

Importance du sédiment dans la distribution des Lingules

CHRISTIAN C. EMIG

LETHAIA



Emig, Christian C. 1984 04 15: Importance du sédiment dans la distribution des Lingules. [Importance of the sediment on the distribution of *Lingula*. A joint contribution of the Marine Biological Station, Tôhoku University, Asamushi, Aomori, Japan (No. 485), and of the Hawaii Institute of Marine Biology, University of Hawaii, Kaneohe (No. 660).] *Lethaia*, Vol. 17, pp. 115-123. Oslo. ISSN 0024-1164.

Log-probability curves of grain-size distribution have been analysed of sediments collected in three previously described localities occupied by either *Lingula anatina* or *L. reevei* (Brachiopoda, Inarticulata). The grain-size population transported by saltation (average about 92-223 μm), generally associated with traction load population, determines *Lingula* distribution. The two preferential substrates of both studied species (density > 100 individuals/m⁻²) are compact and stable sediments under moderate water currents: either coarse sands and gravels clogged by fine and very fine sands, or fine, very fine and clay sands (saltation populations more than 60%). As soon as the suspension population and/or traction increase in the sediment to the detriment of the saltation population, the density of *Lingula* decreases rapidly. Nevertheless, if grain-size distribution and populations have a primordial function for *Lingula*, other ecological features (i.e. the environmental fauna, high occurrence of digging species, the available nutrients) will affect the distribution and sometimes become prevailing. The absence of important changes in the shell shape of *Lingula* since its origin suggests that the grain-size requirements remained about the same. □ *Sediments, distribution, Lingula, Japan, Hawaii, Moluccas.*

Christian C. Emig, Station Marine d'Endoume (Laboratoire associé au C.N.R.S. No 41), rue de la Batterie-des-Lions, F-13007 Marseille, France; 23 mars 1983.

Des travaux récents ont tentés de mieux définir par des études granulométriques les caractéristiques des sédiments dans lesquels vivent des Lingules actuelles, *Lingula* et *Glottidia*, afin d'apporter des précisions aux termes généraux, tels que sédiments sableux ou le plus souvent vaseux, utilisés par de nombreux auteurs actualistes et paléontologues pour qualifier le substrat des biotopes à Lingules récentes ou fossiles. Ces termes sont pour la plupart responsables de concepts écologiques et paléoécologiques le plus souvent erronés; ainsi, on considère encore généralement les Lingules comme inféodées à des milieux plutôt vaseux.

Afin d'établir le rôle du substrat dans la distribution de deux espèces actuelles, *Lingula reevei* Davidson et *L. anatina* Lamarck, nous avons analysé les sédiments de trois localités par la méthode des courbes granulométriques en ordonnées de probabilité: pour la première espèce à Kaneohe Bay, Oahu, Hawaii (Emig 1981a) et à Amboine, Moluques (Cals & Emig 1979); pour la deuxième espèce à Asamushi, Mutsu Bay, Japon (Tsuchiya & Emig 1983). En effet, ni les diagrammes granulométriques triangulaires publiés par Paine (1970), Emig *et al.* (1978), Emig (1981a), Tsuchiya & Emig (1983), ni les courbes granulométriques de fréquence ou cumulatives établies par Emig (1981a), Tsuchiya & Emig

(1983), n'ont permis d'expliquer les variations de la densité des Lingules en fonction du substrat. D'autre part, Emig (1983a, 1983b) a suggéré que quelque soit le sédiment une fraction importante de sables fins et très fins doit être présente, ce qui demande vérification.

Enfin, est-il nécessaire de rappeler ici que les Lingules ayant probablement fort peu évolué depuis leur apparition à l'ère primaire, les résultats obtenus avec des formes actuelles doivent être pris en compte par les paléoécologistes (Emig 1981b, 1983b).

Matériel et méthodes

Le sédiment a été prélevé sur une épaisseur d'environ 5 cm à partir de la surface sur des terriers de Lingules, en plongée en scaphandre autonome, après avoir compté la densité des Lingules; la couche des 5 premiers centimètres est primordiale pour ces Brachiopodes, car elle traduit l'hydrodynamisme subi, conditionne en grande partie la nourriture disponible et surtout sert d'appui à la coquille dans le terrier. La numérotation des stations correspond à celles publiées par Emig (1981a), Tsuchiya & Emig (1983). C'est aussi à partir des courbes granulométriques de fréquence figurant dans ces tra-

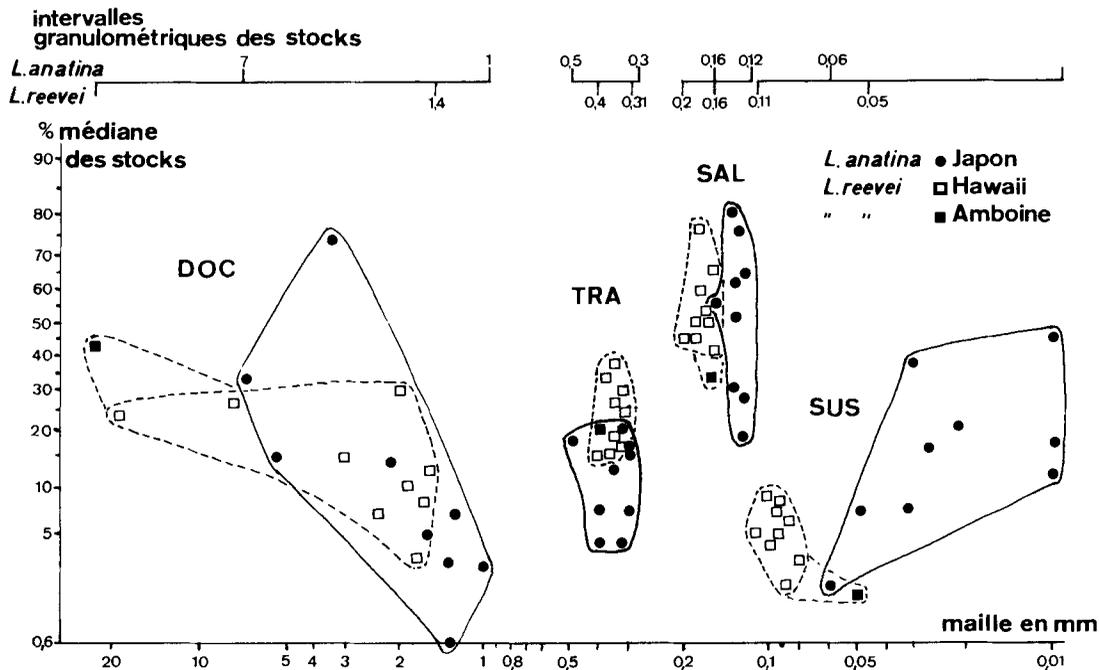


Fig. 1. Distribution des moyennes des quatre stocks sédimentaires (SUS, SAL, TRA, DOC) pour les stations de chaque localité (d'après les courbes granulométriques en ordonnées de probabilité) et de leurs intervalles granulométriques pour *Lingula anatina* (Asamushi, Japon) et *L. reevei* (Kaneohe Bay, Hawaii; Amboine, Moluques).

Distribution of the means of the four grain-size populations (SUS: suspension; SAL: saltation; TRA: traction; DOC: traction load) for the stations of each locality (from Log-probability curves of grain-size distribution) and of their grain-size intervals for *Lingula anatina* (Asamushi, Japan) and *L. reevei* (Kaneohe Bay, Hawaii; Amboine, Moluccas).

vaux, en y ajoutant celle de Cals & Emig (1979), que nous avons dressé les courbes granulométriques en ordonnées de probabilité (d'après Visher 1969), courbes dont l'analyse servira de matière au présent travail.

La terminologie utilisée pour définir les différentes fractions de particules sédimentaires est la suivante: inférieure à 0,063 mm lutites; 0,063–0,125 sablons; 0,125–0,25 sables très fins; 0,25–0,5 sables fins; 0,5–2 sables grossiers; 2–20 graviers. Dans le texte, nous utiliserons aussi les abréviations suivantes: stock SUS pour la population pouvant être mise en suspension; stock SAL pouvant être transporté par saltation; stock TRA par traction; stock DOC pouvant subir un déplacement occasionnel.

Toutes les courbes en ordonnées de probabilité mettent en évidence ces quatre stocks qui indiquent le mode de déplacement des particules, stocks qui correspondent bien aux intervalles donnés pour chacun (Visher 1969; Custer & Ingram 1974) si la taille des particules est traduite en unité ϕ que nous n'utiliserons pas ici, préfé-

rant laisser les résultats en μm afin de pouvoir les comparer avec ceux d'autres auteurs. C'est à partir de ces courbes que nous avons établi figures et tableaux en utilisant les points de troncature pour les limites granulométriques des stocks (Tableau 1) et pour le pourcentage des stocks (Fig. 2; Tableau 2), la médiane de ces stocks (Fig. 1).

Distribution moyenne des stocks et rôle de l'hydrodynamisme

En reportant sur la Fig. 1 les médianes des stocks par stations et par espèces (cette Fig. n'intègre pas la densité/m² des Lingules), on remarque immédiatement que le stock majeur est le stock SAL: il présente le plus faible intervalle des moyennes en particules pour un pourcentage de 19 à 81% pour *Lingula anatina* et 34,5 à 77% pour *L. reevei*. Et les stocks SAL des deux espèces se juxtaposent étroitement: ce sont des sablons avec des sables très fins (91–200 μm) au

Tableau 1. Intervalles granulométriques (en μm) établis d'après les points de truncature des stocks SAL et TRA par station en fonction de la densité moyenne décroissante (de haut en bas du tableau) de *Lingula anatina* à Asamushi (Japon) et *L. reevei* à Amboine (Moluques) (A) et à Kaneohe Bay (Hawaï) (voir aussi Fig. 2).

Grain-size distribution (in μm) according to the truncation points of SAL and TRA populations by station with decreasing mean density (from top to bottom of table) of *Lingula anatina* at Asamushi (Japan) and *L. reevei* at Ambon (Moluccas) (A) and in Kaneohe Bay (Hawaii) (see also Fig. 2).

<i>Lingula anatina:</i>			<i>Lingula reevei:</i>		
Stations	Stocks		Stations	Stocks	
	SAL	TRA		SAL	TRA
7	80-180-	630	A	91-250-	700
9	91-180-	600	6	130-220-	500
2	91-200-	500	5	120-220-	450
6'	91-200-	630	2	140-220-	630
6	80-220-	630	2	180-220-	550
8	120-200-	1000	1	140-230-	630
5	91-200-	630	4	120-210-	600
1	91-200-	1000	7	160-240-	500
4	91-200-	500	3	110-210-	550
			8	140-210-	630
Moyenne:	92-198-	680	Moyenne:	133-223-	574

Japon et à Amboine, des sables très fins (110-240 μm) à Kaneohe Bay (Tableau 1). Le deuxième stock en importance est le stock TRA, formé de sables fins avec une fraction de sables très fins et sables grossiers (Tableau 1); il présente un intervalle similaire dans toutes les localités prospectées, seul son pourcentage moyen est plus élevé à Kaneohe Bay (Fig. 1). En revanche, les deux autres stocks montrent d'importantes variations: le stock DOC, formé de sables grossiers et graviers; le stock SUS, peu important à Kaneohe Bay (< 10 %) formé de sablons, mais variant largement à Asamushi en pourcentage et en taille de particules (lutites avec une faible fraction de sablons).

Cette distribution moyenne des stocks corroborent les connaissances sur l'hydrodynamisme des stations étudiées (cf. Cals & Emig 1969; Emig 1981a; Tsuchiya & Emig 1983): un hydrodynamisme constant, généré par l'action des vagues et courants de marées, pourtant jamais assez fort pour créer des ripple-marks. L'agitation des eaux est plus fort à Kaneohe Bay, milieu récifal soumis aux alizés et à Amboine, à cause des courants de marées, ce qui se traduit par un faible stock SUS (des sablons) et par un stock SAL+TRA ayant pratiquement la même importance que le seul stock SAL à Asamushi où le

stock SUS est plus élevé et formé de particules plus fines (Fig. 2). En fait, si les Lingules exigent toujours une relative agitation des eaux, l'importance de celle-ci selon les stations est toujours suffisante et n'a aucune incidence directe sur la répartition des Lingules; en revanche, cet hydrodynamisme conditionne l'importance en pourcentage des stocks sédimentaires considérés, qui eux interviennent directement sur la distribution des Lingules.

Ainsi, la Fig. 1 permet de conclure que la présence d'une fraction de sablons et sables très fins est indispensable aux Lingules, ce qui est confirmé par la Fig. 2; cette fraction correspond au stock SAL, composé de sables très évolués et bien classés traduisant l'action de courants modérés et c'est bien elle que subodorait Emig (1983a, 1983b). La Fig. 1 confirme aussi la constatation que, pour obtenir un degré de compaction donné, comme celui recherché par les Lingules, la granulométrie est plus grossière dans un sédiment organogène, comme ici en milieu récifal corallien, que dans un sédiment terrigène, toujours plus tixotrope, comme le long d'un littoral alluvial (Thomassin 1978).

L'ensemble de ces observations devraient aussi permettre d'expliquer les résultats obtenues: - chez *Glottidia albida* (Hinds) par Jones & Barnard (1963) qui notent un maximum de densité vers 34 m de profondeur dans un sédiment sableux dont la fraction la plus importante se situe entre 32 et 100 μm ; - chez *G. pyramidata* (Stimpson) par Paine (1963) qui cite entre 7 et 12 m de profondeur une fraction prédominante 125-250 μm dans cinq prélèvements et 65-125 μm dans un autre prélèvement; - chez *Lingula parva* Smith par Emig & Le Loeuff (1978) qui ont publiés des résultats similaires.

La présence de quatre stocks sédimentaires démontre que, contrairement à l'opinion de Paine (1970), l'emploi de diagrammes granulométriques triangulaires ne peut caractériser le substrat des Lingules, ne prenant en compte de façon statique que trois fractions granulométriques (en général: > 2mm; 2-0,063; < 0,063). Or, les quatre stocks sont partiellement ou totalement présents dans l'intervalle 2-0,063 mm. Ces diagrammes n'ont donc aucune signification biologique pour les Lingules et leurs résultats ne peuvent là encore que se prêter à des conclusions hâtives, tout comme les courbes granulométriques de fréquence ou cumulatives; enfin, ils ne permettent non plus de comparer les sédiments dans une localité ou entre localités ni en fonction

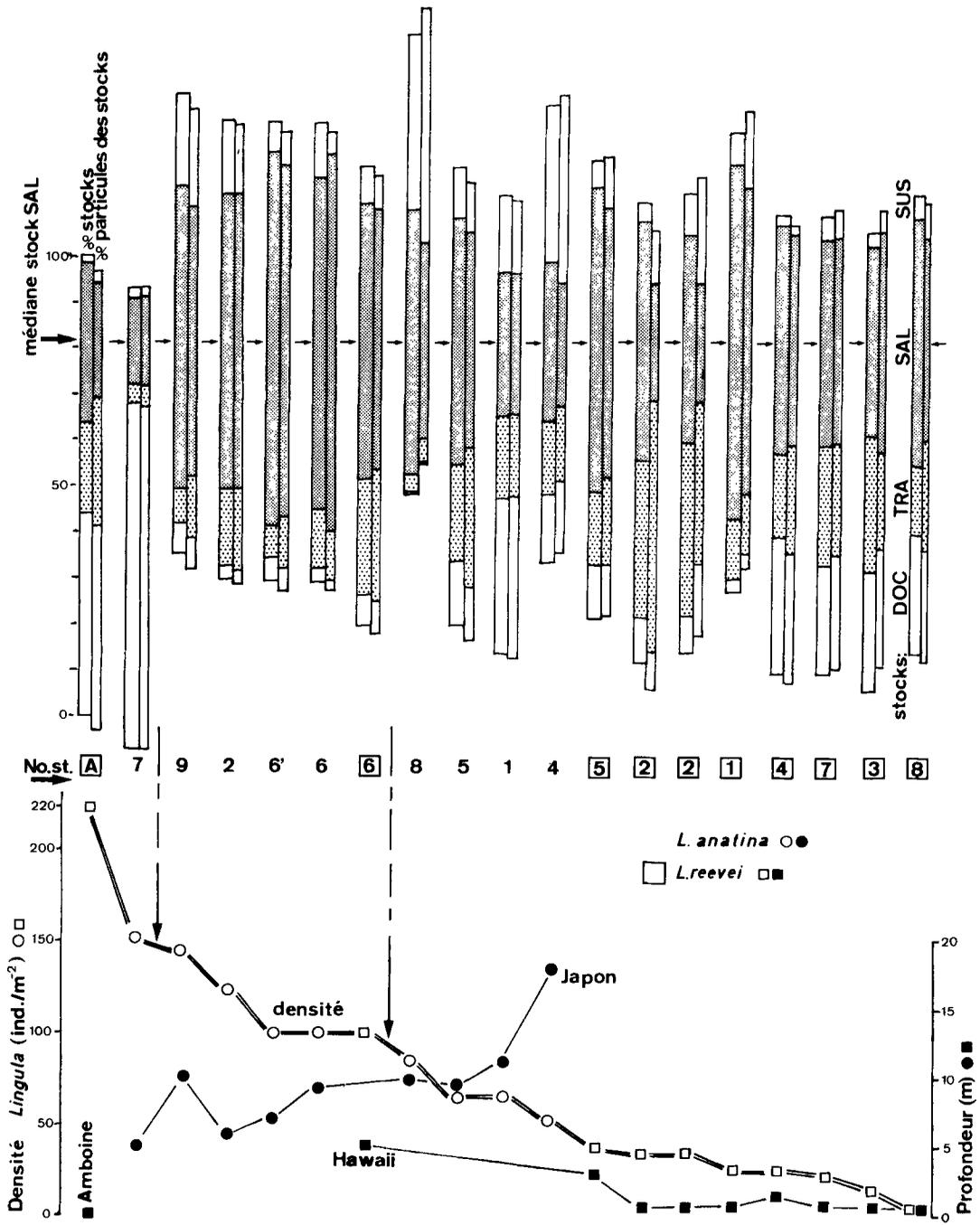


Fig. 2. Distribution des stocks sédimentaires sous forme d'histogrammes (voir explication dans le texte) pour chaque station prospectée (No. st.) en fonction de la densité moyenne décroissante des Lingules, avec mention de la profondeur des stations par localité.

Distribution of the grain-size populations in histograms (see explanation in text) for each studied station (No. st.), ranked by decreasing mean density of *Lingula*, with depth curve of the stations in each locality.

Tableau 2. Moyennes des stocks sédimentaires et des stocks cumulés SUS+TRA et SAL+DOC dans les stations en fonction de la densité moyenne (a) > 140 individus/ m², (b) 140-100, (c) < 100 de *Lingula anatina* (Japon) et *L. reevei* (Amboine; Hawaii).

Means of grain-size populations and of SUS+TRA and SAL+DOC populations in the stations with mean density: (a) more than 140 individuals/m², (b) 140-100, (c) less than 100 of *Lingula anatina* (Japan) and *L. reevei* (Amboine; Hawaii).

Stations	Densité	SUS %	SAL %	TRA %	DOC %	SUS+TRA %	SAL+DOC %	
Japon	7	a	2	19	4	75	6	94
	9, 2, 6, 6'	b	12	72	11	5	23	77
	8, 4, 5, 1	c	27	42	15	16	42	58
Amboine	A	a	1,5	34,5	20	44	21,5	78,5
Hawaii	6	b	8	60	25	7	33	67
	autres	c	5	54	24	17	29	71
	(2, 7, 3, 8)	c	(5)	(47)	(29)	(19)	(34)	(66)

de la densité des Brachiopodes, ni entre espèces des genres *Lingula* et *Glottidia*. Il est donc indispensable de faire appel aux courbes granulométriques en ordonnées de probabilité pour corrélérer l'importance du substrat pour les Lingules, comme cela a déjà été fait pour caractériser les exigences écologiques et la distribution d'espèces animales ou végétales (Thomassin 1978).

Distribution des Lingules en fonction de la granulométrie

Sur la Fig. 2, nous avons représenté en histogramme les stocks sédimentaires, en référence à la médiane du stock SAL, par stations en fonction de la densité/m² décroissante des Lingules (avec mention des profondeurs de ces stations par localité). Pour chaque station, le double histogramme comporte à gauche le pourcentage de chacun des stocks obtenus par les points de troncature sur les courbes en ordonnées de probabilité et à droite le pourcentage des intervalles de particules de ces stocks d'après les courbes granulométriques de fréquence, afin de donner une bonne représentation de la nature du sédiment. L'examen de ces histogrammes nous permet de distinguer trois cas en fonction de la densité des Lingules:

Densité supérieure à 140 individus/m². – Pour cette densité (stations A et 7), le substrat est composé d'un faible stock SAL, de faibles stocks TRA et SUS, et surtout d'un important stock DOC (Tableau 2); ce sont de sables grossiers et graviers, colmatés par des sables et sables très

fins (Fig. 2; Tableau 1), d'où un sédiment compact, d'une excellente stabilité, soumis à un bon hydrodynamisme (vagues et courants de marées). Ce sédiment préférentiel pour les deux espèces se situe dans l'Etage infralittoral (zone intertidale et 5 m de profondeur). Une relation directe semble exister entre les stocks SAL et DOC et corrélativement entre les stocks SUS et TRA pour définir les meilleures conditions de substrats colonisés par les Lingules, qui possèdent des exigences granulométriques similaires.

Densité entre 140 et 100 individus/m². – Pour cette densité, le substrat se distingue de celui des stations précédentes par un important stock SAL, des stocks plus élevés en TRA et SUS et un faible stock DOC (Fig. 2; Tableau 2). La baisse du pourcentage des stocks SAL+DOC, avec augmentation de celui des stocks SUS et TRA, correspond aussi à une diminution de la densité, ce qui confirme les relations entre ces stocks et leur rôle dans la distribution des Lingules (Tableau 2). Le substrat ici est composé de 73 à 90 % de sables et sables très fins à fins, d'où un sédiment compact, stable, très évolué, soumis à un hydrodynamisme des vagues; il se situe entre 5 et 10 m de profondeur. Ce type de substrat peut aussi être considéré comme préférentiel des Lingules et on note, ici encore, une bonne similarité granulométrique pour les deux espèces (Fig. 2; Tableaux 1, 2), avec pourtant un stock TRA plus élevé pour *L. reevei*, expliqué par la remarque introduite dans le paragraphe précédent sur les sédiments coralliens et terrigènes.

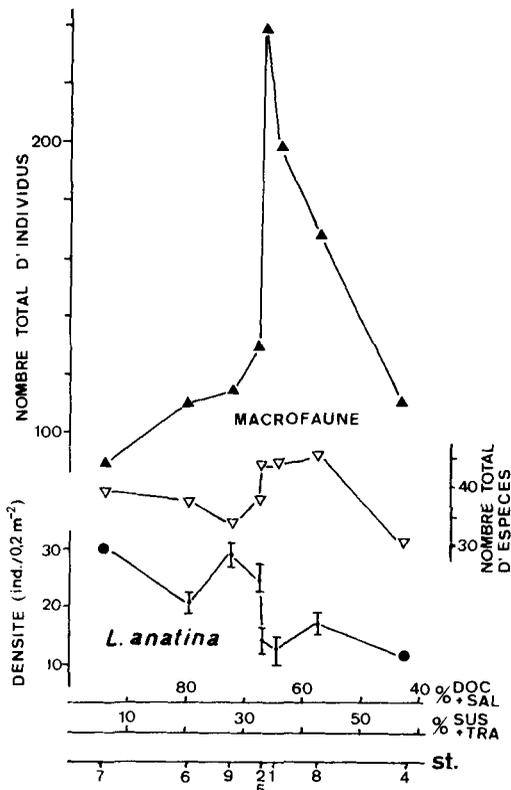


Fig. 3. Variations de la densité de *Lingula anatina* (Asamushi, Japon) et de la macrofaune environnante en fonction des stocks sédimentaires cumulés DOC+SAL et SUS+TRA (d'après des données de Tsuchiya & Emig 1983).

Variations of the density of *Lingula anatina* (Asamushi, Japan) and of the surrounding macrofauna in relation to the grain-size populations DOC+SAL and SUS+TRA (from data of Tsuchiya & Emig 1983).

Densité en dessous de 100 individus/m². – Pour cette densité, on constate toujours une baisse du stock SAL et un accroissement des stocks SUS et/ou TRA (Fig. 2; Tableau 2).

Au Japon (St. 8, 5, 1, 4), la diminution de la densité des Lingules est liée à celle du stock SAL (58 à 27%), tandis que les stocks SUS et/ou TRA augmentent fortement (33 à 58%) (Fig. 2; Tableau 2). Mais, le changement de la nature du substrat ne semble pas expliquer seul cette diminution de la densité des Lingules. En effet, en comparant sur la Fig. 3, la densité des Brachiopodes avec le nombre total d'espèces et d'individus de la macrofaune du biotope, par stations en fonction des pourcentages cumulés des stocks DOC+SAL d'une part et SUS+TRA d'autre

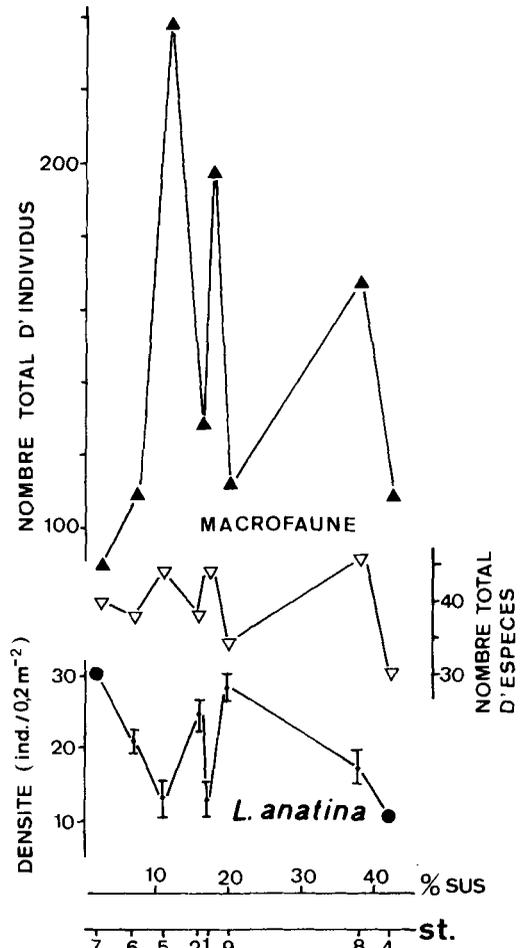


Fig. 4. Variations de la densité de *Lingula anatina* (Asamushi, Japon) et de la macrofaune environnante en fonction du stock SUS (d'après des données de Tsuchiya & Emig 1983).

Variations of the density of *Lingula anatina* (Asamushi, Japan) and of the surrounding macrofauna in relation to the grain-size population SUS (from data of Tsuchiya & Emig 1983).

part, on constate qu'une relation inverse apparaît entre cette densité et la macrofaune totale (notamment avec le nombre total d'individus/m²): c'est-à-dire quand le nombre d'individus de la macrofaune s'accroît, la densité des Lingules tend à diminuer et inversement. La répartition des Lingules semble donc non seulement lié à l'importance des stocks sédimentaires présents, mais aussi aux relations possibles avec la faune du biotope quand la densité des Brachiopodes s'amenuise. En revanche, la station 4 par son envasement marque la limite du biotope en pro-

fondeur avec une chute de la densité de la macrofaune, y compris les *Lingules* (Tsuchiya & Emig, 1983). La relation mise en évidence sur la Fig. 3 se confirme quand on compare les mêmes données par stations en fonction de l'accroissement du seul pourcentage du stock SUS, mais montre aussi que ce stock n'intervient dans la répartition des *Lingules* que quand son pourcentage dépasse 40 %, ce que nous expliquerons dans la discussion (Fig. 4). Sur la Fig. 2, on remarque aussi que la densité des Brachiopodes tend à diminuer avec la profondeur à cause d'un hydrodynamisme décroissant (notamment aux st. 8 et 4), provoquant une augmentation des lutites dans le sédiment.

À Hawaii, on observe aussi une chute de la densité des *Lingules* en fonction du stock SAL (Fig. 2; Tableau 2), mais en revanche on constate une augmentation des stocks TRA et DOC, le stock SUS restant très faible (2-9 %). Or, l'examen des sédiments de chaque station montre que deux d'entre elles (st. 5 et 1) ont une granulométrie proche de celle de la st. 6, tout en ayant une faible densité de *Lingula reevei*, ce qui a conduit à examiner d'autres facteurs pouvant influencer la distribution des Brachiopodes. Ainsi, pour les st. 5 et 1, ce sont de nombreux fouisseurs, surtout des Mollusques, qui limitent la densité des *Lingules*; dans les st. 2, 7, 3, 8, dans lesquelles le stock SAL ne représente que 47 %, avec un fort pourcentage du stock TRA (Fig. 2), mais avec des stocks cumulés SUS+TRA et SAL+DOC presque identiques à ceux de la st. 6 (Tableau 2), c'est la nourriture disponible en quantité et en qualité, qui doit être envisagée, d'après les données de Emig (1981a) pour expliquer la faible densité de *L. reevei* (ce facteur n'a été étudié que dans ces seules stations). Il faut encore signaler qu'à l'exception de la st. 5 toutes les autres sont situées à très faible profondeur (moins d'un mètre; Fig. 2) sur des platiers récifaux internes, largement soumis à des facteurs édaphiques divers, biotopes plus instables écologiquement que ceux prospectés à Asamushi. Enfin, les densités de *L. reevei* ont fortement chuté dans toutes les stations entre l'étude faite par Worcester (1969) et celle de Emig (1981a), ce phénomène serait dû à la suppression des rejets d'eaux usées dans le sud de Kaneohe Bay.

En aparté, seules les courbes granulométriques en ordonnées de probabilité nous ont permis d'aboutir aux présents résultats que ne peuvent expliquer les autres courbes granulométriques (de fréquence et cumulatives): ceci infirme

l'opinion de Paine (1970) qui mentionne que des études granulométriques précises ne sont pas indispensables pour qualifier le substrat des *Lingules* et ceci a également conduit Kenchington & Hammond (1978) à ne pouvoir obtenir de relation significative entre la densité des populations de *Lingules* et la granulométrie en Australie, ce qui est sûrement possible en utilisant des courbes en ordonnées de probabilité.

Discussion

Les exigences granulométriques de *Lingula anatina* et *L. reevei* sont très proches dans les localités étudiées et les différences constatées relèvent plus des variations entre les biotopes et leurs conditions écologiques que de l'habitat des espèces. Les substrats préférentiels (densité ≤ 100 individus/m⁻²) sont toujours des sédiments compacts, stables, traduisant la présence de courants modérés, indispensable à l'éthologie de ces suspensivores que sont les *Lingules*. D'une part, ce sont des sables grossiers et graviers, colmatés par des sables fins et très fins, dans lesquels les stocks SAL+DOC représentent plus de 78 % et un stock SUS pratiquement nul. La fraction grossière n'empêche pas le fouissage des *Lingules* comme l'a montré Emig (1983a), ce qui rend caduque l'hypothèse de Thayer & Steele-Petrovic (1975), à condition qu'une fraction fine colmatante soit présente pour la tenue du terrier. D'autre part, ce sont des sables fins, très fins et des sablons (généralement entre 5 et 10 m de profondeur) dans lesquels le stock SAL prédomine (> 60 %) et où la fraction sableuse (90-500 μ m) varie de 79 à 93 %.

Paine (1970) conclut qu'à faible profondeur les sédiments fins sont incompatibles aux *Lingules* à cause d'une corrélation avec un facteur limitant inconnu. En fait, notre étude du substrat a été faite au sein des communautés benthiques dans lesquelles vivent les *Lingules*, non définies à Hawaii, mais référables au Japon aux biocoenoses des "Sables Fins bien calibrés et des "Sédiments vaseux de mode calme" (cf. définitions Pérès 1982). Ceci implique que l'on ne retrouvera pas de *Lingules* dans des sédiments identiques aux substrats préférentiels de ces Brachiopodes dans une autre communauté (par exemple, st. 3, décrite par Tsuchiya & Emig 1983). Cela pourrait fort bien être le facteur limitant auquel Paine (1970) fait appel et expliquer que ce facteur disparaisse avec la profondeur où la communauté

peut devenir caractéristique, ce qui est le cas à Asamushi. Paine (1970) mentionne que l'optimum pour les Lingules n'est pas atteint en zone intertidale, fait confirmé par nos résultats, puisque les deux espèces vivent dans l'étage infralittoral (définition Pérès 1982). Mais, la présence de ces Brachiopodes est toutefois possible dans cette zone, si les conditions écologiques y sont favorables, comme à Amboine (Moluques) où ils se situent dans l'étage infralittoral supérieur, exondable.

Si, en profondeur, comme le souligne Paine (1970), les Lingules sont généralement associées à des sédiments plus fins, leur densité diminue corrélativement avec l'augmentation des stocks SUS et/ou TRA au détriment du stock SAL: la présence d'une importante fraction de lutites liée à un faible stock SAL (st. 4 à Asamushi) ne permet plus aux Lingules d'obtenir l'appui mécanique des valves sur les parois du terriers (Emig 1983a), ce qui infirme l'hypothèse de Thayer & Steele-Petrovic (1975), d'où, entre autres, leur faible densité, sans recourir à l'explication de Paine (1970) d'une différence de comportement entre les larves et les adultes.

De nos résultats, il apparaît que le stock SAL, auquel on peut associer le stock DOC, régulent la distribution des Lingules: il représente la fraction sableuse fine indispensable, suggéré par Emig (1983a, 1983b), variant selon les stations en pourcentage, mais se situant toujours entre 80 et 250 μm . Mais, la nature du substrat ne peut à elle seule expliquer la répartition des Lingules, car d'autres facteurs interviennent, jusqu'à devenir prédominants (tels la nature et la densité de la macrofaune envahissante, la présence ou non d'autres espèces fouisseuses, le taux de nourriture disponible, probablement aussi le taux de prédation sur les Lingules dont on ne connaît guère les effets et qui mériterait une étude approfondie).

Enfin, nous pouvons confirmer les propos de Plaziat *et al.* (1978) à savoir qu'il existe bien un rapport entre la granulométrie d'une part et les possibilités d'enfouissement (et plus précisément le maintien en terrier) et l'alimentation des Lingules d'autre part, auxquelles il faut ajouter d'autres facteurs comme ceux énoncés ci-dessus. La distribution des Lingules est donc soumise à de nombreux facteurs limitants, souvent liés à la granulométrie du substrat, qui joue un rôle prépondérant et qui est la résultante des actions hydrodynamiques diverses et parfois contraires. La large tolérance des Lingules vis-à-vis de ces

facteurs pris individuellement apparaît maintenant beaucoup plus limitée qu'on ne pouvait le penser, si l'on prend en compte un ensemble de facteurs écologiques, dont le premier doit être la nature du substrat.

Du point de vue paléocologique, sachant que la forme des valves des deux genres *Lingula* et *Glottidia* n'a pratiquement pas changé depuis leurs origines, respectivement l'Ordovicien et le Permien, tout laisse supposer que les exigences de milieu, donc du substrat, n'ont pas non plus dû varier beaucoup, puisque celles-ci sont essentiellement liées à la vie endobionte en terrier de ces Brachiopodes. Nous ne retiendrons donc que la deuxième hypothèse émise par Paine (1970) que l'image paléontologique reçue des Lingules fossiles est déformée par leurs conditions de fossilisation (Emig 1981b), encore qu'il est possible d'interpréter la nature du substrat sédimentaire dans une optique de «sédimentation dynamique» par comptage et mesure des particules dans le cas d'une fossilisation *in situ*, la seule à prendre en compte dans ce cas.

Références

- Cals, P. & Emig, C. C. 1979: Lingules d'Amboine, *Lingula reevei* Davidson et *Lingula rostrum* (Shaw), données écologiques et taxonomiques concernant les problèmes de spéciation et de répartition. *Cah. Indo-Pacif.* 2, 153-164.
- Custer, E. S. & Ingram, R. L. 1974: Influence of sedimentary processes of grain-size distribution curves of bottom sediments in the sounds and estuaries of North Carolina. *N. Carolina Sea Grant Publ. UNC-SG-74-13*, 1-92.
- Emig, C. C. 1981a: Observations sur l'écologie de *Lingula reevei* Davidson (Brachiopoda: Inarticulata). *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 52 (1), 47-61.
- Emig, C. C. 1981b: Implications de données récentes sur les Lingules actuelles dans les interprétations paléocologiques. *Lethaia* 14, 151-156.
- Emig, C. C. 1983a: Comportement expérimental de *Lingula anatina* (Brachiopode, Inarticulé) dans divers substrats meubles (Baie de Mutsu, Japon). *Mar. Biol.* 75, 207-213.
- Emig, C. C. 1983b: Sur les relations du panchronisme avec les conditions écologiques: le cas des Lingules (Brachiopodes, Inarticulés). *Bull. Soc. zool. Fr.* (Sous presse).
- Emig, C. C. & Le Loeuff, P. 1978: Description de *Lingula parva* Smith (Brachiopoda, Inarticulata), récoltée en Côte d'Ivoire, avec quelques remarques sur l'écologie de l'espèce. *Tethys* 8 (3), 271-274.
- Emig, C. C., Gall, J. C., Pajaud, D. & Plaziat, J. C. 1978: Réflexions critiques sur l'écologie et la systématique des Lingules actuelles et fossiles. *Géobios* 11 (5), 573-609.
- Jones, G. F. & Barnard, J. L. 1963: The distribution and abundance of the Inarticulate Brachiopod *Glottidia albidia* (Hinds) on the main shelf of Southern California. *Pacif. Naturalist* 4 (2), 27-52.
- Kennington, R. A. & Hammond, L. S. 1978: Population structure, growth and distribution of *Lingula anatina* (Bra-

- chiopoda) in Queensland, Australia. *J. Zool. Lond.* 184, 63–81.
- Paine, R. T. 1963: Ecology of the Brachiopod *Glottidia pyramidata*. *Ecol. Monogr.* 33 (3), 187–213.
- Paine, R. T. 1970: The sediment occupied by recent lingulid brachiopods and some paleoecological implications. *Palaeogeogr. Palaeoclim. Palaeoecol.* 7, 21–31.
- Pérès, J. M. 1982: Marine ecology. Pp. 9–642 in Kinne, O. (ed.): *Ocean Management*, 5:1. 642 pp. Wiley-Interscience Publ., Chichester, New York, Brisbane, Toronto, Singapore.
- Plaziat, J. C., Pajaud, D., Emig, C. C. & Gall, J. C. 1978: Environnements et distribution bathymétrique des Lingules actuelles: conséquence pour les interprétations paléogéographiques. *Bull. Soc. géol. France* 20 (3), 309–314.
- Thayer, C. W. & Steele-Petrovic, H. M. 1975; Burrowing in the lingulid brachiopod *Glottidia pyramidata*: its ecologic and paleoecologic significance. *Lethaia* 8, 209–221.
- Thomassin, B. A. 1978: Les peuplements des sédiments coralliens de la région de Tuléer (S.W. de Madagascar). Leur insertion dans le contexte côtier indo-pacifique. Thèse Doc. es-Sci., Univ. Aix-Marseille II, 494 pp. + 4 annexes (non publiée).
- Tsuchiya, M. & Emig, C. C. 1983: Macrobenthic assemblages in a habitat of the recent Lingulid Brachiopod *Lingula anatina* Lamarck at Asamushi, Northern Japan. *Bull. mar. biol. Sin Asamushi, Tôhoku Univ.* 17 (3), 141–157.
- Visher, G. S. 1969: Grain-size distribution and depositional processes. *J. Sedim. Petrol.* 39 (3), 1074–1106.
- Worcester, W. 1969: On *Lingula reevei*. Unpublished M.S. Thesis, Univ. Hawaii, Honolulu, 49 pp.