

Environnements et distribution bathymétrique des Lingules actuelles ; conséquences pour les interprétations paléogéographiques

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

Mots clés. — Biotope, Brachiopoda (Lingula), Actuel, Actualisme, paléogéographie, Indicateur bathymétrique.

Résumé. — Les Lingules actuelles peuplent habituellement des sédiments marins sableux, depuis la zone intertidale jusqu'à l'étage circalittoral. Cette distribution bathymétrique ne s'est pas modifiée depuis le début du Mésozoïque. Les Lingules d'habitat lagunaire, estuarien ou deltaïque ne constituent donc qu'un cas particulier d'implantation de ce groupe à forte valence écologique.

Abstract. — The recent Lingulids usually inhabit sandy marine bottoms from the intertidal to the circalittoral zone. Such a distribution occurs since the early Mesozoic. Lingulids living in brackish waters (lagoonal, estuary and deltaic habitats) are only a particular occurrence of this zoological group with a high ecological valence.

Jusqu'à présent, on a généralement considéré les Lingules actuelles comme une des formes littorales de milieux confinés (lagunes) ou dessalés (estuaires, deltas), interprétation résultant de nombreuses observations effectuées dans des biotopes accessibles à pied sec. Par contre certains auteurs [Bodenheimer, 1955] admettent pour les Lingules un habitat abyssal (d'après une théorie selon laquelle les formes « archaïques » se réfugierait en profondeur) ; aucune confirmation n'étaye cette idée.

Nous partirons donc de faits d'observation dûment établis concernant la distribution en profondeur des Lingules actuelles pour discuter des interprétations avancées dans le cas des Lingules fossiles. Nous ne parlerons que des Lingules post-paléozoïques, c'est-à-dire des *Lingula* et des *Glottidia*. La distinction de ces deux genres nécessitant l'examen de la face interne des valves (laminae divergentes présentes ou non sur la valve ventrale), il est souvent impossible de savoir si l'on a affaire, dans le cas des espèces fossiles, à l'un ou à l'autre. Pour cette raison, nous emploierons souvent le terme général de « Lingule ». Les délicats problèmes de taxinomie ont été réexaminés récemment tant pour les formes actuelles que pour les formes fossiles [Emig, 1977 ; Pajaud, 1977 ; Emig *et al.*, 1978].

I. — DISTRIBUTION BATHYMÉTRIQUE DES LINGULES ACTUELLES (tabl. I).

L'examen du tableau de répartition montre que certaines espèces de Lingules paraissent plus que d'autres inféodées à la zone intertidale¹ : il faut cependant noter qu'aucune n'est strictement intertidale. En outre si la plupart des espèces peuvent être considérées comme infralittorales¹, quelques unes ont aussi été récoltées sur des fonds circalittoraux et même bathyaux¹. Ceci confirme bien l'opinion de R. T. Paine [1970], à savoir que le milieu optimal pour la plupart des Lingules n'est pas le domaine intertidal. Avant d'aborder la question

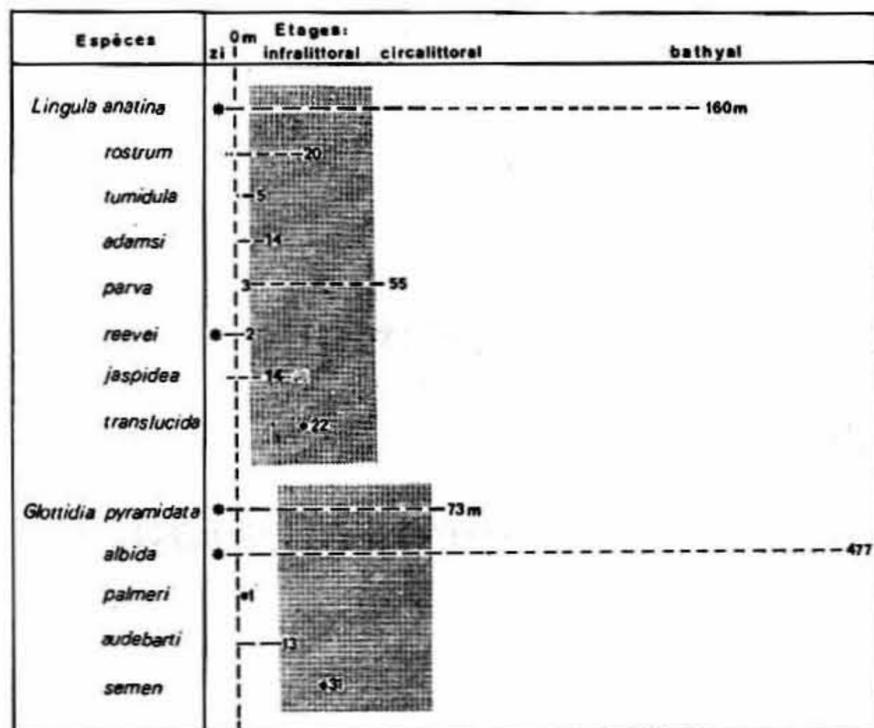
* Univ. Paris-Sud, Lab. de géologie structurale et appliquée, Bât. 504 (et Lab. de paléontologie associé au C.N.R.S. n° 11). Faculté des sciences, 91405 Orsay Cedex.

** Univ. Pierre-et-Marie-Curie, Lab. de paléontologie des Invertébrés, 4, place Jussieu (T 24 - E 3), 75230 Paris Cedex 05.

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

**** Univ. Louis Pasteur, Inst. de géologie, 1, rue Blessig, 67084 Strasbourg Cedex.

Note déposée et présentée oralement le 6 mars 1978, manuscrit définitif reçu le 7 avril 1978.



TABL. I. — Distribution bathymétrique connue des Lingules actuelles [d'après Emig *et al.*, 1978].

En grisé : les domaines qui semblent les plus favorables d'après le nombre des stations recensées et leur richesse en individus. z.i. : zone intertidale.

des Lingules fossiles, nous devons rappeler le rôle que jouent, sur l'extension bathymétrique des formes actuelles, certains facteurs limitants reconnus mais malheureusement fort peu étudiés.

II. — RÔLE DE QUELQUES FACTEURS INTERVENANT DANS LA RÉPARTITION BATHYMÉTRIQUE DES LINGULES ACTUELLES.

1) *La température.* L'abondance relative des Lingules dans les mers chaudes les a fait à juste titre qualifier de tropicales, bien que nous sachions maintenant que ce sont les isothermes 8-10° C (du mois le plus froid) qui limitent l'extension des Lingules, tant en latitude qu'en profondeur [Emig

et al., 1978]. Il faut cependant se souvenir que la grande amplitude thermique annuelle constatée dans la nature actuelle sur la plus grande partie du globe est certainement bien différente des conditions propres aux périodes où n'existaient pas de calottes polaires. Les Lingules du Mésozoïque et du Paléogène pouvaient donc occuper un domaine géographique bien plus large, en partie sous climat tempéré, tout en conservant la même limite thermique : témoin, par exemple, les Lingules trouvées dans l'Antarctique (Tertiaire, Crétacé) ou au Spitzberg (Trias).

2) *La granulométrie.* Un rapport existe entre la granulométrie des substrats d'une part, les possibilités d'enfouissement et l'alimentation des Lingules d'autre part. Un sédiment meuble et stable est nécessaire à ces Inarticulés qui s'enfoncent profondément mais lentement pour établir leur terrier avant de pouvoir se nourrir. Une vase fluide ou un sable perpétuellement remis en mouvement, sont donc impropres à la colonisation par les Lingules. Suspensivores, celles-ci demandent aussi une circulation d'eau pour le renouvellement des particules alimentaires. Ainsi des sables plus ou moins fins, indices de courants modérés, devraient-ils être particulièrement favorables à l'alimentation de ces Brachiopodes. De fait nous avons constaté que les Lingules s'épanouissent dans les sables fins, mais sans pouvoir confirmer la remarque de R. T. Paine [1970] selon laquelle elles occuperaient des sables de plus en plus fins, voire vaseux, dans les sites les plus profonds. Des récoltes de *Lingula parva* en Côte d'Ivoire [Emig et Le Lœuff, 1977] vont même à l'encontre de cette affirmation (tabl. II).

Les sables occupés par les Lingules sont donc des sables stabilisés. Dans l'étage circalittoral, ce sont souvent des sables littoraux fossiles provenant de la régression quaternaire. On ne peut pas exclure cependant que certaines espèces puissent s'enfouir dans une ancienne vase partiellement compactée,

Profondeur	% Fraction grossière >50µ	Médiane	Nature du sédiment
20 m	97	153 µ	Sable fin
	99	267 µ	Sable fin, bien calibré
30	96	96 µ	Sable très fin, t. bien calibré
	99	315 µ	Sable moyen
	97	360 µ	Sable moyen, bien calibré
35	40	43 µ	Vase sableuse
	98	256 µ	Sable fin, bien calibré
	99	375 µ	Sable moyen, bien calibré
40	99	270 µ	Sable fin, bien classé
50	82	170 µ	Sable vaseux

TABL. II. — Relation entre la profondeur et la granulométrie du sédiment des biotopes à *Lingula parva* de Côte d'Ivoire. [d'après Emig et Le Lœuff, 1977].

indépendamment de sa profondeur. En effet, les Lingules n'y courent pas le risque d'un colmatage de leur cavité palléale, comme ce serait le cas dans un fond de vase meuble dont les fines particules en suspension rendraient dangereuse l'action de filtrage de ces animaux.

3) *La prédation.* W. Worcester [1969] a noté que l'extension de *Lingula reevii* au-delà de 5 m de profondeur est arrêtée par l'intervention des prédateurs. Malheureusement, en l'absence d'études précises sur ce sujet, on ne fait que constater le rôle des prédateurs (hommes, crabes, poissons) sans pouvoir en apprécier l'importance. Notons simplement qu'en Floride des contenus stomacaux d'Esturgeons ont révélé la présence de plusieurs centaines de *Glottidia* par individu...

III. — IMPLICATIONS PALÉOÉCOLOGIQUES DES FACTEURS LIÉS À LA RÉPARTITION BATHYMÉTRIQUE

Les Lingules fossiles ont été découvertes surtout dans des faciès de transgression et de régression, ce qui suggère évidemment des habitats de faible profondeur. Mais on ne peut évaluer la part de l'action directe des facteurs énoncés plus haut, ni celle de l'intervention de facteurs liés à ces milieux particuliers, situés à la limite de l'exondation, ou encore la part des réactions propres à chaque espèce.

1) *Caractère limité des observations.* L'euryhalinité des Lingules et leur tolérance vis-à-vis des milieux sous-oxygénés ont été souvent soulignées et ces deux facteurs, salinité et oxygénation, ont été retenus en premier lieu comme facteurs limitants dans la répartition de ces organismes. Par contre, on a longtemps négligé les facteurs nutritionnels (abondance des particules alimentaires en suspension), la consistance du substrat (plus ou moins bien exprimée par la granulométrie), la température, la concurrence, la prédation... facteurs difficilement accessibles pour le paléontologue. Cette attitude est probablement due, en grande partie, au fait que les facteurs les plus aisément mesurables, telle la salinité, ont été longtemps privilégiés par les biologistes.

L'étude des Lingules n'a pas échappé à cette simplification des causes possibles de leur répartition. Sans doute est-ce pour cette raison que l'on a considéré la résistance de ces animaux aux variations de salinité et d'oxygénation comme une caractéristique générale du groupe puisqu'on les considère comme des formes préférant les milieux à salinité variable. Pourtant une partie des espèces actuelles vivent normalement dans des milieux marins dont la salinité varie aussi peu que les récifs de Madréporaires [exemples de Nouvelle Calédonie et de Madagascar cf. Emig *et al.*, 1978].

On dit encore des Lingules qu'elles sont caractéristiques des milieux presque émergés. En fait, ce n'est que la connaissance plus facile des milieux littoraux qui est responsable de cette vision. La récente exploitation de prélèvements effectués sur le plateau continental grâce à des moyens appropriés (la Lingule en rétraction est à 10 ou 20 cm sous la surface du sédiment) a révélé la présence d'un grand nombre de ces animaux. Peut-être en est-il de même tout au long de l'étage circalittoral ou même dans l'étage bathyal. Quoi qu'il en soit, *on ne peut plus prétendre que les Lingules sont caractéristiques de milieux presque émergés.*

2) *Valence écologique et facteur limitant.* On confond en fait, surtout pour les espèces les plus littorales, les notions de tolérance et de prédilection. Partant de l'idée que les Lingules préfèrent les milieux à salinité variable, on en est arrivé à conclure qu'elles préfèrent les milieux presque émergés (ceux précisément qui sont susceptibles de présenter des variations de salinité). En conséquence, on n'a pas tenu compte des Lingules du domaine néritique.

En réalité, les Lingules ne préfèrent nullement les milieux à salinité variable ou les milieux presque émergés. Par contre, lorsqu'elles s'y trouvent implantées, elles peuvent en tolérer les variations physico-chimiques. Pour reprendre une notion utilisée en écologie [Lamotte et Sacchi, 1968], les Lingules possèdent une assez grande « valence écologique » c'est-à-dire qu'elles sont capables de peupler des milieux variés en raison de leur résistance aux variations des facteurs « climatiques » plutôt qu'éduaphiques du milieu.

En fait, cette valence n'est que la résultante constatée de divers degrés de tolérance à l'égard de multiples facteurs. On sait au moins que cette tolérance est élevée vis-à-vis de la salinité (13 à 60 ‰), assez grande vis-à-vis de la température (de 8° C à plus de 20°) et plus ou moins grande vis-à-vis de l'oxygénation (pas de mesures connues), mais généralement réduite vis-à-vis de la granulométrie (sédiments bien calibrés de plus de 40 µ). Tous les milieux caractérisés par des valeurs comprises dans ces intervalles ne sont pas pour autant colonisés par des Lingules. D'autres données doivent intervenir, qui agissent comme facteurs limitants : par exemple la prédation, l'éclairement, la masse alimentaire disponible, l'excès de particules minérales en suspension, la faune environnante, etc. Finalement, la répartition en profondeur dépend de l'interaction de toutes ces données sans que l'une prédomine systématiquement.

3) *Transposition en paléoécologie.* Les exigences et les tolérances que nous venons de passer en revue concernent le groupe des Lingules dans son ensemble. Cela ne signifie pas qu'elles permettent de caracté-

riser l'écologie de telle ou telle espèce. Nous constatons par exemple que la distribution bathymétrique connue de *L. adamsi* va de 0 à - 14 m alors que celle de *L. anatina* s'étend de + 0,20 à - 160 m. Pour une espèce, le facteur limitant, déterminant, peut être à trouver parmi les caractéristiques édaphiques de l'environnement (par exemple la répartition verticale du sédiment adéquat) ou parmi les capacités physiologiques particulières de l'espèce vis-à-vis d'un facteur climatique du milieu (par exemple son pouvoir d'absorption de l'oxygène dissous). On conçoit la difficulté qu'éprouve le paléontologue lorsqu'il tente de cerner les caractéristiques étho-écologiques d'une forme fossile : il risque d'attribuer abusivement à une espèce donnée les capacités les plus étendues du groupe, c'est-à-dire la somme des capacités de diverses espèces eurybiontes, aux aptitudes différentes et complémentaires.

Par ailleurs, l'évolution possible dans l'adaptation écologique de groupes aussi anciens que celui des Lingules, rend nécessaire l'établissement de jalons indiscutables si l'on veut fonder des interprétations paléocéologiques sur la méthode actualiste [Plaziat, 1978]. La méthode synoptique régionale [Fischer, 1970] sûre mais lourde, ne peut être épaulée et soulagée par la méthode actualiste que dans la mesure où l'on a pu vérifier la stabilité des caractéristiques écologiques de certaines espèces fossiles. Dans le cas des Lingules, les études précises sont encore trop rares. Elles suggèrent cependant que depuis fort longtemps (au moins depuis le Trias), la diversité des habitats colonisés est comparable à ce qui est connu dans la nature actuelle [Emig *et al.*, 1978].

IV. — INTERPRÉTATION PALÉOGÉOGRAPHIQUE DES COUCHES À LINGULES FOSSILES.

Comme beaucoup d'endobiontes sédentaires, les Lingules se prêtent admirablement à l'étude paléocéologique des échantillons de population, car il est possible de savoir si les individus sont allochtones ou en position de vie : après la mort, un déplacement important ou brutal dissocie les valves encore plus facilement que chez les Lamellibranches. Les paléobiotopes à Lingules sont donc caractérisés par des fossiles aux valves connexes dressées perpendiculairement à la stratification. Malheureusement, les exemples restent rares dans les terrains mésozoïques et cénozoïques.

1) *Utilisation des assemblages tapho-cénotiques du point de vue bathymétrique.* Lorsque l'on veut évaluer la paléobathymétrie d'un niveau à Lingules, on se base généralement sur l'analyse de la faune et de la flore appartenant à la même paléocommunauté.

En toute rigueur, ceci n'est pas aussi simple qu'on a pu le croire : les Lingules vivent enfoncées dans un sédiment plus ancien qu'elles. Les coquilles et squelettes contenus dans ce sédiment peuvent donc être antérieurs (bioclastes), contemporains (formes fouisseuses en position de vie) ou postérieurs (incorporés par bioturbation ou enfouis ultérieurement). Cependant il est rare que l'intervalle de temps qui sépare la sédimentation, l'implantation des Lingules et leur recouvrement, soit assez long pour que la profondeur du milieu ait beaucoup changé. La nécessité d'un sédiment non encore lithifié pour l'enfouissement des Lingules constitue d'ailleurs une garantie sur les fonds à lithification précoce.

On doit aussi garder à l'esprit l'idée que l'ampleur des déplacements verticaux, pour des coquilles allochtones, peut varier considérablement selon le sens de ces déplacements, sous l'influence des courants et des vagues et du fait de la gravité : tout au plus de quelques mètres du bas vers le haut, mais parfois plusieurs centaines de mètres dans le sens inverse. On peut induire de ce fait que des fossiles non littoraux associés à des Lingules ont peu de chance de provenir de profondeurs plus grandes que celle où vivaient ces Lingules : dans ce cas, ils constituent un excellent indice de peuplement en milieu néritique pour une partie des Lingules fossiles restées enfouies en position de vie.

C'est le cas par exemple de *L. tenuis* dans l'Argile de Londres (Yprésien), bien connue depuis les observations de C. J. A. Meyer [1871]. Cette espèce a vécu avec des Panopes également trouvés en position de vie. Leur biotope était nécessairement proche de celui des 80 espèces de Mollusques marins au moins infralittoraux qui constituent plusieurs niveaux coquilliers intercalés dans les sables à Lingules et à Dentales.

Il n'y a pas de doute non plus sur le caractère infralittoral, plus ou moins profond, du biotope à *L. metensis* du Calcaire à Gryphées dans le Lias de Lorraine [Terquem, 1850], ou de celui de *L. akabirensis*, forme trouvée dans l'Oligocène du Japon [Ohara, 1969], en compagnie d'une vingtaine d'espèces de Mollusques de milieu marin franc mais peu profond.

2) *Cas de gîtes fossilifères à peuplement réduit.* Les couches à Lingules seules ou en assemblages très pauvres en espèces constituent un autre type de gisement de Lingules fossiles. Le caractère monospécifique d'un peuplement riche en individus est un indice de conditions défavorables plutôt qu'un indice bathymétrique, encore que les deux paraissent très liés. Si les Lingules sont les seuls fossiles (ou presque) d'un faciès gréseux, il est assez vraisemblable qu'il s'agit d'un sable fluvio-marin ou lagunaire. On doit en chercher la preuve soit dans le contexte sédimentologique (traces d'émersion proches

par exemple), soit dans le peuplement associé ou voisin.

C'est ce que nous pouvons vérifier dans l'exemple des Lingules du Trias des Vosges. « *Lingula* » *tenuissima*² se trouve en position de vie dans les grès comme dans les argiles de Buntsandstein supérieur et dans les grès dolomitiques du Muschelkalk inférieur. La sédimentologie et la géochimie indiquent un milieu deltaïque, les lentilles argileuses correspondant à des lagunes temporaires progressivement asséchées, tandis que les grès représentent des dépôts de plages plus ou moins abritées [Gall, 1971]. D'après la faune réduite et la géochimie, ces sédiments étaient baignés par des eaux à salinité anormale, probablement sursalées d'après les teneurs en bore des argiles. D'autre part, la tendance à l'émergence semble attestée par les traces de racines, les fentes de dessiccations, ainsi que par les pistes de Reptiles associées aux niveaux à Lingules. Les indices de sursalure ne doivent pas être pris comme la preuve d'un environnement évaporitique, puisqu'à l'exception de pseudomorphoses de NaCl il n'y a pas de dépôts salins. Il faut plutôt y voir un milieu à salinité variable, vraisemblablement desalé par les apports d'eau douce des puissants fleuves qui ont alimenté le « bassin » germano-lorrain. Mais le moindre isolement paléogéographique pouvait rapidement entraîner une sursalure du fait de l'évaporation intense sous un climat assez chaud. Les gisements à forte concentration (5 000 terriers par m²) peuvent s'expliquer par le rétrécissement progressif d'une lagune dont les flaques résiduelles recueillaient la majeure partie du peuplement jusqu'à ce que l'émergence définitive provoque la mort des survivants dans leurs terriers.

Dans les lentilles argileuses, les Lingules sont souvent disposées parallèlement au plan de litage. Cependant, quelques spécimens sont demeurés en position verticale, ce qui permet d'avancer que le peuplement correspondant n'est pas allochtone. La Lingule triasique était donc capable de s'installer dans la vase comme dans le sable. Mais peut-être s'agissait-il d'une vase déjà compactée lors de l'implantation des Lingules : un arrêt durable des apports pélagiques peut suffire à expliquer l'invasion d'une lagune vaseuse par les Lingules du cordon sableux voisin. Il est concevable que certaines espèces actuelles puissent en faire autant dans des

vasières littorales sans qu'on ait eu l'occasion de les observer.

CONCLUSION.

L'habitat préférentiel des Lingules récentes est un sédiment sableux infralittoral mais pouvant s'étendre pour certaines espèces dans la zone intertidale ou dans les étages circalittoral et bathyal. Cette distribution apparaît comme une tendance ancienne, attestée au moins depuis le Trias. Les facteurs susceptibles d'intervenir dans la distribution bathymétrique sont multiples mais seuls sont à peu près connus la température, la granulométrie, voire la prédation. La signification paléobathymétrique des Lingules est donc trop large pour dispenser le géologue d'une discussion paléocéologique précise de chaque faciès à Lingules. Mais, à cette condition, la présence de Lingules dans un sédiment fossile, surtout lorsqu'elles sont en position de vie, peut être utilisée sans ambiguïté dans les reconstitutions paléogéographiques régionales ou locales.

1. Rappel du sens précis accordé à ces termes [selon Pérès, 1976].

Zone intertidale : espace vertical soumis à l'alternance des émergences et des immersions. La plus grande partie de cet espace constitue l'étage médiolittoral mais la base de la zone intertidale appartient déjà à l'étage infralittoral.

Etage infralittoral : s'étend de la zone où les organismes sont toujours ou presque toujours immergés (au-dessous des basses mers de petite morte eau) jusqu'à la profondeur maximale compatible avec la vie des Phanérogames marines et des Algues photophiles (les premières étant prises comme base de référence pour la distinction entre Algues photophiles et Algues sciaphiles).

Etage circalittoral : compris entre la limite inférieure de l'étage précédent jusqu'à la profondeur maximale compatible avec l'existence d'Algues multicellulaires sciaphiles.

Etage bathyal : débute à la rupture de pente du plateau continental et descend jusqu'à une profondeur approximative de 2 500-3 000 m, où s'atténue la pente annonçant la plaine abyssale ; cet étage correspond donc approximativement au talus continental.

Le domaine néritique correspond aux étages infralittoral et circalittoral, c'est-à-dire à l'ensemble des fonds du plateau continental.

2. Les spécimens du Trias italien [Broglia-Loriga, 1968], attribués à cette espèce, appartiennent au genre *Glottidia* [in Pajaud, 1977]. D'où la réserve exprimée par les guillemets quant à l'attribution générique des formes du Trias lorrain, non réexaminés d'un point de vue taxinomique.

Références

- ALLÉE W. C. et SCHMIDT J. R. (1962). — Ecological animal geography. A Univ. Chicago Book. New York, London.
- BODENHEIMER F. S. (1955). — Précis d'écologie animale. Paris, Payot éd., 315 p.
- BROGLIO-LORIGA C. (1968). — Alcune considerazioni su *Lingula tenuissima* BRÖNN, del Werfeniano delle dolomiti. *Ann. Univ. Ferrara*, 9 (4), n° 12, p. 189-202.
- CLARKE M. W. H. et KEIJ A. J. (1973). — Organisms as producers of carbonate sediment and indicators of environments in the Southern Persian Gulf. In : the Persian Gulf, PURSER ed., Springer Verlag, p. 33-56.
- EMIG C. (1977). — Réflexions sur la taxonomie des espèces du genre *Lingula* (Brachiopodes, Inarticulés). *C. R. Ac. Sc.*, Paris, t. 285, sér. D, p. 523-525.
- EMIG C., GALL J.-C., PAJAUD D. et PLAZIAT J.-C. (1978). — Réflexions critiques sur l'écologie (et la systématique) des Lingules actuelles et fossiles. *Géobios*, 14 (5), (note déposée).
- EMIG C. et LE LœUFF P. (1977). — Description de *Lingula parva* SMITH (Brachiopoda, Inarticulata), récoltée en Côte d'Ivoire, avec remarques sur l'écologie de l'espèce. *Téthys*, 8 (3), p. 271-274.
- FISCHER J.-C. (1970). — Tendances et méthodes en paléo-écologie. *Bull. Soc. géol. France*, (7), t. 12, p. 318-326.
- GALL J.-C. (1971). — Faunes et paysages du Grès à Voltzia du Nord des Vosges. Essai paléoécologique sur le Buntsandstein supérieur. *Mém. Serv. Carte Géol. Als. Lorr.*, 34, 318 p.
- LAMOTTE M. et SACCHI F. S. (1968). — Écologie. In : Encyclopaedia Universalis, Paris, vol. 5, p. 923-934.
- MEYER C. J. A. (1871). — On Lower Tertiary deposits recently exposed at Portsmouth. *Quart. J. Geol. Soc. London*, 27, p. 74-89.
- 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.
- PAINE R. T. (1970). — The sediment occupied by recent Lingulid Brachiopods and some paleoecological implications. *Paleogeogr., Paleoclim., Paleoecol.*, 7, p. 21-31.
- PAJAUD D. (1977). — Choix et hiérarchisation des caractères taxinomiques pour la reconnaissance des Lingules post-paléozoïques. *Géobios*, 10, n° 6, p. 961-965.
- PERÈS J.-M. (1976). — Précis d'océanographie biologique. Paris, P.U.F., 239 p.
- PLAZIAT J.-C. (1978). — Utilité d'une méthode paléoécologique mixte, actualiste et synoptique régionale et nécessité de jalons paléoécologiques. *C. R. Ac. Sc.*, Paris, t. 287, sér. D, p. 233-236.
- TERQUEM O. (1850). — Sur quelques espèces de Lingules. *Bull. Soc. géol. France*, (2), t. VIII, p. 10-12. Paris.
- WORCESTER W. (1969). — On *Lingula reevii*. M. S., Thesis Univ. Hawaii, Honolulu, 49 p.