania venosa*, McCAMMON (1973) avait déjà remarqué que la distribution était limitée par la nature du substrat et la vitesse du courant et que la profondeur et la lumière n'intervenaient pas dans la distribution bathymétrique.

En Méditerranée, *Gryphus vitreus* est aussi actuellement la seule espèce, dont la distribution est bien connue ; pour les autres espèces, l'intervalle bathymétrique est représenté sur la figure 2, mais il semble que la densité maximale de *Terebratulina retusa*, *Megerlia truncata* et *Megathyris detruncata* est entre 100 et

150 m. Par ailleurs, *Terebratulina retusa* est abondante en zone littorale au Canada (baie de Fundy) et vers 100-120 m dans des lochs de la côte ouest d'Ecosse.

- Distribution bathymétrique de *Lingula anatina*

La distribution bathymétrique des Lingules (*Lingula* et *Glottidia*) montre que la plupart des espèces sont infralittorales, pouvant pour certaines occuper la zone intertidale, tandis que quelques espèces, comme *Lingula parva*, *L. adamsi* ou *Glottidia albida*, sont plutôt circalittorales. Ce groupe ne peut être considéré ni comme exclusivement littoral, ni inféodé à des milieux confinés ou dessalés, comme le décrivent généralement les paléontologues. En outre, en tant que fossiles vivants, les Lingules contredisent la théorie du refuge en profondeur pour des formes « reliques ».

Lingula anatina, à large répartition dans les océans Atlantique (côte est), Indien et Pacifique (côte ouest), et, *Glottidia pyramidata* qui semble être l'espèce vicariante sur la côte ouest-atlantique, sont présentes depuis la zone intertidale jusque vers 70 m. Pour *L. anatina*, la densité dépend de la composition granulométrique du sédiment : les plus fortes densités (plus de 100 individus/m²) sont dans des sables grossiers et graviers, colmatés par des sables fins et très fins ou dans des sables fins, très fins et sablons (EMIG, 1984), toujours localisés dans l'étage infralittoral. Ces sables compacts et stables traduisent aussi un hydrodynamisme modéré. Le substrat est un facteur primordial de la distribution bathymétrique de *L. anatina* ; d'autres facteurs interviennent également, mais leurs intervalles de tolérance varient parfois d'une localité à l'autre, au point que des valeurs léthales pour une population dans une région sont « normales » dans une autre (EMIG, 1986) (voir tableau II). Ainsi, l'histoire propre à chaque population de *L. anatina* ne permet pas d'extrapoler à l'espèce les caractéristiques écologiques (y compris bathymétriques) de l'ensemble des populations. Néanmoins, les facteurs pouvant entraîner la fossilisation des Lingules sont plus nombreux en zone littorale (intertidale, deltaïque ou lagunaire) qu'en profondeur (EMIG, 1986).

L'extension en profondeur de *L. anatina* (au delà d'une vingtaine de mètres) pourrait bien être liée à la présence de sables littoraux fossiles provenant d'une régression quaternaire : cas possible dans le lagon de Nouméa (Nouvelle-Calédonie) où des individus ont été récoltés entre 40 et 67 m, alors qu'en milieu littoral elle ne descend pas sous environ 1 m de profondeur (limite d'extension des sables fins littoraux).

IV. VALEUR DES BRACHIPODES COMME INDICATEURS BATHYMETRIQUES

La synthèse sur la distribution bathymétrique des espèces de Brachiopodes ne peut, dans l'état actuel de nos connaissances, mener qu'à des remarques de portée générale.

L'hydrodynamisme apparaît comme le facteur primordial de la distribution, facteur auquel il faut ajouter ceux qu'il régit directement : le substrat (préférentiellement dur ou sableux), la sédimentation, la turbidité, l'apport nutritionnel et le renouvellement des eaux. Ce schéma semble avoir, tout au long du Phanérozoïque, influencé la distribution des Brachiopodes, dont l'extension en profondeur serait fonction de la circulation océanique ; l'absence d'une telle circulation profonde lors du Jurassique explique selon ALMÉRAS et ELMIG (1983) celle des Brachiopodes dans les bassins profonds.

Néanmoins, ces facteurs abiotiques, auxquels il convient d'ajouter la température, ne permettent pas à eux seuls d'expliquer la distribution, car il faut prendre en compte tout le (ou les) écosystème(s) selon la définition de ARNAUD et EMIG, (1987) dans laquelle vit une espèce. Et là encore, nos connaissances sur les Brachiopodes sont des plus sommaires.

Il apparaît aussi, au vu de ces éléments et de la distribution bathymétrique (Fig. 1), que, contrairement à ce qui est parfois affirmé pour expliquer leur survie, les Brachiopodes n'ont pas « cherché refuge » en profondeur. La plupart des espèces (91 %) sont réparties entre 0 et 800 m, dont seulement 22 % dépassent la profondeur de 800 m. En fait, ou une espèce à évolué pour coloniser un autre écosystème ou elle « survit » dans une biocoenose (ou écosystème) à aire restreinte, qui a pu au cours des temps géologiques avoir une plus grande extension, et dans les deux cas il n'y a pas refuge !

Les formes dites « reliques », comme les Lingules, se sont probablement maintenu grâce à la relative permanence des écosystèmes oligotypiques littoraux dans lesquels elles vivent (EMIG, 1988a). En outre, pour ce groupe, mais aussi pour d'autres espèces, l'histoire d'une population varie selon la localisation de la biocoenose (ARNAUD et EMIG, 1987) et les limites écologiques d'une population ne peuvent être extrapoler ni à une autre population, ni à l'espèce ou au genre.

BIBLIOGRAPHIE

- ALMÉRAS Y & ELMIG S. (1983) - Influence de la production primaire et de la circulation océanique profonde sur la distribution des Brachiopodes (Jurassique, Actuel). *C.R. Acad. Sci. Paris*, 297, pp. 779-782
- ARNAUD P.M. & EMIG C.C. (1987) - La population, unité fonctionnelle de la biocoenose - *Act. Coll. Nat. CNRS « Biologie des Populations »*, Lyon, 1986, pp. 69-72
- BOULLIER A., DELANGE J.H., EMIG C.C., D'HONDT J.L., GASPARD D. & LAURIN B. (1986) - Les populations actuelles de *Gryphus vitreus* (Brachiopoda) en Corse. Implications paléontologiques. *In* : Les brachiopodes actuels et fossiles, RACHEBOEUF P.R. & EMIG C.C. Eds., 1^{er} Coll. intern. sur les Brachiopodes, Brest 1985 - Biostratigr. Paléozoïque, 4, pp. 179-196
- EMIG C.C. (1984) - Importance du sédiment dans la distribution des Lingules (Brachiopodes, Inarticulés). - *Lethaia*, 17, pp. 115-123
- EMIG C.C. (1985) - Distribution et synécologie des fonds à *Gryphus vitreus* (Brachiopoda) en Corse. - *Mar. Biol.*, 90 (1), pp. 139-146
- EMIG C.C. (1986) - Conditions de fossilisation du genre *Lingula* (Brachiopoda) et implications paléocologiques. - *Palaeogeogr. palaeoclimatol. Palaeocol.*, 53, pp. 245-253
- EMIG C.C. (1987) - Offshore brachiopods investigated by submersible. - *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 108, pp. 261-273
- EMIG C.C. (1988a) - Lingules fossiles, représentants d'écosystèmes oligotypiques ? - *Act. 3^o Symp. Ecol. Paleoecol. Communita bentoniche, Taormina*, 1985, pp.
- EMIG C.C. (1988b) - Distributional patterns along the Mediterranean continental margin (Upper Bathyal) using *Gryphus vitreus* (Brachiopoda) densities.
- EMIG C.C. & ARNAUD P.M. (1988) - Observations en submersible sur la densité des populations de *Gryphus vitreus* (Brachiopodes) le long de la marge continentale de Provence (Méditerranée occidentale) - *C.R. Acad. Sci.*, Paris
- FOSTER M.W. (1982) - Brachiopoda. *In* : Synopsis and classification of living organisms. - *McGraw Hill*, New-York, pp. 773-780
- LAURIN B. & GASPARD D. (1987) - Variations morphologiques et croissance du brachiopode abyssal *Macandrevia africana* Cooper. - *Oceanol. Acta*, 10, (4), pp. 445-454
- MCCAMMON H.H. (1973) - The ecology of *Magellania venosa*, an articulate brachiopod. - *J. Paleont.*, 47 (2), pp. 266-278
- RICHARDSON J. (1986) - Les brachiopodes. *Pour la Science*, novembre, pp. 62-69
- RUDWICK M.J.S. (1977) - Living and fossil brachiopods. *Hutchinson Univ. Libr.*, Londres, pp. 1-199
- THAYER C. (1975) - Strength of pedicle attachment in articulate brachiopods : ecologic and paleoecologic significance. - *Paleobiology*, 1 (4), pp. 388-399
- WILLIAMS A. & HURST J.M. (1977) - Brachiopod evolution. *In* : Patterns of evolution as illustrated by the fossil record, Ed. HALLAM A.. - *Develop. Palaeont. Stratigr.*, 5, pp. 79-121
- ZEZINA O. N. (1987) - Brachiopods collected by BENTHEDI-cruise in the Mozambique Channel. - *Bull. Nat. Mus. nat. Hist.*, Paris, 9 (sect. A) (3), pp. 551-564