

RÉFLEXIONS CRITIQUES SUR L'ÉCOLOGIE ET LA SYSTÉMATIQUE DES LINGULES ACTUELLES ET FOSSILES

par

CHRISTIAN C. EMIG *, JEAN-CLAUDE GALL **,
DANIEL PAJAUD *** et JEAN-CLAUDE PLAZIAT ****

ABSTRACT

New topics on ecology and systematics of recent and fossil Lingulids lead to an obvious revision of our knowledges on this zoological group. At first, the recent species need systematics and taxonomy on the bases of new described specific criteria (as morphology of deltidial areas, muscle disposition) ; the results are briefly indicated. But, in fossil species, disorder and disparity of used characteristics are emphasized.

The general conceiving on ecology of Lingulids are reviewed and discussed, especially on bathymetry and salinity ; sediment and oxygenation conditions ; taphocoenosis and lingulid «communities». On recent species, all these points are also studied, especially some ecological requirements (salinity, bathymetry, grain size), and mechanism of burrowing ability, burrow living positions in the sediments, as shell preservations after death and fossilization, to facilitate the paleobiotope interpretations.

Recent animals are euryhalin, surviving at salinities from about 13 to 42 ‰ ; they could be considered as well adapted to waters with strong salinity fluctuations. They show preference to fine sand bottoms (lowest particle size about 40-60 μm). Their bathymetric distribution occurs between 0 and about 500 m (*Lingula* especially between 5-50 m ; *Glottidia* 15-70 m). The isotherms 8-10° C seem to restrict their geographical and bathymetric distribution.

Therefore, some post-palaeozoic lingulid beds are studied or redescribed on the bases of the above discussed characteristics, and new interpretations on the environmental situation are given (Trias of Vosges Mountains ; Oligocene from Japan ; Eocene of London Basin). More caution must be used in study of fossil Lingulids that are not especially animals living in infralittoral bottoms with low salinity and deficient oxygenation, as generally accepted.

* Station marine d'Endoume, L.A. C.N.R.S. n° 41, rue de la Batterie-des-Lions, 13007 Marseille.

** Université Louis-Pasteur, Institut de Géologie, 1, rue Blessig, 67084 Strasbourg Cedex.

*** Université P. et M. Curie, Laboratoire de Paléontologie des Invertébrés, 4, place Jussieu (T. 24-E. 3), 75230 Paris Cedex 05.

**** Université Paris-Sud, Laboratoire de Géologie structurale et appliquée, bât. 504 et L.A. C.N.R.S. n° 11, Paléontologie stratigraphique et Paléoécologie, Faculté des Sciences, 91405 Orsay Cedex.

ZUSAMMENFASSUNG

Einige neuere Untersuchungen über Ökologie und Systematik der rezenten und fossilen Linguliden zeigen dass unsere Kenntnisse dieser zoologischen Gruppe etwas abzuändern sind. Eine Revision der rezenten Arten mit Hilfe neuer artunterscheidender Merkmale erweist sich als notwendig, und die ersten Resultaten sind hier kurz angegeben. Bei den fossilen Arten werden eine gewisse Unordnung und Missverhältnisse der benützten Merkmale unterstrichen.

Die allgemeine Auffassung über die Ökologie der Linguliden muss erweitert werden, und einige wichtige Punkten sind diskutiert, wie: Tiefe und Salinität; Sediment und Sauerstoffgehalt; Lagerstätten. In rezenter Vertreter sind diese Punkte wieder vorgeführt, speziell Salinität, Tiefe, Sediment, und auch die Mechanismen beim Eindringen, Bewegung und Wohnbau in Sediment, die Zerstörung, oder Fossilisation der Schalen und der Wohnbauten nach dem Tod der Tiere, für ein besseres Kenntnis und Verständnis der Paläobiotope. Die rezenter Vertreter sind euryhaline Tiere; sie sind aber nicht spezifisch für Gewässer mit schwankender Salinität. Sie leben hauptsächlich in Substraten, die aus Feinsand bestehen (unterste Grenze zwischen 60 μm und 40 μm). Ihre zur Zeit bekannte Tiefenverbreitung schwankt zwischen 0 m und ungefähr 500 m; für die Gattung *Lingula* liegt das Optimum zwischen 5 m und 50 m, für die Gattung *Glottidia* zwischen 15 m und 70 m. Ihre Verbreitung scheint durch die Isothermen 8°-10° begrenzt zu werden sowohl in den geographischen Breiten als in der Meerestiefe.

Mit Hilfe aller Kenntnisse und Bemerkungen, die hier zusammengefasst sind, werden einige postpaläozoische Lagerstätten beschrieben und neu gedeutet (Trias der Vogesen, Yprésien der Londoner Tone, Oligozän aus Japan). Diese Beispiele bestätigen das hohe Alter der Anpassung dieser Gruppe an die verschiedenen Milieu, die sie heute besiedeln. Das breite ökologische Gebiet, das die rezenten Linguliden besiedeln, führt zu grösserer Vorsicht bei der Bewertung der fossilen Linguliden: sie deuten nicht unbedingt auf ein infralitorales Biotop mit geringem Salz- und Sauerstoffgehalt, wie es bisher angenommen wurde.

RÉSUMÉ

Quelques études récentes sur l'écologie et la systématique des Lingules actuelles et fossiles obligent à reconsidérer nos connaissances sur ce groupe zoologique. La taxonomie et la systématique des espèces actuelles sur la base de nouveaux critères spécifiques (notamment, morphologie des régions deltidiales, arrangement musculaire) est en cours; les premiers résultats sont brièvement exposés. Par contre, pour les formes fossiles nous ne pouvons qu'évoquer le désordre et la disparité des critères utilisés.

Les conceptions traditionnelles sur l'écologie des Lingules sont passées en revue et discutées sur les points suivants: bathymétrie et salinité; sédiment et conditions d'oxygénation; état de conservation et mode de gisement; taphocoenoses et « communauté » à Lingules. Pour les formes actuelles, nous reprenons tous ces points en insistant tout particulièrement sur plusieurs facteurs écologiques (salinité, granulométrie, bathymétrie) et sur les mécanismes de pénétration, de déplacement et de comportement dans le substrat, ainsi que sur la durée de vie et le devenir post-mortem, essentiellement pour faciliter la compréhension des paléobiopes. Les formes actuelles sont des animaux euryhalins, mais non spécifiques des milieux à salinité variable, vivant dans des sables, surtout fins (limite inférieure 60-40 μm). Leur distribution bathymétrique s'étend de 0 à près de 500 m, le plus fréquemment de 5-50 m pour le genre *Lingula*, et 15-70 m pour le genre *Glottidia*. Les isothermes 8°-10° semblent limiter leur extension en latitude et en profondeur.

A partir de l'ensemble des connaissances et remarques résumées ci-dessus, quelques gisements de Lingules post-paléozoïques (Trias des Vosges, Oligocène du Japon, Argile de Londres yprésienne) sont décrits et ré-interprétés. Ces exemples confirment l'ancienneté de l'adaptation du groupe aux divers milieux qu'il peuple de nos jours. Le vaste domaine écologique occupé par les Lingules actuelles incite à traiter les Lingules fossiles avec plus de circonspection: elles n'indiquent pas nécessairement, comme on l'affirmait jusqu'ici, un biotope infralittoral, dessalé et à oxygénation déficiente.

MOTS-CLÉS: ÉTUDE CRITIQUE, BRACHIOPODA (LINGULIDAE), CLASSIFICATION, ANATOMIE SQUELETTE, ÉCOLOGIE, ACTUEL, TRIAS, VOSGES, OLIGOCÈNE, JAPON, ÉOCÈNE INF., LONDON BASIN.

KEY WORDS: CRITICAL REVIEW, BRACHIOPODA (LINGULIDAE), CLASSIFICATION, SKELETON, ECOLOGY, PRESENT DAY PROCESS, TRIAS, VOSGES, OLIGOCENE, JAPAN, LOWER EOCENE, LONDON BASIN.

SOMMAIRE

Introduction	575	I. - Salinité et milieu chimique	583
<i>Première partie</i>		II. - Hydrodynamisme, granulométrie, biotope	583
Systématique des Lingules actuelles et fossiles	576	III. - Mécanismes de pénétration dans le sédiment	587
I. - Les Lingules actuelles	576	IV. - Comportement des Lingules de zone intertidale dans leur terrier	587
- Caractères utilisables	576	V. - Durée de vie et devenir post-mortem	589
- Caractères dépourvus de valeur taxinomique	577	VI. - Distribution bathymétrique	590
II. - Les Lingules fossiles	577	VII. - Température et répartition géographique	591
- Reconnaissance du genre	578		
- Reconnaissance des espèces	578	<i>Quatrième partie</i>	
<i>Deuxième partie</i>		Interprétation paléoécologique de quelques gisements à Lingules post-paléozoïques	591
Conceptions traditionnelles sur l'écologie des Lingules	579	I. - Les terriers à Lingules du Trias des Vosges	591
I. - Bathymétrie et salinité	579	II. - Les Lingules de l'Oligocène du Japon et de l'Argile de Londres (commentaires bibliographiques)	598
II. - Sédiment et conditions d'oxygénation	580		
III. - Etat de conservation et mode de gisement	581	Conclusion	599
IV. - Taphocoenoses et « communautés » à Lingules	581	Références bibliographiques	600
<i>Troisième partie</i>			
Données récentes sur l'écologie des Lingules actuelles	582		

INTRODUCTION

Dans les ouvrages zoologiques et paléontologiques généraux les plus récents (tels Piveteau, 1952; Hyman, 1959; Grassé, 1960; Moore, 1965), la famille des *Lingulidae* MENKE, 1828 est présentée comme un ensemble de Brachiopodes inarticulés à long pédoncule flexible, à muscles hautement différenciés et dont la coquille, formée de valves sensiblement égales, possède un contour plus ou moins spatulé ou subquadrangulaire, les formes actuelles sont pourvues d'un lophophore spiralé (type spirolophe). Les premiers représentants de la famille dateraient du début du Paléozoïque. Proches des *Lingulidae*, les *Obolidae*

en diffèrent notamment par une région pédonculaire épaissie, un contour généralement plus arrondi, un profil lenticulaire.

Dans le traité de R. C. Moore (1965), sept genres sont retenus dans la famille des *Lingulidae*, dont cinq exclusivement paléozoïques (*Dignomia* HALL, 1871; *Barroisella* HALL & CLARK, 1892; *Lingulipora* GIRTY, 1898; *Trigonoglossa* DUNBAR & CONDRA, 1932 et *Langella* MENDES, 1961) et deux encore représentés: *Lingula* BRUGUIÈRE, 1797 et *Glottidia* DALL, 1870. Le genre *Lingula* serait apparu dès l'Ordovicien, aurait traversé tous les temps géologiques sans guère évoluer, et constitue

effectivement de nos jours un genre cosmopolite. Le genre *Glottidia* n'aurait pris naissance qu'au début du Coénozoïque et peuple actuellement les côtes pacifiques et atlantiques de l'Amérique (fig. 9 A).

Les genres *Lingula* et *Glottidia* ont des diagnoses très semblables, le second ne différant du premier que par la présence de deux laminae divergentes sur la valve ventrale et d'un septum médian sur la valve brachiale.

L'abondance et la diversité des Lingules au Paléozoïque ont suscité de très nombreuses publications de la part des paléontologues. Par contre, un certain vide bibliographique doit être souligné à propos des Lingules fossiles post-paléozoïques. Cela semble lié d'une part à leur raréfaction dans les

mers après le Permien, d'autre part à l'absence de genres différents des genres actuels.

La biologie des formes actuelles suscite elle aussi l'intérêt des zoologues, mais leur écologie semble avoir été négligée. La comparaison des espèces vivantes de *Lingula* et de *Glottidia* nous a montré que les critères taxinomiques reconnus comme étant les plus importants n'ont été que rarement utilisés pour les espèces fossiles.

De ce fait, les attributions des formes fossiles à l'un ou l'autre genre sont globalement sujettes à caution. Par conséquent, nous n'utiliserons les termes de *Lingula* et de *Glottidia* que dans les cas bien établis de l'appartenance à l'un de ces genres, et nous parlerons de Lingule, sans autre précision, dans tous les autres cas.

PREMIERE PARTIE

SYSTEMATIQUE DES LINGULES ACTUELLES ET FOSSILES

Avant d'aborder les problèmes d'écologie, il nous a semblé indispensable de souligner le désordre et la disparité des critères taxinomiques habituellement employés et d'insister sur la nécessité d'une révision critique (Emig, 1977a ; Pajaud, 1977).

I. - LES LINGULES ACTUELLES (C. Emig)

On a pu recenser une vingtaine d'espèces parmi les Lingules actuelles dont plusieurs ne diffèrent que par la couleur ou la forme de la coquille... Dès le début de la présente étude, nous nous sommes heurtés au problème du choix des critères pour l'identification des espèces. L'examen de nombreux exemplaires de formes actuelles en provenance de diverses régions du globe (Floride, Sénégal, Côte d'Ivoire, Madagascar, Singapour, Australie, Nouvelle-Calédonie, Hawaï) nous a permis d'apprécier la valeur des critères classiquement utilisés et surtout de vérifier de nouveaux critères. Ces résultats ont fait l'objet de plusieurs publications (Emig, 1977a, b, c ; 1978a, b ; Emig & Le Loeuff, 1978) dont nous fournissons ici un bref résumé, seul le genre *Lingula* ayant été révisé (l'étude de *Glottidia* est en cours).

Caractères utilisables

a) ABSOLUMENT FIABLES :

1. Forme de la région postérieure des valves et du deltidium : caractère bien spécifique, constant au sein de diverses populations de la même espèce.
2. Arrangement de la musculature : la disposition des muscles et le dessin de la ligne qui les circonscrit (ligne périmyale) constituent aussi un caractère spécifique.

b) A RETENIR AVEC CIRCONSPECTION :

1. Rapport largeur/longueur du protégulum.
2. Rapport largeur/longueur de la valve dorsale larvaire.
3. Evolution du rapport largeur/longueur de la coquille.
4. Autres critères : quelques espèces présentent des caractères qui, sans posséder une réelle valeur spécifique, peuvent toutefois aider à une identification (ex. : coquille quadrangulaire à sculpture rugueuse chez *L. adamsi* ; brillance du test et forte pigmentation palléale chez *L. reevii*). La couleur, malgré l'opinion défendue par S. H. Chuang, aurait une certaine signification.

<i>Lingula anatina</i> LAMARCK, 1801	<i>L. unguis</i> (LINNAEUS) 1758
	<i>L. murphiana</i> REEVE, 1859
	<i>L. lepidula</i> ADAMS, 1863
	<i>L. smaragdina</i> ADAMS, 1863
	? <i>L. nipponica</i> HAYASAKA, 1931
	? <i>L. hirundo</i> REEVE, 1859
<i>rostrum</i> (SHAW, 1798)	<i>L. hians</i> SWAINSON, 1823
	<i>L. exusta</i> REEVE, 1859
	<i>L. brancofti</i> JOHNSTON & HIRSCHFELD, 1920
	? <i>L. affinis</i> HANCOCK, 1858
<i>tumidula</i> REEVE, 1841	<i>L. compressa</i> REEVE, 1841
	<i>L. tumida</i> DAVIDSON, 1852
<i>adamsi</i> DALL, 1873	<i>L. shantungensis</i> HATAI, 1937
<i>parva</i> SMITH, 1871	
<i>reevei</i> DAVIDSON, 1880	<i>L. ovalis</i> REEVE, 1841
? <i>jaspidea</i> ADAMS, 1863	
? <i>translucida</i> DALL, 1921	
<i>Glottidia pyramidata</i> (STIMPSON, 1860)	
<i>albida</i> (HINDS, 1844)	
<i>palmeri</i> DALL, 1871	
<i>audebarti</i> (BRODERIP, 1835)	
<i>semen</i> (BRODERIP, 1833)	

Tabl. 1 — Recensement des espèces de Lingules actuelles.
Check-list of recent lingulid species.

Caractères dépourvus de valeur taxinomique

1. Pour la coquille : opacité, épaisseur, calcification, convexité, rapport longueur/largeur.

2. Pour le pédoncule : longueur et diamètre.

Compte tenu de ces données, un premier recensement des formes actuelles peut être présenté (tabl. 1).

II. - LES LINGULES FOSSILES (D. Pajaud)

Au niveau de l'espèce, les diagnoses originales sont en général insuffisantes et les critères retenus

témoignent d'une disparité certaine. Souvent, lorsqu'on en retire ceux, plus généraux, qui concernent le genre et la famille, il ne reste plus rien d'utile. Tel est par exemple le cas de *Lingula voltzi* TERQUEM, 1850 provenant du Jurassique d'Alsace : « Coquille ovale, déprimée, lisse près du bord cardinal, le milieu orné de fines stries d'accroissement, les côtés finement costellés, bord paléal tronqué et arrondi sur les côtes, crochets saillants presque acuminés ». Beaucoup de diagnoses ont hélas été proposées sur ce modèle, même un siècle plus tard, et l'on ne dispose que de rarissimes diagnoses correctes. Citons celle proposée par S. H. Chuang (1964b) pour *Glottidia dumortieri* (Nyst, 1843), d'âge pliocène. « Shell elongated oval, thin, with smooth, shiny surface and acuteangled apex.

Prominent palintrope. Moderately divergent laminae and an asymmetric posterior adductor muscle impression at the posterior part, and a medium septum near the middle, of the pedicle valve. The attachment of the body-wall musculature on either side near the posterior end of the brachial valve encloses a long narrow striae of the roof of the coelom ».

Il est donc nécessaire de bien distinguer les caractères utilisables pour la reconnaissance du genre et ceux nécessaires à la détermination des espèces.

Reconnaissance du genre

De nombreuses espèces fossiles ont été attribuées au genre *Lingula*, mais pour beaucoup d'entre elles la méconnaissance, voire l'ignorance complète des structures internes engage à suspecter leur attribution taxinomique... On considère actuellement que toute Lingule mésozoïque appartient au genre *Lingula*, tandis que l'alternative *Lingula-Glottidia* est offerte pour les formes coénozoïques et actuelles. En réalité, toute attribution générique faite à partir de spécimens qui ne permettent pas de s'assurer de

l'existence (*Glottidia*) ou de l'absence (*Lingula*) des laminae devrait être soit différée, soit présentée en nomenclature ouverte (avec éventuellement l'indication des motivations du choix pour l'un ou l'autre genre).

A la lecture des diagnoses ou descriptions d'espèces de Lingules mésozoïques, on constate l'embarras de certains auteurs qui incluent leurs spécimens dans le genre *Lingula*, tout en émettant des réserves. Il semble que l'on puisse quelquefois trancher. Tel est par exemple le cas de « *Lingula tenuissima* » BRONN du Trias italien, dans l'étude de C. Broglio-Loriga (1968), que l'on peut aisément rapporter au genre *Glottidia* (cf. Pajaud, 1977). En conséquence, il faut souligner que ce genre est apparu bien avant l'Eocène, au moins en Europe.

Reconnaissance des espèces

Prenons un exemple de diagnose au niveau spécifique avec *Lingula antarctica* BUCKMAN, 1910, du Néogène de Seymour Island. « Narrow, elongate, sides parallel, except for the posterior acumination which is sharp. Valves rather flat. Growth lines forming an oblong pattern throughout life ». Ou

	Caractères à utiliser pour la reconnaissance des Lingules actuelles	Possibilité d'emploi de ces critères pour les lingules fossiles	
A	présence (<i>Glottidia</i>) ou non (<i>Lingula</i>) de laminae divergentes à la valve ventrale	oui	} mais rarement observables
B	présence (<i>Glottidia</i>) ou non (? <i>Lingula</i>) d'un septum médian à la valve dorsale	oui	
1	forme de la région postérieure des valves forme du deltidium	oui oui	} mais rarement observables
2	disposition des muscles forme de la ligne périmyale	oui oui	
3	rapport l/L du protégulum ? rapport l/L de la valve dorsale larvaire ? évolution du rapport l/L de la coquille ?	non ? oui	} par l'observation des stries d'accroissement

Tabl. 2 — Choix et hiérarchisation des critères taxinomiques pour la reconnaissance des genres (A et B) et celle des espèces (1 à 3) chez les Lingules post-paléozoïques (d'après D. Pajaud, 1977, simplifié).

Choice and hierarchization of taxonomic criteria for genus (A, B) and species (1 - 3) identifications in post-Palaeozoic lingulids (after D. Pajaud, 1977 ; modified).

encore le cas de *L. voltzi* précédemment cité. De telles diagnoses ne peuvent convenir à la définition d'une espèce si l'on se réfère aux critères retenus pour les formes actuelles. En fait, ces exigences peuvent-elles être satisfaites à propos de matériels fossiles ? L'examen critique de la diagnose proposée par S. H. Chuang (1964c), zoologue spécialiste des Lingules d'Indo-Malaisie, pour une nouvelle forme de l'Eocène du Texas, *Glottidia glauca*, permet de formuler plusieurs remarques en guise de réponse. L'auteur n'a pu fournir, à propos de cette espèce fossile, les précisions souhaitées par lui-même pour les espèces actuelles. Il a retenu dans sa diagnose des indications relatives à la couleur, à l'ornementation, à la forme de la coquille. Les structures internes observées sur la valve pédonculaire permettent la détermination au rang générique plutôt qu'une caractérisation spécifique.

L'auteur a cependant examiné le matériel fossile avec un œil de zoologue averti. Sa description de l'holotype et la discussion qui s'ensuit montrent qu'il a cherché à reconstituer au maximum un portrait dynamique de l'espèce fossile, comme pour une espèce actuelle. En particulier, le calcul des rapports largeur/longueur à différents stades de croissance, l'angle de divergence des laminae, la position et la longueur du septum médian.

Le maximum de données doit donc être appréhendé et les seules limites admissibles sont celles qui dépendent de la qualité de conservation de l'échantillon fossile (Pajaud, 1977). Les matériels conservés en collection doivent être réexaminés sur ces nouvelles bases en tenant compte impérativement du choix et de la hiérarchie des critères taxinomiques tels que les résume le tableau 2.

DEUXIEME PARTIE

CONCEPTIONS TRADITIONNELLES SUR L'ÉCOLOGIE DES LINGULES

I. - BATHYMETRIE ET SALINITE

Les Lingules sont habituellement présentées comme des indicateurs de milieu précis, tant du point de vue de la bathymétrie que du point de vue de la salinité et de l'environnement, sans que la possibilité de déplacement hors de leur biotope soit seulement envisagée. Par exemple, pour des faunes du Dévonien des États-Unis, nous pouvons lire (Cooper, 1957) : « The gray-green sandstones... contain thin streaks of shale with plant fragments and abundant *Lingula*. Since *Lingula* is one of the few brachiopods to have a tolerance for such conditions, these are probably sediments laid in brackish water. *Lingula* is also known only from shallow-water environments which is a further indication of proximity to the shore ».

De même, le sens donné à certains termes bathymétriques conduit à de dangereuses généralisations. J. W. Hedgpeth (1957) cite une assertion de F. S. Bodenheimer (1955) : « The living representatives of ancient forms, such as *Lingula*, *Spi-*

rula and *Chimaera* find their last refuge in the abyssal zone — i. e. at depths greater than 200-500 meters ».

L'imprécision de certains termes peut provoquer des erreurs de jugement. A propos de la salinité, J. W. Hedgpeth (1957) remarque que les termes « marine », « brackish » and « estuarine » ne sont pas toujours employés dans des sens constants. Il est vrai que l'on confond encore trop souvent la notion de salinité variable et celle de salinité réduite de façon permanente.

On trouve parfois des travaux de synthèse fournissant en matière de paléocécologie, des données relatives à des Lingules. D. V. Ager (1963) cite par exemple l'étude de W. N. Edwards & C. J. Stubblefield (1947) sur les « Coal Measures » du Carbonifère supérieur d'Angleterre. Le cycle faunistique suivant a pu être reconstitué : « 1. Nonmarine pelecypods. 2. *Lingula*, occasionally with the marine ostracod *Hollinella*. 3. Fully marine fauna containing goniatites, marine pelecypods, occasional gastropods, and horny brachiopods. 4. *Lingula*

with interdigitations of layers of nonmarine pelecypods and *Spirorbis*. 5. Nonmarine pelecypods ». L'ingression marine comporte un terme de transition entre les peuplements d'eaux douces et l'établissement d'une faune caractéristique d'eaux franchement marines. C'est dans ce terme de transition précédant ou suivant l'installation de cette faune marine que l'on trouve les Lingules, mais rien ne permet d'affirmer que la salinité était intermédiaire.

Dans l'exemple cité, l'analyse des faunes — avec un bon degré de fiabilité et de précision dans la localisation des fossiles — conduit à l'emploi non ambigu de termes tels que « marine » et « non-marine ». Par contre, dans ce type de série, les listes de fossiles groupés par environnements ne correspondent que rarement à des assemblages fossiles réels, c'est-à-dire propres à des bancs successifs, centimétriques ou décimétriques, déposés au cours des différents stades d'une invasion marine ou d'une régression.

D'une manière générale, en dehors d'indications précises sur le sens exact des termes utilisés ou d'une argumentation fondée sur une analyse rigoureuse des conditions de gisement et de récolte, on doit se garder de conclure quant à la profondeur et à la salinité des eaux des anciens biotopes à Lingules.

II. - SEDIMENT ET CONDITIONS D'OXYGENATION

Les documents bibliographiques ne fournissent en général que de vagues indications sur la nature du sédiment dans lequel ont été récoltées les Lingules, ou sur la taille de ses éléments constitutifs. Par exemple :

- « grès calcaire » dans le Trias des Dolomites (Broglia-Loriga, 1968) ;
- « calcaires à Gryphées arquées » dans le Lias de la Moselle (Terquem, 1850) ;
- « schistes bitumineux » dans le Lias du Luxembourg (Chapuis & Dewalque, 1855) ;
- « yellow sandstone » et « hart white marly stone among the sand » dans le Jurassique d'Angleterre (Davidson, 1876) ;
- « phosphorites » dans le Cénomaniens du bassin de Moscou (Arkhangel'sky, 1912) ;
- « compact medium — to coarse — grained sandstone » dans l'Oligocène du Japon (Ohara, 1969).

Parfois, les Lingules sont considérées comme caractéristiques d'une formation à dénomination lithologique, mais sans que le lithofaciès correspondant aux niveaux où on les a observées soit décrit avec précision. Par exemple :

- successions de schistes bigarrés et de grès, avec des lits de dolomies et de calcaires dolomitiques, dans le Trias de Chine (Lex. Strat. int., vol. III, fasc. 1) ;
- formation des marnes dans le Cénomaniens supérieur de Crimée (Klikushin, 1973) ;
- argile de Londres dans les bassins de Londres et du Hampshire (Elliott, 1955).

De nos jours, la plupart des auteurs sont davantage préoccupés par la paléoécologie et fournissent des renseignements plus précis ou proposent des explications paléogéographiques vérifiables. Ainsi R. Busnardo (1970) écrit à propos d'une espèce du Trias andalou : « Le sédiment est une marne fine, de teinte gris clair, parfaitement homogène. Elle correspond à une vase marine dont la localisation en profondeur reste difficile à déterminer, mais qui est certainement éloignée des rivages turbulents ». Ou encore R. W. Imlay (1957) pour des faunes jurassiques des Etats-Unis : « *Lingulas* are fairly common in shales and siltstones deposited in the eastern part of the early Callovian sea but become less common on westward as the sediment become more calcareous and grypheas become more abundant ».

On parle également de la tolérance qu'auraient montrée les Lingules vis-à-vis des substances en décomposition et de leur possibilité de survivre dans des eaux « empoisonnées » (Schuchert, 1911, 1915 ; Cooper, 1957 ; Williams, 1957). C. Schuchert (1911) par exemple, a reconstitué les conditions de dépôt des schistes bitumineux cuprifères du Permien d'Allemagne. C'est dans une mer fermée qu'aurait vécu une faune de Poissons (70 espèces) et d'Invertébrés divers (Brachiopodes parmi lesquels une Lingule, des Bivalves, un Nautiloïde, un Gastéropode et un Scaphopode, trois Bryozoaires et peut-être une Etoile de mer), en bordure d'un continent d'où provenaient des restes de Reptiles, d'Amphibiens et de Végétaux. Les seuls éléments abondants parmi les Invertébrés (*Nucula beyrichi*, *Bakevella antiqua* et *Lingula credneri*) révéleraient une remarquable adaptation à un milieu d'eaux quasi-stagnantes et fétides. Bien que cette conclusion semble logique, encore faut-il prouver que la Lingule a bien vécu dans le sédiment où sa coquille fossile a été trouvée et surtout lorsque les conditions physico-chimiques étaient anormales. On peut aussi bien envisager que ces Lin-

gules se sont développées durant de brèves améliorations des conditions de vie, surtout lorsque l'on retrouve leurs coquilles dans des niveaux minces et espacés.

On a aussi rappelé (Williams, 1957), pour expliquer la présence de Lingules dans des sédiments riches en matière organique, que certaines espèces auraient vécu, non pas enfouies dans des terriers, mais accrochées aux algues flottantes d'herbiers marins (Ruedemann, 1934). Cette hypothèse n'a jamais été corroborée par des observations sur des formes actuelles et ne devrait donc pas être reprise sans discussion.

III. - ETAT DE CONSERVATION ET MODE DE GISEMENT

On relève parfois des indications sur l'état de conservation des tests et plus rarement sur leur position dans le sédiment. En voici quelques exemples :

- « an admirable state of preservation, with a black shiny lustre » pour *L. metensis* dans le Lias de Stonehouse (Davidson, 1876) ; cette même espèce « caractérise les derniers lits du calcaire à Gryphées arquées, elle est disséminée, les deux valves réunies dans une position perpendiculaire à la direction des couches » (Terquem, 1850) ;
- « often a black appearance... found abundantly, and of large dimensions » pour *L. sacculus* dans le Lias de la région de Bath (Davidson, 1876) ;
- « exceptionnel état de conservation... même la structure et la composition originale du test ont été conservées presque entièrement... quatre valves dont la surface externe est déposée parallèlement au plan de stratification » pour *G. tenuissima*, dans le Werfénien des Dolomites (Broglia-Loriga, 1968) ;
- « they are well preserved and retain their original chitinous shell material as well as coloration » pour *L. akabirensis* dans l'Oligocène japonais (Ohara, 1969).

Les sédiments recèlent parfois des fragments de Lingules ferruginisés, comme par exemple dans les sables du Miocène de la région de Cucuron, en Provence. Nous avons là vraisemblablement le témoignage d'une oxydation plus ou moins tardive dans un milieu initialement réducteur. On peut encore citer la présence de cristaux de pyrite dans des niveaux du Trias de l'Idaho (« gray silty lime-

stone beds »), au sein desquels la faune benthique inclut de nombreuses Lingules (Kummel, 1957). G. Y. Craig (1952) mentionne le cas de remplissages de terriers de Lingules entièrement pyritisés dans des sédiments du Carbonifère inférieur d'Ecosse.

On notera la rareté des Lingules fossiles observées en position de vie. Quelques cas intéressants doivent cependant être mentionnés (Terquem, 1850 ; Meyer, 1871 ; Gall, 1971 ; Alexandrowicz & Jarosz, 1971 ; Pickerill, 1973). Dans la majorité des cas, les Lingules sont trouvées déplacées (couchées) et dissociées, et l'on doit regretter que lorsqu'un auteur récolte et décrit un exemplaire bien conservé, il néglige en général d'identifier les bioclastes qui l'accompagnent ou même simplement de décrire le sédiment encaissant.

IV. - TAPHOCOÉNOSES ET « COMMUNAUTÉS » A LINGULES

Des informations occasionnelles concernent l'abondance des spécimens et surtout les fossiles associés aux Lingules dans le même sédiment. Par exemple :

- treize exemplaires de *L. orbesensis* en compagnie de *Gervilleia* sp., *Myophoriopsis* sp. et *Placunopsis* cf. *plana*, ainsi que des restes ambrés (écailles de poissons) dans des lits marneux du Muschelkalk d'Andalousie (Busnardo, 1970) ;
- « sandy shales... containing myriads of *Lingula Beanii* and some examples of *Discina reflexa* and *Rh. cynocephala* », dans le Lias d'Angleterre (Davidson, 1876).

Malheureusement, ces listes de faunes sont souvent interprétées sans précautions concernant la localisation précise et la réalité de l'association avec d'autres organismes. En voici trois exemples :

- « *Lingula* shells were found in Upper Cenomanian marls that also contained occasional remains of *Inoceramus* and ammonites » (Klikushin, 1973).
- Pour une faune du Pennsylvanien de l'Illinois : « More or less complete transition from a normally saline marine environment can be traced... through brackish to probable freshwater conditions... Only a few genera of apparently brackish-water invertebrates occur in the Pennsylvanian. They are the pelecypods *Anthracomya* and *Naiadites*, the brachiopod *Estheria*, the brachiopod *Lingula*, the xiphosurian *Eu-*

proops, and à few others... » (Weller, 1957). On laisse donc croire que *Lingula* et *Anthraco-myra* ont vécu indubitablement dans le même milieu.

- Pour des faunes du Trias de l'Idaho : « The fauna of this area was abundant in numbers of individuals, but very poor in variety of genera and species. Among the pelecypods, *Claraia* and *Anodontophora* are the most common and widely distributed. Of the brachiopods, *Lingula* is a very conspicuous element of the bottom fauna ; the few other genera of brachiopods present are sporadically distributed » (Kummel, 1957).

Dans un travail très documenté, R. R. West (1976) souligne les possibilités de parvenir à une meilleure connaissance des paléo-communautés à Lingules. Mais qu'appelle-t-on « communauté à Lingules » ?

En ce qui concerne les formes actuelles, on peut obtenir une image intéressante de quelques peuplements à *Lingula* et à *Glottidia* (Mattox, 1955 ; Jones & Barnard, 1963 ; Paine, 1963, 1970). Il s'agit réellement de communautés au sens attribué à ce terme en biologie marine. Mais les assemblages observés dans les sédiments anciens ne sont qu'exceptionnellement des communautés naturelles.

R. West définit les communautés à Lingules fossiles en y incluant tous les fossiles qui accompagnent les Lingules dans la même couche de sédiment. Ce choix est en fait discutable, même dans le cas où les Lingules sont en position de vie, car on ne peut pas séparer les organismes ayant réellement vécu en compagnie des Lingules, soit des coquilles plus anciennes emprisonnées dans le sédiment, soit des endobiontes plus récents qui ont pu s'enfoncer jusqu'à leur niveau. D'autre part, la communauté définie comme peuplement de formes fouisseuses serait incomplète, car il y manquerait les organismes de l'épifaune vivant à la surface du sédiment.

Seule la permanence du peuplement, coïncidant avec une relative continuité de la sédimentation, permettrait d'avoir une image assez fidèle de la paléocommunauté. C'est une situation exceptionnelle qui peut être caractérisée concrètement par une épaisseur de la couche à Lingules en position de vie très nettement supérieure à la longueur d'un terrier (voir plus loin la relation entre longueur du terrier et longueur de la coquille). Dans le cas des assemblages à Lingules déplacées (à plat), il semble presque inutile de parler de communautés. Paradoxalement, les « communautés » monospécifiques (ou presque) sont les seules acceptables. On en connaît plusieurs exemples dans les sédiments post-paléozoïques.

TROISIEME PARTIE

DONNEES RECENTES

SUR L'ÉCOLOGIE DES LINGULES ACTUELLES

Les Lingules sont habituellement considérées comme des espèces de mers chaudes, sensibles au froid, inféodées à la zone littorale, de préférence près de la zone intertidale (rarement jusqu'à 30 ou 40 m de fond). Elles se rencontrent dans des sables vaseux ou dans des vases, souvent dans des biotopes subissant une dessalure périodique, voire saumâtres en permanence. Ces affirmations peuvent être encore lues dans quelques-uns des grands Traités de Zoologie, issues d'observations publiées depuis le siècle dernier. Les paléontologues ont recours à de telles informations. Nous donnerons simplement l'exemple symptomatique de R. S. Allan

(1936, p. 385), accordant aux Lingules les caractéristiques suivantes :

- *Lingula* « is a climate-indicator, since at present the genus is confined to tropical and warm-temperate seas ; second, it is a habitat-indicator, since Recent Lingulids are characteristic of, or dominants in, the shallow-water (0-10 fathoms) of estuarine bays and deltas on sandy or muddy bottoms ».

Or, nos observations personnelles (C. Emig et J.-C. Plaziat), corroborant ou complétant quelques travaux plus ou moins récents, nous conduisent à

mettre en doute et même à infirmer certaines de ces assertions.

I. - SALINITE ET MILIEU CHIMIQUE (fig. 1, 2, 3)

Les Lingules sont des animaux euryhalins qui supportent sans dommage des variations de 13 à 42 ‰ (Paine, 1963 ; Worcester, 1969). Cette large tolérance favorise l'épanouissement des Lingules dans des biotopes où la concurrence d'autres filtreurs (surtout parmi les Bivalves sténohalins) disparaît en raison des variations de salinité. Des Lingules sont souvent signalées dans des eaux légèrement dessalées ou même saumâtres, par exemple près de l'embouchure des fleuves : de telles localisations ne subissent en fait que des variations saisonnières importantes de la salinité, mais ces variations sont en général brutales lors des crues.

Le fait pour les Lingules de pouvoir se retirer profondément dans le sédiment et de vivre jusqu'à trois mois sans nourriture peut expliquer la capacité de survie dont témoignent ces animaux à l'issue de périodes catastrophiques. On peut citer à ce propos l'exemple des récifs hawaïens de Kaneohe Bay submergés sous une pluie de typhon (Banner, 1968). Ou encore ce cas rapporté par Yatsu (1902), de la survivance de Lingules, en excellente condition, après une période de pluie de près de 90 jours.

A l'inverse, nous avons pu observer quelques sites néo-calédoniens (fig. 1) et malgaches (fig. 2) de *L. anatina* qui sont assurément à l'abri de toute variation de salinité, à l'écart des estuaires de fleuves trop petits pour modifier régionalement la salinité des eaux littorales (35 ‰). C'est également le cas en Côte d'Ivoire pour *L. parva*, récemment rapporté par C. Emig & P. Le Loeuff (1978) (fig. 3). Comme d'autres groupes zoologiques euryhalins, les Lingules peuvent survivre dans des eaux stagnantes et fétides, et même temporairement supporter des conditions anaérobies (Yatsu, 1902 ; Kruschwitz, 1966 ; Worcester, 1969). Comme chez d'autres Lophophorates, l'absorption directe de substances dissoutes à travers les téguments semble pouvoir pallier les effets de l'absence d'une alimentation particulière normale. La survie à de telles conditions critiques peut être expliquée par le développement des sinus du manteau et grâce au rôle joué par le pigment hémérythrine des coelomocytes qui permettent de très importants échanges respiratoires (Manwell, 1960 ; Hammen *et al.*, 1962 ; Chuang, 1962).

II. - HYDRODYNAMISME GRANULOMETRIE, BIOTOPE (fig. 4, 5)

De nombreux auteurs ont déjà souligné qu'une trop forte turbulence des eaux est un facteur limitant de l'abondance et de la distribution des Lingules. Cependant, les sédiments sableux constituent le substrat le plus favorable. La nette préférence pour des sables fins, souvent bien calibrés, est particulièrement claire dans le cas du genre *Glottidia* (fig. 5b). Les résultats de divers auteurs ainsi que nos propres observations, en particulier à Madagascar et en Nouvelle-Calédonie, portés sur des diagrammes triangulaires (fig. 5a), témoignent d'une préférence granulométrique dont la limite inférieure se situe vers 40 µm (62 µm selon Thayer & Steele-Petrovic, 1975).

Les raisons en sont simples : en dessous de cette taille, les particules passeraient entre les soies écartées de 15 à 30 µm et rempliraient la cavité palléale. Trop facilement remis en suspension, un tel sédiment rendrait difficile le travail de filtrage des suspensivores que sont les Lingules. Trop fluide, il ne pourrait leur servir de support durable. A l'inverse, quand le sable devient trop grossier, les Lingules paraissent inaptes à remuer les grains lors du fouissage. Nos observations confirment ces conclusions de C. W. Thayer & H. M. Steele-Petrovic. A Madagascar (Emig, 1977a), *L. anatina* appartient à un peuplement de sables fins ou de sables grossiers colmatés soumis à des courants, ce qui rejoint les observations de R. T. Paine (1970) pour d'autres espèces de Lingules. De même, *Glottidia pyramidata* occupe dans une zone de mangrove de la côte occidentale de Floride « a well-sorted, mature, subrounded, fine-grained quartz sand with a few skeleton (bivalve) grains » (West & Twiss, 1973).

Les sédiments sablo-vaseux sont parfois colonisés par un herbier clairsemé de Phanérogames marines, mais dans tous les cas il s'agit de sables stables, car, ainsi que tous les fouisseurs lents, les Lingules ne supportent pas les substrats instables tels que les dunes hydrauliques mobiles.

Les Lingules paraissent plus rares dans les sédiments carbonatés. Selon C. W. Thayer & H. M. Steele-Petrovic (1975), leur absence des sédiments purement calcaires est expliquée par l'incapacité de l'animal à pénétrer ce type de sédiment trop compact (boueux) ou trop anguleux (grossièrement bioclastique). Cependant, on a observé des peuplements de Lingules dans des sables calcaires bien calibrés en arrière des récifs de Nouvelle-Calédonie (plage de Magenta, Nouméa, fig. 1). Peu de tra-

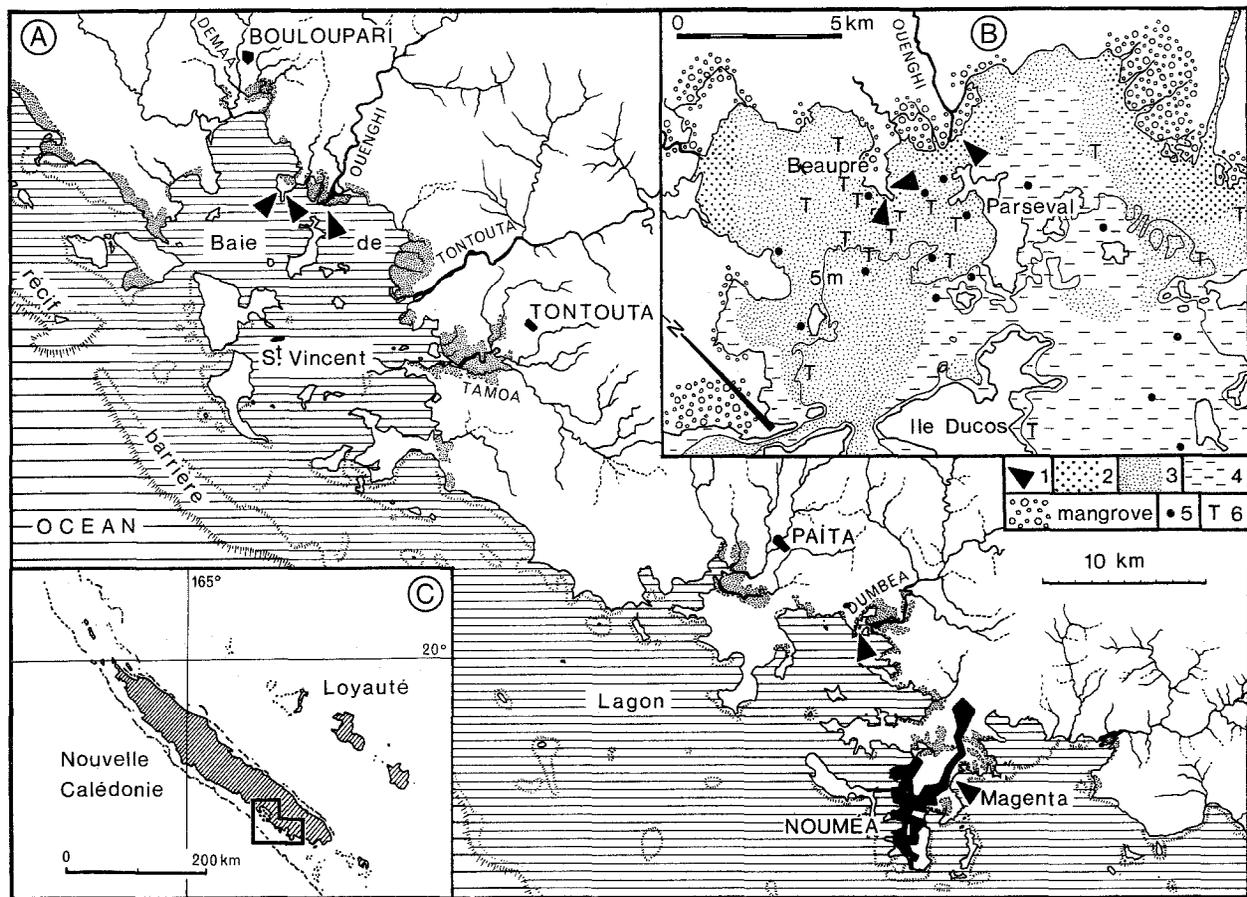


Fig. 1 — Localisation de quelques biotopes infralittoraux à *Lingula anatina* LAMARCK de Nouvelle-Calédonie (observations de J.C. Plaziat, 1972, et renseignement oral de Mr Guerlain).

A. Localisation générale des sites par rapport aux fleuves côtiers. En pointillé la mangrove.

B. Détail du nord de la Baie de Saint-Vincent. 1 : sites observés ; 2 - 4 : données sédimentologiques d'après Dugas (1974) ; 2 : sables propres plus ou moins grossiers ; 3 : sables vaseux ; 4 : vase et sables bioclastiques (non terrigènes) ; 5 - 6 : données biologiques d'après l'échantillonnage de Dugas ; 5 : *Alveolinella quoyi* (d'ORB.) ; 6 : *Turritella* sp.

C. Situation du secteur étudié sur la côte sud-ouest de la Nouvelle-Calédonie.

Les biotopes deltaïques de la Baie saint-Vincent (delta de la Ouenghi) et de la Dumbéa confirment l'euryhalinité de cette espèce. Situés au sommet de la zone infralittorale, ces habitats découvrent aux marées de vive eau. L'animal se rétracte alors jusqu'à 15 cm au-dessous de la surface, dans un terrier de plus de 20 cm de long (coquilles de 3 à 4 cm). Cependant, on trouve la même espèce dans des sites non soumis à des dessalures périodiques, de part et d'autre de la presqu'île de Beupré (baie St-Vincent), dans un sable fin de plage, et à Nouméa, sur la plage de Magenta. P. François (1891) a aussi étudié cette espèce à Nouméa, loin de tout apport fluviatile, en position interne sur le platier récifal. Il serait donc excessif de lier la présence de cette espèce aux apports d'eau douce. Par contre, les substrats sableux, épais et sans graviers susceptibles de gêner l'enfouissement, lui sont nécessaires. Elle ne les trouve qu'au niveau des plages et des deltas sur les littoraux récifaux.

Occurrence of some infralittoral biotopes of *Lingula anatina* LAMARCK in New-Caledonia.

A. General view of the area with mouth of rivers (and mangrove) ;

B . North part of the bay of Saint-Vincent (1 : studied areas ; 1 - 4 : sedimentary data ; 5 : *Alveolinella quoyi* ; 6 : *Turritella* sp.).

C. Studied area on the South-West coast. All locations corroborate the euryhalinity of *Lingula anatina*. Situated in the upper infralittoral zone the animal comes down up to about 20 cm in its burrow during low tide. The same species occurs especially in sandy sediments covered by brackish or marine waters.

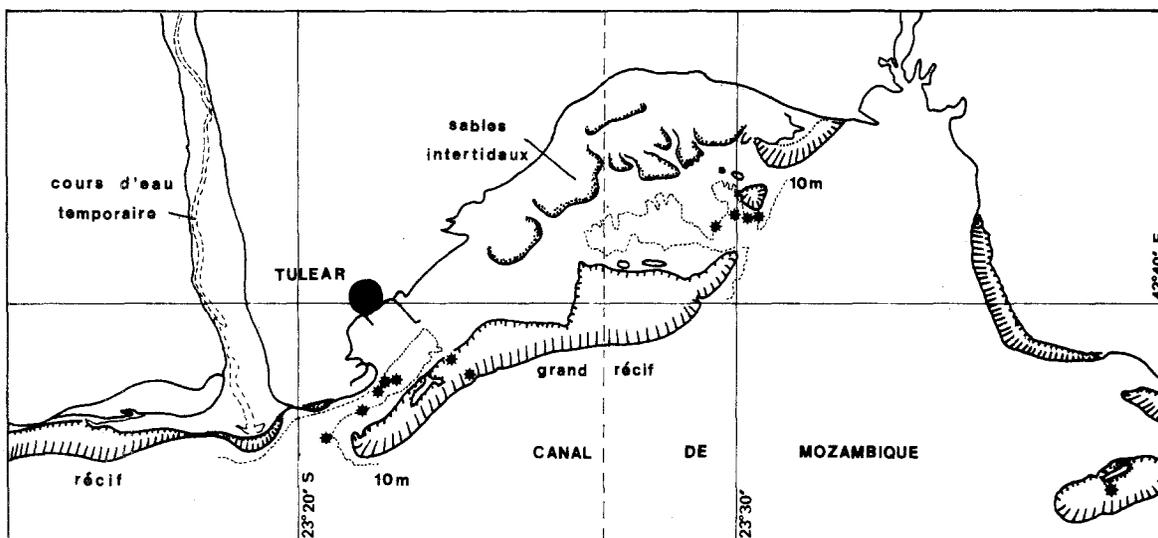


Fig. 2 — Localisation des récoltes de *Lingula anatina* LAMARCK dans la région de Tuléar, Madagascar (d'après C.C. Emig, 1977 c).

Une partie des biotopes sont des sables du platier récifal, les autres sont des sables soumis à de vifs courants de fond, situés au moins à 10 m de profondeur. Même par temps pluvieux, les apports en eau douce fluviale ne peuvent dessaler l'eau de ces sites.

Occurence of *Lingula anatina* LAMARCK in the vicinity of Tulear, Madagascar (after C.C. Emig, 1977 c).

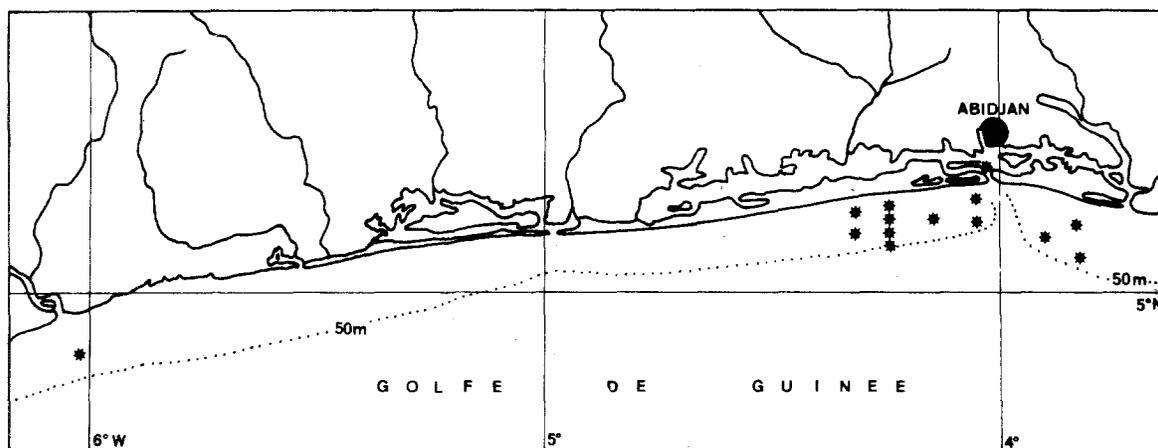


Fig. 3 — Récoltes de *Lingula parva* SMITH sur le plateau continental de la Côte d'Ivoire (d'après C. C. Emig et P. Le Loeff, 1977).

En dehors du site du chenal d'Abidjan, les biotopes sont situés trop loin des côtes et des apports en eau douce fluviale pour ne pas être considérés comme des biotopes franchement marins.

Localisation of *Lingula parva* SMITH samples on the continental shelf of the Ivory Coast (after C.C. Emig and P. Le Loeff, 1977).

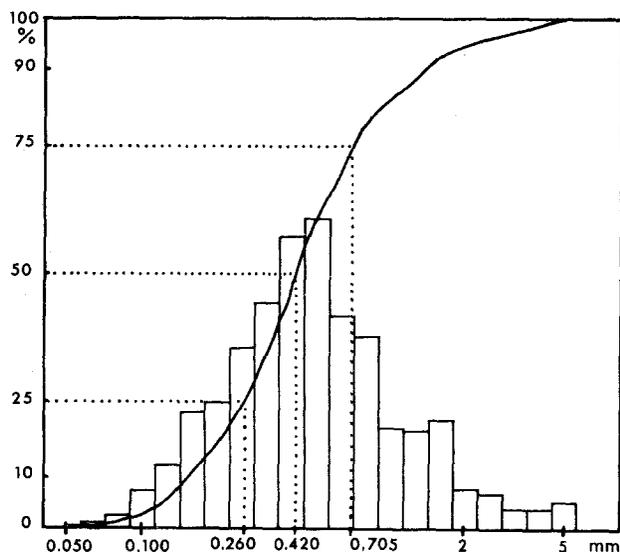


Fig. 4 — Granulométrie du sable deltaïque à *Lingula anatina* de la Ouenghi (Baie de St-Vincent, Nouvelle-Calédonie). Cf. fig. 1A, figurés 1, 2 et 4 ; site localisé sur la fig. 1 B (Granulométrie F. Orszag).

Grain size distribution in the sandy sediments (with *Lingula anatina*) at Ouenghi, Bay of Saint-Vincent, New Caledonia.

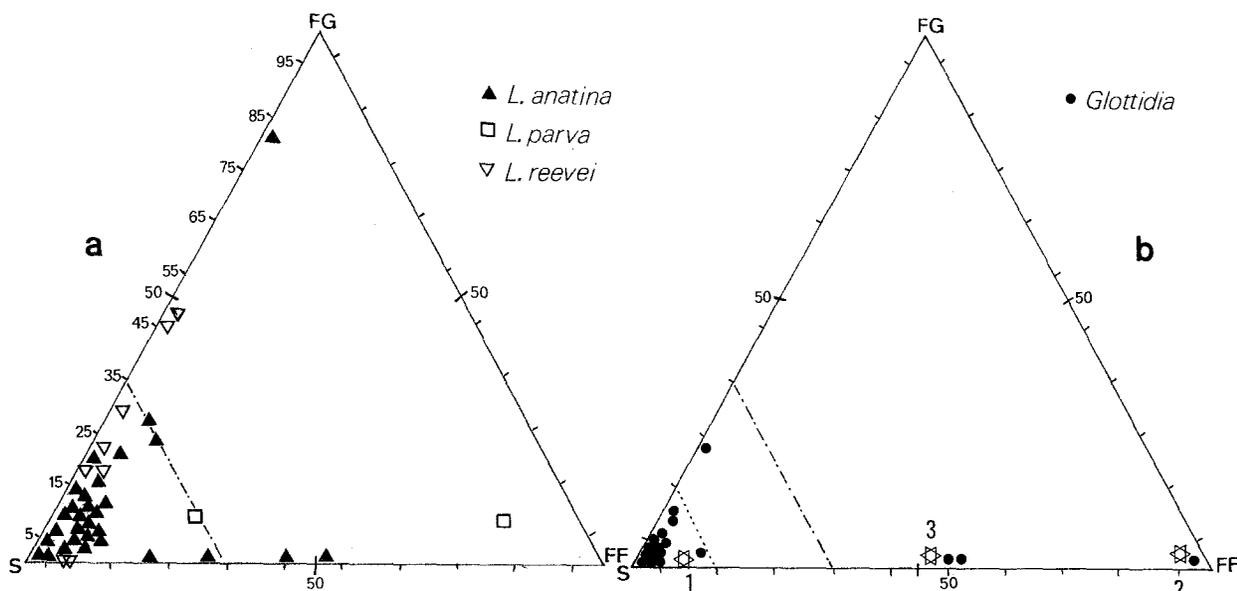


Fig. 5 — Diagrammes triangulaires des sédiments à Lingules (d'après Kruschwitz, 1966 ; Paine, 1970 ; Thomassin, 1978 ; et nos propres résultats). FG : fraction grossière supérieure à 2,5 mm ; S : sable de 2,5 mm à 0,04 mm ; FF : fraction fine inférieure à 40 μ).

a - avec différentes espèces actuelles de *Lingula*.

b - avec différentes espèces actuelles de *Glottidia* (points noirs) et l'espèce triasique "*Lingula*" *tenuissima* BRONN qu'il faut probablement rapporter à ce genre. Pour les spécimens du Trias des Vosges : 1 - Gisement du Grès argileux : grès fin (grain moyen < 0,10 mm) avec 4 % de ciment pélicitique ; 2 - Gisement du Grès à meules ; shale avec avec 100 % d'argiles ; 3 - Gisement du Grès coquillier (difficile à placer sur le diagramme) : détritiques (0,10 mm), 43 % ; argiles, 7 % et carbonates, 50 %.

Equilateral triangular plots of the sediments occupied by Lingulids (after Kruschwitz, 1966 ; Paine, 1970 ; Thomassin, 1978 ; and our own data) ; FG : greater than sand (> 2,5 mm) ; S : sand 2,5 to 0,04 mm ; FF : less than sand.

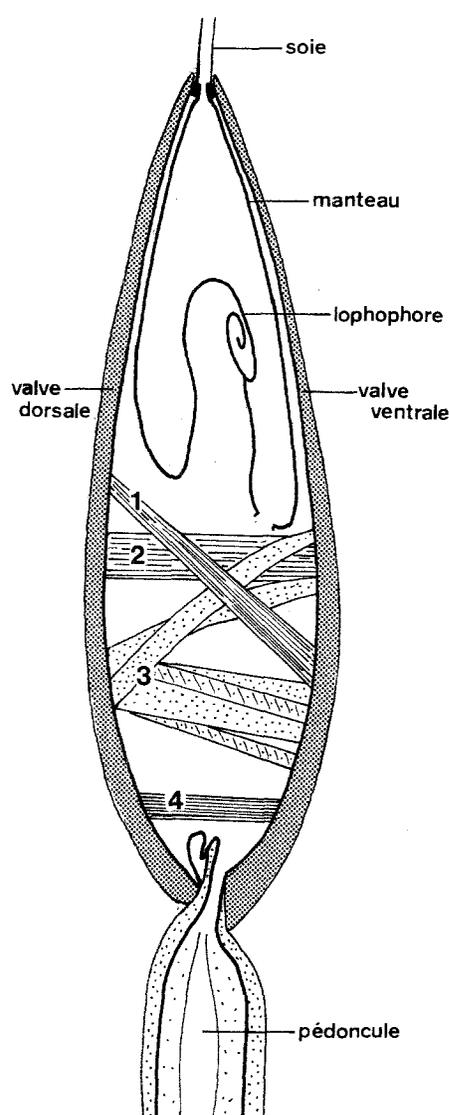


Fig. 6 — Muscles d'une *Lingula* (1 : latéro-antérieurs ; 2 : transverse antérieur ; 3 : obliques ; 4 : transverse postérieur).

Musculature of a *Lingula* (1 : lateral anterior ; 2 : transverse anterior ; 3 : oblique ; 4 : transverse posterior).

vaux signalent la faune accompagnatrice des *Lingules*. Pour le genre *Lingula*, quelques auteurs indiquent la présence de diverses espèces de Mollusques Yatsu, 1902; MacNae & Kalk, 1958 et 1962; Worcester, 1969; Berry, 1964; Vohra, 1971) qui interviennent dans la compétition pour l'occupation du sédiment et pour la nutrition : *Loripes*, *Tellina*, *Arca*, *Anadara*, *Polynices*, *Natica*, *Melongena*... Une description sommaire des peuplements où vit *Glottidia* est faite par G. J. Jones & J. L. Barnard (1963), N. T. Mattox (1955), R. T. Paine (1963, 1970), et J. Dörjes (1972).

III. - MECANISMES DE PENETRATION DANS LE SUBSTRAT (fig. 6, 7)

Les mécanismes de pénétration et de progression des *Lingules* dans le substrat ont fait l'objet d'une récente étude par Thayer & Steele-Petrovic (1975). Leurs résultats concernent l'espèce *Glottidia pyramidata*, mais peuvent être étendus, semble-t-il, à l'ensemble des *Lingulides*. En effet, bien des observations sur les *Lingula* (François, 1891; Yatsu, 1902; Trueman & Ansell, 1969) ne trouvent leur explication que dans ces mécanismes.

L'animal fait pénétrer sa coquille dans le sédiment à partir du bord opposé au pédoncule, grâce à des mouvements périodiques entre valves (rotation, glissement, bâillement) provoqués par une musculature appropriée du corps (fig. 6). Les soies interviennent dans ce processus auquel elles se trouvent parfaitement adaptées, tant par leur diamètre que par leur espacement.

La *Lingula* décrit un U dans le sédiment (fig. 7), retrouvant pour finir sa position verticale. La vitesse de fouissage est très lente, contrastant avec celle plus rapide de la plupart des Bivalves : elle est chez *Glottidia* de l'ordre de 2,7 cm par heure (Paine, 1963; Thayer & Steele-Petrovic, 1975), et de 5 à 18 cm par jour chez *Lingula* (Worcester, 1969).

Ces mécanismes originaux, permis par le caractère inarticulé des valves, sont parfaitement adaptés aux types de fonds meubles habités par les *Lingules*.

IV. - COMPORTEMENT DES LINGULES DE ZONE INTERTIDALE DANS LEUR TERRIER (fig. 8 et pl.)

Les terriers des *Lingules* sont disposés verticalement. Lorsque l'animal est en cours de filtrage donc sous eau), l'embouchure d'un terrier pré-

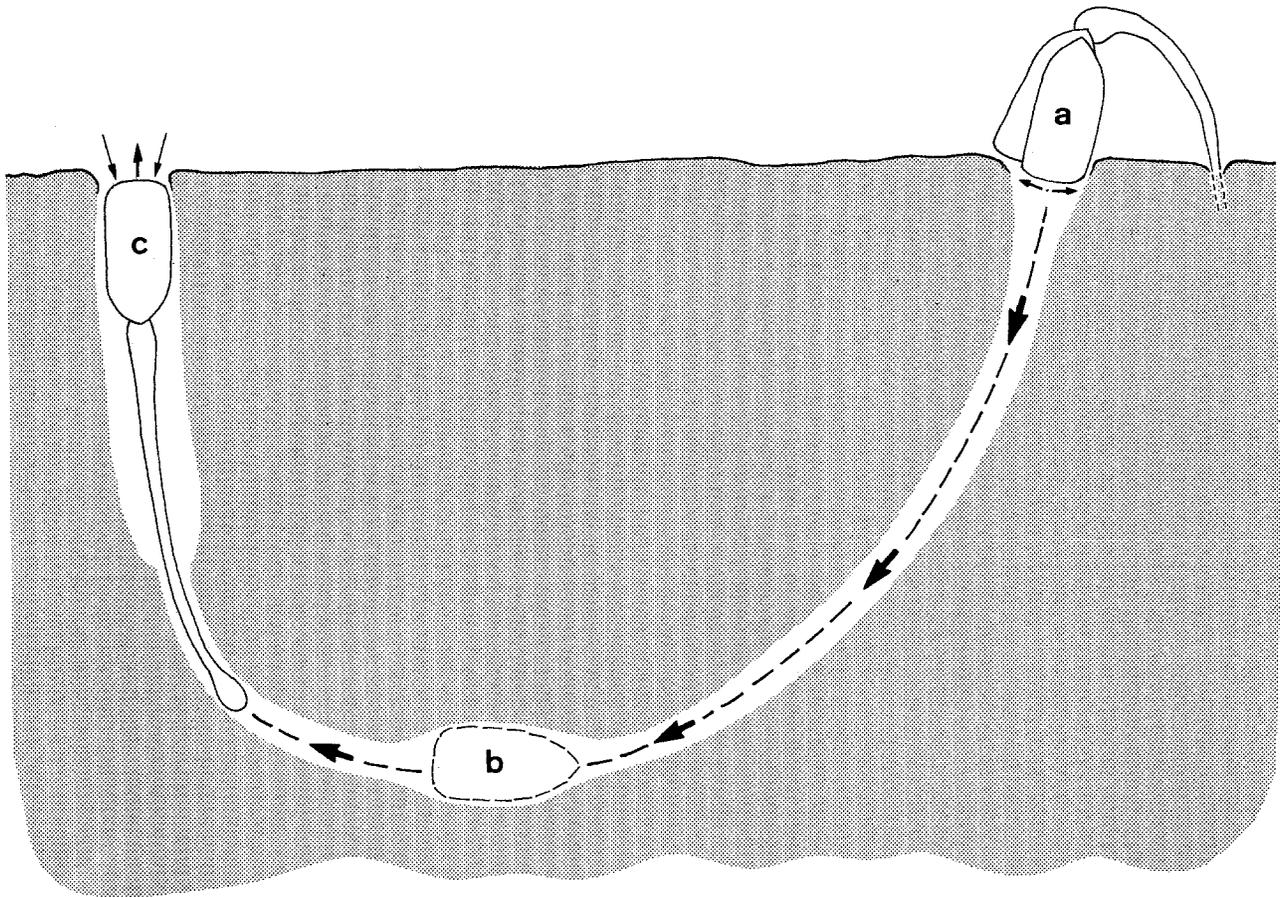


Fig. 7 – Creusement d'un terrier par une Lingule (reconstitution d'après Thayer & Steele-Petrovic, 1975).
La vitesse de fouissage est inférieure à 3 cm par heure.

Formation of a U-shaped burrow by *Glottidia* (build after Thayer & Steele-Petrovic, 1975).

sente trois orifices alignés, ainsi que l'a clairement illustré S. H. Chuang (1961b, pl. 13). Nos observations en Nouvelle-Calédonie montrent que le sédiment exondé est un sable propre, un léger tassement superficiel se produit souvent par suite du retrait de l'animal en position basse. Les trois orifices se rejoignent et forment alors une boutonnière plus ou moins allongée. Pour des individus de 3 à 4 cm de long, le terrier peut dépasser 30 cm de profondeur et, à marée basse, la coquille est tirée par la contraction du pédoncule à plus de 15 cm en dessous de la surface. Pour ces formes à la limite de la zone intertidale, cette descente dans le terrier accompagne le retrait des eaux à marée basse. On ne possède malheureusement aucune information sur le comportement des formes du bas de la zone infra-littorale ou des formes plus profondes.

Sur ses deux premiers tiers, le terrier des formes intertidale possède une section aplatie aux dimensions en rapport avec la largeur et l'épaisseur de la coquille. Le tiers inférieur, correspondant au seul logement du pédoncule, est subcylindrique et de diamètre restreint (fig. 8). L'embouchure elliptique et la section aplatie du terrier indiquent que l'animal effectue des mouvements verticaux dans un seul plan. Selon les observations de W. Worcester (1969) sur *L. reevii*, aucune orientation particulière des embouchures n'a été établie en fonction de la direction des courants ou de la présence voisine d'individus de la même espèce. On note cependant que l'espacement moyen entre individus correspond à environ deux fois la largeur des coquilles.

Si le pédoncule ne sert guère au fouissage, ses muscles étant trop faibles (Trueman & Ansell,

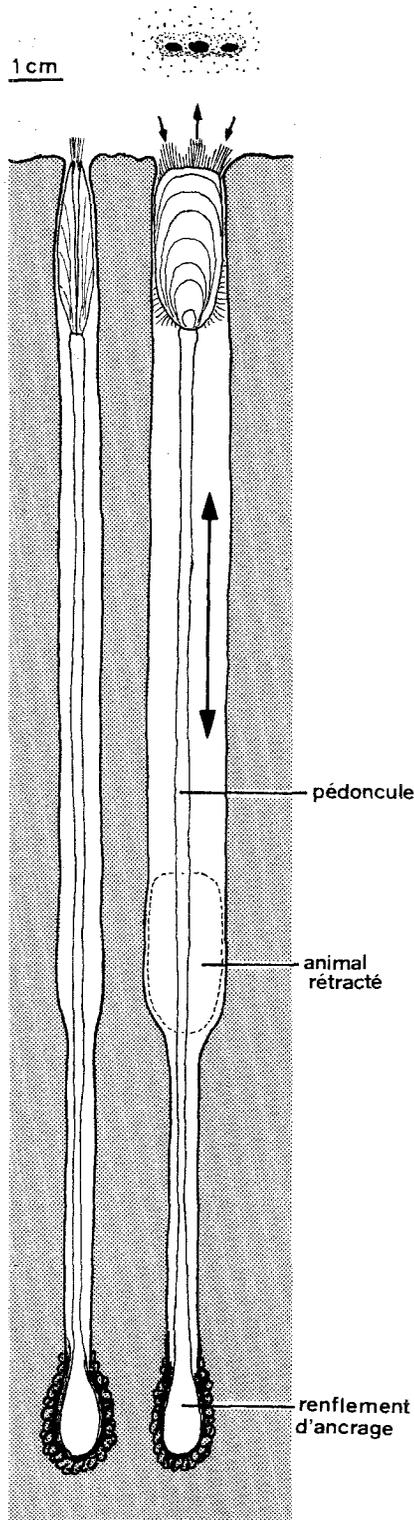


Fig. 8 — Schéma d'une *Lingule* actuelle *in situ* dans son terrier.

Lingula in its burrow.

1969 ; Thayer & Steele-Petrovic, 1975), cet organe intervient par contre dans les mouvements d'extension-rétraction et dans l'ancrage de la coquille. Cet ancrage au sein du sédiment est assuré par un épaissement basal sur lequel, grâce à une sécrétion glandulaire de l'épiderme, sont agglutinés en une masse compacte grains de sable et débris divers. La protubérance terminale du pédoncule des *Lingules* présente une étroite similitude avec l'ampoule des *Phoronidiens*, en particulier avec l'épiderme ventral du corps (Emig, 1976). Long et flexible, le pédoncule peut atteindre en extension 10 fois la longueur de la coquille : la dimension d'un terrier peut donc fournir une indication sur la taille de son hôte.

V. - DUREE DE VIE ET DEVENIR POST-MORTEM

La durée de vie des *Lingules* a fait l'objet de nombreuses estimations : un an (Morse, 1902 ; Dall, 1921), ou un peu plus (François, 1891), voire 20 mois (Paine, 1963) ; de 5 à 7 ou 8 ans pour N. Yatsu (1902), W. Worcester (1969), et même jusqu'à 12 ans d'après S.H. Chuang (1961c). Selon certaines mesures, la vitesse de croissance de la coquille pendant les premières années serait de l'ordre de 0,5 cm par an.

Après la mort de l'animal, le pédoncule se sépare et se décompose, ainsi que toutes les parties molles dans la coquille. Eventuellement, après extrusion du sédiment, la coquille monte à la surface et peut y flotter pendant 3 ou 4 jours. Les valves finissent par se séparer, entraînées par des courants et vouées à la désagrégation (Craig, 1952 ; Worcester, 1969). La fragilité des coquilles est illustrée par l'extrême rareté des débris de tests à la périphérie des biotopes à *Lingules* de Nouvelle-Calédonie et de Kaneohe Bay (Hawaï).

Plus rares encore, les fortes concentrations en coquilles de *Lingules* incluses dans un sédiment résultent certainement de conditions variées. Deux au moins d'entre elles peuvent être reconnues :

- cas des *Lingules* en position de vie en des aires de surface restreinte, mais avec une forte densité de terriers : le rétrécissement puis l'assèchement définitif de mares isolées semble une explication plausible qui a été proposée dans le cas des *Lingules* du Trias des Vosges par exemple (Gall, 1972) ;

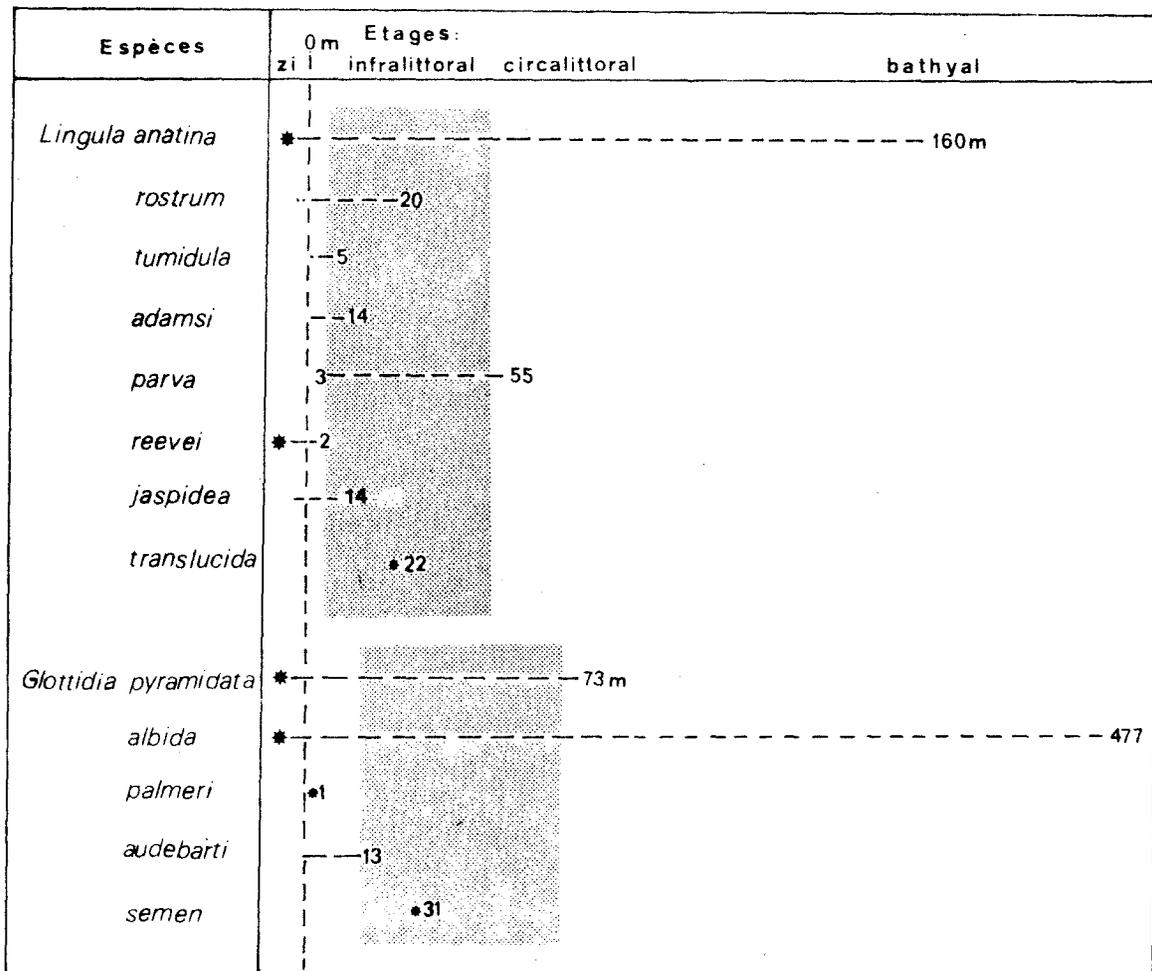
— cas des coquilles déplacées et accumulées en grand nombre sur de plus ou moins vastes étendues ; la mort en masse d'une population puis l'extrusion des Lingules hors de leurs terriers peuvent avoir été provoquées par le démantèlement du substrat sous l'action d'une tempête : le fait a été observé durant l'hiver 1972 sur une côte de l'Inde, en zone intertidale (Ramamoorthi *et al.*, 1973).

Un autre danger peut aussi menacer les Lingules : elles peuvent en effet servir de nourriture. Leurs prédateurs sont actuellement peu connus : signalons l'homme, qui les apprécie d'un point de vue culinaire (les « moules à queue » des Calédoniens), les crabes (Portunidés) et les poissons. Pour ces derniers, le cas de *Galeoides decadactylus* a

été étudié dans le golfe de Guinée (Longhurst, 1957 ; Onyia, 1973). Cependant les Lingules (*L. parva*) n'en constituent pas la nourriture essentielle (poissons, crabes, crangonidés, amphipodes, etc. selon la saison). Par contre, c'est par centaines que des coquilles de *Glottidia pyramidata* ont été retrouvées dans des estomacs d'esturgeons sur les côtes de Floride.

VI. - DISTRIBUTION BATHYMETRIQUE

La répartition des Lingules en profondeur s'étend depuis la zone intertidale jusqu'à 160 m pour les *Lingula*, 470 m pour les *Glottidia* (tabl. 3). Selon



Tabl. 3 — Distribution bathymétrique des Lingules actuelles. En grisé, les profondeurs préférentielles selon les lieux de récolte repérés.

Known bathymetric distribution of recent lingulids (in grey : the most favourable depths according to the number of mentioned locations).

Paine (1963), la zone intertidale n'est pas le biotope habituel des *Glottidia* et la même remarque peut être faite pour la plupart des espèces de *Lingula* qui vivent principalement entre 5 et 50 m (tabl. 3).

Par contre, *L. anatina* est plus fréquente dans la zone intertidale.

Notons que des larves de *Lingula* ont été récoltées dans les étages bathyal et abyssal (Helmcke, 1940) : mais leur présence y était probablement due à l'action de courants. Les *Glottidia* sont généralement étagées entre 15 et 70 m et, selon C. J. Jones & J. L. Barnard (1963), c'est au voisinage de 34 m, profondeur à laquelle la température de l'eau est proche de 13,5° C, que *G. albida* atteint une densité maximale.

En fait, l'extension en profondeur des Lingules semble essentiellement limitée par la température. Néanmoins, W. Worcester (1969) estime que l'intervention active des prédateurs est l'un des facteurs qui empêchent *L. reevii* de vivre dans la tranche d'eau infralittorale.

VII. - TEMPERATURE ET REPARTITION GEOGRAPHIQUE (fig. 9)

Les localisations des espèces actuelles de Lingules ont été portées sur la figure 9A. Alors que le genre *Lingula* est connu sur les côtes d'Asie, d'Afrique et du Pacifique, le genre *Glottidia* est quant à lui propre aux côtes américaines. L'extension des Lingules vers les hautes latitudes paraît conditionnée par la température, les isothermes 8°-10° (valeurs hivernales) marquant actuellement la limite.

Rappelons qu'au cours du Mésozoïque et du Coénozoïque, les eaux chaudes tempérées se sont étendues vers les pôles bien plus largement que maintenant : les barrières thermiques actuelles que représentent le Cap Horn et le Cap de Bonne Espérance n'ont pas joué avant les refroidissements du Quaternaire. Témoin par exemple les Lingules récoltées dans le Crétacé et le Tertiaire de l'Antarctique et le Trias du Spitzberg (fig. 9B).

QUATRIEME PARTIE

INTERPRETATION PALEOECOLOGIQUE DE QUELQUES GISEMENTS A LINGULES POST-PALEOZOIQUES

I. - LES TERRIERS A LINGULES DU TRIAS DES VOSGES

(observation de J.-C. Gall)

a) Localisation stratigraphique et paléogéographique des gisements (fig. 10-12)

Les Lingules en position de vie récoltées dans les Vosges proviennent de plusieurs niveaux du Buntsandstein supérieur (Grès à *Voltzia*) et du Muschelkalk inférieur (Grès coquillier) (fig. 10). La formation du Grès à *Voltzia* est datée de l'Anisien inférieur. Epaisse de 15 à 20 m, elle comprend deux niveaux : le Grès à meules et le Grès argileux.

Le Grès à meules, à stratification lenticulaire, correspond à un environnement deltaïque (Gall,

1971). De grandes lentilles de grès fin, rouge ou gris, se sont déposées dans les chenaux fluviaux. Elles sont séparées par des niveaux argileux (fig. 11) généralement de couleur verte, renfermant une faune d'eaux saumâtres. Ces niveaux se sont formés dans des collections d'eaux temporaires : lagunes, étangs saumâtres, bras morts... Les Lingules sont abondantes dans ce faciès argileux. On les y trouve parfois en position de vie verticale, disposées perpendiculairement au litage, mais l'importance du tassement qui a affecté ce type de sédiment ne permet guère d'étudier la configuration des terriers.

Au-dessus, le Grès argileux à stratification plane et parallèle représente un dépôt de plages marines, première étape de la transgression du Muschelkalk (fig. 12). Les Lingules se rencontrent en abondance in situ dans des grès rouges finement lités qui alternent avec des niveaux plus argileux ou des grès dolo-

CARACTÈRES SÉDIMENTOLOGIQUES

CARACTÈRES PALÉONTOLOGIQUES

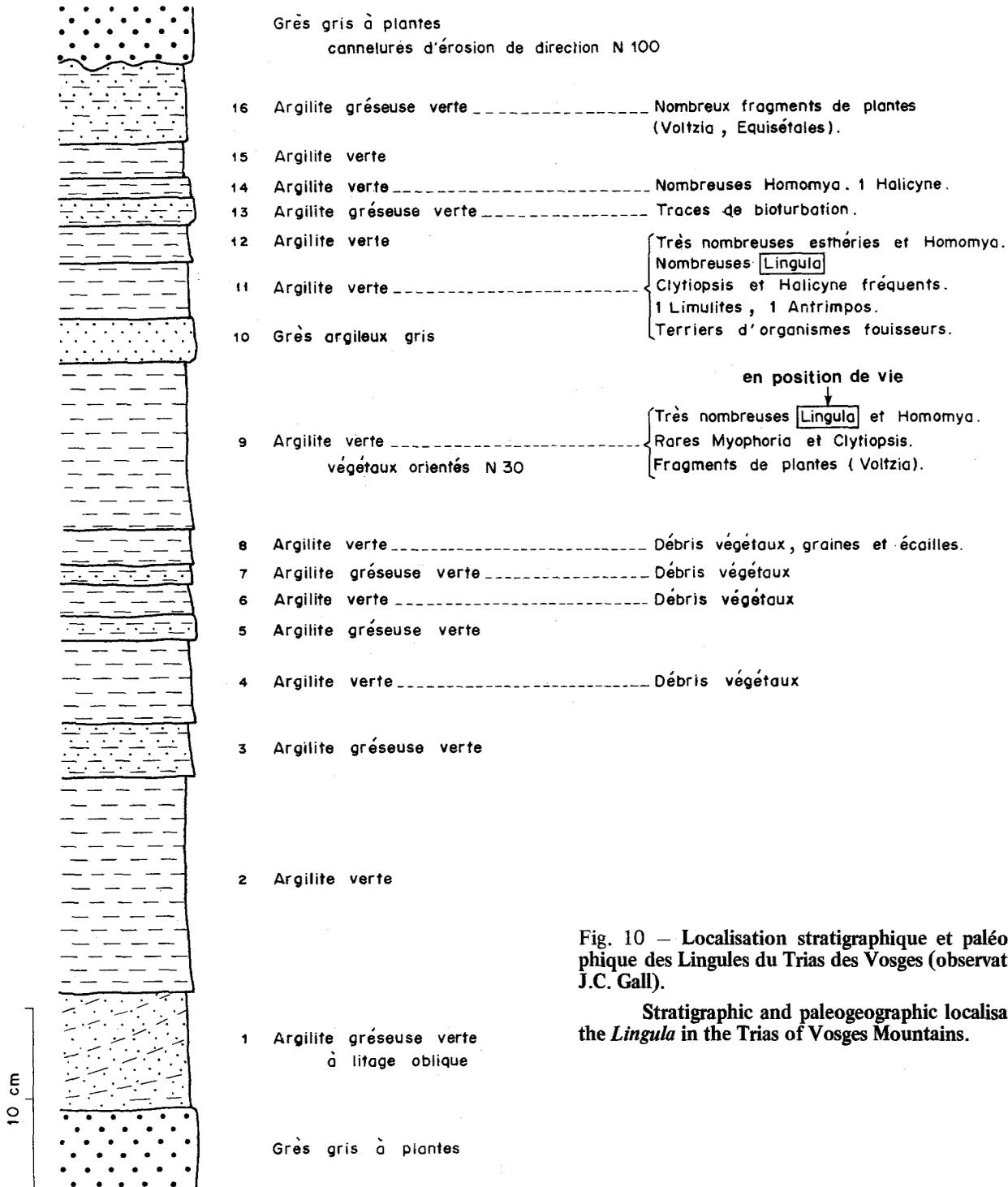


Fig. 10 — Localisation stratigraphique et paléogéographique des *Lingules* du Trias des Vosges (observations de J.C. Gall).

Stratigraphic and paleogeographic localisation of the *Lingula* in the Trias of Vosges Mountains.

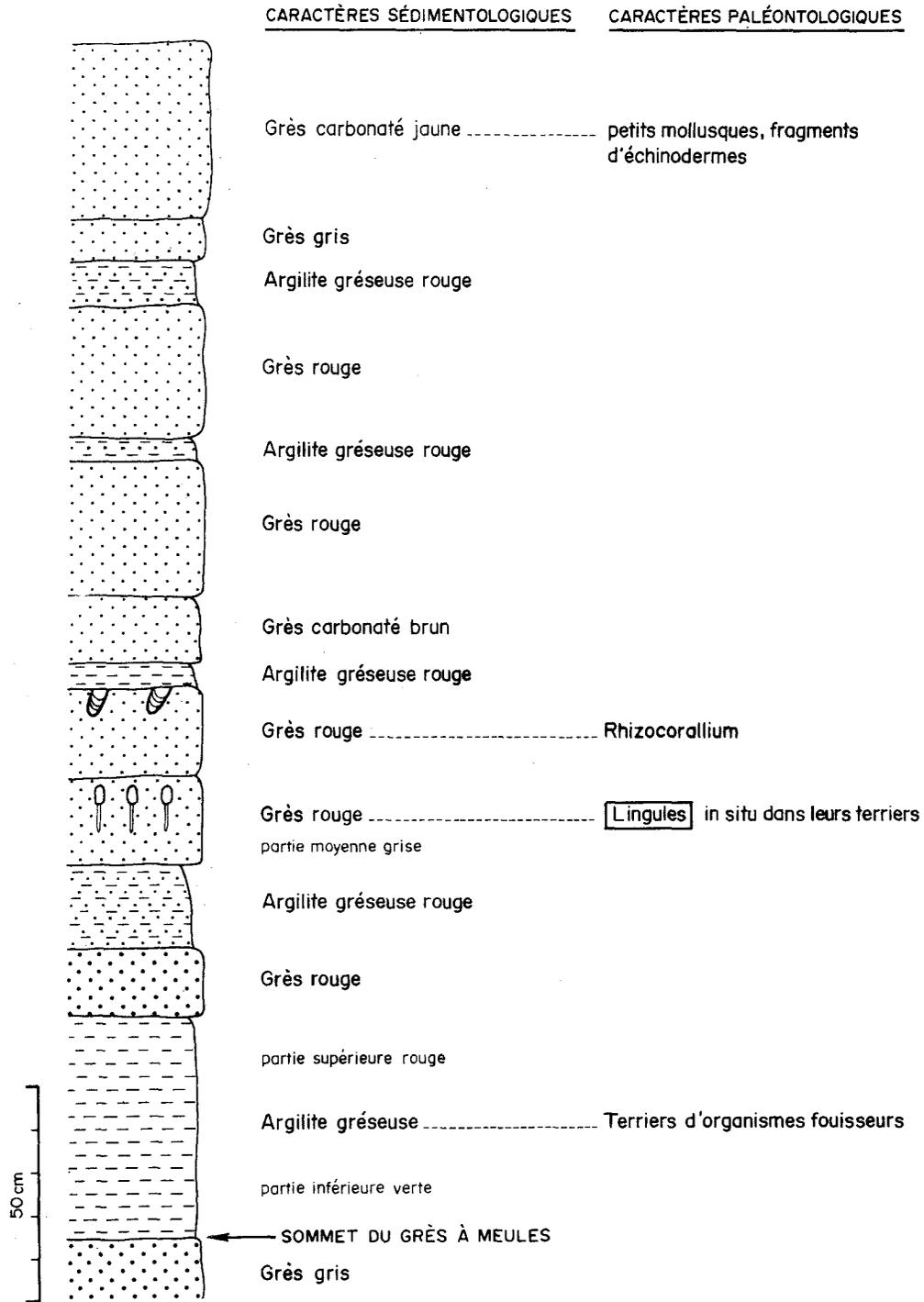


Fig. 11 — Lentille argileuse du sommet du Grès à meules dans le Trias des Vosges (observations J.C. Gall).
A clayed intercalation in the upper part of "Grès à meules" in the Trias of the Vosges Mountains.

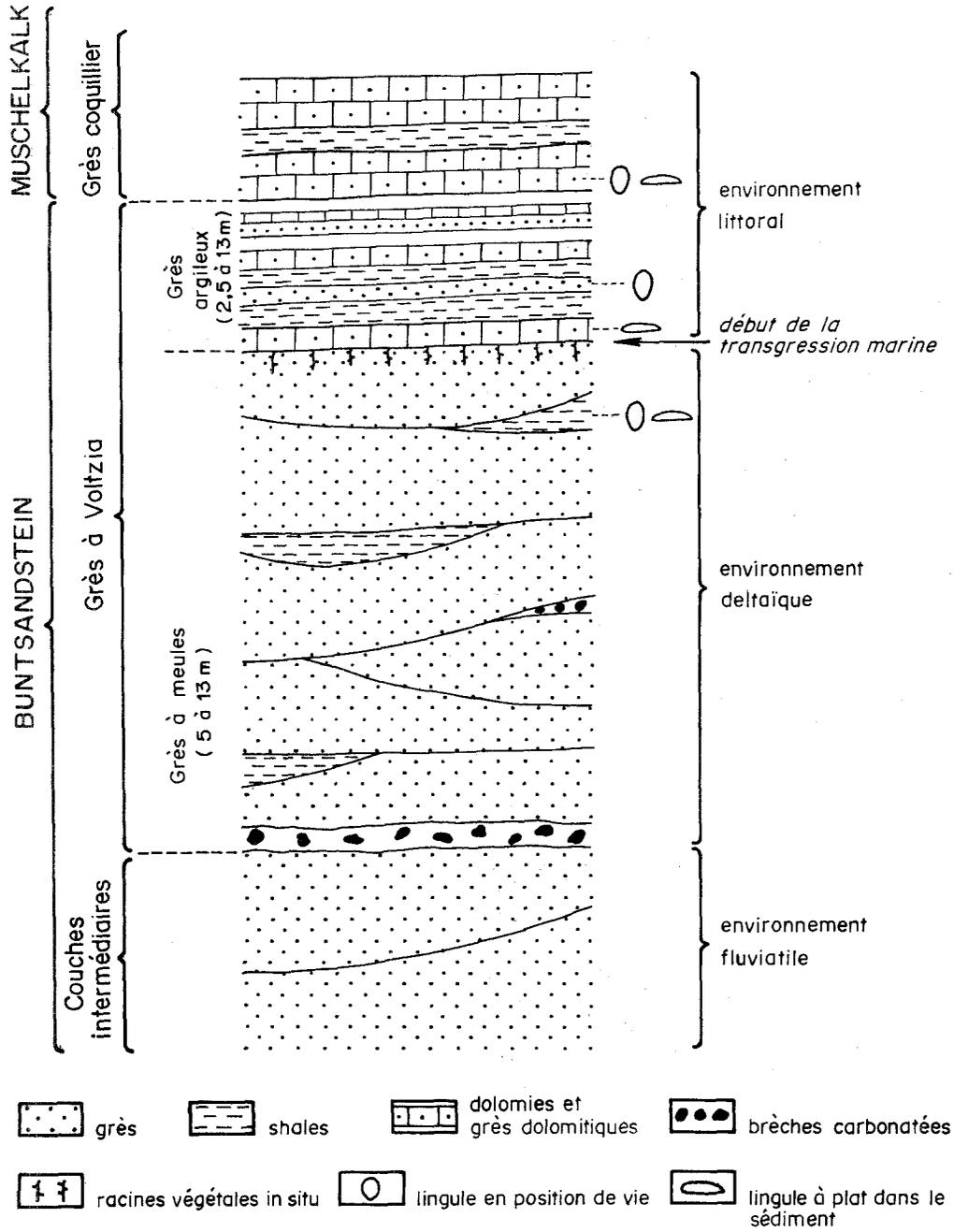


Fig. 12 — Coupe du Grès argileux dans le Trias des Vosges (observations J.C. Gall).
Section in the Clay-Sandstone of the Trias of Vosges Mountains.

mitiques. Ce sont leurs terriers qui sont décrits plus loin.

Le passage progressif du Grès argileux au Grès coquillier se traduit par l'importance croissante de la sédimentation carbonatée, la diversification plus grande de la faune marine et la régression de la couleur rouge. Les Lingules en position de vie sont alors localisées dans des grès dolomitiques.

b) Description des Lingules et de leurs terriers (fig. 13)

Les Lingules du Trias vosgien sont rapportées à la petite espèce « *Lingula* » *tenuissima* BRONN (longueur 11 mm, largeur 6 mm) (fig. 13). Le test phosphaté est transformé en apatite de couleur généralement blanchâtre.

Les terriers, dont les plus beaux exemplaires proviennent du Grès argileux, sont disposés verticalement et leur longueur varie de 50 à 60 mm. Leur trajet à travers le sédiment n'est pas nettement délimité. Il est souligné par des oxydes ferriques qui ont circulé dans le remplissage sableux du terrier et se sont fixés sur ses parois, et par les interruptions et perturbations du litage. La moitié inférieure de chaque terrier, large de 3 à 4 mm, est subcylindrique à ovale, tandis que la moitié supérieure, de section aplatie, est deux à trois fois plus large. On observe parfois une légère striation horizontale à son niveau.

L'embouchure d'un terrier à la forme d'une dépression elliptique ou circulaire de 7 à 12 mm de plus grand diamètre. L'extrémité inférieure se renfle en une protubérance de forme ovale, à surface irrégulière. Sa plus grande dimension oscille entre 7 et 10 mm. Son orientation coïncide avec celle des embouchures correspondantes lorsque celles-ci sont elliptiques. Elle demeure généralement constante pour des terriers voisins.

Il faut souligner que les coquilles des Lingules à valves encore connexes sont toujours situées dans la partie supérieure des terriers mais jamais au sommet. Le crochet est dirigé vers le bas.

L'aplatissement de la partie supérieure des terriers et la forme ovale de certaines embouchures indiquent que l'animal effectuait des mouvements verticaux dans un seul plan. L'orientation de ce plan est commune à une grande partie de la population (pl. 2, fig. 2-3). Cette disposition est fréquente dans les peuplements d'organismes suspensivores qui orientent leurs coquilles en fonction de la direction des courants. Notons qu'elle n'a pas été signalée dans les élevages de Lingules ni dans les observations de biotopes naturels.

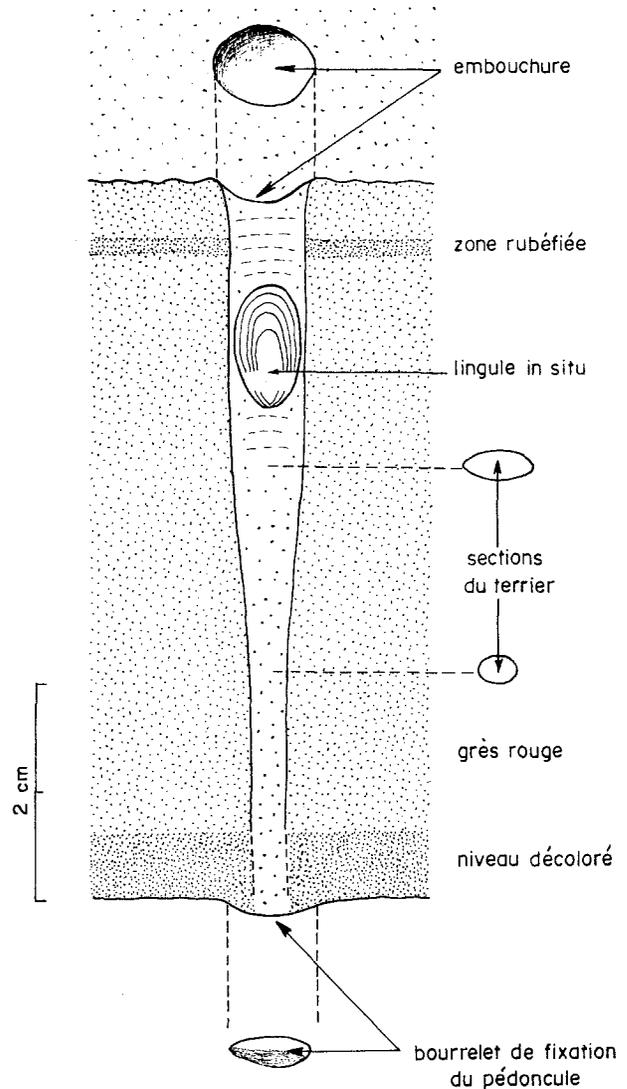


Fig. 13 — Schéma d'une *Lingula in situ* dans son terrier, dans le Grès argileux du Trias des Vosges (observations J.C. Gall).

Diagram of a *Lingula in situ* in its burrow in the Clay sandstone of the Trias of Vosges Mountains.

D'après le comportement des Lingules actuelles, la protubérance basale des terriers correspondrait à la zone d'enracinement du pédoncule.

Chez quelques exemplaires, une ramification horizontale ou oblique rejoint la région pédonculaire du terrier. Peut-être s'agit-il du vestige d'une galerie en forme de U creusée par l'animal au moment de son installation dans le sédiment (Thayer & Steele-Petrovic, 1975). Certaines galeries en U pourraient donc être attribuées à des Lingulides plutôt qu'à des Annélides. On peut citer l'exemple des terriers du Dévonien de l'Ohio, baptisés *Lingulichnites amygdalinus* (Szmuc, Osgood & Meinke, 1976).

Dans un banc étudié en détail, les terriers sont distants de 10 à 15 mm, ce qui correspondrait à plus de 5 000 individus par m²! La taille des individus est uniforme. L'ensemble évoque un peuplement monospécifique, de même âge, brusquement figé par la mort. En fait, il peut s'agir soit d'une véritable paléobiocoenose, soit une thanatocoenose intégrant une certaine durée, si toutefois on admet que les individus ne sortaient pas de leur terrier après leur mort, entraînés par les gaz de décomposition.

L'étude du sédiment encaissant apporte quelques indications complémentaires sur le mode de vie et la mort de ces Lingules.

Les terriers sont ici tous localisés dans un niveau de grès rouge. Leur partie inférieure s'enracine dans un horizon gris vert provenant de la décoloration des dépôts initialement rouges, contemporaine de la sédimentation (Gall, 1972). Dans le cas présent, la démarcation entre grès rouge et grès gris paraît correspondre à l'ancienne limite entre zone oxydante et zone réductrice qui s'établit au sein du sédiment lors d'un arrêt de sédimentation.

Par ailleurs, à 5 mm sous les embouchures des terriers, se trouve un niveau d'intense rubéfaction. Celle-ci a pu être provoquée par une mise à l'air prolongée du sédiment, ce qui expliquerait une mortalité massive saisissant la population immobilisée par l'émersion.

c) Caractéristiques du milieu de vie

— SALINITÉ :

Dans les shales du Grès à meules, les Lingules sont associées à des Lamellibranches (*Myophoria vulgaris* SCHLOT., *Homomya impressa* ALB.), des Crustacés (*Isaura minuta* ZEIT., *Antrimpos atavus* BILL., *Clytiopsis argentoratensis* BILL., *Halicyne*

ornata TRÜMPY) et des Limules (*Limulitella bronni* SCHIMP.). Cette faune a des affinités marines indiscutables car les Lamellibranches et les Halicynés se retrouvent dans le Muschelkalk marin du Bassin germanique. Cependant, on pu montrer que ces espèces sont fréquemment liées à des faciès dolomitiques qui correspondent à des environnements confinés ou hypersalins. La géochimie confirme cette conclusion (Gall, 1971). Les niveaux à Lingules du Grès à meules et du Grès argileux présentent en effet des teneurs en bore plus élevées que celles des horizons marins du Muschelkalk supérieur.

Il semble donc que les Lingules du Grès à *Voltzia* et du Grès coquillier des Vosges ont vécu dans des milieux à salinité élevée et fluctuante.

— BATHYMÉTRIE :

Les niveaux argileux du Grès à meules correspondent à des dépôts de nappes d'eau temporaire. Dans leur partie supérieure, on rencontre en effet fréquemment des fentes de dessiccation et des racines végétales in situ. En outre, de la base vers le sommet de chacun de ces niveaux, une faune aquatique très diversifiée est progressivement relayée par une végétation palustre, tandis que s'accroissent dans les argiles les teneurs en éléments-traces. Cela signifie qu'au cours du temps les nappes d'eau se concentraient et s'asséchaient. Par ailleurs, aussi bien dans le Grès à meules que dans le Grès argileux, des empreintes de Reptiles, à plusieurs niveaux intercalés entre les gisements à Lingules indiquent que la profondeur du fond n'excédait guère quelques décimètres.

— L'OXYGÉNATION DU SUBSTRATUM :

Dans le Grès à meules, l'endofaune et les terriers d'organismes fouisseurs sont rares. La couleur dominante verte des shales et, localement, l'apparition de pyrite, confirment que dans le sédiment régnaient des conditions réductrices. Dans un tel milieu peu oxygéné, l'abondance des Lingules souligne la grande tolérance de ces animaux quant à l'aération du sédiment.

Dans le Grès argileux, les Lingules sont localisées dans des Grès rouges. L'importante bioturbation qui affecte ces niveaux est la preuve d'un sédiment normalement oxygéné.

Dans le Grès coquillier, les Lingules se trouvent dans des grès dolomitiques très bien classés. Ce dernier caractère indique des eaux agitées, donc aérées au moins lors de la mise en place des particules détritiques.

— GRANULOMÉTRIE DU SÉDIMENT :

Les Lingules du Trias des Vosges se rencontrent en position de vie dans deux catégories de sédiments :

- d'une part dans les argiles du Grès à meules qui correspondent à d'anciennes vases de lagunes temporaires ;
- d'autre part dans les grès rouges du Grès argileux et les grès dolomitiques du Grès coquillier (grain moyen de 0,10 mm) qui représentent d'anciens sables de plages.

En résumé, les Lingules du Trias des Vosges vivaient dans des eaux très peu profondes, assimilables à la zone supérieure de l'étage infralittoral. Elles faisaient preuve d'une grande tolérance quant à l'aération et à la granulométrie du sédiment, peuplant indifféremment la vase des lagunes en communication temporaire avec la mer et les grandes plages péri-deltaïques marines. Les communautés les plus denses sont cependant localisées dans les grès fins littoraux.

II. - LES LINGULES DE L'OLIGOCÈNE DU JAPON ET DE L'ARGILE DE LONDRES (commentaires bibliographiques)

On peut aussi réexaminer l'écologie d'une espèce fossile à travers les données bibliographiques lorsque celles-ci sont suffisamment précises. C'est le cas de la Lingule yprésienne *Lingula tenuis* SOWERBY, 1812 et, à un moindre degré, celui de la Lingule oligocène *L. akabirensis* HAYASAKA & HATAI, 1956.

Cette dernière, trouvée dans une formation à charbon du Japon (Ohara, 1969), est localisée dans des faciès gréseux («sable moyen à grossier») où l'on trouve quelques exemplaires à valves connexes. Une vingtaine d'espèces de Mollusques l'accompagnent, qui indiquent un milieu marin franc peu profond. La température des eaux, qui est discutée, était jusque là considérée comme «froide» d'après ces Mollusques. S. Ohara s'appuie exclusivement sur la présence des Lingules pour proposer une température plutôt «chaude» («rather warm water condition»). Or, d'après les données actuelles, on peut seulement dire que la température des eaux était probablement supérieure à 10° C. Il paraît donc hasardeux de se baser sur les Lingules pour modifier l'interprétation climatique en contra-

diction avec les données fournies par toute une faune de Mollusques.

Par contre, l'exemple suivant montre que l'utilisation d'un faisceau de données, dont les Lingules ne sont qu'un élément, permet d'élaborer une reconstitution plus fiable.

Selon E. Vincent (1893), si l'espèce *Lingula tenuis* est assez répandue dans la London Clay, «c'est surtout à Portsmouth qu'elle abondait, caractérisant des sables très fossilifères», mis au jour lors des travaux effectués en 1870-71 pour l'agrandissement du port. Le même auteur cite aussi cette espèce dans les sables yprésiens belges d'Ellezelles et Renaix, à *Nummulites planulatus*. Il est donc clair que *Lingula tenuis* n'a pas vécu dans le faciès vaseux plus ou moins profond qui constitue la majeure partie de la London Clay, mais dans les faciès sableux intercalés dans l'argile, et postérieurs à celle-ci. D'ailleurs, les références précises concernant des argiles silteuses ou sableuses ne font état que de Lingules en fragments dans des niveaux régressifs du sommet de la formation (dans le Channel entre l'île de Wight et Cherbourg — King, 1954 — et à la briquetterie de Lower Swanwick, près de Portsmouth — Curry & King, 1965). Ces observations précises permettent donc d'éviter l'erreur paléocologique que suggèrent les références sommaires du type : «*Lingula tenuis*, Argile de Londres, telle localité».

D'autre part, A. Davis & G. F. Elliott (1957) ont précisé que *Lingula tenuis* est plus petite et plus rare dans le bassin de Londres que dans celui du Hampshire. Ces auteurs en concluent qu'il s'agit probablement d'une espèce méridionale proche de sa limite d'extension. Cette interprétation climatique paraît en accord avec le caractère tempéré de la faune de mollusques de la London Clay, caractérisée par une relative abondance de genres «froids» (*Arctica*, *Astarte*, *Thyasira*, *Aporrhais*) et la rareté de certains genres «chauds» (*Chama*, *Conus*, *Mitra*, *Marginella*) dits téthysiens, qui se développent au Cuisien et au Lutétien dans la même région (Curry, 1965). Un changement similaire étant perceptible dans la faune de Mollusques continentaux (Plaziat, 1977), il semble que le réchauffement des eaux ne soit pas dû à l'ouverture de détroits méridionaux (W de la Manche), mais bien à un réchauffement climatique général, surtout sensible à la limite des zones tropicale et tempérée. La Lingule du début de l'Eocène inférieur, tout en montrant des affinités méridionales, serait cependant à l'aise jusqu'au 51° degré de latitude nord, comme le *Nypa* et le reste de la célèbre flore de l'Argile de Londres (Reid & Chandler, 1933 ; Chandler, 1961, 1964 ; Gruas, 1977). Il ne peut

donc s'agir que d'un climat subtropical tempéré, probablement différent des climats actuels (Plaziat, 1970, 1975 ; Daley, 1972). On notera également que l'extension climatique actuelle des Lingules dépasse de peu celle des paléotuviers (Plaziat, 1970), longtemps considérés comme caractéristiques des climats intertropicaux. Ce n'est pas sans importance pour l'interprétation paléoclimatique des dépôts anté-quatérnaires de moyenne latitude : citons par exemple la Lingule (*Glottidia dumortieri*) des sables de la fin du Miocène et du Pliocène de Belgique (Vincent, 1893).

La description remarquablement précise du gisement de Portsmouth (Meyer, 1871) permet aussi d'aborder la reconstitution du biotope sous l'angle synécologique.

Les Lingules à valves connexes se trouvent surtout dans les « sables à Lingules », très riches en

macrofaune, mais aussi dans les « sables à Dentales » sus-jacents, plus pauvres. Les 80 espèces de Mollusques du premier niveau sont réparties pour l'essentiel en plusieurs couches de quelques centimètres, intercalées dans les 3 m de sables où *Lingula tenuis* et une espèce de *Panopaea* sont fréquemment en position de vie. Plus haut les argiles à *Cyprina*, à faune réduite mais à Panopes toujours abondants en position de vie, prouvent que ces Bivalves sont moins exigeants que les Lingules. La répartition de ces dernières paraît contrôlée par deux facteurs : le substrat sableux et un milieu aéré plus nutritif. On peut donc reprendre la conclusion de C. Meyer sur le milieu le plus favorable aux Lingules : des sables accumulés dans des eaux peu profondes ou sur un littoral. En tout cas, la présence de fruits flottés de *Nipa* ne suffit pas à indiquer un rivage soumis à des dessalures d'origine fluviale.

CONCLUSION

Une révision critique de la taxonomie et de la systématique des Lingules actuelles est en cours, les principaux critères ont été brièvement discutés ; une liste recensant les espèces a pu être dressée. Par contre, chez les formes fossiles, règnent encore disparité et désordre.

Une meilleure connaissance de l'écologie des Lingules actuelles nous amène à modifier sensiblement les conceptions traditionnelles sur les conditions d'existence des formes fossiles. Les études des associations post-paléozoïques montrent une certaine permanence des exigences écologiques des Lingules comparable à celle de leurs caractères morphologiques. Ces Brachiopodes se rencontrent à la fois dans des environnements deltaïques et lagunaires et en milieu marin franc, depuis la zone littorale soumise aux émergences jusqu'au domaine néritique. En somme, il s'agit d'un groupe eurybionte typique, c'est-à-dire d'organismes dont la

valence écologique est suffisamment élevée pour les rendre aptes à peupler aussi bien un milieu marin normal qu'à vivre dans des conditions de salinité, d'oxygénation, et dans une moindre mesure de température, défavorables à la plupart des animaux marins tropicaux. Une telle endurance ne doit pas être confondue avec une exigence : dans les gisements fossilifères, les Lingules qui accompagnent une faune franchement marine ont vraisemblablement vécu dans les mêmes conditions que celle-ci. Par contre, les peuplements monospécifiques ou appauvris où les Lingules constituent le groupe dominant restent de bons indices de milieux fluvio-marins ou lagunaires. C'est le cas des faciès de transgression et de régression marines. Les déplacements des mers épicontinentales sont en effet génératrices d'environnements de faible bathymétrie, aux caractères physico-chimiques fluctuants, où s'épanouissent les espèces eurybiontes.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ADAMS A. (1863). — On the genera and species of Recent Brachiopoda of seas Japan. *Ann. Mag. nat. Hist.*, ser. 3, v. 2, N. 11, p. 98-101.
- AGER D. V. (1963). — Principles of paleoecology : an introduction to the study of how and where animals and plants lived in the past New-York. *Mc Graw-Hill Book Company Inc. édit.*, San Francisco, Toronto, London.
- AGER D. V. (1967). — Brachiopod palaeoecology. *Earth Sc. rev.*, 3, p. 157-179.
- ALLAN R. S. (1936). — New records of the genus *Lingula* (Brachiopoda) from Tertiary strata in New Zealand. *Trans. Roy. Soc. New Zealand*, vol. 65, p. 383-385.
- ALEXANDROWICZ S. W. & JAROSZ J. (1971). — Palaeoecology of the Zechstein *Lingula* sandstones from Lubin (West Poland). *Bull. Acad. pol. Sci. (Ser. Sci. Terre)*, 19, p. 183-191, 1 pl.
- ARKHANGEL'SKY A. D. (1912). — Upper Cretaceous deposits in the east of European Russia. *In Materials for a geology of Russia*, 25, p. 1-631.
- ASWORTH J. H. (1915). — On larvae of *Lingula* and *Pelagodiscus* (= *Discinisca*). *Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, v. 51 pt. 1, p. 45-69.
- BANNER A. H. (1968). — A fresh-water « Kill » on the coral reef of Hawaï. *Hawaï Inst. mar. Biol., Tech. Rep.*, 15, p. 1-29.
- BERRY A. J. (1964). — The natural history of the shore fauna of North Penang. *Malayan Nature journal*, 18, p. 81-103, 6 fig., 3 tabl.
- BODENHEIMER F. S. (1955). — Précis d'écologie animale. *Payot éd.*, Paris, 315 p., 31 fig.
- BRODERIP W. J. (1833). — Descriptions of some new species of Cuvier's family of Brachiopoda. *Proc. Zool. Soc. London*, v. 1, p. 124-125.
- BRODERIP W. J. (1835). — Même titre. *Trans-Zool. Soc.*, v. 1, p. 141-144. *Ann. Sci. Nat.*, t. III, p. 26-30. *Isis*, col. 143.
- BROGLIO-LORIGA C. (1968). — Alcune considerazioni su *Lingula tenuissima* BRONN del Werfianiano delle dolomiti. *Ann. Univ. Ferrara*, 9, (4), n° 12, p. 189-202, 2 pl.
- BUSNARDO R. (1970). — Faunules du Trias subbétique (Andalousie). *Doc. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon*, 37, p. 55-84, 1 pl.
- CHANDLER M. E. J. (1961). — The Lower Tertiary floras of Southern England. 1. Palaeocene floras, London clay Flora (Supplement). *Br. Mus. Nat. Hist.*, London, 354 p.
- CHANDLER M. E. J. (1964). — The Lower Tertiary floras of Southern England. 4. A summary and survey of findings in the light of recent botanical observations. *Br. Mus. Nat. Hist.*, London, 151 p.
- CHAPUIS F. & DELWAQUE G. (1853). — Description des fossiles des terrains secondaires de la province du Luxembourg. *Mém. Cour. Sav. Etr. Ac. Roy. Belg.*, Bruxelles, t. XXV, 2 vol. dont 1 atl. pl.
- CHUANG S. H. (1956). — The ciliary feeding mechanisms of *Lingula unguis* (L.) Brachiopoda. *Proc. Zool. Soc. London*, v. 127, p. 167-189.
- CHUANG S. H. (1959). — The breeding season of the Brachiopod *Lingula unguis* (L.). *Biol. Bull.*, v. 117, p. 202-207.
- CHUANG S. H. (1961a). — Description of *Lingula parva* SMITH (Brachiopoda) from the coast of tropical West Africa. *Atlantide Rept*, n. 6, p. 161-168.
- CHUANG S. H. (1961b). — On Malayan shores. *Muwu Shoso ed.*, Singapore, 225 p., 28 fig., 112 pl.
- CHUANG S. H. (1961c). — Growth of the postlarval shell in *Lingula unguis* (L.) (Brachiopoda). *Proc. zool. Soc. London*, 137 (2), p. 299-310.
- CHUANG S. H. (1962). — Statistical study of variations in the shell of *Lingula unguis* (L.). *Vidensk. Medd. Dansk nat. Foren*, 124, p. 199-215.
- CHUANG S. H. (1964a). — On *Glottidia inexpectans* OLSSON. *J. Paleontol.*, 38, n° 1, p. 153-155.
- CHUANG S. H. (1964b). — The affinity of *Lingula dumortieri* NYST with *Glottidia*. *J. Paleontol.*, 38, n° 1, p. 155-157.
- CHUANG S. H. (1964c). — *Glottidia glauca* n. sp. from the Lower Clairborne of Texas. *J. Paleontol.*, 38, n° 1, p. 157-159.
- COOPER G. A. (1957). — Paleoecology of Middle Devonien of Eastern and Central United States. *In Treatise on marine ecology and paleoecology*. H. S. Ladd ed., *Geol. Soc. Amer.*, Washington, mem. n° 67, pt. 2, p. 249-278.

- COOPER G. A. (1973). — New *Brachiopoda* from Indian ocean. *Smithsonian Contr. Paleobiol.*, N. 16, p. 1-43.
- CRAIG G. Y. (1952). — A comparative study of the ecology and palaeoecology of *Lingula*. *Trans. Edinburgh Geol. Soc.*, 15, p. 110-120, 2 fig., 1 pl.
- CURRY D. (1965). — The Palaeogene beds of South East England. *Proc. Geol. Assoc.*, London, 76, p. 151-174, 4 fig.
- CURRY D. & KING C. (1965). — The Eocene succession at Lower Swanwick Brickyard, Hampshire. *Proc. Geol. Assoc.*, London, 76, p. 29-38.
- DALEY B. (1972). — Some problems concerning the early tertiary climate of Southern Britain. *Palaeogeogr. - Palaeoclim. - Palaeoecol.*, Amsterdam, 11, p. 177-190.
- DALL W. H. (1871). — Report on the *Brachiopoda* obtained by the U.S. Coast Survey Expedition in charge of L. F. Pourtales, with a revision of *Craniidae* and *Discinidae*. *Bull. Mus. Compar. Zool.*, v. 3, N. 1, p. 1-45.
- DALL W. H. (1873). — A catalogue of the Recent species of the class *Brachiopoda*. *Proc. Ac. Nat. Sci. Philadelphia*, p. 177-204.
- DALL W. H. (1921). — Annotated list of the recent *Brachiopods* in collection of U.S. nat. Mus., with descriptions of three new forms. *Proc. U.S. nat. Mus.*, 57 (2314), p. 261-377.
- DAVIDSON T. (1856). — Introduction à l'histoire naturelle des *Brachiopodes* vivants et fossiles ou Considérations générales sur la classification de ces êtres en familles et en genres. *Mém. Soc. linn. Normandie*, Caen, t. 10, 203 p., 14 pl.
- DAVIDSON T. (1874). — Supplement to the fossil *Brachiopoda*. Vol. IV, part I (Tertiary and Cretaceous). *Pal. Soc. London*, 72 p., 8 pl.
- DAVIDSON T. (1880). — Report on the *Brachiopoda* dredged by H.M.S. « Challenger » during the years 1873-1876. *Repts. Sci. Voyage of H.M.S. « Challenger » during the years 1873-1876*, vol. 1, N. 1, p. 1-67.
- DAVIDSON T. (1886-1888). — A monograph of Recent *Brachiopoda*. *Trans. Linn. Soc. London*, ser. 2, vol. 4, pt 1, p. 1-73; pt 2, p. 75-182; pt 3, p. 183-248.
- DAVIS A. & ELLIOTT G. F. (1957). — The palaeogeography of the London clay sea. *Proc. Geol. Assoc.*, 68, p. 255-277, 2 fig.
- DÖRJES J. (1972). — Georgia coastal region, Sapelo Island, U.S.A. : Sedimentology and Biology. VII, Distribution and zonation of macrobenthic animals. *Senckenbergiana marit.*, 4, p. 183-216.
- DUGAS F. (1974). — La sédimentation en Baie de Saint-Vincent (côte ouest de la Nouvelle-Calédonie). *Cah. O.R.S.T.O.M.*, sér. géol., 6, p. 41-62, 28 fig.
- EDWARDS W. N. & STUBBLEFIELD C. J. (1947). — Marine bands and other faunal marker-horizons in relation to the sedimentary cycles of the Middle Coal Measures of Nottinghamshire and Derbyshire. *Quat. J. Geol. Soc.*, London, v. CIII, p. 209-260.
- ELLIOTT G. F. (1955). — Additions of the British Eocene *Brachiopod* Fauna. *Geol. Mag.*, XCII, n° 2, p. 168-172.
- EMIG C. C. (1976). — Phylogénèse des *Phoronida*. In *Les Lophophorates et le concept des Archimèrata*. *Z. zool. System. Evolut.-forsch.*, 14, p. 10-24.
- EMIG C. C. (1977a). — Réflexions sur la taxonomie des espèces du genre *Lingula* (*Brachiopodes*, *Inarticulés*). *C. R. Acad. Sci. Paris*, 285, sér. D, p. 523-525.
- EMIG C. C. (1977b). — *Lingula anatina* LAMARCK (*Brachiopoda*), während der Expedition « Meteor » 26 (1972) gefunden. *Senckenbergiana Biol.*, 58 (1/2), p. 101-103.
- EMIG C. C. (1977c). — *Lingula murphiana* REEVE (*Brachiopoda*) récolté à Madagascar. *Bull. Mus. Hist. nat. Paris*, n° 446, *Zool.* 309, p. 401-410.
- EMIG C. C. (1978a). — Three *Lingula* of the Queensland coast. *Mém. Queensl. Mus.* (in press).
- EMIG C. C. (1978b). — A redescription of the Inarticulate *Brachiopod* *Lingula reevii* DAVIDSON. *Pacific. Sci.*, 32 (1), p. 31-34.
- EMIG C. & Le LOEUFF P. (1977). — Description de *Lingula parva* SMITH (*Brachiopoda*, *Inarticulés*) sur l'écologie de l'espèce. *Téthys*, 8 (3), p. 271-274.
- FRANÇOIS P. (1891). — Choses de Nouméa. LL. Observations biologiques sur la *Lingule*. *Arch. Zool. exp. gén.* (2), 9, p. 229-245, 2 fig.
- GALL J. C. (1971). — Faunes et paysages du Grès à *Voltzia* du Nord des Vosges. Essai paléocologique sur le Buntsandstein supérieur. *Mém. Serv. Carte géol. Als. Lorr.*, Strasbourg, 34, 318 p.

- GALL J. C. (1972). — Permanence du régime de chenaux et de flaques dans les Vosges du Nord pendant toute la durée du Buntsandstein. *Sci. Géol. Strasbourg, Bull.*, 25, p. 307-321.
- GRASSÉ P. P. (1960). — *Traité de Zoologie. Masson éd.*, Paris, t. V, fasc. 2.
- GRAVELY F. H. (1941). — Shells and other animal remains found on the Madras beach. I. Groups other than snails, etc... *Brachiopoda. Bull. Madras Gov. Mus.*, 5 (1), p. 21-22.
- GRUAS-CAVAGNETTO C. (1977). — Etude palynologique de l'Eocène du Bassin anglo-parisien. *Thèse, Paris*, 287 p., 22 fig., 3 pl.
- HAMMEN C. S., HANLON D. P. & LUM S. C. (1962). — Oxidative metabolism of *Lingula*. *Comp. Biochem. Physiol.*, 5, p. 185-191.
- HAMMOND L. S. & KENCHINGTON R. A. (1977). — Shell variability in the genus *Lingula* BRUGUIÈRE (*Brachiopoda, Inarticulata*) from Queensland Australia: a biometric study. *J. Zool.* (sous presse).
- HATAI K. (1937). — On some Recent Brachiopods from Eastern Shantung, China. *Bull. Biogeogr. Soc. Japan*, v. 7 (13), p. 317-324.
- HATAI K. (1940). — The Cenozoic *Brachiopoda* of Japan. *Sci. Repts Tohoku Univ.*, ser. 2, Geol., vol. 20, p. 1-413.
- HAYASAKA I. (1938). — Brachiopoden in der Onagawa-Bucht am Südende des Kitakami-Gebirges nordöstlich von Sendai, Nord-Japan. *Sci. Rep., Tohoku Imp. Univ.*, ser. 4, XIII (1), p. 1-7.
- HEDGPETH J. W. (1957). — Classification of marine environments. *Geol. Soc. Am., In Treatise on marine ecology and paleoecology*, H.S. Ladd ed., *Geol. Soc. Amer.*, Washington, Mem. 67, pt. 2, p. 93-100.
- HELMCKE J. G. (1940). — Die Brachiopoden der Deutschen Tiefsee-Expedition. *Wiss. Ergebn. Deutsch. Tiefsee-Expedit. auf dem Dampfer Valdivia 1898-1899*, Bd 29, p. 215-316.
- HERTLEIN L. & GRANT U. S. (1944). — The Cenozoic *Brachiopoda* of western North-America. *Publ. Univ. California, Math. Phys. Sci.*, vol. 3, p. 1-172, 21 pl.
- HINDS R. B. (1845). — Zoology of the voyage of H.M.S. « Sulphur » under the command of Captain Sir E. Belcher during the years 1836-42. *Mollusca*, London, p. 298, pl. XIX, fig. 4.
- HYMAN L. M. (1959). — *The Invertebrates: smaller Coelomates Groups*, New-York, vol. 5.
- IMLAY R. W. (1957). — Paleocology of Jurassic Seas in the Western Interior of the United States. *In Treatise on marine ecology and paleoecology*, H.S. Ladd ed., *Geol. Soc. Amer.*, Washington, Mem. 67, pt. 2, 29, p. 469-504.
- JACKSON J. (1952). — A revision of some South African *Brachiopoda*, with descriptions of new species. *Ann. South. Afric. Mus.*, vol. 41, N. 1, p. 1-40.
- JACKSON W. J. & STIASNY G. (1937). — The *Brachiopoda* of the Siboga Expedition. *Siboga Exp.*, livr. 125 (Monogr. 27), p. 1-20.
- JOHNSTON T. H. & HIRSCHFELD O. S. (1920). — The *Lingulidae* of the Queensland coast. *Proc. Roy. Soc. Queensland*, 31, p. 46-82.
- JONES G. J. & BARNARD J. L. (1963). — The distribution and abundance of the inarticulate brachiopod *Glottidia albida* (HINDS) on the mainland shelf of Southern California. *Pacific naturalist.*, 4 (2), p. 27-52, 14 fig.
- KING W. B. R. (1954). — The geological history of the English Channel. *Quat. J. Geol. Soc. London*, 110, p. 77-101.
- KLIKUSHIN V. G. (1973). — *Lingula* from Cenomanian deposits of the Crimean mountain region. *Paleontol. J.*, 7, n° 2, p. 242-244 (trad. *Paleontol. Zhur.*, 1973, n° 2, p. 126-128, 1 fig.).
- KRUSCHWITZ L. (1966). — A substratum analysis for the Brachiopod *Lingula reevii*. *Dept of Zoology, Univ. Hawaii*, Honolulu (non publié).
- KUMMEL B. (1957). — Paleocology of Lower Triassic Formations of Southeastern Idaho and adjacent areas. *In Treatise on marine ecology and paleoecology*, H.S. Ladd ed., *Geol. Soc. Amer.*, Washington, Mem. 67, pt. 2, p. 437-468.
- LELOUP E. (1933). — Brachiopodes. *Rés. Sci. Voy. Indes Or. Neerl.*, 2 (13), p. 7-13.
- LONGHURST A. R. (1957). — The food of the demersal fish of a West African estuary. *J. Anim. Ecol.*, vol. 28, N. 2, p. 369-387.
- LONGHURST A. R. (1958). — An ecological Survey of the West African Benthos. *Fishery Publ.*, London, N. 11.
- MC CRADY J. (1860). — On the *Lingula pyramidata* described by Mr N. Stimpson. *Amer. J. Sci. Arts.* (2), 30, p. 156-158.
- MC GINITIE G. & MC GINITIE N. (1949). — Natural history of marine animals. *McGraw Hill ed.*, New-York.
- MACNAE W. & KALK M. (1958). — A natural history of Inhaca Island, Mozambique. *Witwa-*

- tersrand Univ. Press*, Johannesburg, 163 p., 11 pl.
- MACNAE W. & KALK M. (1962). — The fauna and flora of the sand flats at Inhaca Island, Mozambique. *J. animal ecol.*, 31, p. 93-128, fig.
- MANWELL C. (1960). — Oxygen equilibrium of the brachiopod *Lingula hemerythrin*. *Science*, 132, p. 550-551.
- MATTOX N. T. (1955). — Observations on the brachiopod communities near Santa Catalina Island. *Essays nat. Sci. Cap. A. Hancock, Univ. S. Calif. Press*, p. 73-86.
- MEYER C. J. A. (1871). — On Lower Tertiary deposits recently exposed ad Portsmouth. *Quat. J. Geol. Soc. London*, 27, p. 74-89, 4 fig.
- MOORE R. C. (1965). — Treatise on Invertebrate Paleontology. Part H(1) Brachiopods. *Geol. Soc. Am. and Univ. Kansas Press*.
- MORSE E. S. (1878). — On Japanese *Lingula* and shell-mounds. *Amer. J. ser. 3, v. XV*.
- MORSE E. S. (1902). — Observation in living *Brachiopoda*. *Mem. Boston Soc. Natur. Hist.*, v. 5, p. 313-386.
- MUIR-WOOD H. M. (1959). — Report on the *Brachiopoda* of the John Murray Expeditions. *Sci. Rep. John Murray Exped. 1933-1943*, vol. 10, N. 6, p. 283-318.
- NOMURA S. & HATAI K. (1936). — On the geologic significance of the Recent Mollusca from the vicinity of Isinomaki Rikusen. *Trans. Pal. Soc. Jap.*, XXII, p. 109-114, 1 pl.
- OHARA S. (1969). — Discovery of *Lingula* from the Oligocene Shimokine Formation of the Uryu Coal-Field in central Hokkaido. *J. Geol. Soc. Jap.*, 75, n° 7, p. 387-388, 2 fig.
- ONYIA A. D. (1973). — A contribution to the food and feeding habit of the threadfin *Galeoides decadactylus*. *Mar. Biol.*, Berlin, 22 (4), p. 371-378.
- PAINE R. T. (1963). — Ecology of the Brachiopod *Glottidia pyramidata*. *Ecol. Monogr.*, v. 33, n° 3, p. 187-213.
- PAINE R. T. (1970). — The sediment occupied by recent lingulid brachiopods and some paleoecological implications. *Palaeogeogr. Palaeoclim. Palaeoecol.*, Amsterdam, 7, p. 21-31, 2 fig., 2 tabl.
- PAJAUD D. (1977). — Choix et hiérarchisation des caractères taxinomiques pour la reconnaissance des Lingules post-paléozoïques. *Géobios*, Lyon, n° 10, fasc. 6, p. 961-965, 2 fig., 1 tabl.
- PICKERILL R. K. (1973). — *Lingulasma tenuigranulata*. Palaeoecology of a large Ordovician Linguloid that lived within a strophomenid-trilobite community. *Palaeogeogr. Palaeoclim. Palaeoecol.*, Amsterdam, 13 (2), p. 143-156, 3 fig., pl., tabl.
- PILSBRY H. A. (1895). — Catalogue of the marine Mollusks of Japan, 196 p., 11 pl.
- PIVETEAU J. (1952). — Traité de Paléontologie. Vol. 2. Brachiopodes. *Masson éd.*, Paris.
- PLAZIAT J.-C. (1970). — Huîtres de mangrove et peuplements littoraux de l'Eocène inférieur des Corbières. Les mangroves fossiles comme élément déterminant de paléocologie littorale et de paléoclimatologie. *Géobios*, Lyon, 3, p. 7-27, 9 fig.
- PLAZIAT J.-C. (1975). — Les mangroves anciennes. Discussion de leurs critères de reconnaissance et de leurs significations paléoclimatiques. IX^e Congrès internat. *Sédimentologie*, Nice, 1, p. 153-159.
- PLAZIAT J.-C. (1977). — Les provinces paléobiogéographiques continentales de l'Europe occidentale à la fin du Crétacé et au début du Tertiaire. V^e Réunion Annuelle des Sc. de la Terre, Rennes, p. 380, 2 fig.
- PLAZIAT J.-C., PAJAUD D., EMIG C. & GALL J.-C. (1978). — Environnement et distribution bathymétrique des Lingules. Conséquences dans les interprétations paléogéographiques. *Bull. Soc. Géol. Fr.* (sous presse).
- RAMAMOORTHY K., VENKATARAMANUJAM K. & SRIKRISHNADHAS B. (1973). — Mass mortality of *Lingula anatina* (LAM.) (*Brachiopoda*) in Porto Novo waters, S. India. *Current Sci.*, 42 (8), p. 285-286, 1 fig.
- REEVE L. (1841). — On *Lingula*, a genus of Brachiopodous Molluscs. *Proc. Zool. Soc. London*, pt IX, p. 97-101.
- REEVE L. (1860). — Monograph of the genus *Lingula*. *Conch. Icon.*, XIII, 2 pl.
- REID E. M. & CHANDLER M. E. J. (1933). — The London Clay Flora. *British Mus. (Nat. Hist.)*, London, 561 p., 17 fig., 33 pl.
- ROWELL A. J. (1964). — *Lingula BRUGUIÈRE* (1797) (*Brachiopoda, Inarticulata*): proposed designation of a type-species under the plenary powers. *Z. N. (S)*, 1958. *Bull. Zool. Nom.*, 21, p. 222-224.
- RUDWICK M. J. S. (1965). — Ecology and paleoecology of *Brachiopoda*. In Moore (ed.). *Treatise on Invertebrate Paleontology. H - Brachiopoda*, 1, p. 199-214.

- RUEDEMANN R. (1934). — Paleozoic plankton of North America. *Geol. Soc. America, Mem.* 2, p. 33-34, 41, 56-61 et pl. 19, fig. 4-6.
- SCHUCHERT C. (1911). — Paleogeography and significance of recent *Brachiopoda*. *Bull. Geol. Soc. America*, v. 22, p. 258-275.
- SCHUCHERT C. (1915). — The conditions of black shale deposition as illustrated by the Kupferschiefer and Lias of Germany. *Amer. Philos. Soc. Proc.*, 54, p. 259-269.
- SEMPER C. (1862). — Reisenbericht. *Z. wiss. Zool.*, 11, p. 100-108.
- SEWELL R. B. S. (1912). — Note on the development of the larva of *Lingula*. *Rec. Ind., Mus. Calcutta*, VII, p. 88-90.
- SHAW (1798). — *Nat. Misc.*, 9, pl. 315.
- SMITH E. A. (1871). — Shells from West Africa. *Proc. Zool. Soc. London*, p. 730.
- SMITH E. A. (1878). — On a collection of marine shells from Andaman Islands. *Proc. Zool. Soc.*, p. 804-821.
- SOWERBY A. de C. (1930). — Naturalists in Manchuria, 5, p. 70.
- STEPHENSON W., WILLIAMS W. T. & COOK S. D. (1974). — The benthic fauna of soft bottoms, Southern Moreton bay. *Mem. od Mus.*, 17 (1), p. 73-123.
- STIMPSON W. (1860). — A trip to Beaufort, N. Carolina. *Amer. J. Sci. Arts*, 29, p. 442-445.
- STORCH V. & WELSCH U. (1972). — Über Bau und Entstehung der Mantelrandstacheln von *Lingula unguis* L. (*Brachiopoda*). *Z. wiss. Zool. Leipzig*, 183, p. 181-189.
- SWAINSON W. (1823). — The characters of several undescribed shells. *Philadelphia Mag. and Journal*, v. LXII, p. 401-403.
- SZMUC E. J., OSGOOD R. G. & MEINKE D. W. (1976). — *Lingulichnites*, a new trace fossil genus for Lingulid brachiopod burrows. *Lethaia*, Oslo, 9, p. 163-167.
- TERQUEM O. (1850). — Sur quelques espèces de Lingules. *Bull. S.G.F.*, Paris, sér. 2, t. VIII, p. 10-12.
- THAYER C. W. & STEELE-PETROVIC H. M. (1975). — Burrowing in the lingulid brachiopod *Glottidia pyramidata*: its ecologic and paleoecologic significance. *Lethaia*, Oslo, 8, p. 209-221.
- THOMASSIN B. (1978). — Les peuplements des sédiments coralliens de la région de Tuléar (SW de Madagascar) : leur insertion dans le contexte côtier Indo-Pacifique. *Thèse Doct. Sci. nat.*, Univ. Aix-Marseille II (C.N.R.S. n° AO 11581).
- THOMSON J. A. (1918). — Brachiopoda. Australian Antarct. Exped. 1911-1914. *Sci. Rept*, ser. C, *Zool. and Botan.*, vol. 4, pt 3, p. 1-76.
- TRUEMAN E. R. & ANSELL A. D. (1969). — The mechanism of burrowing into soft substrata by marine animals. *Oceanogr. mar. biol. Ann. Rev.*, 7, p. 315-366, 17 fig., 1 tabl.
- VINCENT E. (1893). — Contribution à la paléontologie des terrains tertiaires de la Belgique. Brachiopodes. *Mém. Soc. roy. malac. Belg.*, 28, p. 3-29, fig., 2 pl.
- VOHRA F. C. (1971). — Zonation on a tropical sandy shore. *Journ. animal ecol.*, t. 40, p. 679-708, 12 fig., 5 tabl.
- WELLER J. M. (1957). — Paleocology of the Pennsylvanian period in Illinois and adjacent states. In *Treatise on marine ecology and paleoecology*, H. S. Ladd ed., *Geol. Soc. Amer.*, Washington, Mem. 67, pt. 2, p. 325-364.
- WEST R. R. (1976). — Comparison of seven Lingulid Communities. In *Structure and classification of Paleocommunities*, p. 172-192, tabl., app. - Scott & West, ed., *Dowden, Hutchinson & Ross Inc. édit.*, Stroudsburg, Pennsylvania.
- WEST R. R. & TWIST P. C. (1973). — Modern Lingulid community. *Geol. Soc. Amer. Abst.*, Washington, 5, p. 285-286.
- WILLIAMS J. S. (1957). — Paleocology of the Mississippian of the Upper Mississippi Valley Region. In *Treatise on marine ecology and paleoecology*. H. S. Ladd ed., *Geol. Soc. Amer.*, Washington, Mem. 67, pt. 2, p. 279-324.
- WILLIAMS J. S. (1965). — Stratigraphic distribution. In R. C. Moore (ed.), *treatise on Invertebrate Paleontology*, pt H, Brachiopoda, H237-H250. *Geol. Soc. Amer. & Univ. Kansas Press*.
- WORCESTER W. (1969). — On *Lingula reevii*. *M.S. Thesis University of Hawaii*, Honolulu, 49 p.
- YATSU N. (1902). — On the habits of Japanese *Lingula*. *Annot. zool. jap.*, v. 4, p. 61-67.
- YOKOYAMA M. (1927). — Mollusca from the Upper Mushashino of Western Shimosha and Southern Musashi. *J. Fac. Sci.*, Tokyo, ser. 2, I (10), p. 439-457, 2 pl.

PLANCHES

PLANCHE 1

Habitats littoraux de *Lingula anatina* LMK en Nouvelle-Calédonie.

- Fig. 1 — Habitat deltaïque de *L. anatina*.
La barre sableuse externe, découverte aux marées de vive eau. Delta de la Ouenghi (baie de St-Vincent, fig. 1 B).
La Mangrove (m) borde le littoral.
- Fig. 2 — Surface ridée de la barre sableuse.
Le sable propre (non vaseux) qui couvre l'embouchure des terriers s'effondre à marée basse. La valve de *Lingule* provient d'un terrier voisin (densité de 1 à 4 individus par m²). On n'observe habituellement aucune coquille à la surface du sédiment. Delta de la Ouenghi. Echelle en cm.
- Fig. 3 — Embouchure d'un terrier vue sous quelques cm d'eau.
Les trois trous correspondent aux courants d'eau inhalants (i) et exhalant (e) canalisés par les cônes de soies visibles sur la fig. 6. L'animal se situe alors en position haute, quelques mm au-dessous de la surface du sédiment. Delta de la Ouenghi.
- Fig. 4 — Embouchure d'un terrier à sec (détail du terrier de gauche de la fig. 2).
La forme en boutonnière est due à l'effondrement du sable non vaseux, à marée basse, lorsque l'animal se rétracte dans le terrier en position basse. Delta de la Ouenghi.
- Fig. 5 — Un autre site deltaïque à Lingules : la barre sablo-vaseuse du delta de la Dumbéa, au N de Nouméa (fig. 1 A).
La densité des terriers varie de 1 à 10 par m². Un herbier de Phanérogames à feuilles cylindriques filiformes couvre une partie de ce secteur. La *lingule*, extraite d'un terrier voisin, montre son pédoncule charnu.
- Fig. 6 — Détail de *L. anatina*.
On observe la sortie umbonale du pédoncule et les trois bouquets de soies en pinceaux (i et e) du bord antérieur. L'embouchure du terrier résiste mieux à l'émersion en raison de la consistance du sédiment : une des travées sablovaseuses (t) a persisté entre les trous inférieur et médian. Echelle en mm.

Lingula anatina in New Caledonia.

1 and 2 : Deltaic location (delta of Ouenghi River, Bay of St-Vincent); 3 : Aperture of a burrow, under some centimeter depth, showing its characteristic disposition ; 4 : Aperture at low tide ; 5 : Other deltaic location (delta of Dumbea River) ; presence of sea-grass ; burrow density about 1 - 10 per sq. meter ; 6 : Detail of *Lingula*.

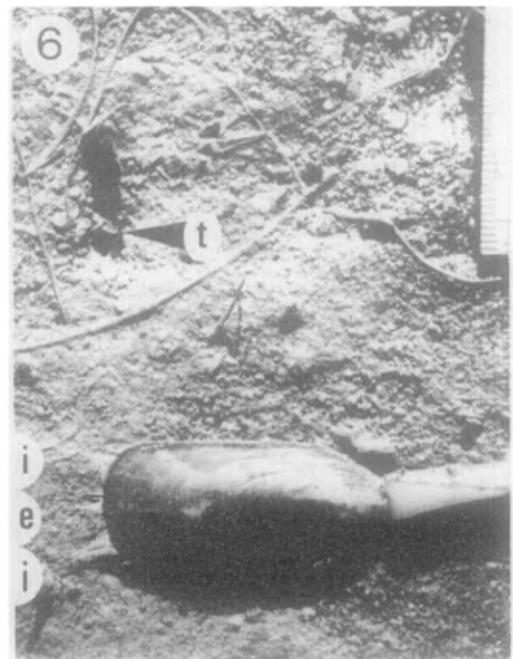
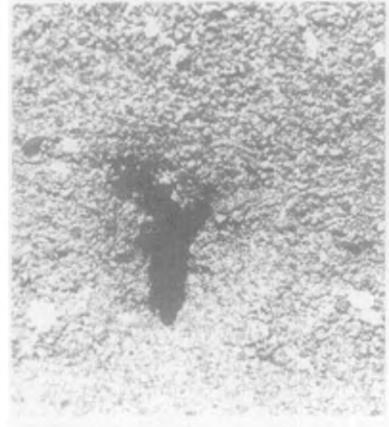
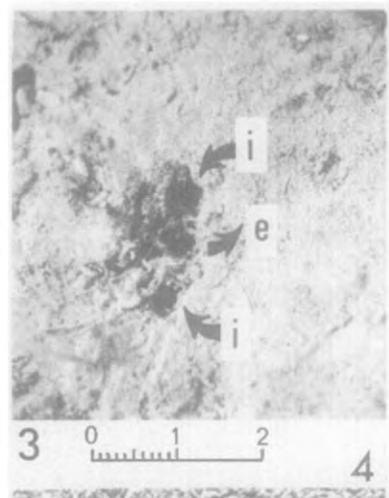


PLANCHE 2

Terriers de "*Lingula*" tenuissima BRONN du Buntsandstein (Grès à Voltzia supérieur) des Vosges du Nord. Localités de Hangviller (Moselle). Echelle correspondant à 1 cm.

- Fig. 1 — Embouchures des terriers au sommet d'un banc de grès. La largeur de l'entonnoir suggère un effondrement superficiel de l'embouchure du terrier.
- Fig. 2 — Extrémités inférieures des terriers avec des bourrelets de fixation des pédoncules des *Lingules* en relief à la base du banc de grès.
- Fig. 3 — Coupe du banc montrant les coquilles de *Lingules* dressées dans le même plan en position de vie.
- Fig. 4 — Coquilles de *Lingules* vues en section, rétractées à mi-hauteur dans leurs terriers. Le remplissage des terriers est souligné par un dépôt d'oxydes ferriques plus sombre. On reconnaît les deux parties des terriers ; plus larges en haut (h) qu'en bas (b) et les bourrelets de fixation des pédoncules (p). Les *Lingules* présentent toutes la même orientation (direction d'un courant ?).
- Fig. 5 — Perturbation du litage du sédiment provoquée par les terriers des *Lingules*. La coquille vide (c) apparaît en noir.
- Fig. 6 — Coupe d'un banc de grès illustrant la densité du peuplement à *Lingules*.

Burrows of "*Lingula*" tenuissima BRONN in the Buntsandstein (Upper Voltzia sandstone of the Vosges Mountains). Scale line : 1 cm.

1 : Aperture of burrows on a sandstone layer : the large hole suggests a breaking down of the aperture. 2 : Distal end of burrows with sand agglomeration around the pedicle ; 3 : Section through layer showing the *Lingula* shells in living position ; 4 : *Lingula* in their burrows ; all animals have the same disposition. 5 : Layer perturbation induced by the Lingulid burrows. 6 : Section of sandstone showing the lingulid density.

