

# LES RUDISTES

## ÉTRANGES BIVALVES D'UN AUTRE MONDE



# PARTIE I

## À LA DÉCOUVERTE DES RUDISTES

### SOMMAIRE

Préambule	p 3 à 5
<u>Chapitre I</u> L'ordre des Hippuritida	p 6 à 7
<u>Chapitre II</u> Apparition, phylogénie, répartition stratigraphique et crises écologiques	p 8 à 14
<u>Chapitre III</u> Morphologie et organisation interne des principales familles de rudistes, de leurs genres et espèces afférentes	
30) Le point sur un aspect de terminologie	p 15 à 16
31) Fichier descriptif des espèces types de chaque famille	p 17 à 63
<u>Chapitre IV</u> Mode de vie des rudistes	
40) Le rapport au substrat	p 64 à 68
41) La nutrition	p 69 à 70
42) La reproduction	p.71
<u>Chapitre V</u> L'environnement des rudistes	
51) Les plates-formes carbonatées	p 72
52) Répartition géographique	p73 à 83
53) Le paléoclimat au temps des rudistes	p 84 à 87
<u>Chapitre VI</u> Les bioconstructions à rudistes	
61) La notion de bioconstruction	p 88
62) Les bioconstructions à rudistes, un problème sémantique, récif or not récif ?	p 89
63) Les rudistes bâtisseurs	p 90 à 91
64) Les paleobiocénoses à rudistes	p 92 à 106
<u>Chapitre VII</u> Constitution minérale des rudistes	
71) Les constituants	p 107
72) La biominéralisation	p 108 à 113

Annexe Principaux Genres composant les différentes familles ou sous-familles de rudistes

Lexique illustré

Bibliographie



## Préambule

### ➤ **Étymologie**

Le mot rudiste vient du latin "rudis" qui signifie "qui n'est pas travaillé, brut" ce qualificatif concerne toute matière non transformée par l'homme comme la pierre, le bois, la laine ou encore la terre (*Dictionnaire Gaffiot p. 1372*). Certains auteurs pensent que ce mot serait apparenté à "rugueux" par synonymie, en référence à l'aspect externe des coquilles.

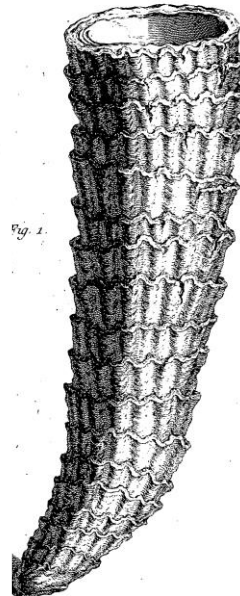
Jean Baptiste de Lamarck est le premier à utilisé le mot rudiste :

"Sous la dénomination de rudistes, je forme une association particulière de coquillages qui paraissent tenir aux ostracées sous certains rapports, et néanmoins qui en sont éminemment distingués en ce qu'on ne leur connaît ni charnière, ni ligament des valves, ni muscle d'attache, et qu'on n'aperçoit aucune trace qui indique la place où ces objets pourraient se trouver" (*J.B. Lamarck – Histoire naturelle des animaux sans vertèbres Tome sixième – p 230 – 1819*).

### ➤ **Premières descriptions**

Le véritable premier "inventeur" (dans le sens de celui qui trouve) des rudistes semble avoir été l'abbé Sauvages qui rédigea un mémoire à l'attention de l'Académie royale des Sciences (1746) baptisé "Mémoire contenant des observations de Lithologie\* pour servir à l'Histoire Naturelle du Languedoc, et à la théorie de la Terre" paru en 1751.

Ce coquillage a la forme d'un cornet un peu courbé vers sa base; on le dirait composé de plusieurs godets posés l'un sur l'autre; ils sont même quelquefois séparés bien nettement; ils ont tous de profondes cannelures qui s'étendent, comme dans les autres coquillages, depuis la base jusqu'à l'ouverture; les angles saillans que forment ces cannelures, ont été presque entièrement usés & effacés: tout le coquillage est brisé de même, il est rare d'en trouver qui soient entiers. J'en ai vu quelquefois plusieurs groupés ensemble; & une preuve que ce n'étoit point un assemblage fortuit, causé par la pétrification, c'est qu'ils étoient collés l'un avec l'autre dans toute leur longueur, de façon que leur base & leur ouverture étoient régulièrement tournées du même côté; j'aurois pris ce coquillage pour un grand *Dentalis* d'une nouvelle espèce, mais je m'aperçus qu'il étoit du genre de ceux qui sont chambrés: je trouvai dans quelques-uns, dont l'ouverture ou le creux n'étoit point bouché par la pétrification, des cones engagés l'un dans l'autre; ils formoient un rang de cellules étroites séparées par une cloison fort mince; ce rang n'occupoit que la moitié de la cavité du coquillage, & il paroissoit que l'autre moitié avoit été occupée par de pareilles cellules.

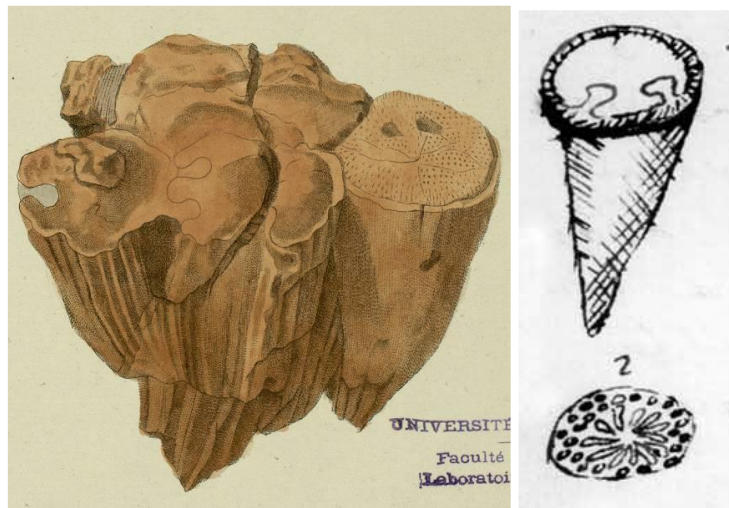


*Extrait du mémoire de l'abbé Sauvages présenté à l'académie royale des Sciences (page 719) et dessin illustrant l'extrait*

Picot de Lapeyrouse, ignorant le mémoire de l'abbé Sauvages (alors que membre de l'académie royale il disposait des archives de cette institution) donne, ce qu'il croit être une première description d'un rudiste, à partir de spécimens trouvés par lui-même dans la montagne des Cornes dans les Corbières, en 1775 et qu'il présente sous le nom d'Orthoceratites (corne droite) dans son ouvrage "Description de plusieurs nouvelles espèces d'Orthoceratites et d'Ostracites" paru en 1781.(1)

Les Orthocératites sont des tuyaux testacés, pétrifiés, de forme conique, plus ou moins approchant de la cylindrique; tantôt droits, tantôt recourbés; dont l'intérieur est divisé dans toute sa longueur, par des cloisons plus ou moins épaisses, fortement adhérentes aux parois internes du tuyau; & traversées d'outre en outre par un siphon, qui ne communique en aucune manière avec les concamérations.

Description d'un rudiste par Picot de Lapeyrouse ("*Description de plusieurs nouvelles espèces d'Orthoceratites et d'Ostracites*" p. 9 – 1781) Pour plus d'informations, se reporter à l'article très complet "Le rôle précurseur de Philippe Picot de Lapeyrouse, naturaliste toulousain du Siècle des lumières, dans la paléontologie des rudistes" de Michel Durand-Delga et Jean Philip - C. R. Palevol 2 (2003) 181–196



Représentation d'un groupe d'Orthoceratites à gauche ("*Description de plusieurs nouvelles espèces d'Orthoceratites et d'Ostracites*" extrait de la planche III – 1781) et à droite, dessin de la main de Picot de Lapeyrouse (extrait de la correspondance adressé à Jean Hermann (médecin et naturaliste alsacien, professeur à l'École de santé de l'université de Strasbourg) en 1777 évoquant la découverte d'Orthoceratites – Archives de l'Académie des Sciences de Paris).

Pour l'anecdote A. G. Desmarets (2) membre de la Société philomathique de Paris (sorte d'antichambre pour l'accession à l'Académie des Sciences) a revendiqué la découverte et la description de l'Orthoceratite s'opposant vivement à Picot Lapeyrouse. L'Académie des Sciences donna raison à Desmarets sans pour autant rejeter les travaux de Picot Lapeyrouse.

(2) Desmarets "Mémoire sur deux genres de coquilles fossiles cloisonnées et à siphon" (1817)

Après ces pionniers viendra le temps des noms illustres de la paléontologie des rudistes, comme D'Orbigny, Toucas, Matheron, Douvillé et bien d'autres dont nous auront l'occasion d'utiliser les descriptions pertinentes tout au long de cet ouvrage.

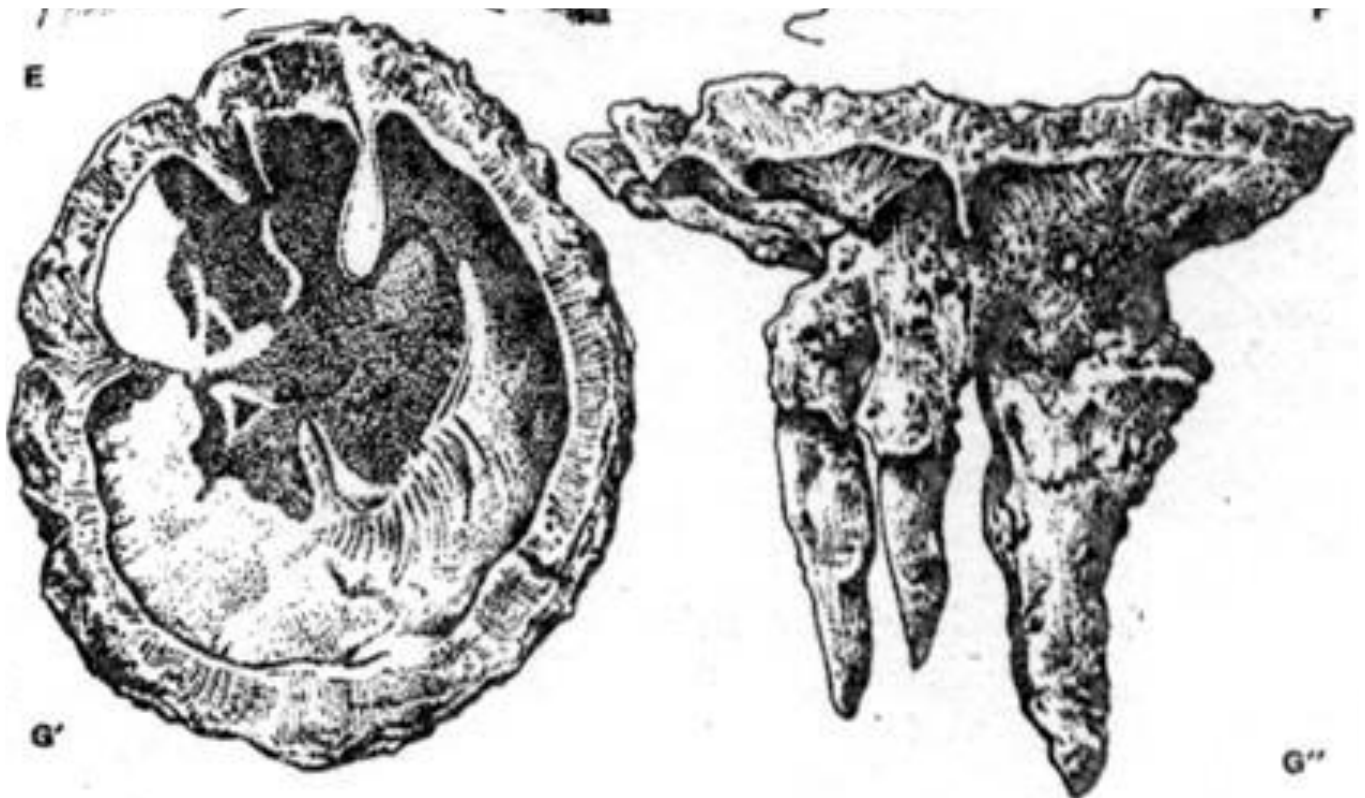
## ➤ Classification générale

Les rudistes font partie :

- De l'embranchement des mollusques (animaux invertébrés aquatiques au corps mou ou vivant dans des lieux humides). L'embranchement des mollusques (du latin molluscus, mou) comprend 100.000 espèces vivantes dont 99% appartiennent aux bivalves et aux gastéropodes.
- De la classe des bivalves qui regroupe les mollusques possédant deux valves distinctes généralement asymétriques articulées par une charnière comme les moules, les huîtres, les pétoncles, les coques, les nacres etc. cette classe est aussi connue sous les vocables de Pélécy-pode ou de Lamellibranche (Mollusques aux branchies en forme de lamelles). On compte environ 11 000 espèces actuelles et 15 000 espèces fossiles.
- De la sous-classe des hétérodontes (littéralement "avec des dents différentes") qui regroupe les bivalves caractérisés par des dents cardinales et latérales différenciées ou réduites. On parle également de "charnière hétérodonte". Cette charnière a des dents non isomorphes\* (différenciées structurellement): 2 ou 3 dents cardinales, plus développées, et des dents latérales, antérieures et postérieures, peu nombreuses (7 au maximum sur chaque valve) et dissemblables. La charnière des rudistes les rattache à la sous-classe des hétérodontes\* (3) pachyodontes\* (3bis), c'est-à-dire "caractérisée par la présence de deux grandes "dents" et une fossette sur l'une des valves (la valve libre) et par deux "fossettes" et une dent sur l'autre valve (la valve fixée). Les dents d'une valve viennent s'insérer dans les fossettes correspondantes de l'autre" (Cyril Langlois – Bivalves : Rudistes – 2006)
- De l'ordre des Hippuritida



(3) Charnière hétérodonte (Le Granché Philippe, Damerval Marc in : DORIS, 12/11/2020 : *Spisula solida* (Linnaeus, 1758), <https://doris.ffessm.fr/ref/specie/2066>)



(3bis) Charnière pachyodonte typique des rudistes (© Cyril Langlois)



# Chapitre I

## L'ordre des Hippuritida

### Classification

**Base des données:** "Rudist classification for the revised Bivalvia volumes of the Treatise on Invertebrate Paleontology", P. W. Skelton - *Caribbean Journal of Earth Science*, volume **45**, 9-33. © Geological Society of Jamaica. Available online 12th March 2013.

L'ordre des Hippuritida comporte 2 sous-ordres : celui des Requiieniidina et des Radiolitidina.

**Le sous-ordre Requiieniidina** se décompose de la manière suivante :

**Superfamille Requienioidea** ⇒ Famille Requieniidae ⇒ Sous famille Requieniinae + Sous famille Matheroniinae  
⇒ Famille Epidiceratidae

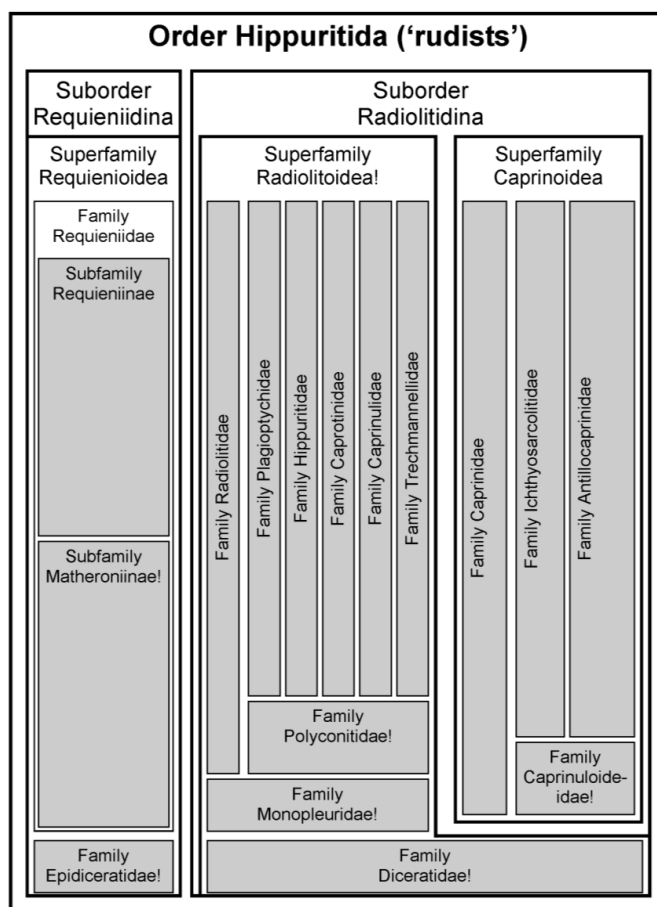
**Le sous-ordre Radiolitidina** se décompose de la manière suivante :

**Superfamille Radiolitoidea** ⇒ Familles Radiolitidae + Plagioptychidae + Hippuritidae + Capronitidae + Caprinulidae + Trechmannelliidae + Polyconitidae + Monopleuridae + Diceratidae

**Superfamille des Caprinoidea** ⇒ Familles Caprinidae + Ichthyosarcollitidae + Antilocaprinidae + Caprinuloideidae

La sous-famille Matheroniinae et les familles Polyconitidae, Monopleuridae, Caprinuloideidae et Diceratidae ont fait l'objet d'une révision en 2013.

Le tableau, ci-dessous, tiré de l'ouvrage de Skelton, permet une meilleure visualisation de l'ensemble



Classification supra générique (En systématique, qualifie un taxon d'un rang supérieur au genre) des rudistes. Les points d'exclamation (!) désignent des taxons\* paraphylétiques (*Dans la classification des êtres vivants, un groupe ou taxon est dit paraphylétique lorsque qu'il regroupe un ancêtre commun avec une partie de ses descendants*), considérés comme englobant les genres ancestraux des taxons indiqués au-dessus d'eux. Tous les autres taxons sont actuellement considérés comme monophylétiques\*. Les tailles des cases renfermant les taxons sont purement schématiques, sans signification concernant les tailles relatives de ces taxons\*. (*Skelton, Traduit de l'anglais*)

## **Genres composant les différentes familles ou sous-familles**

On trouvera en **Annexe I**, une liste des genres avec des photos repères pour une meilleure visualisation des spécimens.



## Chapitre II.

### Apparition, Phylogénie, répartition stratigraphique et crises écologiques

#### ➤ Apparition

À l'instant "T", les rudistes sont considérés comme étant apparus à la fin du Jurassique, plus précisément à l'Oxfordien supérieur (-156,20 à -154,1 ± 3,2 Ma) c'est-à-dire au cours de la première période du Jurassique supérieur (-161,2 ± 4 à -145,5 ± 4 Ma).

La première famille de rudiste étudiée à ce niveau stratigraphique est celle des Diceratidae dont l'espèce type est *Diceras arietinum* (Lamarck 1805).

Les rudistes n'ont pas surgi de nulle part, ils ont une lignée ancestrale qui a fait longtemps débat. Il a été évoqué une filiation avec les Megalodontidae et le genre *Megalodon* Sowerby. Cependant peu après leur apparition, les rudistes présentent déjà une différenciation considérable qui ne peut être expliquée par la seule évolution rapide d'une lignée unique. Les rudistes auraient donc eu plusieurs ancêtres différents.

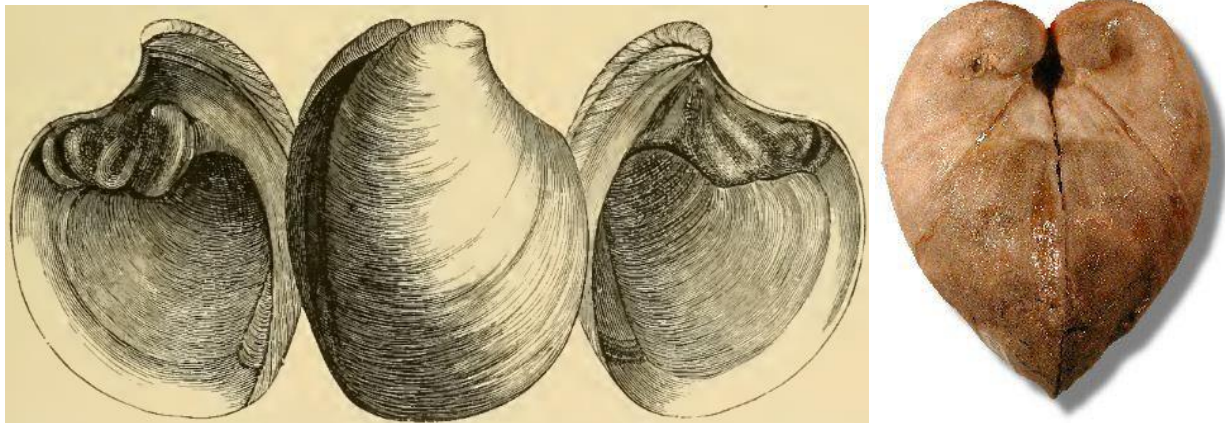
Pour approfondir le sujet, il est conseillé de se reporter aux documents suivants :

**Boehm G.** "Über die Beziehungen von Pachyrisma, Megalodon, Diceras und Caprina" – 1882 - Zeitschrift der deutschen geologischen Gesellschaft

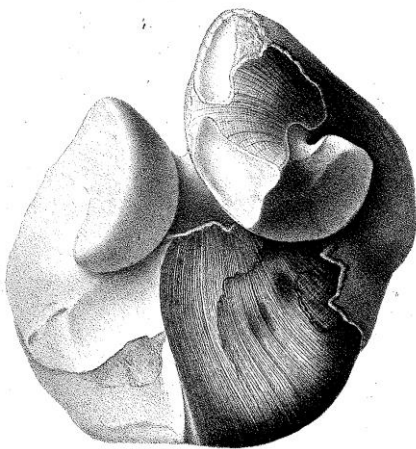
**Dechaseaux C.** "Megalodon, Protodiceras, Diceras, Pachyrisma, Pterocardium et l'origine des Diceras" – 1939 - *Bull. Soc. Geol. France*, 5, 9, 190-207, Paris

**Pcelintcev, V.F.** "Rudists from the Mesozoic of the Crimea Mountains" – 1959 - Geologicheskij Musej imeni A. P. Karpinski, Akademii Nauk SSR, Serija monograficheskaja

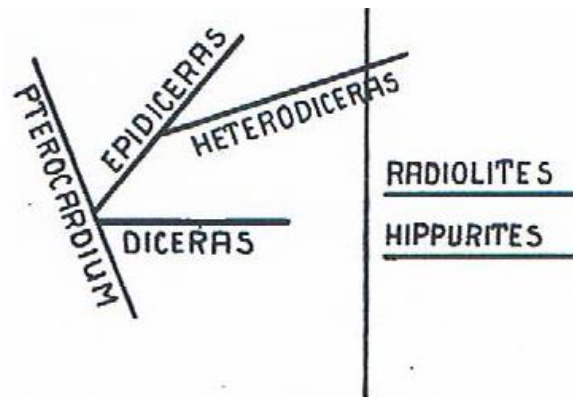
**Karczewski, L.** "Upper Jurassic rudistae of the margin of the Holy Cross Mountains, Poland" -1969 - *Acta palaeontologica polonica*



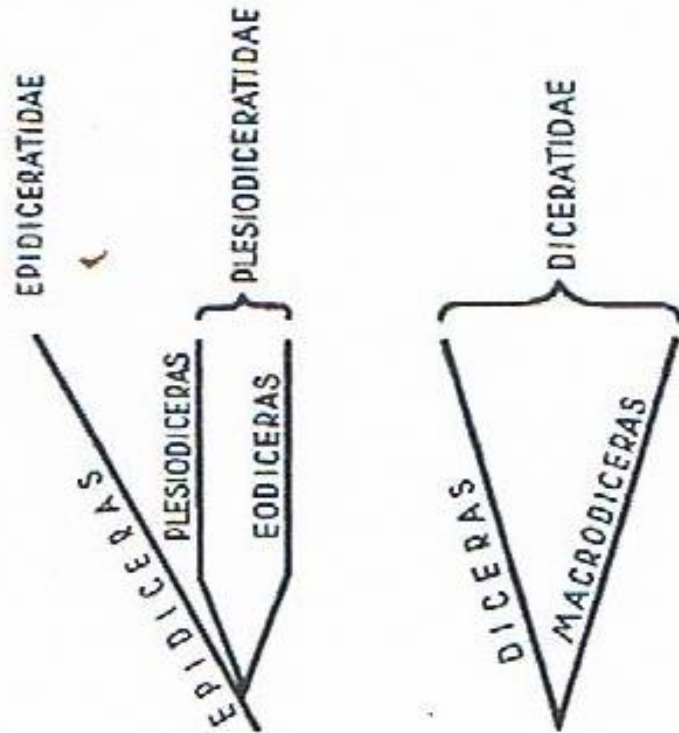
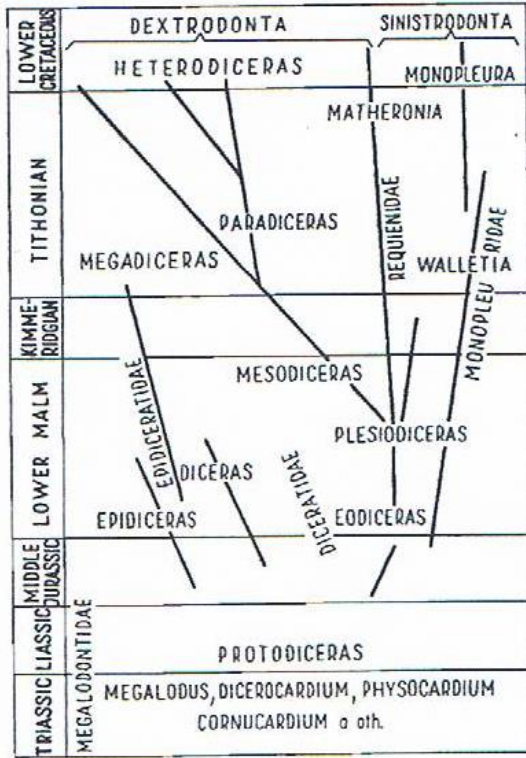
*Megalodon gümbeli* (dessin de Karl A. von Zittel "*Grundzüge der Palaentologie*" Munchen und Berlin 1903) (À droite Photo de la collection MNHN)



*Diceras Lucii* (A. Favre "*Observations sur les Diceras*" - *Mémoires de la Société de Physique et d'Histoire naturelle de Genève, 1843, vol. 10*) à gauche et holotype de *Diceras Zitteli* (Collection MNHN) à droite



Origine des rudistes d'après Douvillé (1910, 1935)



Origine et expansion des rudistes d'après Pcelincev (1959, p. 34 fig.5) et d'après Karczewski (1969 p. 413 fig.6)

### ➤ Phylogénie des familles de rudistes

#### ☞ Définitions

La phylogénie correspond à l'étude des liens existant entre espèces apparentées. Grâce à elle, il est possible de retracer les principales étapes de l'évolution des organismes depuis un ancêtre commun et ainsi de classer plus précisément les relations de parentés entre les êtres vivants.

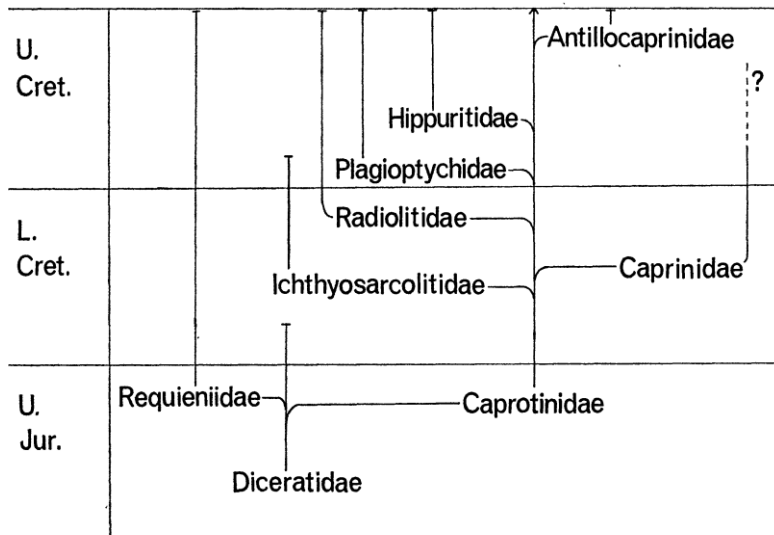
La phylogénie fait appel à deux type de représentations : L'arbre phylogénétique et le Cladogramme.

L'arbre phylogénétique montre la succession des émergences des groupes d'organismes vivants au cours du temps, mais surtout leurs relations de parenté. Il est fondé sur l'analyse de nombreux caractères chez les espèces qu'il présente. Sur les branches sont situées les transformations de caractères qui ont servi à construire l'arbre. En général, ses branches sont agencées de manière à supposer le minimum de transformations de caractères le long des branches (Guillaume Lecointre, MNHN)

Le cladogramme représente la phylogénie sous la forme d'une succession de dichotomies (Mode de ramification par divisions successives en deux branches, appelées aussi nœuds du cladogramme), chacune correspondant à un ancêtre construit à partir des synapomorphies\* (caractères dérivés communs à deux ou plusieurs taxons\*) de ses descendants. Aucun des taxons terminaux étudiés n'est, a priori, tenu comme un ancêtre au sens strict (P. Darlu & P. Tassy "La reconstruction phylogénétique Concepts et méthodes" – 2004)

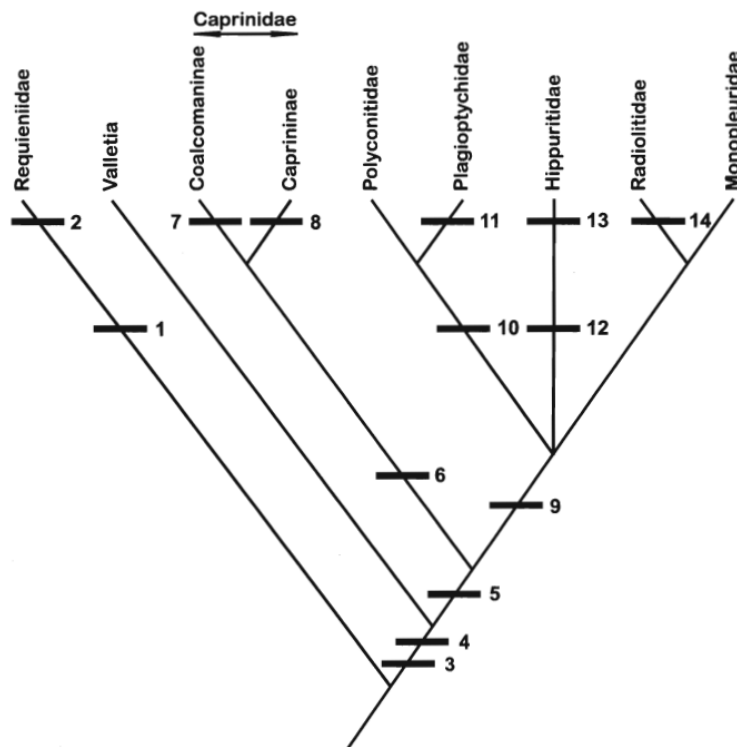
**Remarque** : Contrairement au cladogramme, l'arbre phylogénétique peut intégrer une échelle de temps, les taxons terminaux se trouvant ainsi inscrits dans l'échelle géologique.

**Arbre phylogénétique des familles de rudistes**



P. W. Skelton *"The Evolution of Functional Design in Rudists (Hippuritacea) and Its Taxonomic Implications"* - 1978

**Cladogramme des familles de rudistes**



V. Rineau *"Un nouveau regard cladistique sur l'anatomie comparée, la phylogénie, la systématique et la paléocologie des rudistes (Bivalvia, Hippuritida)"* - 2017

Dans ce cladogramme, si l'on retient le caractère dérivé\* 1 : fixation au substrat par la valve gauche (≈ valve supérieure) on constate que les Requieniidae se séparent des autres familles dont le caractère dérivé 3 montre qu'elles sont fixées au substrat par la valve droite (≈ valve inférieure). De la même manière le caractère dérivé 2 : couche externe épaisse renforce cette séparation car il n'est pas partagé par les autres familles. De la même manière le genre Valletia de la famille des Caprotinidae ne possède pas le caractère 5 : ligament invaginé ce qui le sépare des autres familles et ainsi de suite pour chaque caractère dérivé jusqu'à 14.

\* Caractère dérivé : L'apparition d'un nouveau trait chez une espèce, s'il apporte un avantage adaptatif par rapport aux formes antérieures, peut parfois produire une radiation évolutive en donnant naissance à plusieurs espèces descendantes partageant ce nouveau trait. On parle alors de caractère dérivé par rapport à un caractère ancestral.



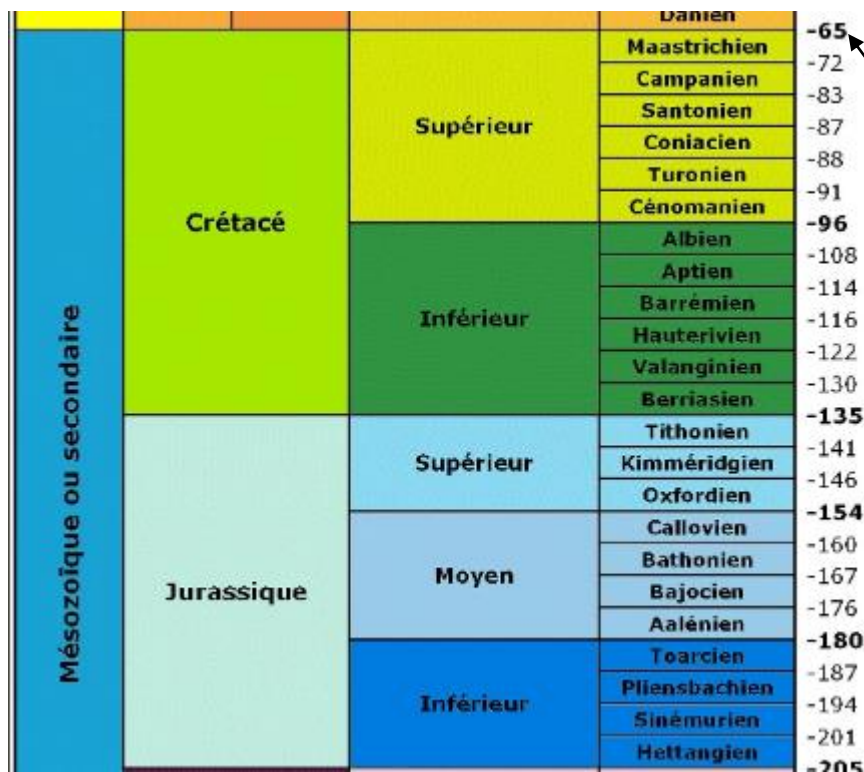
➤ **Répartition stratigraphique**

Familles et nbre de genres	Apparition	Extinction	Dernier (s) genre (s)
<b>Diceratidae (2)</b>	Oxfordien moy.	Valanginien sup.	Valletia
<b>Epidiceratidae (3)</b>	Oxfordien moy.	Valanginien sup.	Epidiceras Heterodicerias
<b>Requieniidae (12)</b>	Kimméridgien sup.	Maastrichtien	Apricardia
<b>Monopleuridae (12)</b>	Tithonien moy.	Maastrichtien	Monopleura ? Gyropleura Artigesia
<b>Polyconitidae (7)</b>	Barrémien sup.	Cénomaniens sup.	Polyconites
<b>Caprotinidae (2)</b>	Cénomaniens inf.	Cénomaniens sup.	Caprotina Chaperia
<b>Ichtyosarcolitidae (2)</b>	Albien inf.	Cénomaniens sup.	Ichtyosarcolites
<b>Caprinidae (8)</b>	Hauterivien inf.	Cénomaniens sup.	Schlosia Orthoptychus Sphaerucaprina Caprina
<b>Caprinuloideidae (17)</b>	Hauterivien sup.	Cénomaniens sup.	Cobbanicaprina
<b>Caprinulidae (4)</b>	Aptien inf.	Cénomaniens sup.	Caprinula Neocaprina
<b>Radiolitidae (59)</b>	Hauterivien sup.	Maastrichtien	Sauvagesia Distefanella Praeradiolites Biradiolites Lapeirousella Kuehnia Osculigera Chipasella Pseudokuehnia Huasteca Thyrastylon
<b>Hippuritidae (17)</b>	Turonien inf.	Maastrichtien	Pseudovaccinites Vaccinites Caribbea
<b>Trechmannellidae (3)</b>	Campanien sup.	Maastrichtien	Dictyoptychus
<b>Plagioptychidae (4)</b>	Turonien inf.	Maastrichtien	Plagioptychus Mitrocaprina
<b>Antillocaprinidae (15)</b>	Santonien sup.	Maastrichtien	Rudicaprina Antillocaprina Rotacaprina Stellacaprina Oligosarcolites Polysarcolites Parasarcolites Sawkinsonia Titanosarcolites Caenosarcolites

Tableau synoptique 1 Position stratigraphique des familles de rudistes élaboré d'après les informations données par T. Steuber, R. W. Scott, S. F. Mitchell et P. W. Skelton "*Stratigraphy and diversity dynamics of Jurassic-Cretaceous Hippuritida (Rudist bivalves)*" - 2016

Voir page suivante les repères chronologiques des différents étages mentionnés dans les colonnes deux et trois

## Repère chronologique



Extrait de l'échelle simplifiée des temps géologiques (les flèches, à droite définissent l'étendue des périodes à rudistes)

Familles (entre parenthèses = nbre de genres)	Durée en millions d'années (arrondie)	Nombre de derniers genres avant l'extinction de la famille	Pourcentage de genres disparus avant extinction de la famille
Diceratidae (2)	26	1	50%
Epidiceratidae (3)	26	2	34%
Requieniidae (12)	85	1	92%
Monopleuridae (12)	81	3	75%
Polyconitidae (7)	43	1	86%
Caprotinidae (2)	2	2	0%
Ichtyosarcolitidae (2)	23	1	50%
Caprinidae (8)	36	4	50%
Caprinuloideidae (17)	33	1	94%
Caprinulidae (4)	23	2	50%
Radiolitidae (59)	62	11	82%
Hippuritidae (17)	27	3	83%
Trechmannellidae (3)	6	1	0%
Plagioptychidae (4)	27	2	50%
Antilocaprinidae (15)	19	10	34%

Tableau synoptique 2 : Pourcentage de genres disparus dans chaque famille avant l'extinction de celle-ci et durée de vie de chaque famille

Globalement les rudistes ont vécu pendant environ 93 Millions d'années (de l'oxfordien moyen/supérieur au Maastrichtien supérieur)

### ➤ Crises écologiques

Trois grandes crises touchent les rudistes :

☞ À la période médio-aptienne il y a environ 117 Ma (commencée vraisemblablement au milieu de l'Aptien inférieur, sur ce sujet voir la thèse d'Aurélié Bonin "Relations entre les variations climatiques, les perturbations du cycle du carbone et les crises de la production carbonatée : Application au Crétacé inférieur" – 2011)

☞ À la limite des périodes cénomaniens et turoniens (environ -93,5 Ma)



☞ À la limite des périodes maastrichtienne et danienne (-65 Ma) (dite limite K/T)

### La crise médio-Aptienne

Les rudistes vivaient sur les plates-formes carbonatées auxquels ils étaient étroitement liés et une modification du cycle du carbone\* a donc une incidence directe sur leur milieu de vie (voir chapitre sur le biotope\*).

À la période aptienne, les eaux se refroidissent, des fluides pauvres en oxygène libre mais riches en nutriments et en sulfures seraient remontés en surface altérant profondément la biodiversité. Il est aussi possible qu'il y ait eu des changements géochimiques de la mer avec un excédent de dioxyde de carbone et une réduction du rapport magnésium/calcaire favorisant la bioprécipitation de calcite donc une répercussion sur la biominéralisation des coquilles, Cette perturbation aurait touché en priorité les rudistes dont la coquille était à dominante aragonitique sans affecté ceux à coquilles calcitiques (Cf **T. Steuber, R. W. Scott, S. F. Mitchell et P. W. Skelton "Stratigraphy and diversity dynamics of Jurassic-Cretaceous Hippuritida (Rudist bivalves)" – 2016**).

Ces événements auraient été combinés avec un épisode anoxique (diminution de la quantité d'oxygène).

Dans l'ensemble la répercussion sur les familles et les genres de rudistes aurait cependant été limitée comme le montre le tableau ci-dessous.

Familles concernées par la crise (entre parenthèses = nbre de genres)	Genres affectés par la crise Aptienne	Pourcentage des genres affectés par rapport au nbre total des genres
<b>Monopleuridae (12)</b>	Glossomyophorus Bicornucopina	16%
<b>Caprinidae (8)</b>	Offneria	13%
<b>Caprinuloideidae (17)</b>	Amphitriscoelus Oedomyophorus	12%
<b>Radiolitidae (59)</b>	Agriopleura	2%

### La crise limite Cénomanién-Turonien

Les causes semblent assez similaires à celles de la crise médio-aptienne, peut-être un événement anoxique de grande ampleur ou un refroidissement drastique (diminution de la concentration en CO<sub>2</sub> et de l'effet de serre), quoiqu'il en soit le cycle du carbone s'en trouve fortement perturbé (anomalies dans les rapports isotopiques de l'oxygène, du carbone et du manganèse).

Cette fois les familles de rudistes sont sévèrement impactées, au point que certaines disparaissent complètement, ainsi Ichtyosarcolitidae, Caprinidae, Caprinulidae, Caprotinidae et Polyconitidae soit 5 familles sur 15 que comptent les rudistes, ce qui est considérable.

Il semble que se soient plutôt les familles renfermant des genres à dominante calcitique qui ont tiré leur épingle du jeu en évitant l'extinction comme lors de la crise précédente mais en perdant, au passage, quelques genres, comme le montre le tableau ci-dessous.

Familles épargnées par la crise (entre parenthèses = nbre de genres)	Genres affectés par la crise Cénomanién/Turonien	Pourcentage de genres affectés par rapport au nbre total des genres
<b>Requieniidae (12)</b>	Kugleria	8%
<b>Monopleuridae (12)</b>	Araeopleura Simacia	17%
<b>Radiolitidae (59)</b>	Maghrebites Paronaites	3%

## La crise de la limite KT (Crétacé/Tertiaire)

### ↳ L'entre-deux crises

Du Turonien au Maastrichtien, les rudistes ne connaissent pas de crises majeures du fait d'une stabilisation de leur environnement et des rapports isotopiques. À partir du début du Turonien apparaissent de nouvelles familles : Hippuritidae, Plagiptychidae puis à la fin du Santonien, Antilocaprinidae et pendant le Campanien, Trechmannellidae.

### ↳ La crise de la fin du Maastrichtien

L'extinction massive qui s'est produite à la limite Crétacé/Tertiaire entraîne la disparition de 76% des espèces marines. On a tendance à croire que cette période sonne le glas brutal des rudistes, en fait cette extinction s'est produite tout au long des 3 derniers millions d'années de l'ère secondaire soit en -68 et -65 Ma.

L'extinction des rudistes s'est faite par paliers et a été asynchrone dans les différents biotopes de la planète.

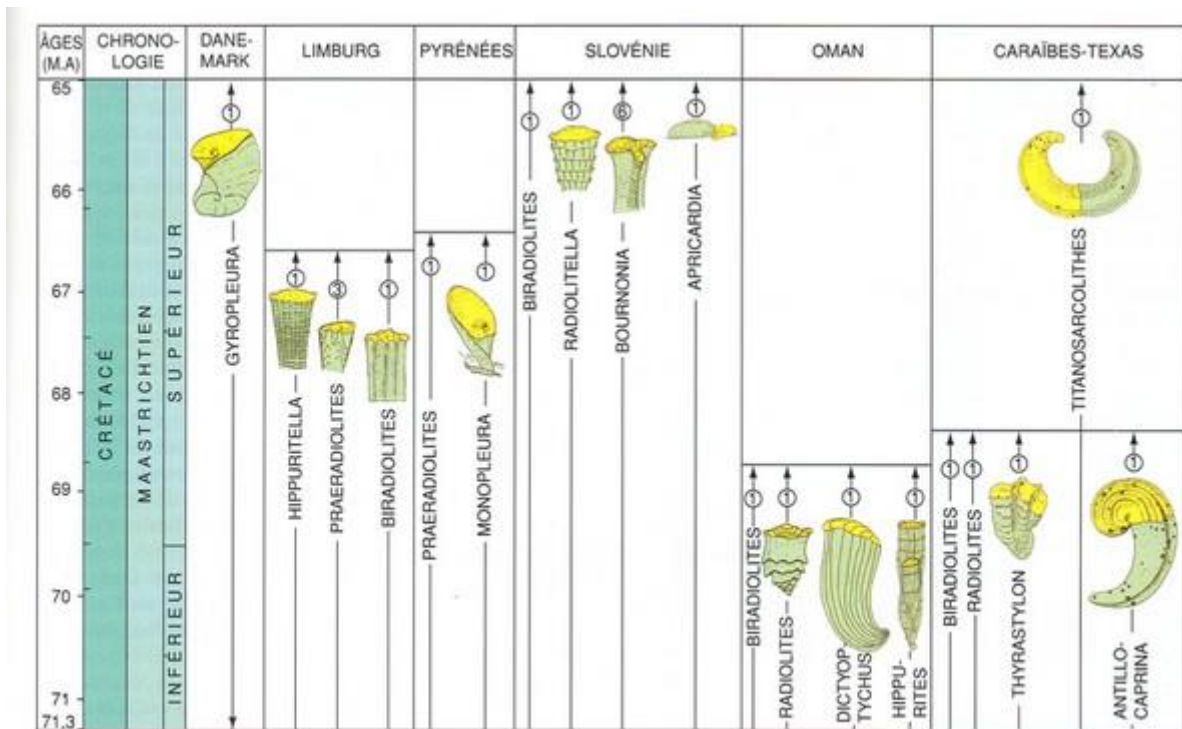
Lors du premier palier, se sont les rudistes du sud de la péninsule arabique et des Caraïbes qui disparaissent.

Lors du deuxième palier (environ -66 Ma) se sont ceux du Maastrichtien du Limbourg hollandais mais aussi ceux de l'arc pyrénéen qui se seraient éteints.

Lors du dernier palier (-65 Ma), se sont ceux du Danemark, du Texas, de la Slovénie et de l'Adriatique qui disparaissent.

Cette vision est à prendre avec prudence car elle correspond à la découverte dans ces régions de derniers spécimens situés juste à la limite K/T.

Il faut aussi relativiser l'ampleur de la catastrophe concernant l'ordre des Hippuritida puisque, sur 167 genres ayant existé seul 30 étaient encore présents au moment de la grande extinction soit environ seulement 19%.



5. L'EXTINCTION DES RUDISTES À LA FIN DU CRÉTACÉ s'effectue par étapes. À la limite Crétacé-Tertiaire, la diversité et la répartition géographique des rudistes étaient réduites (nombres d'espèces encadrés).

Tableau extrait du cours de SVT terminale S chapitre 7

### III. Morphologie et organisation interne des principales familles de rudistes, de leurs genres et espèces afférentes

#### 30) Le point sur un aspect de terminologie

Les rudistes présentent un grand nombre de forme et d'organisation interne. Les variations structurelles sont très importantes non seulement entre familles mais également au sein même d'une famille entre les genres et les espèces afférentes.

Avant de présenter les différences morphologiques, il est nécessaire de faire une mise au point sur le vocabulaire utilisé pour désigner les valves.

Comme nous l'avons vu précédemment les rudistes appartiennent à la classe des bivalves, c'est-à-dire des mollusques possédant deux valves distinctes, généralement asymétriques. Quand on évoque les valves des mollusques on parle de valve gauche et droite. Pour faire simple, la valve gauche renferme le corps de l'animal tandis que la droite sert de couvercle (voir photo ci-dessous). Les abréviations utilisées sont VG (valve gauche) et VD (valve droite).

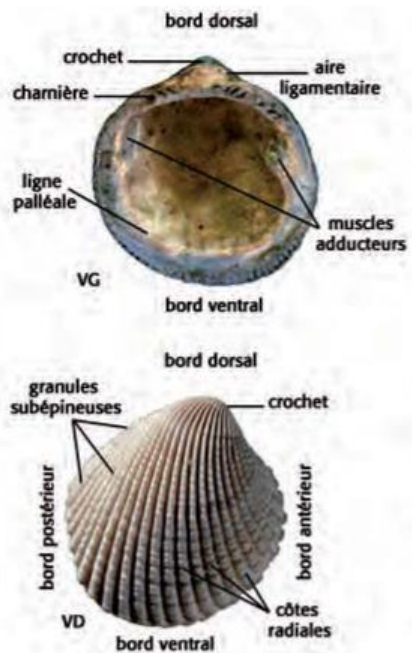


Photo tirée de Merle, Pacaud et Loubry "*Les motifs colorés résiduels des coquilles luténiennes du bassin de Paris*" - 2008

Quand il s'agit des rudistes tout se complique, c'est pourquoi il est utile de voir comment les principaux auteurs ont abordé cette difficulté afin d'obtenir une constante dans l'utilisation de la terminologie dans leurs phases descriptives. Les pionniers, pour la plupart naturalistes, ont été confrontés à des formes échappant aux schémas classiques des bivalves d'où leur embarras à les décrire.

Ainsi Picot de Lapeyrouse, en 1781, parle d'un tuyau surmonté d'un opercule, car vraisemblablement comme l'abbé Sauvage (en 1746) et Desmarets (en 1817) il n'a rencontré que des genres issus des familles Hippuritidae ou Radiolitidae.

C'est Lamarck le premier qui dans ses descriptions des Sphaerulites et des Radiolites utilise les terme de valve supérieure et valve inférieure dans son "Histoire naturelle des animaux sans vertèbres" paru en 1819 : "Coquille inéquivalve, orbiculaire, globuleuse, un peu déprimée en dessus, hérissée à l'extérieur d'écaillés grandes, subangulaires, horizontales. **Valve supérieure** plus petite, planulée, operculaire, munie en sa face interne de deux tubérosités inégales, subconiques, courbées et en saillie. **Valve inférieure** plus grande, un peu ventrue, à écaillés rayonnantes hors de son bord, ayant sa cavité obliquement conique, et formant d'un côté, par un repli de son bord interne, une crête ou une carène saillante." (Description du genre Sphaerulites, page 231 de l'ouvrage).

Alcide d'Orbigny reprendra à son compte la terminologie de Lamarck dans sa "Description zoologique et géologiques de tous les animaux mollusques et rayonnés" paru en 1847 : "Coquille fixe, testacée, de contexture fibreuse lamelleuse, irrégulière, conique ou déprimée. **Valve inférieure** oblique ou droite, fixée aux corps sous-marins par son crochet seulement, ou par toute sa surface, alors ou circulaire déprimée, ou conique plus ou moins élevée en cornet; couverte extérieurement de lames foliacées ou de côtes rayonnantes, souvent d'un sillon longitudinal, et terminée par des bords épais, foliacés, obliques vers le haut, vers le bas, ou horizontaux, couverts de ramifications fibreuses. **Valve**

**supérieure** plane, convexe, ou conique, à sommet subcentral, toujours plus petite que l'autre, marquée d'un sillon rayonnant et couverte de lames courtes, non perforée extérieurement et sans canaux intérieurs ; ses bords sont taillés en biseau. Point de ligament." (Description du genre Radiolites pages 194 et 195 de l'ouvrage).

En 1882, Munier-Chalmas dans "Études critiques sur les rudistes" lance une controverse en écrivant "...les noms de valve gauche et valve droite sont des termes qui ne peuvent indiquer que des rapports de position et qu'on ne doit y attacher aucun sens qui entraîne avec lui des caractères d'ordre zoologique, puisque la valve droite d'une Chame sénestre est bien incontestablement l'homologue de la valve gauche d'une espèce dextre. Il s'ensuit que les mots de valve droite et de valve gauche, sans être suivis d'un autre terme qui indique leur relation d'homologie, ne peuvent être utilisés dans un travail où l'on s'occupe de la morphologie générale des rudistes" (passage de l'ouvrage cité par Nikolaus Malchus en 1995)

Cette remarque, bien qu'intéressante, ne peut être généralisée à l'ensemble des familles de rudistes et ne propose aucune alternative terminologique.

Douvillé puis Toucas au début du XXème adoptent les termes "valve inférieure" et "valve supérieure", de même que G. Astre en 1932 et Antonini en 1938. Il semblerait que la terminologie change à la fin des années soixante comme en témoigne ce passage d'une publication de G. Astre en 1969 au sujet d'une Mitrocaprine d'Istrie "Le Caprinide en question est rapporté au genre Mitrocaprina, caractérisé à sa **valve gauche supérieure**, par une charnière de Plagiptychus et, dans le test, par des canaux polygonaux vers l'intérieur, des canaux radiants vers l'extérieur, à sa **valve droite inférieure**, par l'absence de tout canal.". On sent bien l'hésitation de l'auteur qui combine "gauche et supérieure" et "droite et inférieure". La même année on retrouve cette hésitation chez N. Karacabey au sujet de "Sur une espèce de Joufia Boehm prélevée dans la partie orientale de la Turquie" quand il écrit "La valve inférieure (droite)..... Valve supérieure (gauche)". Le même auteur, un an plus tard réutilise les termes valve inférieure et supérieure dans sa publication "Quelques espèces de Vaccinites et de Pironaea de l'Anatolie orientale" puis en 1974 il reprend la formulation de 1969 dans "Sur une nouvelle espèce de Colveraia Klinghardt et une nouvelle sous-espèce de Joufia Boehm enTurquie".

Deux ans plus tard (1976) Charvet, Decrouez et Polsak dans "Le Crétacé du Foniakos (Argolide, Grèce) : examen paléontologique, répercussions stratigraphiques, paléogéographiques et tectoniques" en décrivant un Neoradiolites parlent de "**La valve gauche (supérieure)** ressemble à un bonnet phrygien. **Valve droite (inférieure)** montrant l'ornementation finement costulée.", les deux terminologie sont, ici, à nouveau mélangées.

En 1984 Masse et Skelton dans "Glossomyophorus *costatus* nov. gen. nov. sp., Rudiste (Caprotinidae) nouveau de l'Aptien du domaine méditerranéen central et oriental" utilisent les termes "valve gauche" et "valve droite", "Son test costulé est constitué d'une **valve droite** rectiligne, tubulaire, pourvue d'une dent centrale unique. **La valve gauche** allongée et enroulée de manière lâche, possède deux dents subégales."

En 1989, Laviano dans sa publication "Paronella ? Ostunensis n. sp. from the upper cretaceous of Apulia (southern Italy)" évoque, dans sa description du genre, une valve fixe (AV = attached valve) et une valve libre (FV = free valve).

À partir des années 1990 les descriptions ont tendance à cristalliser les termes valve gauche (left valve) et valve droite (right valve). Cependant rien ne semble pourtant sanctuariser à se sujet, comme en témoigne le commentaire d'une photo d'Himeraelites par Steuber en 2002 "height of lower valve c. 6 cm" (Hauteur de la **valve inférieure**) tout comme Cestari dans sa thèse en 2008 "vista lateral ventral de la **valva inferior** de Distefanella"

### **En conclusion**

On peut donc, en quelque sorte, choisir la terminologie pour être le plus explicite possible d'une part et d'autre part pour s'adapter aux variétés de forme des familles de rudistes, certains genres plus aisément décrits en utilisant les notions "valve gauche" et "valve droite" et d'autres "valve supérieure" et "valve inférieure".

### 31) **Fichier descriptif des espèces types de chaque famille**

Pour chaque famille, il sera présenté l'espèce type avec les commentaires des principaux auteurs agrémentés de dessins et/ou de photographies afin de mettre en évidence les principales caractéristiques du genre. En fin de chapitre un récapitulatif visuel permettra de souligner les différences essentielles entre les familles.

Chaque famille (et son espèce type) fera l'objet d'une fiche à part entière.

#### **Quelques éléments pour faciliter la lecture et mieux appréhender les descriptions des auteurs**

Pour détailler la morphologie générale d'un rudiste (l'aspect externe) on utilise un vocabulaire adapté ce qui nécessite de maîtriser quelques définitions (on trouvera en annexe un lexique complet)

#### **Définitions concernant la structure externe**

**Apex** : Extrémité (supérieure ou inférieure) d'une coquille. Dans les descriptions le mot apex est le plus souvent utilisé pour désigner l'extrémité inférieure d'un rudiste de la famille des Hippuritidae ou des Radiolitidae.

**Umbo** : En biologie, l'umbo est un élément faisant saillie sur une pièce anatomique : sommet de la coquille des mollusques (umbo de bivalves), protubérance sur le chapeau de certains champignons, protubérance parfois épineuse sur les écailles des cônes de pin. Ce mot est principalement utilisé lors des descriptions des valves supérieures des genres appartenant aux familles des Hippuritidae et des Radiolitidae.

**Bord cardinal** : Limite principale d'une surface

**Cylindro-conique** : Cylindrique et terminé en cône.

**Dent cardinale** : Il s'agit de la dent principale de la charnière de type pachyodonte de la valve droite d'une Hippurite

**Fossette** : Cavité de petites dimensions ou légère dépression à la surface d'un os ou d'une autre structure anatomique

**Labre** : Bord externe d'une coquille univalve

**Lamelleuse** : Dont la structure est formée de lamelles, de feuillet. Pierre, roche, tissu lamelleux.

**Lamelliforme** : En forme de petite lame très mince ou de fin feuillet

**Nervuré** : Parcouru de lignes saillantes (comme sur le genre Vaccinites par exemple)

**Operculiforme** : En forme de couvercle

**Oscule** : Orifice par lequel les éponges rejettent l'eau.

**Pore** : Désigne une cavité ou anfractuosité dans un solide, un orifice débouchant sur une surface, un canal traversant une paroi. Les pores sont nombreux et de petites tailles. Ils permettent souvent l'écoulement de fluides mais pas nécessairement.

**Sinus** : Désigne une cavité à l'intérieur d'un solide

#### **Définitions concernant la structure interne**

**Arête ligamentaire** : Arête recevant le faisceau de tissu fibreux blanchâtre, très résistant, unissant les éléments d'une articulation.

**Apophyse myophore** : La protubérance d'une coquille adaptée pour la fixation d'un muscle

**Cavité principale** : En anatomie, vide occupé par des liquides ou des substances molles

**Cavité accessoire** : Petite cavité située entre les deux fossettes de la valve inférieure des rudistes (emplacement du ligament ?)

**Repli ligamentaire** : Pliure correspondant à la partie qui réunit les deux valves d'une coquille

**Test** : ce terme, utilisé principalement dans les descriptions de la structure interne, se décline en test externe et test interne

Pour détailler la structure interne d'un rudiste on utilise également couramment des abréviations afin d'alléger les représentations schématiques. Ces abréviations varient en fonction de la langue utilisée par l'auteur. On trouvera, page suivante, un tableau synoptique des principales abréviations en différentes langues (les plus fréquemment utilisées).



## TABLEAU SYNOPSIS DES ABRÉVIATIONS

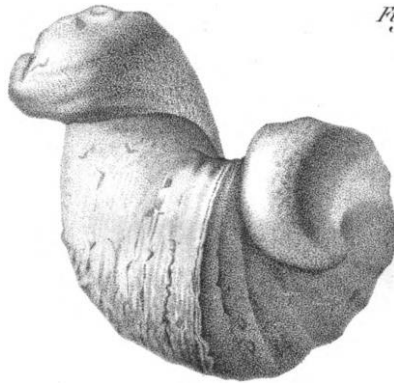
Langue	Valve droite	Valve gauche	Arête cardinale	1 <sup>er</sup> pilier	2 <sup>ème</sup> pilier	Dent cardinale postérieure	Dent antérieure	Dent médiane	Apophyse myophore postérieure	Apophyse myophore antérieure	Muscle antérieur	Test externe	Test interne	Cavité principale	Cavité accessoire
<b>Français</b>	<b>VD</b>	<b>VG</b>	<b>L</b>	<b>S</b>	<b>E</b>	<b>B</b>	<b>B'</b>	<b>N</b>	<b>mp</b>	<b>Non précisée</b>	<b>ma</b>	<b>t</b>	<b>i</b>	<b>D</b>	<b>O</b>
<b>Anglais</b>	<b>RV</b>	<b>LV</b>	<b>LC</b>	<b>P1</b>	<b>P2</b>	<b>pt</b>	<b>at</b>	<b>ct</b>	<b>pm</b>	<b>am</b>	<b>Non précisé</b>	<b>OL</b>	<b>IL</b>	<b>GC</b>	<b>AAC</b>
<b>Espagnol</b>	<b>VD</b>	<b>VI</b>	<b>L</b>	<b>P1</b>	<b>P2</b>	<b>Dp</b>	<b>Da</b>	<b>N</b>	<b>Mp</b>	<b>Ma</b>	<b>Non précisée</b>	<b>CE</b>	<b>CI</b>	<b>CC</b>	<b>CA</b>
<b>Italien</b>	VD	VS	cl	pp	sp	dp	da	dm	pm	pa	ma	se	si	cv	ca

**Morphologie**

➤ Genre principal **Diceras** (espèce type **Diceras arietinum**)

Coquille bivalve, inéquivalve, adhérente : à crochets coniques, très-grands, divergens, inégaux, contournés en spirale irrégulière. Une dent cardinale fort grande, épaisse, concave et auriculaire dans la plus grande valve. Deux impressions musculaires.

La dicérate ariétine est une coquille fossile, bivalve, fort épaisse, ventrue, un peu ridée en travers par la saillie de ses accroissemens divers, et dont les plus grands individus ont à peu près la grosseur du poing. Par sa figure, elle a une sorte de ressemblance avec l'*isocarde* qu'on nomme vulgairement cœur ou bonnet de fou. Ses deux valves sont fort inégales, comme tubéreuses, coniques, et ressemblent à deux cornes d'abondance contournées en spirale irrégulière, qu'on auroit unies ensemble par leur ouverture.



(Texte et dessin de Lamarck "*Sur la Dicérate, nouveau genre de coquillage bivalve*" Annales du muséum naturel pages 298 à 302 – 1805)

Coquille très épaisse, bivalve, irrégulière, cordiforme; valves inégales, ayant la forme de cornes.

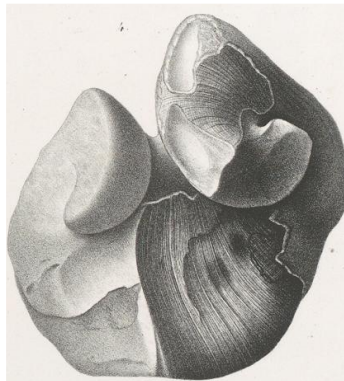
Test formé de trois couches; une dépression sur la face postérieure des valves, une seule côte interne.

Deux impressions musculaires. Dans ce genre de coquille l'une des valves est considérablement plus grande que l'autre, toutes deux sont recourbées en dehors, ce qui leur donne, particulièrement à la grande valve, l'apparence d'une corne de bélier et quelquefois d'une corne d'abondance.

La valve gauche n'est pas operculiforme\*, les bords de l'ouverture sont un peu sinueux.

La ligne de jonction des deux valves n'est pas une ligne droite, elle est presque toujours plus ou moins concave du côté de la petite valve, c'est-à-dire que la plus grande valve empiète sur la petite.

(A. Favre "*Observations sur les Diceras*" 1843)



(Texte et dessin de A. Favre "*Observations sur les Diceras*" – 1843)

Coquille épaisse, inéquivalve, fixée par le sommet d'une valve; crochets saillants, parfois très longs, enroulés, contournés, prosogyres; bord cardinal très épais; valve  $\alpha$  libre ou fixée\*, portant une fossette cardinale antérieure....valve  $\beta$  libre ou fixée\*,

munie d'une faible cavité à sa base, et une fosse cardinale arquée; ligament externe, logé dans une rainure du bord cardinal postérieur, contournant plus ou moins les crochets ; impressions des adducteurs très distinctes....Le test, en grande partie de structure porcelainée, est recouvert, sur les échantillons bien conservés, d'une couche superficielle, fibreuse, prismatique, s'exfoliant facilement (Zittel). Les moules montrent un ou deux sillons profonds correspondant aux lames myophores internes.

\*  $\alpha$  ou la valve  $\beta$ . Chez le *Diceras arietinum* la valve  $\alpha$  droite est fixée et la valve  $\beta$  gauche est libre; chez le *Diceras sinistrum*, Deshayes, on constate une disposition inverse.

(P. Fischer "*Manuel de Conchyliologie et de paléontologie conchyliologique*" p.1050/1051 1881)

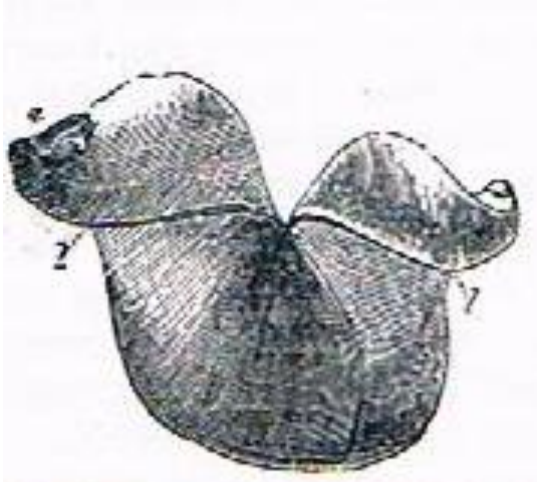


Fig. 792. — *Diceras arietinum*, Lamarck. Individu dont les deux valves sont réunies; a, point d'attache de la valve droite a, fixée; l, l, rainure du ligament (Woodward). 1/2.

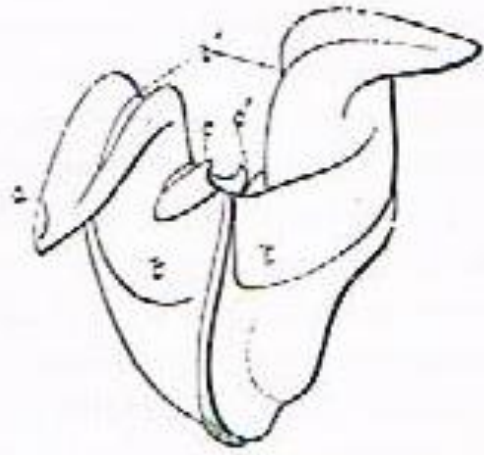
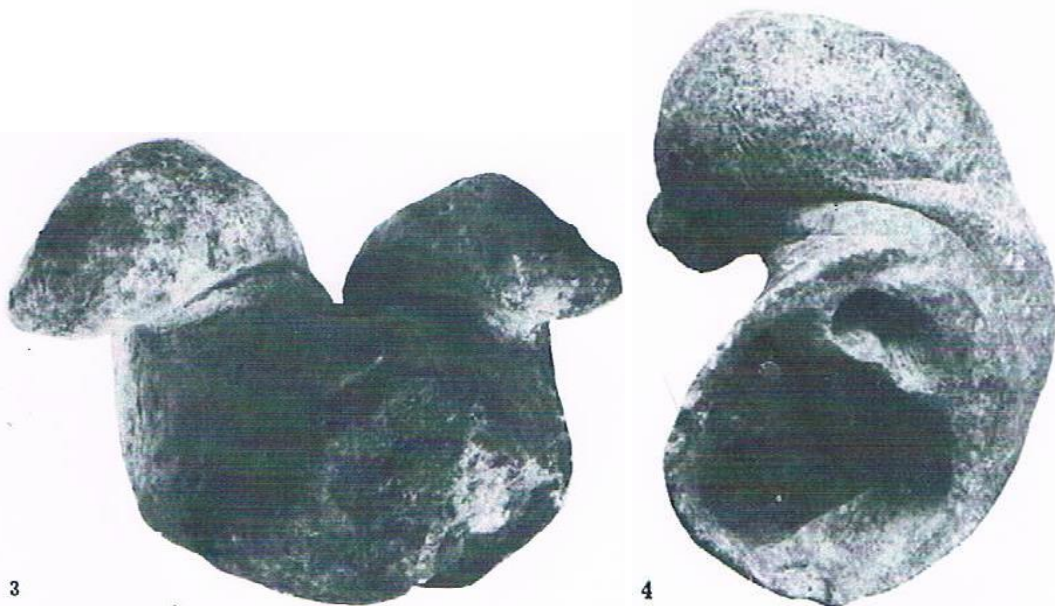


Fig. 793. — Moule interne de *Diceras arietinum*, Lamarck. a, point d'attache de la valve fixée; l, rainure ligamentaire; c, c', fossettes cardinales; f, f, sillons produits par les lames myophores (Woodward). 1/4.

(Dessins présenté par Fischer d'après Woodward)

Shells large, inequivalved, attaching to the substratum with the right valve. In some cases, attachment area is very small, situated on the beak of the right valve....Muscle scars strongly developed in both valves. Ligament grooves narrow, more or less deep, running over the outer surface of valves, from the beak to the end of the posterior hinge margin (*Coquilles grandes, inégales, se fixant au substrat par la valve droite. Dans certains cas, la zone de fixation est très petite, située sur le bec de la valve droite. Empreintes musculaires fortement développées dans les deux valves. Rainures ligamentaires étroites, plus ou moins profondes, s'étendant sur la surface externe des valves, du bec à l'extrémité du bord postérieur de la charnière*).

(L. Karczewski tiré de "*Upper jurassic rudistae of the margin of the holy cross mountains, Poland*" p.424-431 – 1969, accompagné de sa traduction)



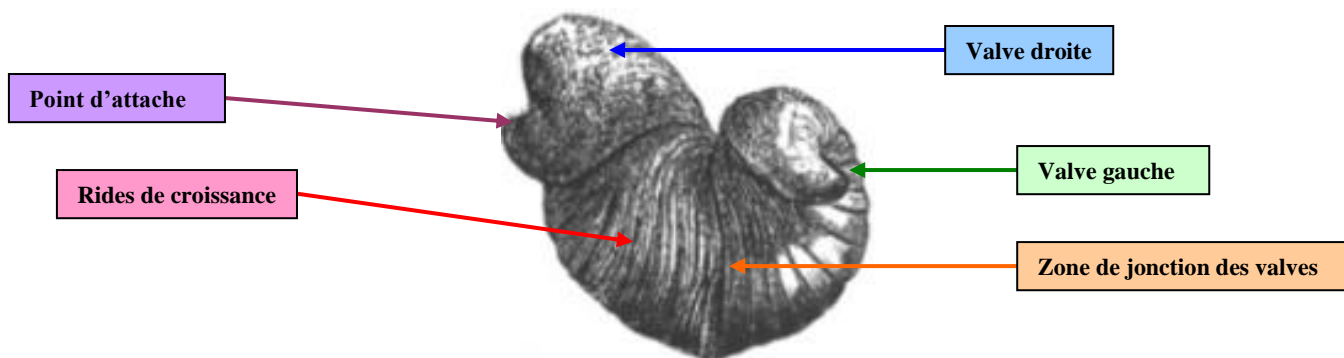
(Photos de L. Karczewski Planches IV et III de sa publication, à gauche vue d'ensemble, à droite vue de la valve droite)

## Commentaires

Pour décrire le genre *Diceras*, les notions de valve droite et gauche sont utilisées, difficile de faire autrement puisque les deux valves sont sur le même plan.

*Diceras* est un petit rudiste dont la taille n'excède pas 10cm.

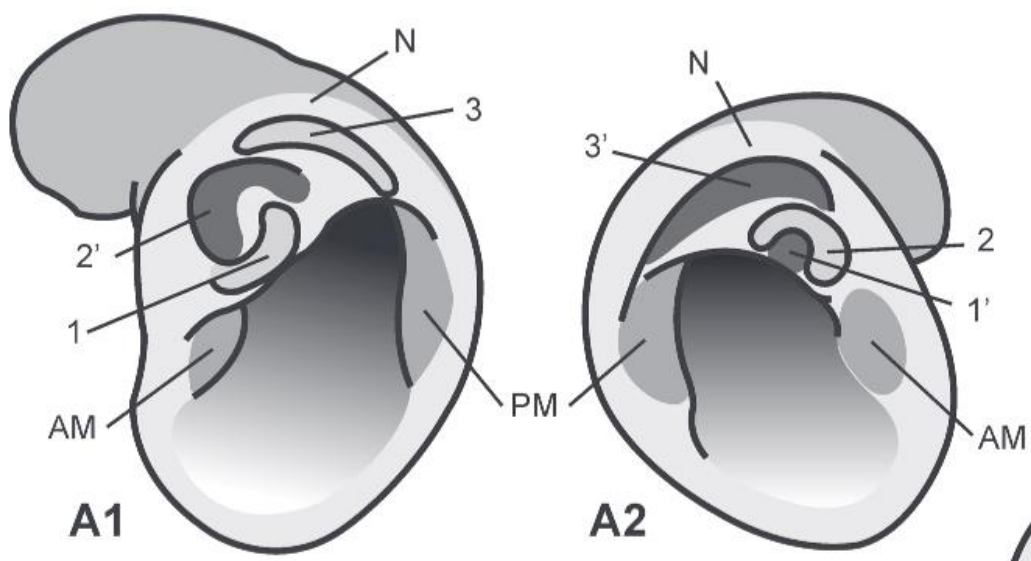
Sur les valves on remarque des plis de croissance, rarement évidents sur la plupart des spécimens qui sont lisses (à cause sans doute d'une altération du test due à l'érosion).



Dessin présenté par Cyril Langlois dans son document "*Bivalves : Rudistes*" - 2006

Attention à l'aperçu visuel, les auteurs se positionnent comme le fossile pour déterminer laquelle des valves est la droite et laquelle est la gauche, alors que la tendance naturelle est de situer les éléments tels que nous les voyons, donc à l'inverse (ce que l'on voit à gauche nous semble être la valve gauche et ce que l'on voit à droite, la valve droite). Cela a son importance pour éviter les confusions quand on parle de la zone de fixation par exemple.

## **Structure interne**



Dessin de la structure interne du genre *Diceras* tiré de Simon Schneider "*The northernmost Jurassic rudists: A revision of the Diceratidae and Epidiceratidae (Bivalvia: Hippuritida) from the Korallenoolith Formation of northern Germany*" – 2015

A1 = Valve droite

A2 = Valve gauche

AM = Apophyse myophore antérieure

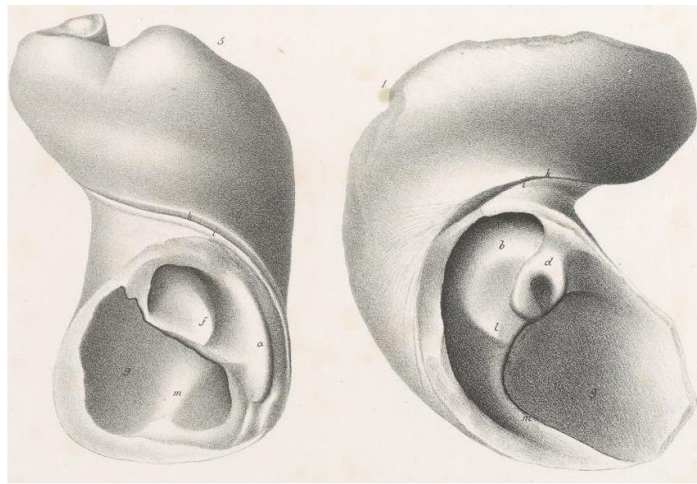
PM = Apophyse myophore postérieure

1, 2 et 3 = Dents de charnière

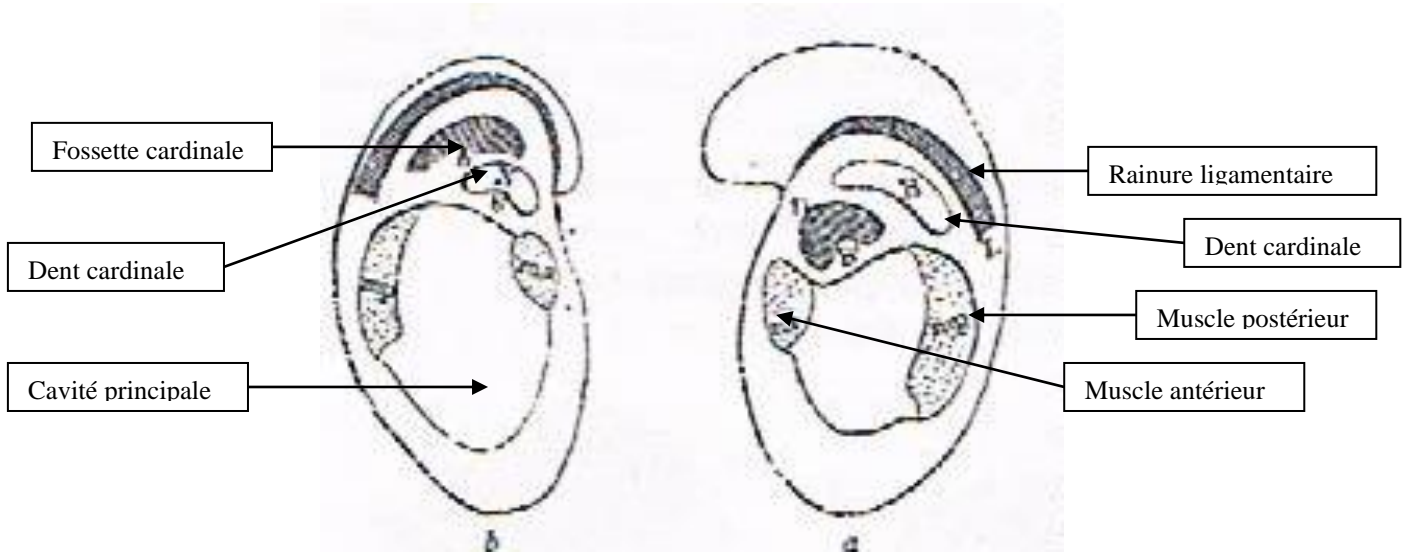
1' et 2' = Alvéoles dentaires

N = Nymphe (Etroite plateforme ou ride s'étendant chez certaines formes en arrière du crochet le long du bord dorsal de chaque valve et servant à l'insertion du ligament externe)





Dessin de la structure interne de *Diceras arietinum* tiré de A. Favre "*Observations sur les Diceras*" - 1843



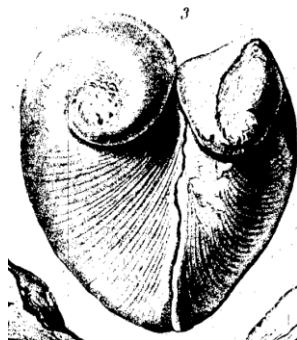
Dessin de la structure interne du genre *Diceras* tiré de P. Fisher "*Manuel de conchyliologie et de paléontologie conchyologique*" – Tome III - 1881



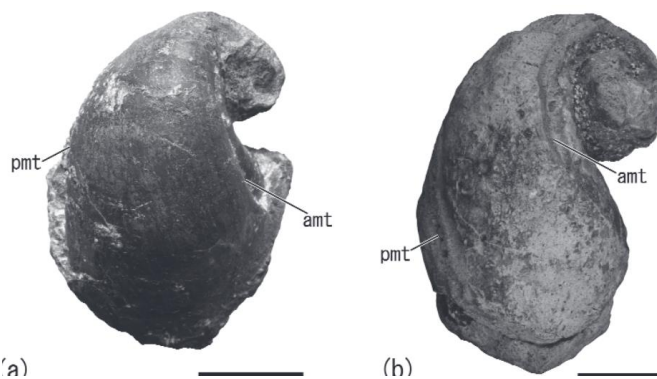
**Morphologie**

➤ Genre principal **Epidiceras** (Espèce type **Diceras *sinistrum***)

Les coquilles des Epidiceratidae sont sous-équivalves à inéquivalves, avec l'axe d'enroulement de chaque valve orienté à un angle élevé par rapport au plan commissural de telle sorte que les umbos\* s'enroulent vers l'extérieur. En outre, Epidiceras a généralement des coquilles sous-égales, la valve libre droite étant légèrement plus petite que la valve gauche attachée. (S. Schneider "*The northern most Jurassic rudists: A revision of the Diceratidae and Epidiceratidae (Bivalvia: Hippuritida) from the Korallen oolith Formation of northern Germany*" – 2015 Traduit de l'anglais)

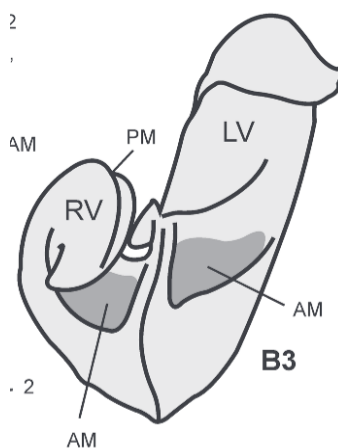


Epidiceras sous le nom de *Diceras sinistra*, dessin de Deshayes tiré de "*Traité élémentaire de conchyliologie*" – 1839/1853



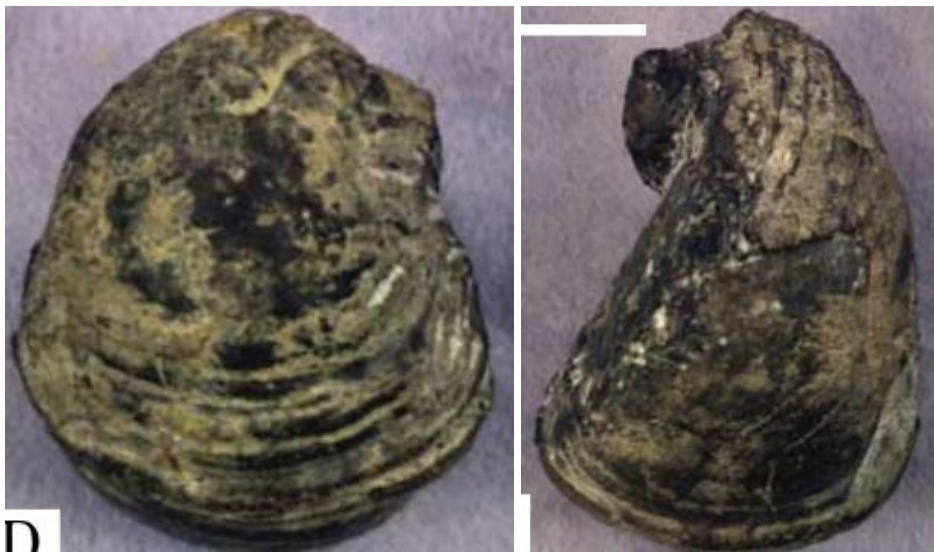
Valve droite d'*Epidiceras speciosum*, Photos de Sano et Skelton tirée de "*Epidiceras (Bivalvia, Hippuritoidea) from the Tithonian-Berriasian Torinosu-type Limestones of the Sakawa Area, Southwest Japan*" – 2010

pmt = Trace de l'apophyse myophore postérieure  
amt = Trace de l'apophyse myophore antérieure



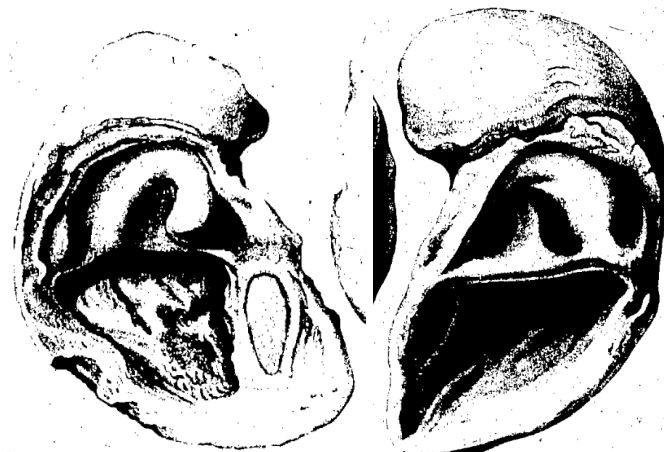
Dessin d'tiré de Simon Schneider "*The northernmost Jurassic rudists: A revision of the Diceratidae and Epidiceratidae (Bivalvia: Hippuritida) from the Korallenoolith Formation of northern Germany*" – 2015

LV = Valve gauche  
RV = Valve droite  
AM = Myophore antérieur  
PM = Myophore postérieur

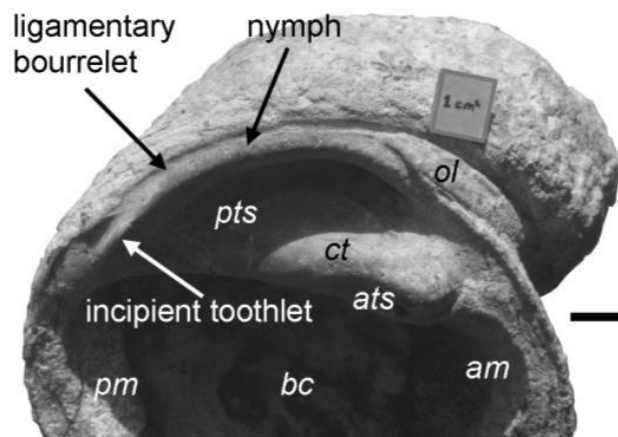


Valves droite et gauche d'*Epidiceras guirandi*, photos de Skelton tiré de "*Late Jurassic-earliest Cretaceous rudists from the Torinosu-type limestones in Southwest Japan - preliminary report*" - 2015

**Structure interne**

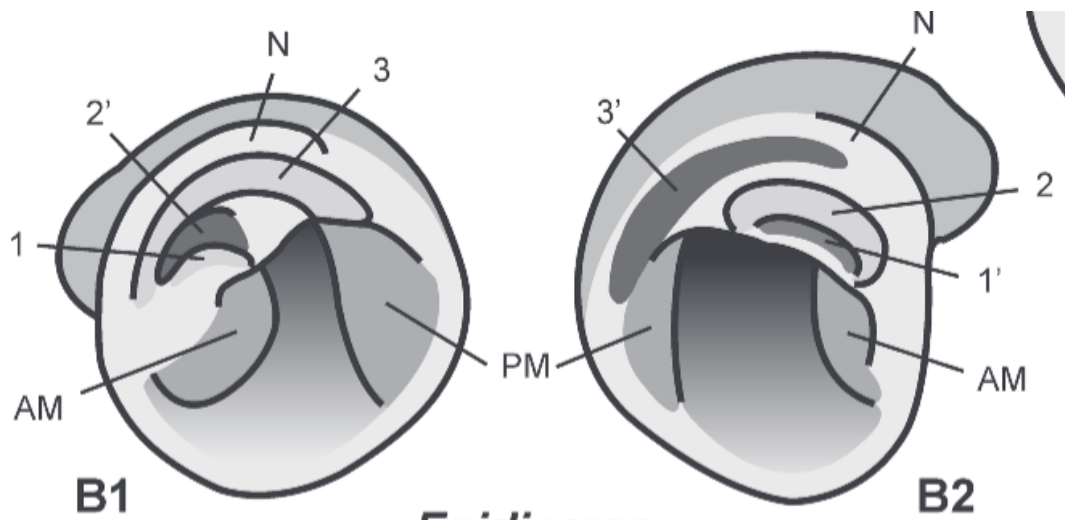


Dessin de la structure interne des valves d'*Epidiceras* d'après Deshayes tiré de "*Traité élémentaire de conchyliologie*" - 1839/1853



Structure interne de la valve gauche d'*Epidiceras sinistrum*, photo de Skelton tiré de "*Rudist classification for the revised Bivalvia volumes of the Treatise on Invertebrate Paleontology*" - 2013

- ol = Test externe
- pts = Dent cardinale postérieure
- ct = Dent médiane
- ats = Dent antérieure
- bc = Cavité principale
- pm = Apophyse myophore postérieure
- am = Apophyse myophore antérieure



Dessin schématique de la structure interne d'*Epidiceras* d'après S. Schneider " *The northernmost Jurassic rudists: A revision of the Diceratidae and Epidiceratidae (Bivalvia: Hippuritida) from the Korallenoolith Formation of northern Germany*" – 2015

1, 3 = dents de charnière

1', 2' et 3' = alvéoles dentaires

N = nymphe

AM = myophore antérieur

PM = myophore postérieur

B1.= Coquille de la valve droite de l'intérieur

B2.= Coquille de la valve gauche de l'intérieur

**Morphologie**

➤ Genre principal **Requienia** (Espèce type **Chama ammonia**)

Comme on le sait, la valve supérieure de *Requienia ammonia* est fortement enroulée en deux tours de spire. Le sommet du crochet se localise dans la région dorsale de la valve supérieure qui, toujours operculiforme\*, est plate ou parfois même concave.

La valve inférieure, plus variable à cause de la fixation, est pourvue d'un crochet bien caractérisé, d'enroulement assez lâche. (**V. Paquier**).

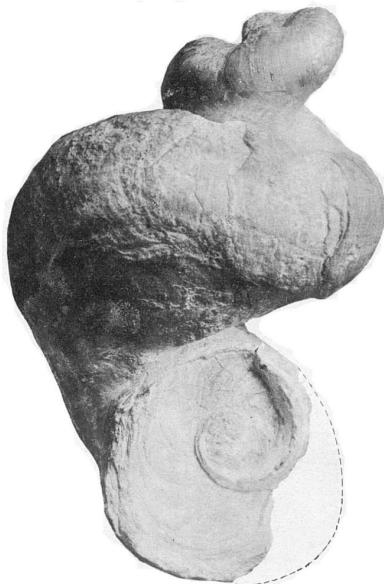
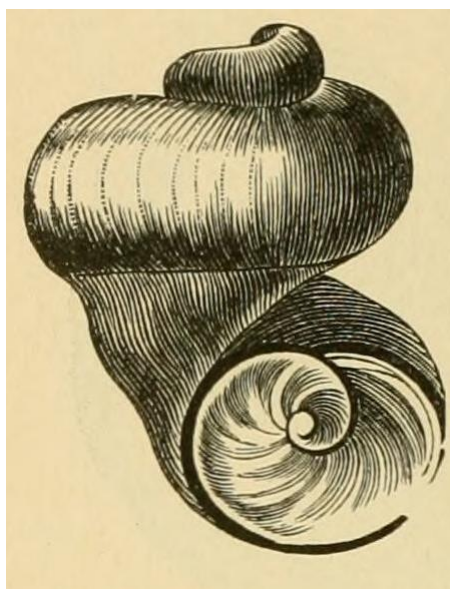


Photo de V. Paquier tirée de "*Les rudistes urgoniens*" – 1903

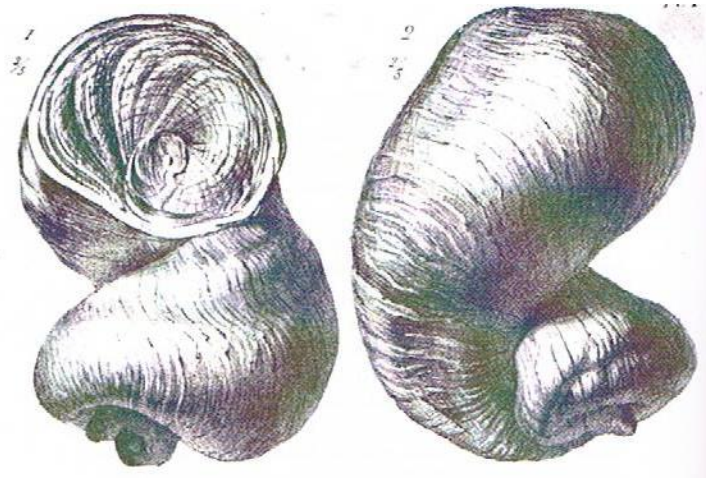


*Requienia ammonia*, dessin de Karl A. von Zittel tiré de "*Grundzüge der Paläontologie (Paläozoologie)*" - 1903

Cette coquille est excessivement inéquivalve. Sur son côté postérieur, la valve inférieure est un peu aplatie et comme canaliculée. Sur le côté opposé, il existe toujours trois sillons obsolètes, dans l'intervalle desquels les stries concentriques, qui ornent la valve, affectent une forme sinueuse.

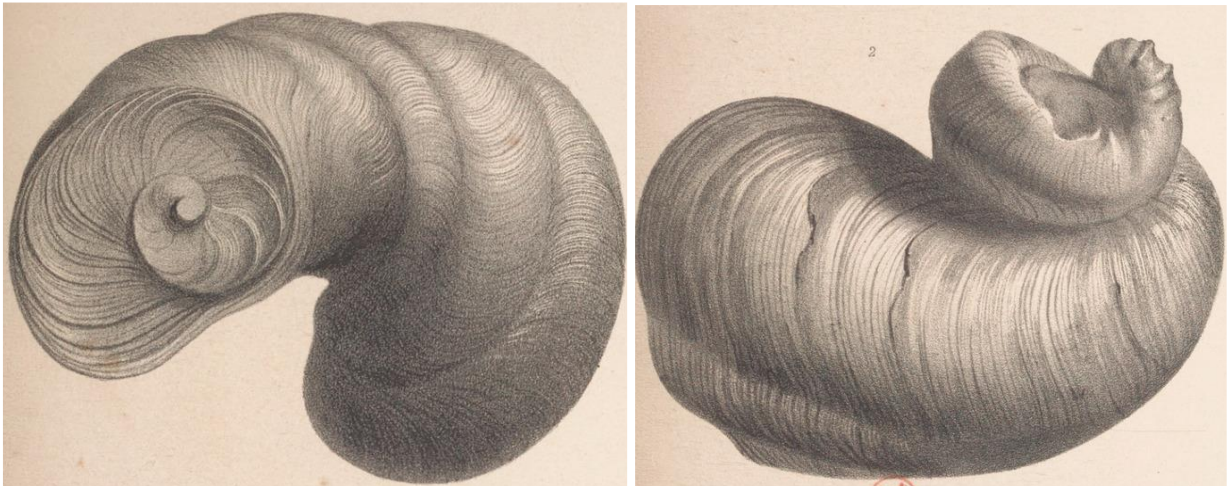
Dans le jeune âge, la coquille présente, du côté postérieur, un véritable canal spiral qui détermine la formation d'une carène. Du côté antérieur, les sinuosités des stries concentriques correspondent à un large sillon et à une côte obtuse. (**P. Matheron**)



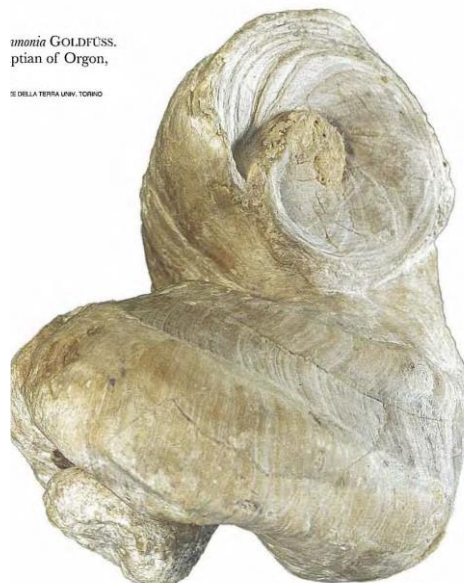


Dessin de Matheron tiré de "*Catalogue méthodique et descriptif des corps organisés fossiles du département des Bouches-Du-Rhône et lieux circonvoisins*" – 1842

Coquille épaisse, contournée, lisse, marquée seulement de quelques lignes d'accroissement. Valve inférieure très grande, non carénée, contournée en corne de bélier à deux ou trois tours de spire ; deux sillons internes se remarquent près du bord. Valve supérieure operculaire, plane ou excavée, ornée d'une spirale superficielle. Le moule intérieur n'indique pas de lames intérieures. (A. D'Orbigny).



*Requienia ammonia*, dessin de Delarue pour d'Orbigny tiré de "*Paléontologie française : description zoologique et géologique de tous les animaux mollusques et rayonnés fossiles de la France, Terrains crétacés. Tome premier-tome sixième. Série 1, Crétacés, Tome 4, Brachiopodes, Atlas*" – Planche 578 - 1851



*Requienia ammonia* photo tirée de Cesari et Sartorio "*Rudists and facies of the periadriatic domain*" – 1995

Chez les requièniiformes la coquille n'est plus simplement appuyée sur son substrat mais s'y enfonce par vissage plus ou moins accentué, dès lors les flancs antérieurs et postérieurs sont relativement symétriques. Ces formes développent, conformément au sens d'enroulement, des myophores postérieurs plus importants ou d'extension égale à celle des myophores antérieurs. (JP. Masse "*L'évolution des Requièniidae (Rudistes) du Crétacé inférieur : caractères, signification fonctionnelle, adaptative et relations avec les modifications des paléoenvironnements*")

### Structure interne

*Valve Inférieure* — Les impressions myophores, tout à fait superficielles, sont impossibles à délimiter sur une valve préparée. Seul, l'examen des moules internes siliceux d'Api, permet d'être fixé à ce sujet. On voit alors que l'impression antérieure occupe la moitié de la longueur du flanc antérieur à partir du plancher cardinal. La postérieure, plus réduite, est disposée dans l'angle formé par le bord de ce plancher et la paroi de la valve.

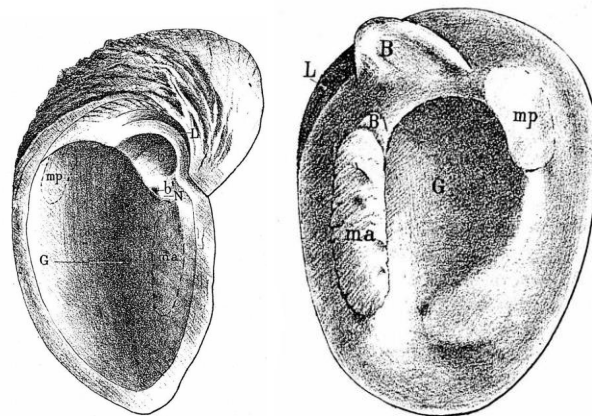
L'appareil cardinal est excessivement réduit et se compose d'un plancher cardinal très mince sur le bord duquel se développe, du côté antérieur, une saillie longitudinale qui représente la dent médiane N: la fossette antérieure V (que nous avons trouvée assez nette chez *Matheronia* est ici totalement absente).

La fosse postérieure *b* comprend la plus grande partie du plancher cardinal et s'étend peu au-dessous du bord de la coquille. La surface inclinée constituée par la face dorsale de la saillie représentant la dent médiane porte des cannelures courbes transversales, dirigées parallèlement au bord dorsal tout comme cela s'observe sur la valve gauche de *Vulletia* et particulièrement de *V. Tombecki* Mun.-Chalm. Le ligament occupe une rainure striée transversalement, qui court sur le bord postérieur de la coquille.

*Valve supérieure.* — La cavité umbonale est assez développée et se prolonge assez avant dans le crochet. Parallèlement au bord postérieur s'élève une crête sur laquelle, peu avant la naissance du plancher cardinal, l'impression myophore antérieure inclinée vers l'extérieur marque une dépression assez nette.

L'appareil cardinal, moins robuste que chez *Matheronia* comme l'a très justement fait remarquer M. Douvillé, se compose d'une dent antérieure B', dressée obliquement, de contour ovale et proportionnellement plus développée que chez *Matheronia*.

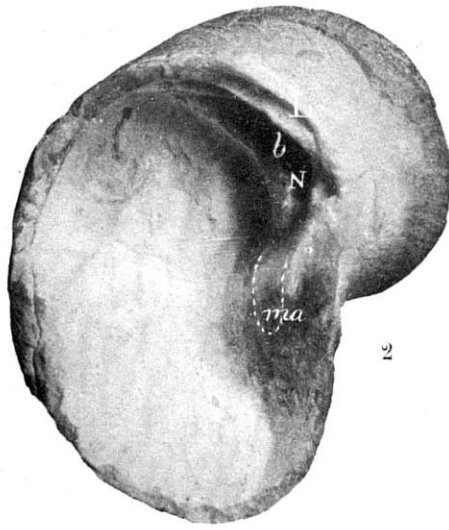
De même que chez *M. Virginiae*, il n'y a pas, à proprement parler, de fossette antérieure *n* individualisée ; la dent correspondante N, peu saillante, se loge dans l'intervalle compris entre les deux dents de La valve libre. La dent postérieure B, beaucoup plus large à sa base que chez *M. Virginiae*, mais plus mince, présente un contour externe sensiblement semi-circulaire et son sommet dépasse à peine, en projection, le bord de la valve. Sa saillie est peu considérable. (V. Paquier)



*Matheronia virginiae*, valve inférieure et supérieure, Dessin de V. Paquier tiré de "*Les rudistes urgoniens*" - 1903

- mp = Impression myophore postérieure
- ma = Impression myophore antérieure
- L = Rainure ligamentaire (≈ arête ligamentaire ?)
- b' = Fossette antérieure
- N = Dent médiane
- G = Cavité d'habitation (≈ cavité principale)
- B = Dent cardinale postérieure
- B' = Dent antérieure

Les auteurs (mis à part Paquier, voir page suivante) ne présentent que rarement les valves internes et encore moins avec des indications, c'est pourquoi il a été retenu l'espèce *Matheronia virginiae* dont la structure interne se rapproche le plus de *Requienia ammonia*.



**Requienia ammonia, valve supérieure (≈ valve gauche), photo de V. Paquier tiré de "*Les rudistes urgoniens*" Planche IV - 1903**

- ma = Impression myophore antérieure
- N = Fosse cardinale médiane
- b = Fossette cardinale postérieure
- L = Rainure ligamentaire



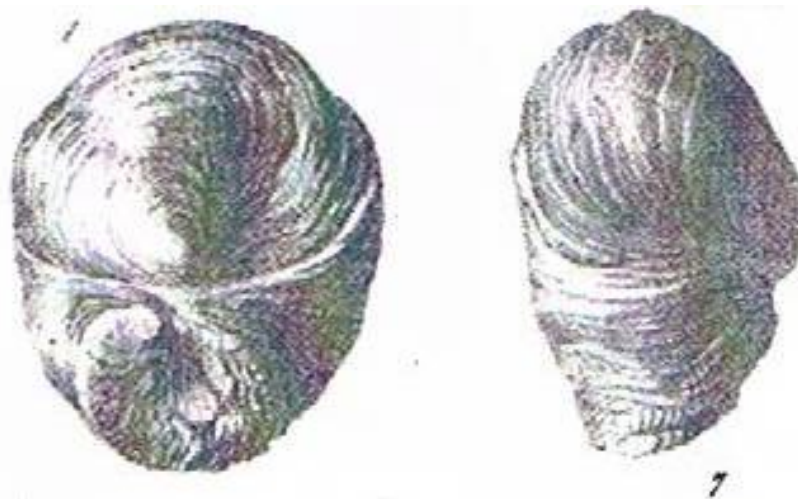
**Morphologie**

➤ Genre principal **Monopleura** (Espèce type : **Monopleura varians**)

Coquille irrégulière, inéquivalve, plus ou moins allongée, composée de deux valves disposées en cônes obliques, inclinant d'un même côté, tantôt spirales dans toute leur longueur, tantôt spirales seulement vers les sommets.

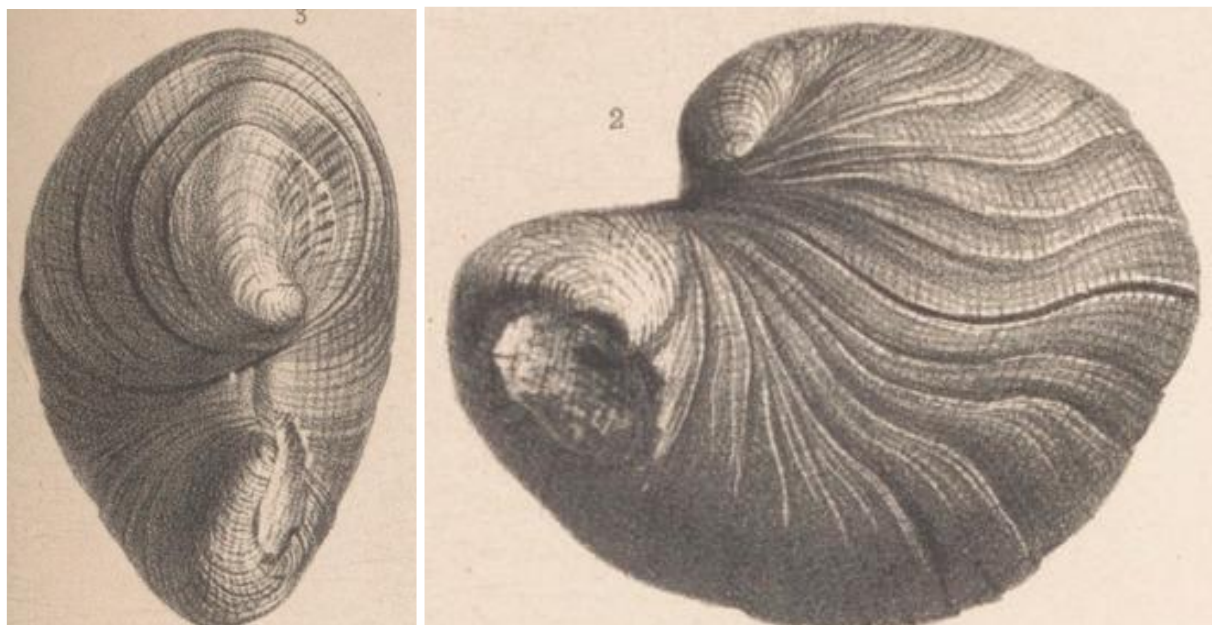
Valve inférieure fixée par le côté, ayant sa cavité obliquement conique, formant du côté cardinal, par un repli de son bord interne, une petite crête ou carène interne et présentant, en outre, vers la base du cône, à la suite de cette carène, plusieurs petites cavités coniques. Sur la partie dorsale de la valve, une côte longitudinale.

Valve supérieure en cône surbaissé dont le sommet est rapproché du bord cardinal. Charnière inconnue, texture fibreuse (**P. Matheron**)



**Monopleura varians** dessin de P. Matheron tiré de "*Catalogue méthodique et descriptif des corps organisés fossiles du département des Bouches-Du-Rhône et lieux circonvoisins*" – 1842

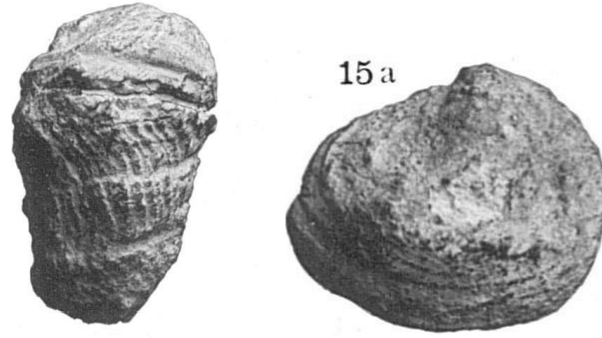
Coquille ovale, irrégulière, ornée partout de fines stries longitudinales; valve inférieure un peu plus grande que l'autre, épaisse, oblique, à crochet un peu contourné obliquement; valve supérieure convexe, peu anguleuse, à crochet latéral ; le côté interne est plus déprimé que l'autre. (**A. d'Orbigny**)



**Monopleura varians** sous la dénomination **Caprotina varians**, dessin de Delarue pour d'Orbigny tiré de "*Paléontologie française : description zoologique et géologique de tous les animaux mollusques et rayonnés fossiles de la France, Terrains crétacés. Atlas*" – Planche 580 – 1851



Comme je l'ai indiqué plus haut cette espèce est caractérisée par sa forme générale arrondie, aussi bien dans la section que dans la convexité assez régulière de la valve supérieure. Les valves sont presque toujours décortiquées ; les couches externes ne sont conservées que tout à fait exceptionnellement et sur la valve inférieure ; celle-ci paraît être ornée de côtes moins régulières, plus larges et moins saillantes que dans l'espèce précédente (*Monopleura michaillensis* NDLR) (H. Douvillé)



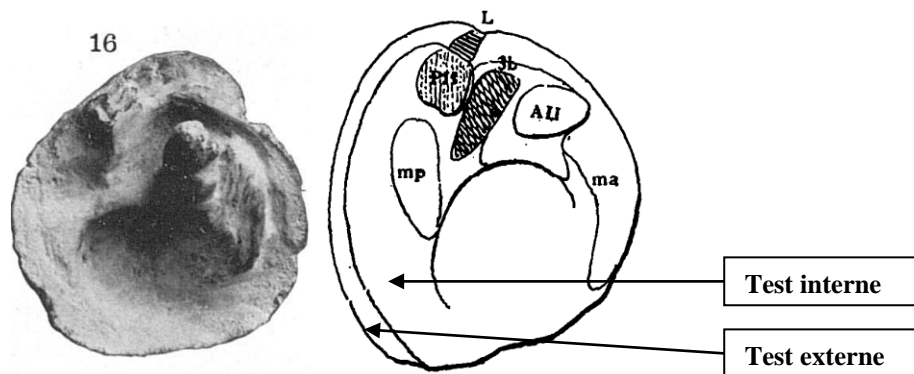
*Monopleura varians*, photos des deux valves en connexion et de la valve supérieure, de Douvillé tirées de "*Le Barrémien supérieur de Brouzet – Troisième partie, les rudistes*" Planche III, figures 12 et 15a - 1918



*Monopleura varians* photo de P. Masse tirée de "*Homopleura new genus (Hippuritida, Monopleuridae) and the origin of the Polyconitidae*" – 2019

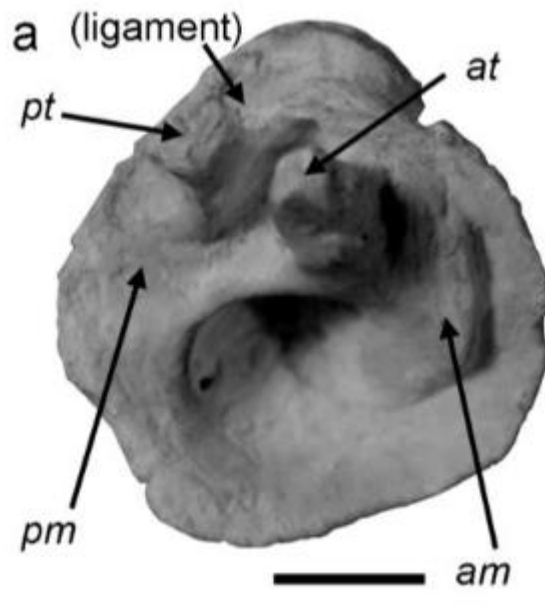
### Structure interne

"Sur l'autre valve (valve supérieure) on distingue une forte dent plus ou moins arrondie AU, puis au centre une large fossette 3 b' et du côté postérieur une dent marginale PII plus petite, qui supporte sur sa face antérieure la terminaison de la bande du ligament; celle-ci en s'imprimant dans la dent lui donne quelquefois une forme bilobée. Les muscles sont supportés par des épaissements des valves, et les impressions musculaires sont dans le prolongement des planchers cardinaux" (Douvillé)



*Monopleura varians* photo de la valve supérieure à gauche et dessin de la valve supérieure de *Monopleura marcida* à droite tirés de Douvillé "*Le Barrémien supérieur de Brouzet – Troisième partie, les rudistes*" Planche III fig.16 – page 12 fig.3 - 1918

- L = Rainure ligamentaire
- mp = Impression myophore postérieure
- ma = Impression myophore antérieure
- 3b = Dent
- AII = Dent



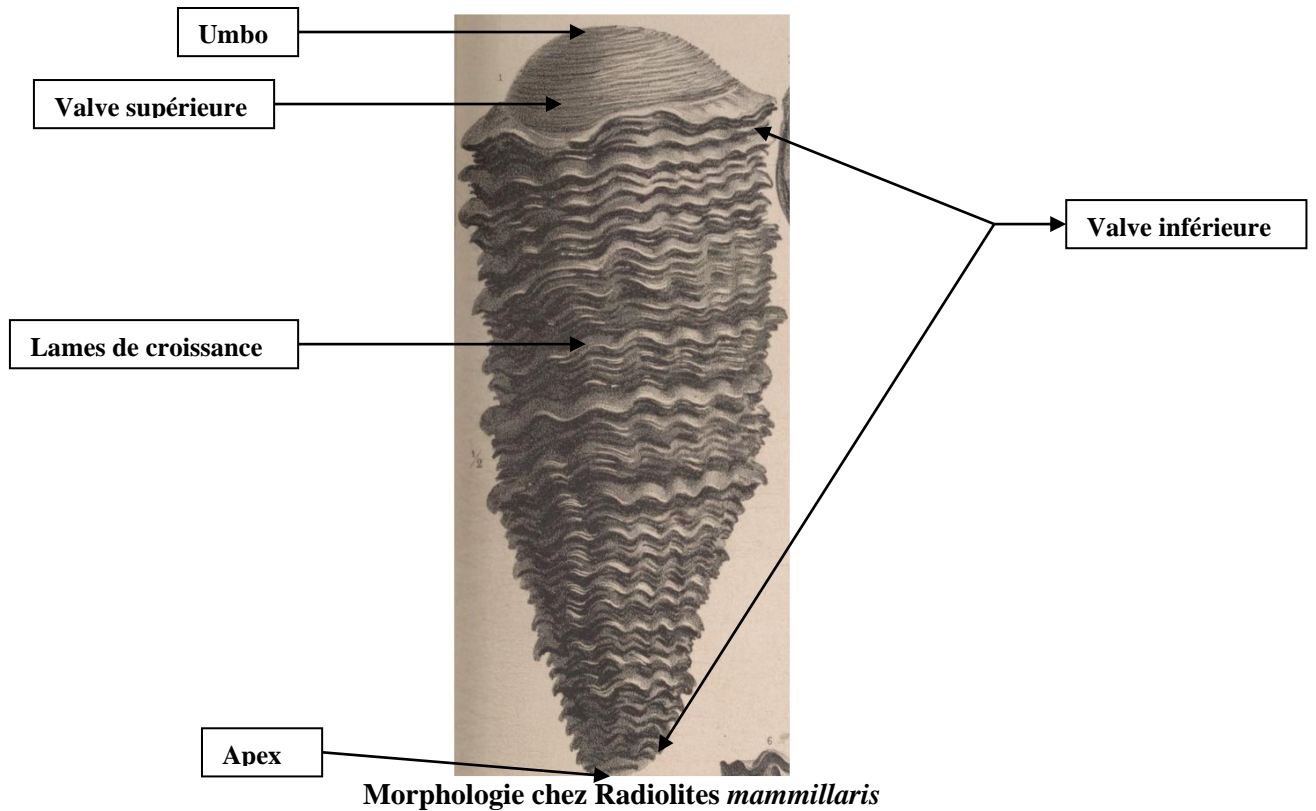
*Monopleura varians*, structure interne de la valve supérieure (valve gauche) photo de Skelton tirée de "*Rudist classification for the revised Bivalvia volumes of the 'Treatise on Invertebrate Paleontology'*" fig.5, page 15 - 2013

- pm = Myophore postérieur
- am = Myophore antérieur
- at = Dent antérieure
- pt = Dent postérieure
- (ligament) = Arête ligamentaire

**Morphologie**

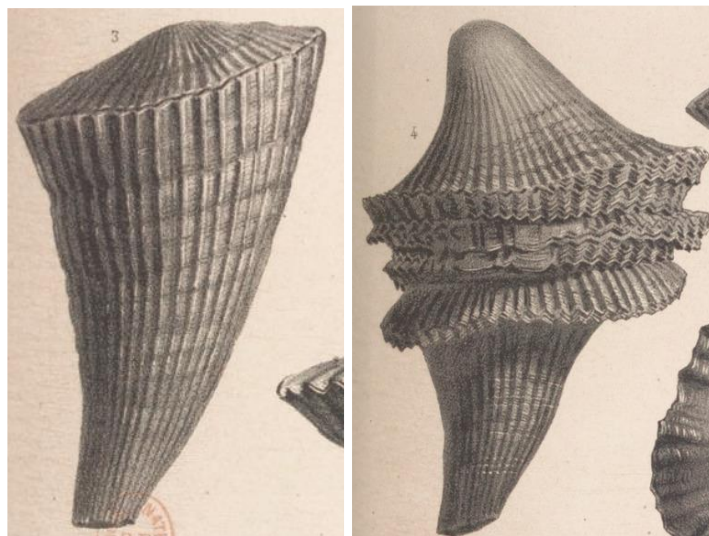
☞ **Principaux genres**

➤ Genre **Radiolites** (Espèce type *Ostracites angeiodes*)



Morphologie chez *Radiolites mammillaris*

"Coquille très variable, plus large que haute, ou plus haute que large, ronde, toujours isolée. Valve inférieure conique toujours plus longue que l'autre, pourvue de côtes longitudinales inégales, avec lesquelles se croisent quelques lignes d'accroissement. Souvent chez les adultes, il y a des lames ondulées comme les côtes à la partie supérieure. Valve supérieure conique beaucoup moins élevée que l'autre, à crochet subcentral, ornée des mêmes côtes rayonnantes que la valve opposée" (A. d'Orbigny).



*Radiolites angeiodes*, à gauche spécimen mature, à droite spécimen âgé, dessins de Delarue pour d'Orbigny tirés de "*Paléontologie française : description zoologique et géologique de tous les animaux mollusques et rayonnés fossiles de la France, Terrains crétacés. Atlas*" Planche 549 – 1851

**Remarque** : Les différents genres et espèces de la famille des Radiolitidae du Var et de Trets (Bouches Du Rhône) feront l'objet d'une étude à part et beaucoup plus complète, dans ce même ouvrage, car cette famille présente des spécimens ayant une très grande variété de formes.

➤ Genre **Biradiolites** (Espèce type **Biradiolites *canaliculatus***)

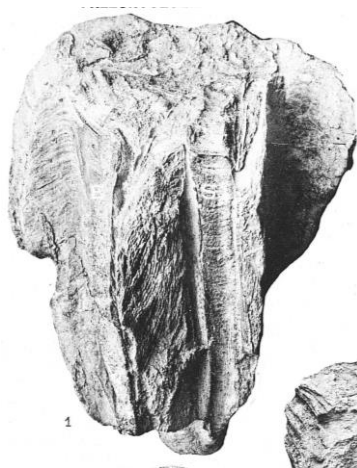
"La valve inférieure est conique, plus longue que large, droite ou légèrement arquée. Les lames externes sont lisses, sans indice de côtes longitudinales et seulement coupées par de nombreuses lignes d'accroissement sinueuses ; elles sont arrondies sur la région cardinale et forment du côté opposé deux côtes et un pli médian infléchi vers le bas et plus saillant que les deux côtes latérales. Entre les côtes et le pli médian se trouvent les deux bandes planes et un peu en saillie. L'antérieure E, qui est la plus large, occupe tout le fond du sillon compris entre le pli médian et la côte antérieure, la postérieure S, plus étroite et plus en saillie, se trouve plus rapprochée du pli médian que de la côte postérieure dont elle est séparée par un large sillon arrondi. La valve supérieure, operculiforme\*, presque plane ou très légèrement concave au centre, présente les mêmes bandes, les mêmes plis et les mêmes lignes d'accroissement concentriques que la valve inférieure" (**A. d'Orbigny**).



**Biradiolites *canaliculatus***, dessin de Delarue pour d'Orbigny tirés de "*Paléontologie française : description zoologique et géologique de tous les animaux mollusques et rayonnés fossiles de la France, Terrains crétacés. Atlas*" Planche 572 – 1851

La valve inférieure est conique, plus longue que large, droite ou légèrement arquée. Les lames externes sont lisses, sans indice de côtes longitudinales et seulement coupées par de nombreuses lignes d'accroissement sinueuses ; elles sont arrondies sur la région cardinale et forment du côté opposé deux côtes et un pli médian infléchi vers le bas et plus saillant que les deux côtes latérales. Entre les côtes et le pli médian se trouvent les deux bandes planes et un peu en saillie. L'antérieure E, qui est la plus large, occupe tout le fond du sillon compris entre le pli médian et la côte antérieure ; la postérieure S, plus étroite et plus en saillie, se trouve plus rapprochée du pli médian que de la côte postérieure dont elle est séparée par un large sillon arrondi.

La valve supérieure, operculiforme\*, presque plane ou très légèrement concave au centre, présente les mêmes bandes, les mêmes plis et les mêmes lignes d'accroissement concentriques que la valve inférieure" (**A. Toucas**)



**Radiolites *canaliculatus***, photo de A. Toucas tirée de "*Études sur la classification et l'évolution des Radiolitidés*" – Planche XXII - 1907



"Adapté de Cestari (2008, p. 88-89). "L'espèce" est de forme conique à cylindrique avec des plis bien marqués au bord de la coque. Il a deux structures radiales sous forme de bandes plates, lisses et légèrement saillantes qui correspondent aux plis aplatis des plaques de croissance. La bande postérieure (BP) est plus étroite que la bande ventrale (BV). L'espace entre les deux structures peut être formé par un ou plusieurs plis vers le bas des plaques de croissance égaux à ceux de la périphérie de la coque. Ne présente pas L. Dans la CE, les plaques de croissance sont très inclinées et pliées. Ils sont attribués aux espèces du genre à structure compacte et non compacte dans leurs plaques de croissance, à structure cellulaire non compacte normale ou à crêtes radiales continues ou discontinues" (**G. Lucena**).



**Biradiolites canaliculatus**, photo de G.Lucena Santiago tirée de "*Revision de la fauna de rudistas de les Collades de Basturs (Lleida, Pirineos Centre-Meridionales*" - 2014

➤ Genre **Praeradiolites** (Espèce type **Radiolites fleuriaui**)

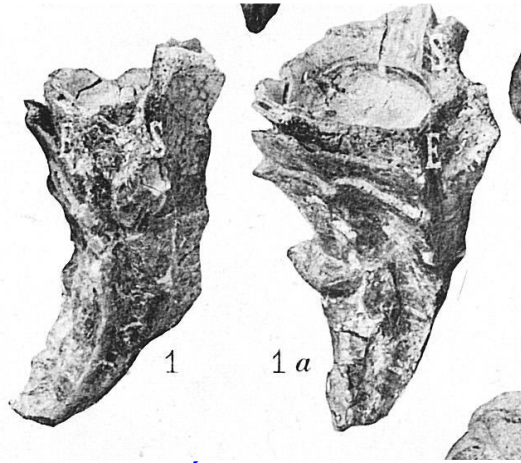
"Coquille bien plus haute que large, irrégulière, le plus souvent isolée. Valve inférieure conique, à un ou deux angles saillants longitudinaux, lisse, pourvue de lames espacées qui représentent des cornets placés les uns dans les autres, à bords évasés Valve supérieure plane, à crochet très latéral, d'où partent des stries rayonnantes, coupées par quelques lignes concentriques d'accroissement" (**A. d'Orbigny**)



**Praeradiolites fleuriaui** sous la dénomination **Radiolites fleuriausa**, dessin de Delarue pour d'Orbigny tiré de "*Paléontologie française : description zoologique et géologique de tous les animaux mollusques et rayonnés fossiles de la France, Terrains crétacés. Atlas*" – Planche 548 – 1851

Cette espèce, type primitif des Praeradiolites, est facile à reconnaître à sa petite taille et à la forme particulière des lames externes. Lisses sur le pourtour, en forme de cornets emboîtés les uns dans les autres, à bords évasés et légèrement ondulés, ces lames, tout en formant des bourrelets saillants comme dans les espèces du premier groupe, commencent à s'infléchir, sans s'interrompre, vers le haut de la coquille pour former les deux sinus S et E, et vers le bas pour marquer le pli médian et les deux plis latéraux. Ces inflexions, peu accusées dans cette espèce, s'accroissent de plus en plus dans les formes suivantes.

La valve inférieure est toujours de forme conique, assez allongée et le plus souvent arquée. L'arête ligamentaire est assez développée. La valve supérieure est plane, ornée de stries rayonnantes, coupées par des lignes d'accroissement, le crochet dirigé vers le bord cardinal. L'inflexion caractéristique des lames externes existe même dans les plus petits exemplaires" (A. Toucas)



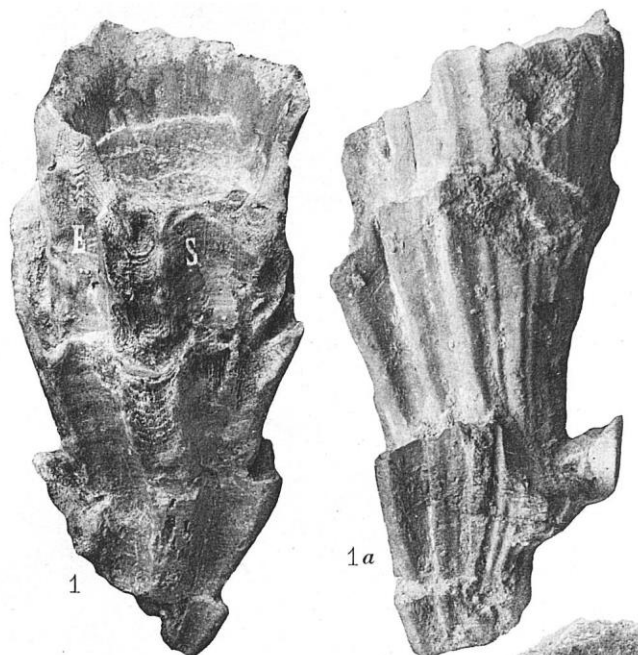
*Praeradiolites fleuriaui*, Photos de Toucas tirées de "*Études sur la classification et l'évolution des Radiolitidés*" Planche III, fig. 1 et 1a - 1907

➤ Genre **Eoradiolites** (Espèce type **Radiolites davidsoni**)

"Cette espèce a beaucoup de rapports avec l'Agria *Blumenbachi*, d'où elle paraît dériver.

Sa valve inférieure a une forme conique très allongée, un peu déprimée sur la région postérieure. Les lames externes, un peu plus épaisses, lisses ou légèrement ondulées, le plus souvent ornées de quelques côtes longitudinales, inégales, espacées et plus ou moins saillantes, présentent, du côté opposé à la région cardinale, deux sillons S et E inégaux, assez profonds, le postérieur un peu plus large que l'antérieur. Ces sillons sont séparés et limités par des plis en forme de bourrelets assez saillants, mais plus ou moins déprimés au milieu.

La valve supérieure est concave et assez profondément engagée dans l'ouverture de la valve inférieure dont les bords sont fortement relevé" (A. Toucas)



*Radiolites davidsoni* sous la dénomination *Agria davidsoni*, photos d'A. Toucas tirées de "*Études sur la classification et l'évolution des Radiolitidés*" Planche II fig. 1 et 1a - 1907

"En particulier, elles présentent dans la région postérieure deux côtes plus ou moins larges et plus ou moins aplaties qui sont pour moi de véritables bandes siphonales et qu'on n'observe jamais dans les autres groupes ; j'ai proposé d'en faire un genre particulier sous la dénomination de Eoradiolites (type Eor. *Davidsoni* HILL sp.).

Les espèces de ce genre sont fréquemment ornées de côtes, comme on le voit par exemple dans le type, ce qui les rapproche des *Radiolites* et les distingue encore des *Praeradiolites*. Eoradiolites paraît bien être la souche véritable des Radiolitidés" (H. Douvillé)



*Eoradiolites davidsoni*, photo de Douvillé tirée de "*Rudistes de Sicile, d'Algérie, d'Égypte, du Liban et de la Perse*" Planche I, fig. 1 - 1910

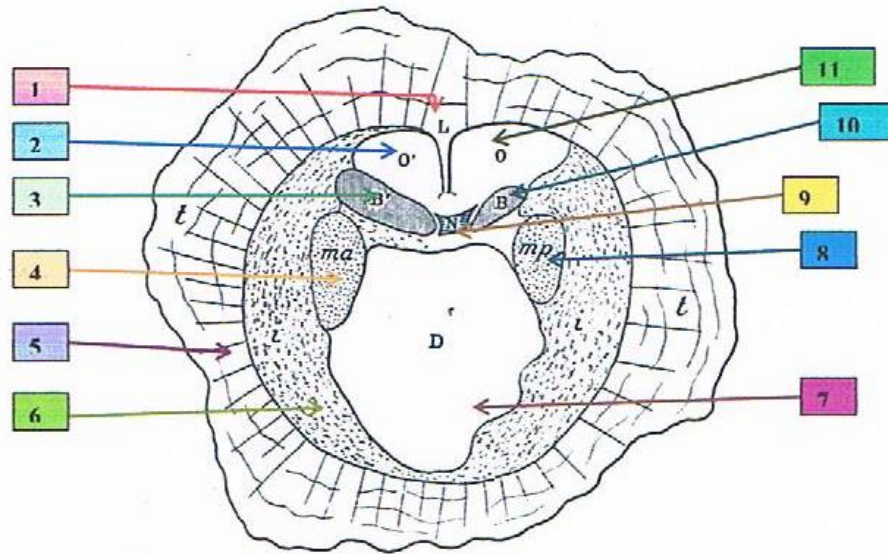
"La valve droite est cylindro-conique ou sous-conique. Les lamelles de la coquille sont plus ou moins fortement inclinées, mais saillantes à l'extérieur ou même fléchies chez certains spécimens. Généralement ornée de faibles côtes longitudinales dans la moitié dorsale de la coquille. La valve gauche est plate à convexe convexe et profondément enfoncée entre les lamelles inclinées de la valve droite" (T. Steuber) (Traduit de l'anglais)



*Eoradiolites davidsoni*, photo de T. Steuber "*Cretaceous rudists of Beotia, central Greece*" Fig. 31 – 1999

**Structure interne**

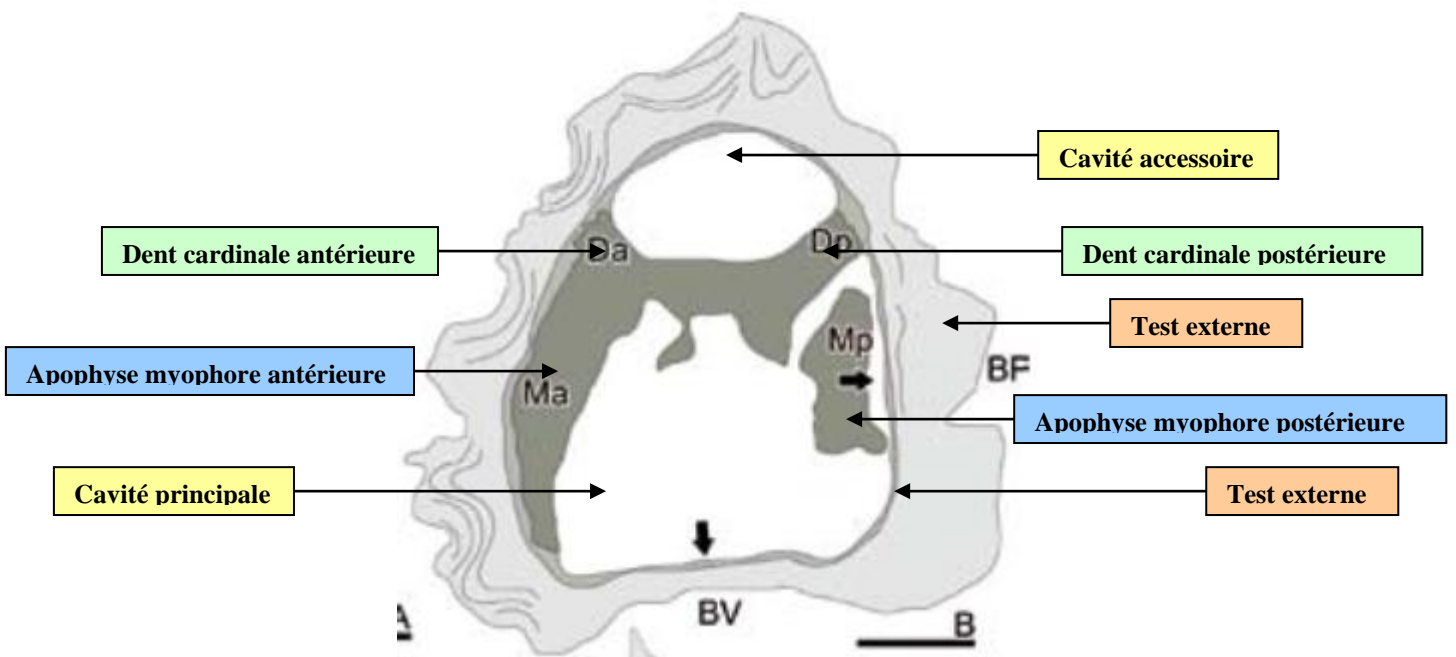
➤ Genre **Radiolites**



- 1 = Arête cardinale
- 2 = Cavité accessoire antérieure
- 3 = Dent cardinale antérieure
- 4 = Muscle antérieure
- 5 = Lames externes
- 6 = Lames internes
- 7 = Cavité principale
- 8 = Apophyse myophore postérieure
- 9 = Dent médiane de la valve inférieure
- 10 = Dent cardinale postérieure
- 11 = Cavité accessoire postérieure

Description de la structure interne de *Radiolites mammillaris* (à partir de la section supérieure de la valve inférieure)

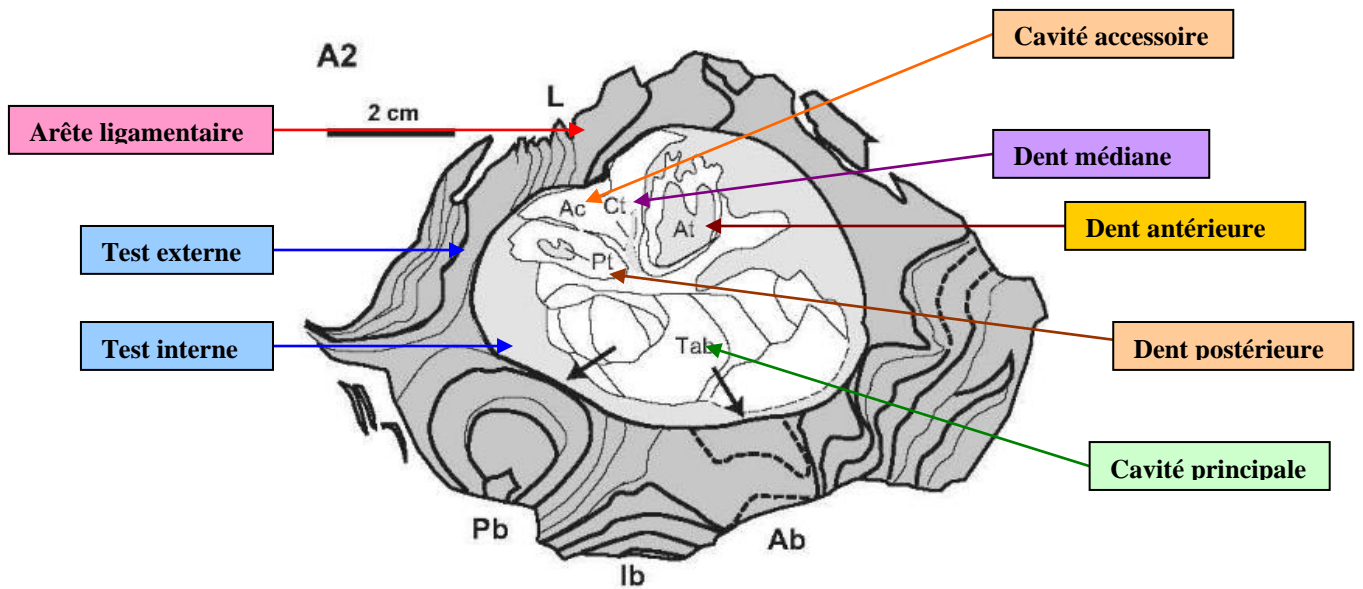
➤ Genre **Biradiolites**



Description de la structure interne de *Biradiolites canaliculatus* adaptée d'après G. Lucena Santiago "*Revision de la fauna de rudistas de les collades de Basturs*" Fig. 115 - 2014

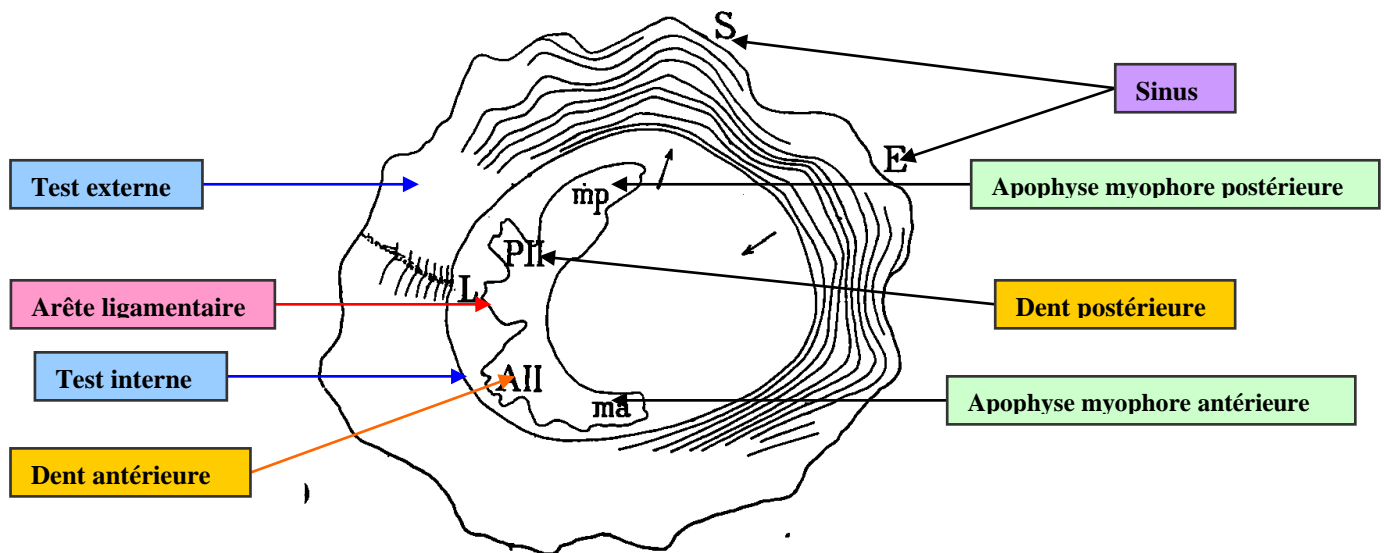


➤ Genre **Praeradiolites**



Structure interne du genre *Praeradiolites* dessin de JP. Masse extrait de "*Late Aptian-Albian primitive Radiolitidae (bivalves, hippuritoidea) from Spain and SW France*" Fig.20 - 2007

➤ Genre **Eoradiolites**



Dessin adapté de la structure interne du genre *Eoradiolites* (Espèce  *davidsoni*) de H. Douvillé extrait de "*Rudistes de Sicile, d'Algérie, d'Égypte, du Liban et de la Perse*" Fig. 9 1910

**Morphologie**

➤ Genre principal : **Polyconites** (Espèce type **Polyconites operculatus**)

"Coquille souvent plus haute que large, ronde ou légèrement comprimée, isolée ou groupée. Valve inférieure ovale, un peu ou très comprimée, conique, pourvue d'un fort sillon longitudinal, ornée de lames inégales courtes, transverses ; labre presque libre. Valve supérieure operculiforme\*, lisse, plane avec quelques lignes concentriques d'accroissement. Son sommet est latéral du côté du sillon" (A. d'Orbigny)



**Polyconites operculatus** sous la dénomination de **Radiolites polyconites**, dessin de Delarue pour d'Orbigny extrait de "*Paléontologie française : description zoologique et géologique de tous les animaux mollusques et rayonnés fossiles de la France, Terrains crétacés. Atlas*" – Planche 547 – 1851

"Coquille conique, très inéquivalve; valve  $\alpha$  (gauche) libre, lisse, operculiforme. Valve  $\beta$  (droite) fixée, conique, assez allongée, droite ou légèrement arquée, munie d'une inflexion ligamentaire" (P. Fisher)

"Valve droite basse, conique, asymétrique avec marge ventrale évasée et bord dorsal déprimé; Valve gauche plus ou moins plate, avec une partie centrale très légèrement bombée flanquée de légères dépressions externes correspondant aux positions internes des myophores, bien que légèrement exagérée en raison du compactage de la couche externe de la coquille dans les anciennes cavités laissées par la dissolution des myophores. Contour ovale... La valve droite a une forme conique asymétrique plus allongée avec le flanc ventral relativement plus étendu que le flanc dorsal – phénomène accentué dans les plus gros spécimens (Figure 7a). La valve gauche est plus ou moins operculiforme avec une région légèrement bombée, particulièrement visible chez les petits spécimens, bien que l'extérieur de la valve puisse être effectivement plat dans l'ensemble ou même légèrement déprimé dans les plus gros spécimens à ovale avec axe longitudinal antéro-postérieur. La commissure, principalement plane, bien que de plus gros spécimens, en particulier, peuvent montrer une paire de légères ondulations sur le flanc postéro-ventral correspondant aux bandes radiales observées chez de nombreux autres rudistes." (P. W. Skelton et al.) (Traduit de l'anglais)

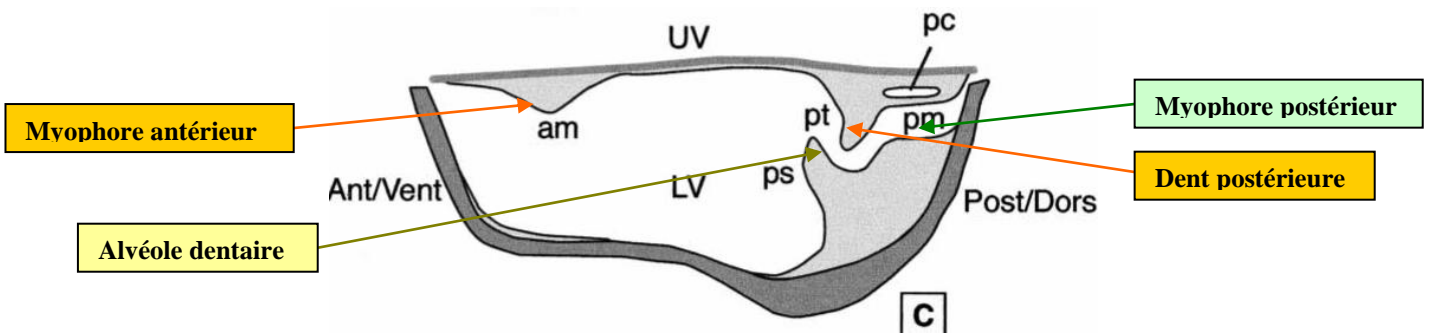


**Polyconites hadriani** photo de Skelton extraite de "*A New Species of Polyconites from the Lower Aptian of Iberia and the Early Evolution of Polyconitid Rudists*" Fig.6 – 2010

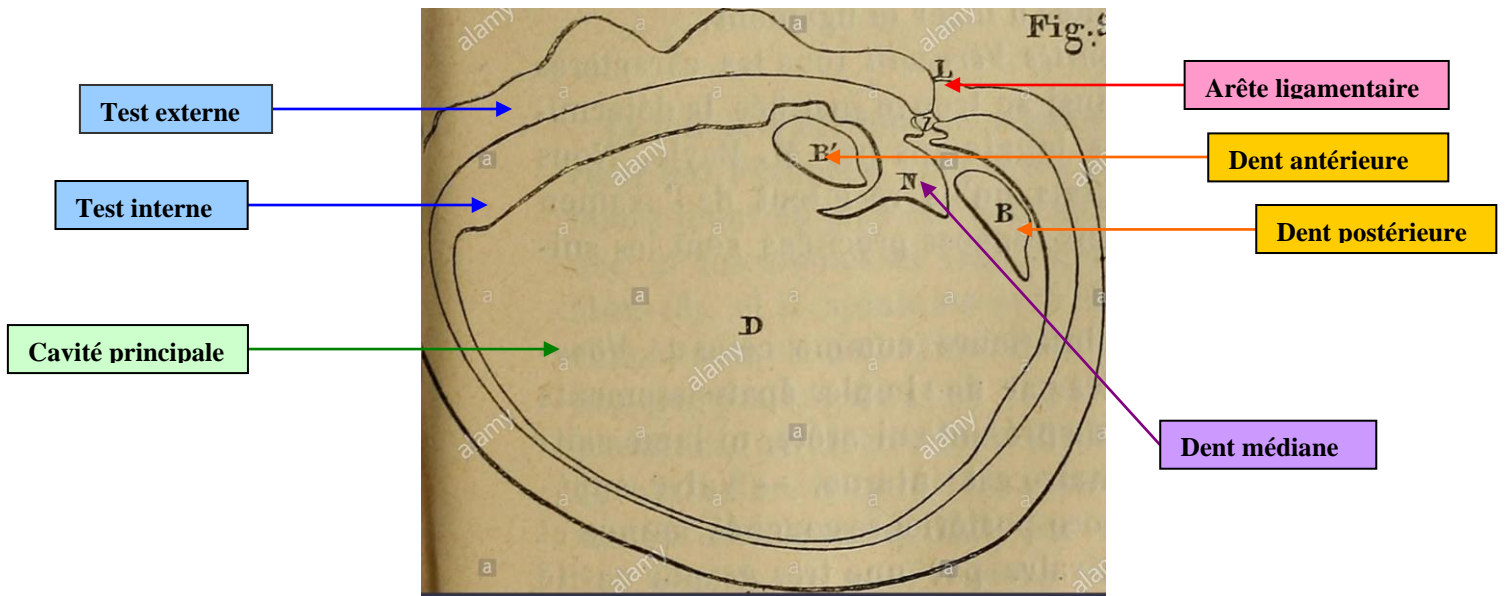


*Polyconites operculatus*, photo MNHN

**Structure interne**



*Polyconites verneuili*, dessin d'une coupe transversale oblique de JP. Masse extrait de "*Late Aptian rudist faunas from the Zonguldak region, western Black Sea, Turkey (taxonomy, biostratigraphy, palaeoenvironment and palaeobiogeography)*" Fig. 6 - 2002



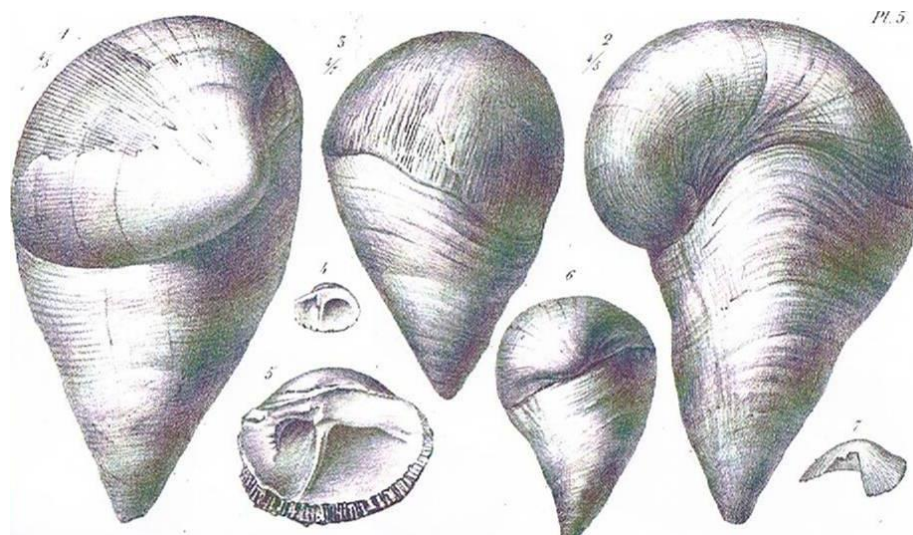
*Polyconites verneuili*, dessin de la section supérieure de la valve inférieure extrait de la Société géologique de France



**Morphologie**

➤ Genre principal : **Plagiptychus** (Espèce type **Plagiptychus paradoxus**)

"Coquille irrégulière, inéquivalve celluleuse. Valve inférieure conique ou contournée en spirale ; valve supérieure cordiforme présentant, sur une partie de sa largeur, sous le bord cardinal, une surface en saillie munie, à son extrémité, d'une forte dent cardinale séparée du crochet par un sillon transversal, qui est répété sur l'autre valve. La coquille des *Plagiptychus* est très épaisse, les cellules sont grandes, longitudinales et formées par des lamelles, souvent interrompues, mais jamais coupées, par des lames transversales" (**P. Matheron**)



**Plagiptychus paradoxus**, dessins de Matheron extrait de "*Catalogue méthodique et descriptif des corps organisés fossiles du département des Bouches-Du-Rhône et lieux circonvoisins*" Planche 5 – 1842

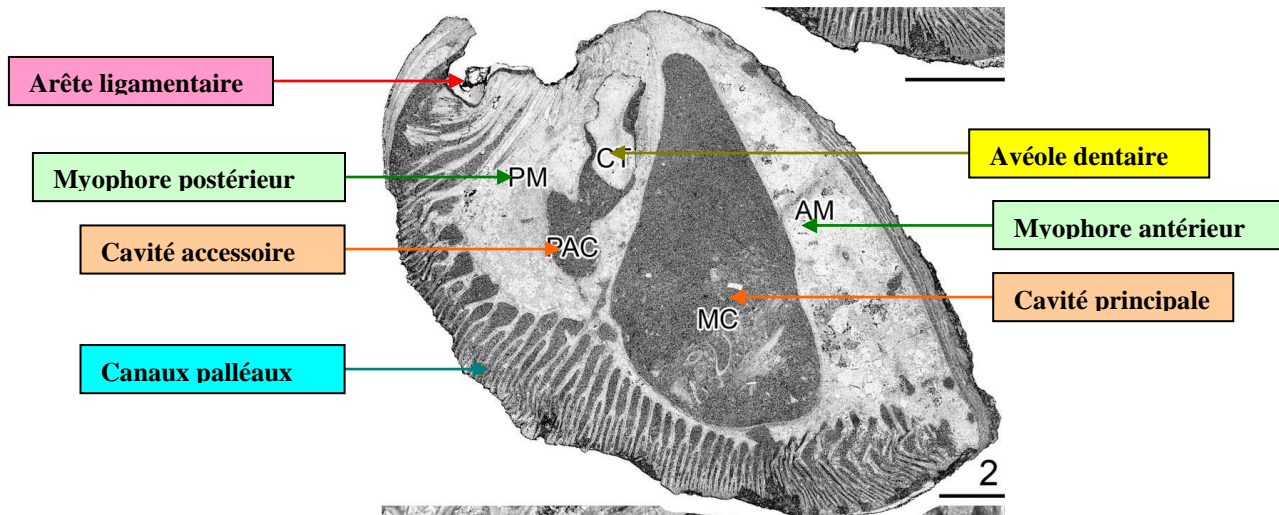
"La valve droite a une forme conique basse asymétrique avec une commissure oblique, produite par une croissance à enroulement avec un taux d'expansion très élevé et une composante verticale plus élevée ventralement que dorsalement. En conséquence, l'umbo est situé sur la marge postéro-dorsale près de la commissure, formant une surface d'attache plate. La couche externe de la coque, rarement préservée, est épaisse (jusqu'à 4 mm) et présente des lignes de croissance importantes. La valve gauche est faiblement convexe au-dessus de la commissure et présente une large umbo légèrement enroulé antérieurement et projeté dorsalement, surplombant le plan commissural et recouvrant des parties de la valve droite; ainsi, les distances linéaires de cette valve sont plus grandes dorso-ventrales qu'antéro-postérieures, tandis qu'elle est opposée à la commissure. La couche externe de la coque, qui est rarement préservée, est extrêmement mince (<1 mm) avec des lignes de croissance fines; généralement, elle est patinée et les plaques radiales des canaux palléaux sont visibles. Les Umbos\* des deux valves sont situés très près l'un de l'autre." (**Pons, Vicens et Garcia-Barrera**) (Traduit de l'anglais)



**Plagiptychus antillarum** et **muellerriedi**, photos de Pons, Vicens et al. Extraites de "*Campanian and Maastrichtian plagiptychid rudists (Hippuritida, Bivalvia) of the Chiapas Central Depression, southern Mexico*" Fig. 2 t 7 - 2017

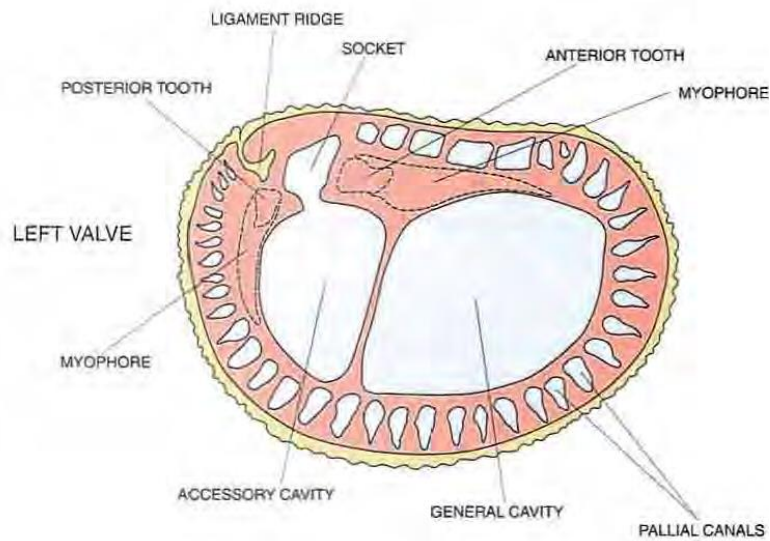


## Structure interne



*Plagioptychus fragilis*, photo de la structure interne de la valve gauche de Pons, Vicens et al. extraite de "*Campanian and Maastrichtian plagioptychid rudists (Hippuritida, Bivalvia) of the Chiapas Central Depression, southern Mexico*" Fig. 6 - 2017

Cestari et Sartorio rapproche la famille des Plagioptychidae de celle des Caprinidae, dès lors les deux structures internes peuvent être assimilées, ce qui explique la présence du schéma ci-dessous.



Structure interne de la valve gauche d'un Caprinidae, dessin de Cestari et Sartorio extrait de "*Rudists and facies of the Periadriatic domain*" – 1995

Ligament ridge = Arête ligamentaire

Posterior tooth = Dent postérieure

Myophore = Située après la dent postérieure, il s'agit du myophore postérieur

Accessory cavity = Cavité accessoire

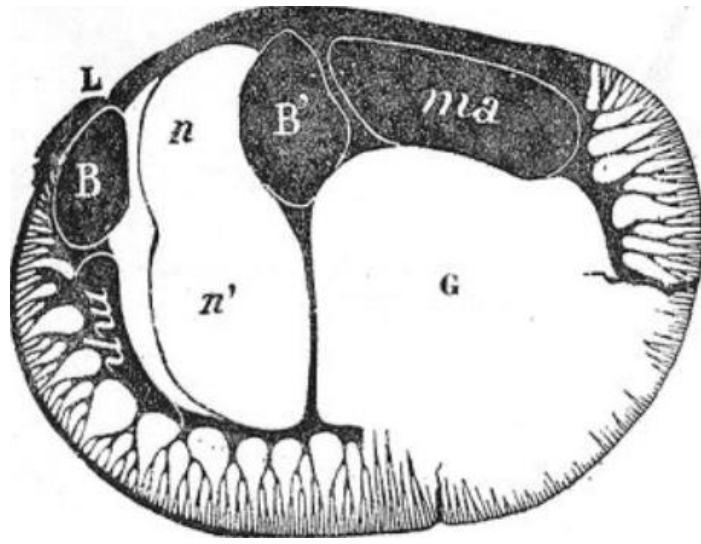
General cavity = Cavité principale

Pallial canals = Canaux palléaux

Myophore = Située après la dent antérieure, il s'agit du myophore antérieur

Anterior tooth = Dent antérieure

Socket = Alvéole



Structure interne de *Plagioptychus aiguilloni*, dessin de H. Douvillé extrait de "*Notice sur les travaux scientifiques*" Fig. 128 - 1903

- L = Arête ligamentaire
- B = Dent cardinale postérieure
- B' = Dent cardinal antérieure
- n = Fosse cardinale médiane
- n' = Cavité accessoire
- ma = Impression myophore antérieure
- mp = Impression myophore postérieure
- G = Cavité principale

**Morphologie**

☞ **Principaux genres**

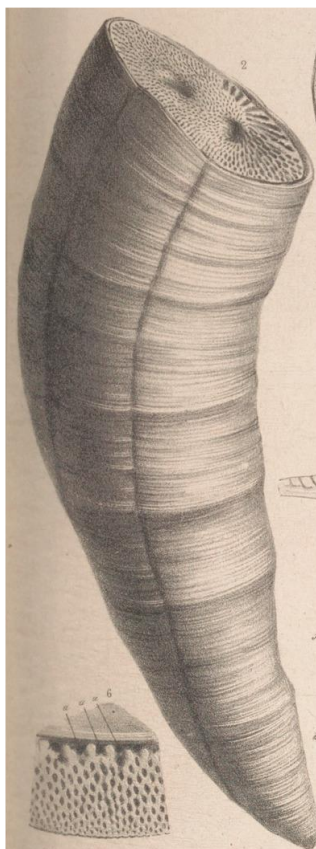
➤ Genre **Hippurites** (Espèce type **Hippurites bioculatus**)

"Coquille allongée, conique, ronde, le plus souvent isolée. Valve inférieure en cornet plus ou moins ouvert, s'élargissant toujours, formant un cône droit, ou arqué, plus ou moins régulier, lisse ou seulement marqué de quelques côtes longitudinales peu sensibles, et de lignes transverses d'accroissement.

Les deux sillons extérieurs superficiels très écartés, placés vis-à-vis des oscules.

Labre épais, en biseau, régulièrement ramifié pour le passage des cirrhes du manteau.

Valve supérieure plane ou concave, pourvue de deux oscules très profonds. Sommet subcentral un peu convexe, placé entre les deux oscules. Pores nombreux allongés sur les bords dans le sens d'un rayonnement, souvent comme groupés au centre." (A. D'Orbigny)



**Hippurites bioculatus** sous la dénomination **Hippurites bioculata**, dessin de Delarue pour d'Orbigny extrait de "*Paléontologie française : description zoologique et géologique de tous les animaux mollusques et rayonnés fossiles de la France, Terrains crétacés. Atlas*" – Planche 529 – 1851

"La valve supérieure très épaisse dans laquelle les grands canaux, profondément enfoncés, communiquent au dehors par de nombreux petits canaux ou canalicules, dessinant chacun sur la paroi extérieure de la valve une maille polygonale, au centre de laquelle se trouve un pore linéaire et allongé dans les deux premières formes, arrondi dans la plus récente. Les deux oscules sont ovales ou arrondis et assez rapprochés du centre. Les pores sont toujours plus ou moins espacés, mais jamais groupés sur une même maille polygonale, comme dans les deux groupes suivants.

La valve inférieure est presque toujours entièrement lisse et la valve supérieure n'est jamais pustuleuse" (A. Toucas)

"La valve inférieure est le plus habituellement lisse ; elle est cylindro-conique allongée ; son diamètre dépasse rarement 3 centimètres à 3,5 centimètres. Les deux sillons longitudinaux correspondant aux piliers ne sont pas très accentués et n'interrompent pas la forme générale circulaire de la coquille. La valve supérieure est plane, percée de deux oscules arrondis ou un peu allongés et rapprochés du centre de la valve. Les pores sont espacés mais très régulièrement distribués.

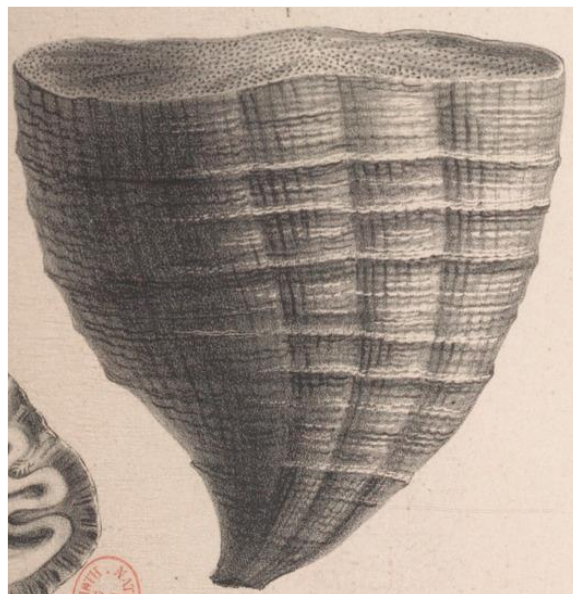
Au centre de la valve, dans la région correspondant aux extrémités des grands canaux, ils sont courts et presque punctiformes, mais dès qu'on s'éloigne de cette région ils deviennent droits et s'allongent dans le sens du rayon." (**H. Douvillé**)



**Hippurites Socialis**, photo de H. Douvillé extraite de "*Études sur les rudistes*" Planche XII, fig. 4 – 1890

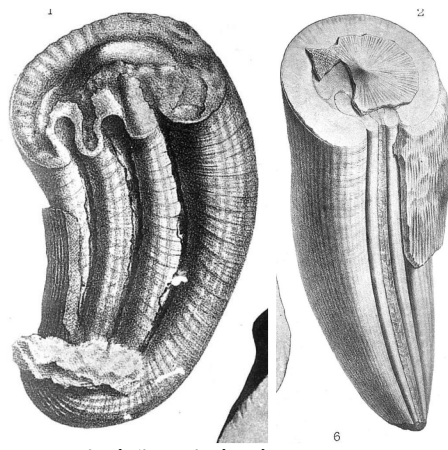
➤ Genre **Vaccinites** (Espèce type **Vaccinites cornuvaccinum**)

"Coquille allongée, cylindrique, ronde ou ovale, généralement isolée. Valve inférieure conique, très élargie dans le jeune âge, cylindrique ensuite ; le plus souvent régulière, droite ou arquée ; ornée partout de stries ou mieux de côtes longitudinales inégales, souvent très variables en grosseur interrompues ou coupées par des lignes transverses d'accroissement. Les deux sillons latéraux très rapprochés l'un de l'autre, pourvus dans leur intervalle de cinq à six côtes. Un troisième sillon également espacé des deux premiers. Labre très épais, pourvu de sillons radiés, très prononcés. Valve supérieure plane ou légèrement convexe, sans oscule, à sommet subcentral, d'où partent des sillons qui se bifurquent une ou deux fois avant d'atteindre le bord, séparés par des collines peu saillantes égales en largeur. Pores extérieurs très-petits, lorsqu'ils ne sont pas altérés, alors anguleux, radiés sur leurs bords et également espacés." (**A. d'Orbigny**)



**Vaccinites cornuvaccinum** sous la dénomination **Hippurites cornuvaccinum**, dessin de Delarue pour A. d'Orbigny extrait de "*Paléontologie française : description zoologique et géologique de tous les animaux mollusques et rayonnés fossiles de la France, Terrains crétacés. Atlas*" – Planche 526 – 1851





*Vaccinites cornuvaccinum*, photos de H. Douvillé (inspirées à gauche de Bronn et à droite de Goldfuss) extraites de "*Études sur les rudistes, révision des principales espèces d'Hippurites*" Planche I fig. 1 et 2 - 1890

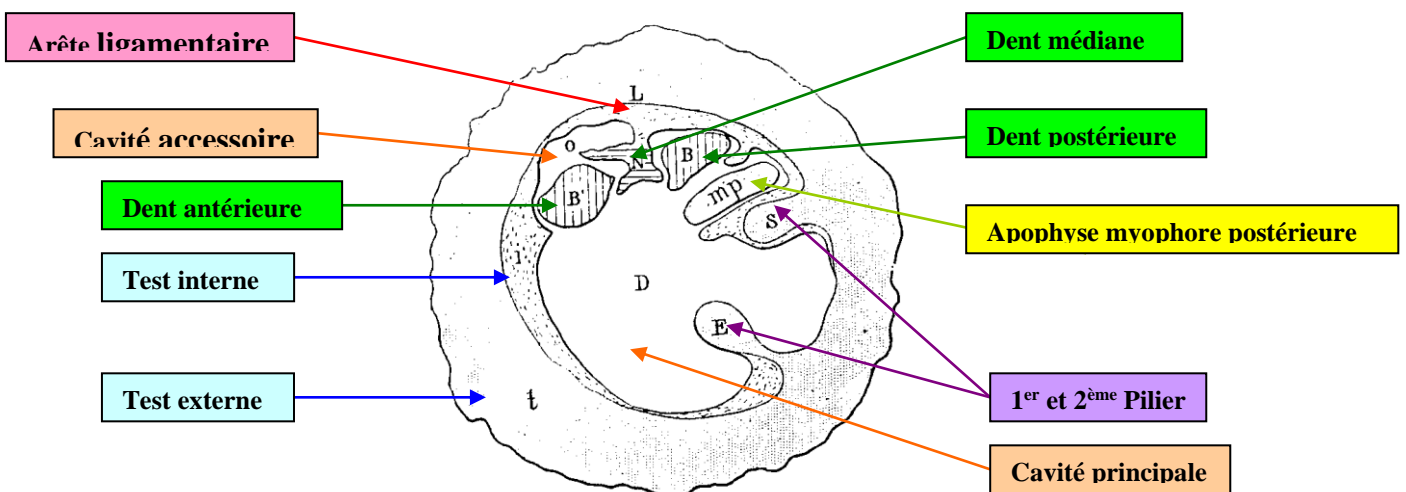
## Structure interne

### ➤ Genre *Hippurites*

"Les couches marginales de la valve inférieure des *Hippurites* présentent, à l'intérieur, des replis caractéristiques qui correspondent à des sillons plus ou moins marqués à la surface externe de la coquille ; ces replis sont généralement au nombre de trois : le premier, du côté antérieur est anguleux ou en forme de lame mince, il a reçu le nom d'arête cardinale et il est homologue du repli unique des *Radiolites* (= *Sphaerulites*); mais tandis que dans ce dernier genre ce repli s'ouvre à son extrémité interne et aboutit à une cavité ligamentaire, dans les *Hippurites*, au contraire, il se referme presque toujours complètement et s'arrondit de manière à exclure dans le plus grand nombre des cas. la possibilité d'un ligament interne. Les deux autres replis sont toujours arrondis et souvent renflés du côté interne ; ils constituent des piliers de forme variable et correspondent, comme nous l'avons montré dans un précédent travail (2), aux ouvertures anale (pilier n° 1, S) et respiratoire (pilier n° 2, E) du manteau. Ces deux piliers sont naturellement placés du côté postérieur de la coquille.

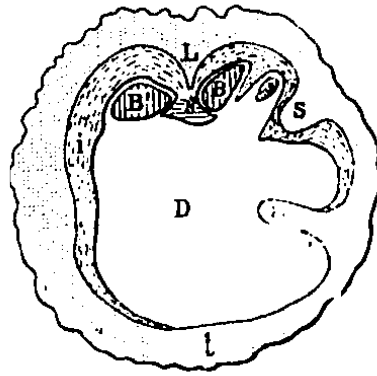
Valve supérieure : La structure de cette valve présente des analogies incontestables avec celle de la valve correspondante des *Plagiptychus* et des *Caprines* : les lames internes constituent comme toujours l'appareil cardinal essentiellement composé de deux longues dents B et B' placées de part et d'autre de l'arête cardinale. Ces deux dents sont flanquées chacune d'une apophyse myophore ; l'apophyse antérieure est peu saillante ; la postérieure, resserrée entre la dent B et le premier pilier, s'allonge et s'amincit de manière à simuler une troisième dent cardinale : c'est une disposition qui rappelle celle que l'on observe dans les *Caprotines* ; comme dans ce dernier genre, le muscle s'insère sur la face interne de cette apophyse" (H. Douvillé)

L'arête cardinale L et par suite le sillon cardinal de la valve inférieure, caractérisant la forme précédente, ont entièrement disparu dans cette nouvelle forme. Les piliers S, E sont à peu près de même longueur et plus ou moins pincés à la base. L'appareil cardinal BB'est toujours disposé de la même manière malgré la disparition de l'arête cardinale. (A. Toucas)

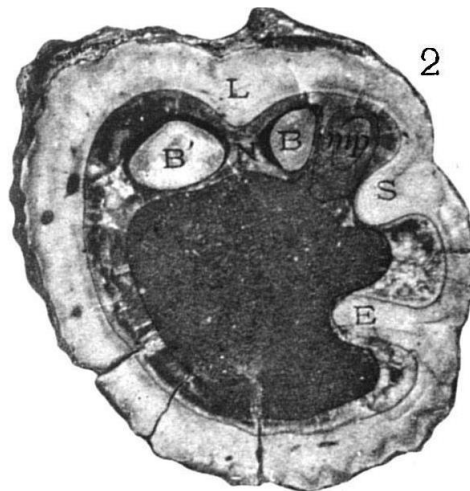


Description de la structure interne de *Hippurites bioculatus* sous la dénomination *Orbignya bioculata* (à partir de la section supérieure de la valve inférieure), dessin de A. Toucas extrait de "*Études sur la classification et l'évolution des Hippurites*" Fig. 66 – 1903

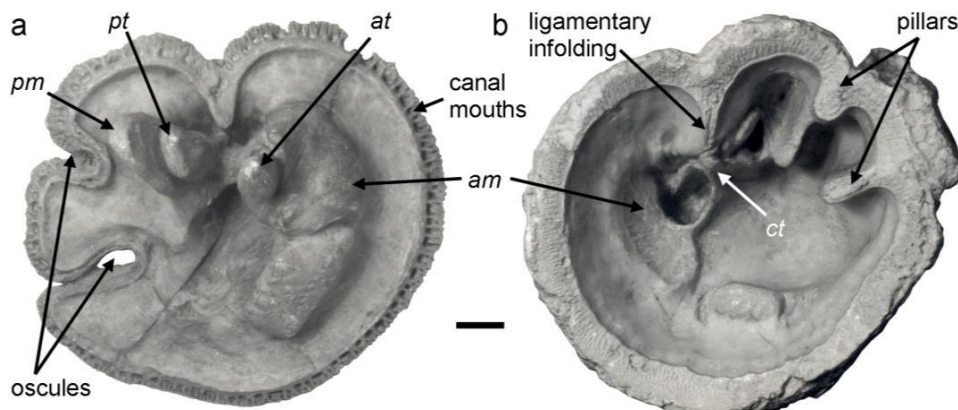
**Remarque:** Même si le schéma général de la structure interne reste commun aux espèces d'Hippurites, il peut apparaître de nombreuses variations. L'Hippurites *bioculatus*, bien qu'espèce type, présente le cas particulier d'une arête cardinale L et de son sillon cardinal entièrement disparus ce qui n'est pas le cas par exemple d'Hippurites *canaliculata* ou Hippurites *corbaricus* comme on peut le constater sur le schéma ci-dessous.



Structure interne d'Hippurites *canaliculata* sous la dénomination d'Orbignya *canaliculata*, dessin de A. Toucas, mettant en évidence la présence de l'arête ligamentaire L (arête cardinale) et de son sillon. Extrait de "*Études sur la classification et l'évolution des Hippurites*" Fig. 39 - 1903



Structure interne d'Hippurites *socialis*, photo de H. Douvillé extraite de "*Études sur les rudistes, révision des principales espèces d'Hippurites*" Planche XII fig. 2 - 1890



Structure interne d'Hippurites *radiosus*, photo de Skelton extraite de « *Rudist classification for the revised Bivalvia volumes of the 'Treatise on Invertebrate Paleontology* » Fig. 9 - 2013

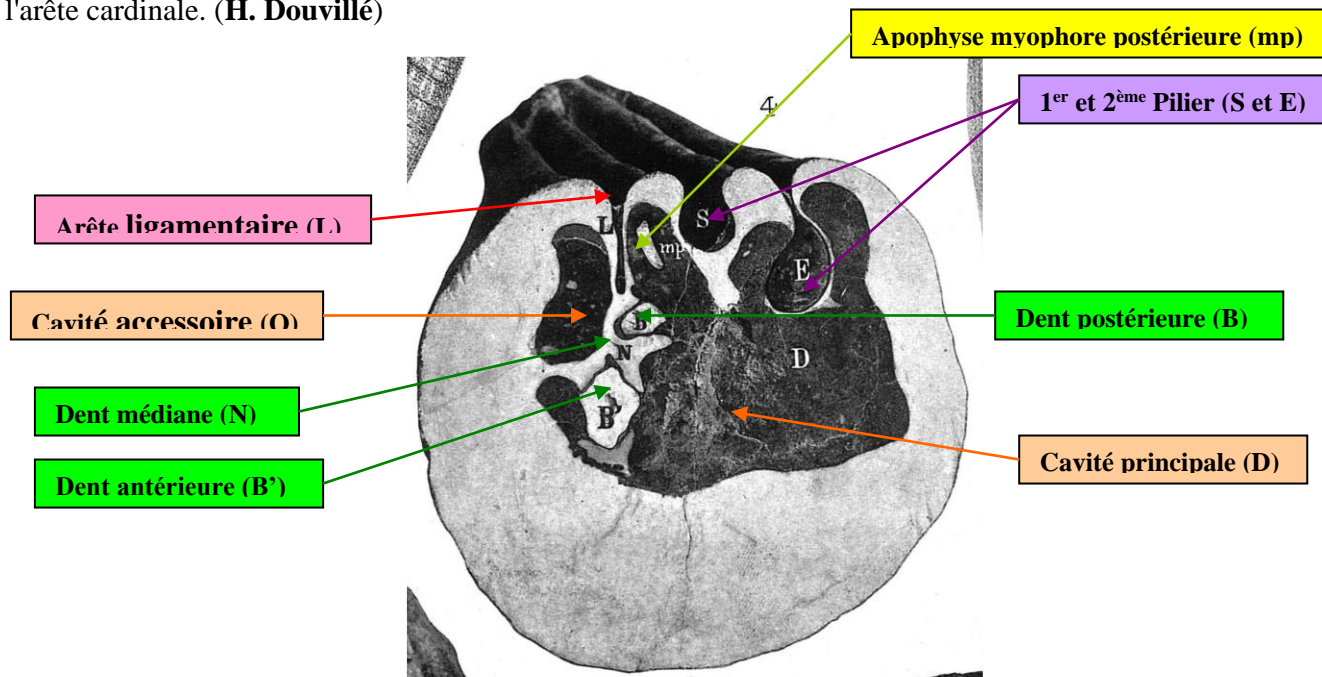
- at = Dent antérieure
- pt = Dent postérieure
- ct = Dent médiane
- pm = Myophore postérieur
- am = Myophore antérieur
- Canal mouths = Embouchures des canaux
- Ligamentary infolding = Arête cardinale
- Pillars = Piliers

➤ Genre **Vaccinites**

L'arête cardinale est mince et allongée, mais elle n'atteint pas la dent postérieure B qui est située dans son prolongement. Le premier pilier est court et robuste, sa section dépasse en longueur la moitié de l'arête cardinale ; elle est quelquefois un peu rétrécie à la base du côté externe. Le second pilier est beaucoup plus allongé et dépasse franchement l'arête cardinale, sa section est toujours fortement rétrécie à la base, mais dans une proportion variable, aussi il l'est beaucoup plus dans notre échantillon et dans celui de Goldfuss que dans ceux de Bronn et de Woodward. Cette base nous a paru du reste un peu moins pincée dans le jeune âge de notre échantillon.

L'apophyse myophore postérieure *mp* se présente sous forme d'une lame allongée assez robuste à bords presque parallèles ; Sur la figure de Woodward et sur l'échantillon que nous avons fait représenter (fig. 4), la saillie dentiforme N, qui sépare les deux fossettes dentaires, paraît se prolonger du côté antérieur au travers de la cavité accessoire qu'elle traverse complètement.

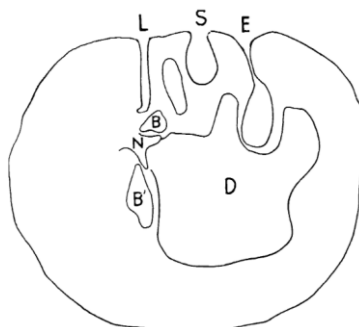
On doit considérer comme caractères spécifiques la longueur et la minceur de l'arête cardinale n'atteignant pas la dent postérieure B, la grandeur et la forme relative des deux piliers. Les variations individuelles consistent dans la forme des dents cardinales, dans le pincement plus ou moins grand de l'attache des piliers, mais surtout dans l'écartement des piliers et de l'arête cardinale. (H. Douvillé)



Structure interne de *Vaccinites cornuvaccinum* sous la dénomination *Hippurites cornuvaccinum*, adaptée d'une photo de H. Douvillé, extraite de "*Études sur les rudistes, révision des principales espèces d'Hippurites*" Planche I fig. 4 – 1890

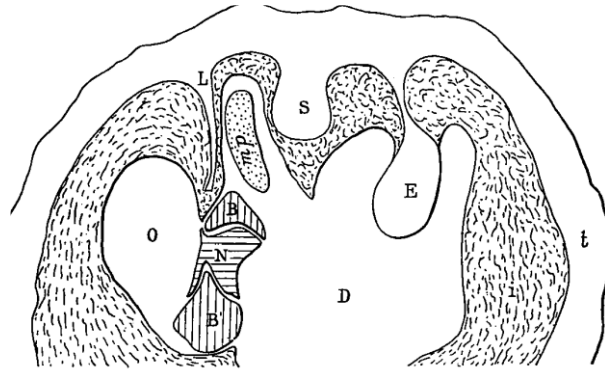
*Description.* Taille relativement développée pouvant atteindre 9 cm de diamètre et 30 cm de hauteur. Sa croissance est cylindrique ce qui rend difficile l'appréciation de l'âge en fonction du diamètre de la section. L'arête ligamentaire, allongée à sommet en pointe, est plus longue que le premier pilier P1, légèrement pincé à sa base. P2 est pédiculé, son sommet renflé est tourné vers P1. La dent postérieure de la valve libre se loge dans une fossette située dans le prolongement de L.

(Chikhi-Aouimeur "*Les rudistes de la formation carbonatée brechique du Santonien de Kenchela - Algérie*" 1992)



Structure interne de *Vaccinites cornuvaccinum*, dessin schématisique de D. Lupu extrait de "*Bemerkungen zur Rudistenfauna des Lattenberges (Gosaubecken von Reichenhall, Oberbayern)*" Fig 15 – 1972

Le schéma ci-dessus confirme l'analyse de H. Douvillé à d'infimes nuances près comme la partie terminale de l'arête cardinale qui coude chez Lupu et reste droite chez Douvillé.

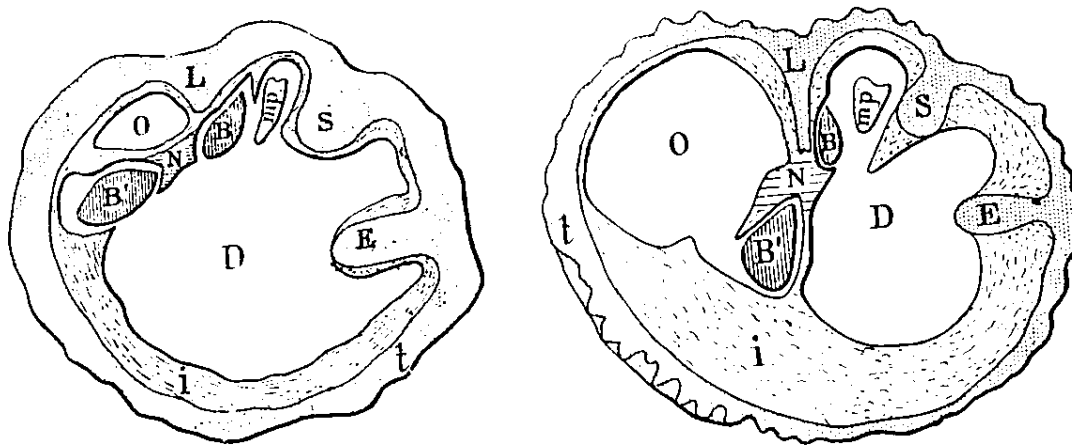


Structure interne de *Vaccinites cornuvaccinum*, dessin schématique de A. Toucas extrait de "*Études sur la classification et l'évolution des Hippurites*" Fig. 158 – 1903

C'est A. Toucas qui se rapproche le plus de la photo de Douvillé dont il s'est vraisemblablement inspiré. On retrouve les caractéristiques principales du genre :

- ⇒ Arête cardinale très développée, généralement longue, mince et lamelliforme
- ⇒ Piliers inégaux, le premier très variable, le deuxième toujours beaucoup plus allongé, le plus souvent pincé à la base
- ⇒ Une grande cavité accessoire antérieure

**Essai de comparaison entre les structures internes des genres Hippurites et Vaccinites**



Structure interne d'*Hippurites toucasi* sous la dénomination *Orbignya toucasi* à gauche et de *Vaccinites grossouvrei* à droite, schémas de A. Toucas, extraits de "*Études sur la classification et l'évolution des Hippurites*" Fig. 17 et 19 – 1903

Genre	Arête ligamentaire (L)	Pilier S	Pilier E	Cavités (D et O)
<b>Hippurites</b>	Arrondie et réduite	Évasé et court	Large et presque rectangulaire	Vaste cavité principale et cavité accessoire réduite
<b>Vaccinites</b>	Mince et longue	Plus long et à base rétrécie	Étroit, ovale et presque pincé à la base	Cavités accessoires et principales de volume presque identique

Tableau synoptique des principales différences entre les genres *Hippurites* et *Vaccinites*

**Attention :** Il ne s'agit là que de considérations générales, il peut y avoir de grandes variations en fonction des espèces



**Morphologie**

➤ Genre principal : **Caprotina** (Espèce type **Caprina striata**)

"Coquille large, aussi haute que large, ornée partout aux deux valves, de stries fines rayonnantes. Valve inférieure courte et large, conique, un peu comprimée, à crochet contourné. Valve supérieure très bombée, presque ronde, à crochet latéral un peu inférieur" (A. d'Orbigny)

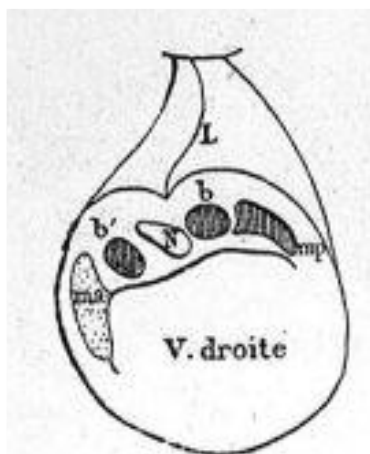


**Caprotina striata**, dessin de Delarue pour A. d'Orbigny, extrait de "*Paléontologie française : description zoologique et géologique de tous les animaux mollusques et rayonnés fossiles de la France, Terrains crétacés. Atlas*" – Planche 593, fig. 3 – 1851

**Structure interne**

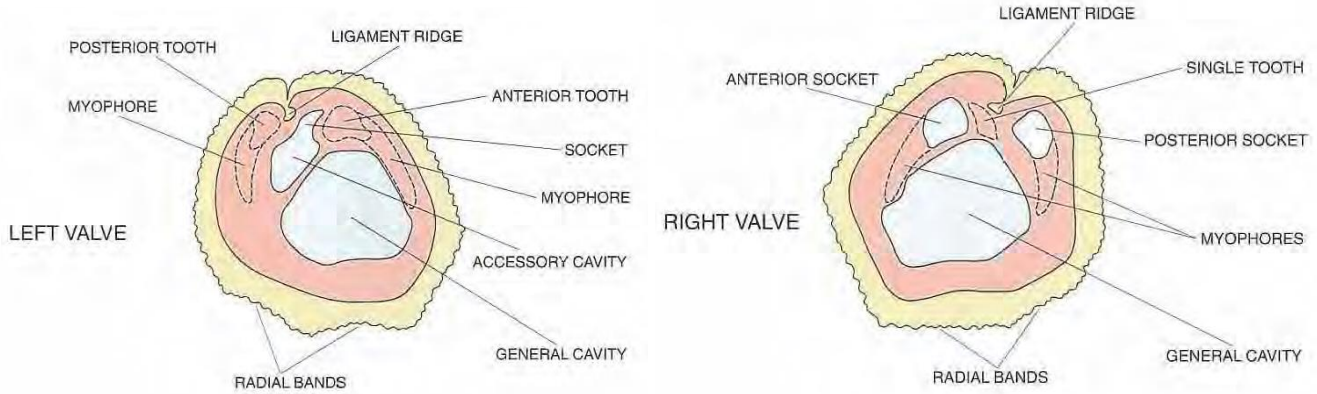
Le dernier type de ce groupe est en même temps le plus singulier et le plus curieux : la valve inférieure (droite) a la forme d'un cornet droit ordinairement très allongé ; la valve supérieure est plate et operculiforme. La charnière est à peu près celle d'une Caprotine, c'est-à-dire formée de deux dents cardinales A II et P II séparées par la dent 3b, et d'une lame ou cuilleron myophore venant se placer à la suite de la dent postérieure P II et supportant le muscle postérieur sur sa face interne. Le ligament est interne et porté, comme dans les Radiolites, par un repli des lames externes (arête cardinale) qui vient aboutir dans le voisinage de la dent 3b. Tout cet ensemble, dents cardinales et apophyse myophore postérieure, très allongé dans le sens perpendiculaire à la commissure, est immobilisé par sa forme même, pendant que la coquille s'élargit et déborde tout autour.

Les portions des couches externes liées à l'appareil cardinal comme le support du ligament, qui est toujours dans la dépendance de la dent 3b, (H. Douvillé)



Structure interne de la valve droite de **Caprotina striata**, schéma de H. Douvillé extrait de "*Notice sur les travaux scientifiques*" Fig.101 – 1903

"La couche interne de la coquille est souvent plus épaisse que la couche externe et possède des canaux capillaires primitifs dans certains genres. La couche calcitique externe peut être plus développée sous certaines formes. Elle présente souvent des bandes radiales évidentes le long du côté externe de la coquille. La charnière est marquée par une seule dent dans la valve inférieure et généralement par deux dents bien développées et des myophores dans la partie supérieure. Ils représentent la première étape évolutive principale des rudistes dans la réalisation d'une forme élevée et déroulée. Les Caprotinidae sont généralement distingués sur la base de la forme de la coquille et de la position et de l'organisation des éléments de charnière et des cavités accessoires." (Cestari et Sartorio) (Traduit de l'anglais)



**Schémas de la structure interne des valves gauches et droites chez les Caprotinidae, de R. Cestari et D. Sartorio extraits de "*Rudists and facies of the Periadriatic domain*" - 1995**

Ligament ridge = Arête ligamentaire

Posterior tooth = Dent postérieure

Myophore = Située après la dent postérieure, il s'agit du myophore postérieur

Accessory cavity = Cavité accessoire

General cavity = Cavité principale

Myophore = Située après la dent antérieure, il s'agit du myophore antérieur

Anterior tooth = Dent antérieure

Socket = Alvéole dentaire

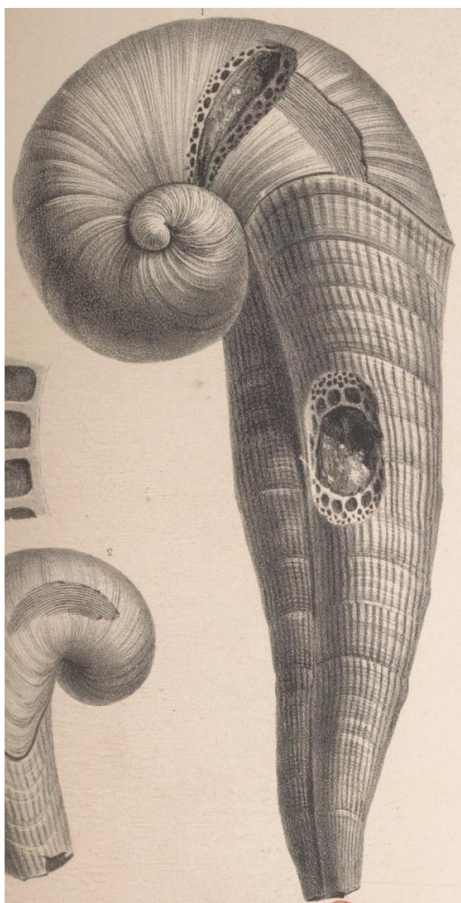
Posterior socket = Alvéole dentaire postérieure

Anterior socket = Alvéole dentaire antérieure

**Morphologie**

➤ Genre principal : **Caprinula** (Espèce type **Caprina boissyi**)

"Coquille très allongée. Valve inférieure très allongée en cornet presque cylindrique, comprimée, ornée partout de petites côtes longitudinales presque régulières; sillon latéral très profondément excavé. Valve supérieure contournée en spirale, ayant un tour et demi, lisse, ou seulement marquée de lignes d'accroissement. Canaux intérieurs très inégaux" (A. d'Orbigny)

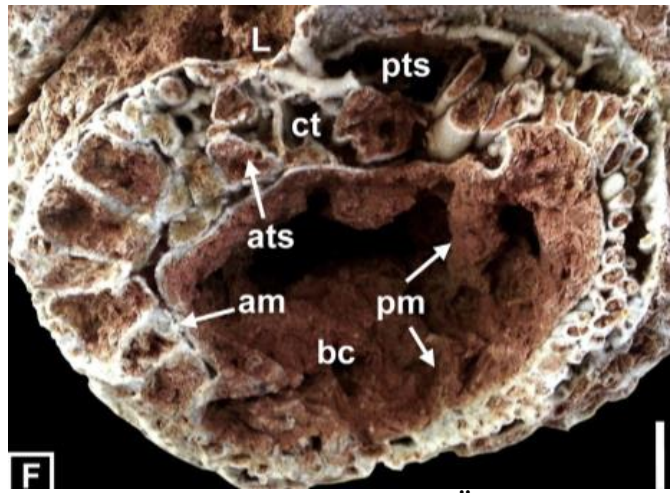


**Caprinula boissyi**, dessin de Delarue pour A. d'Orbigny, extrait de "*Paléontologie française : description zoologique et géologique de tous les animaux mollusques et rayonnés fossiles de la France, Terrains crétacés. Atlas*" – Planche 540, fig. 1 – 1851

**Structure interne**

La section transversale de la valve droite est circulaire à semi-circulaire. L'appareil myocardinal radiolitiforme est situé très près de l'arête ligamentaire (L) et du bord interne dorsal de la coquille. L'at (Dent antérieure) semble plus large que pt (Dent postérieure), les myophores sont très proches de la marge interne. L'arête ligamentaire (L) est petite, triangulaire et représentée par un sillon longitudinal en forme de V ou de U, de 3 mm de large le long de la surface externe de la marge interne du test externe (ol). La cavité dorsale est constituée de deux petites cavités de part et d'autre du ligament en repli représenté par un simple canal comme des moules internes longitudinaux le long de la valve. Les empreintes du système dents / alvéoles suivent également les empreintes de la cavité dorsale et sont situés entre le test interne (il) aragonitique et le test externe (ol) calcitique.

La valve gauche est conservée dans certains spécimens; il est presque hémisphérique convexe, toujours plus courte que la valve droite, en forme de calotte avec un sommet excentrique à la marge dorsale. Sa hauteur est variable et certains d'entre eux sont saillants de forme arrondie. Les dents comme at et pt et les plaques comme am et pm peuvent être observées se projetant vers le bas dans la paroi interne de la valve droite. (S. Özer et F. Ahmad) (Traduit et adapté de l'anglais)



Section transversale de la valve droite de *Caprinula boissyi*, photo de Özer et Ahmad extraite de "*Caprinula and Sauvagesia rudist faunas (Bivalvia) from the Cenomanian of NW Jordan. Stratigraphy and taxonomy*" Fig. 6 – 2015

L = Arête ligamentaire

ats = Dent antérieure

pts = Dent postérieure

am = Apophyse myophore antérieure

pm = Apophyse myophore postérieure

bc = Cavité principale



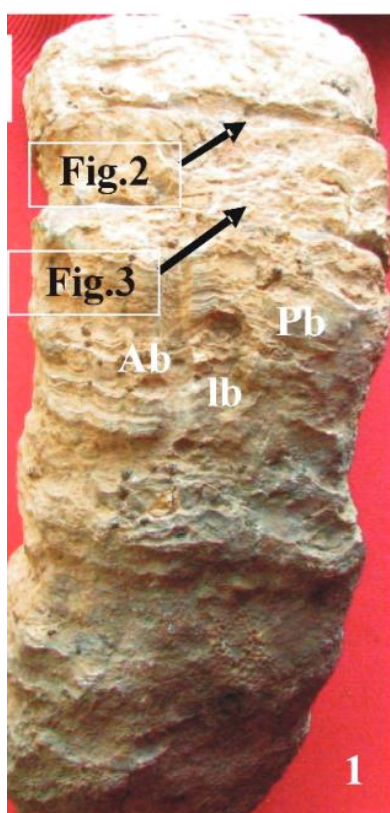
**Morphologie**

➤ Genre principal : **Dictyoptychus** (Espèce type **Polyptychus morgani**)

La surface de la valve droite est généralement lisse, bien que de fines lignes de croissance puissent être observées. Les bandes radiales se développent doucement sous forme de deux légers renflements.

La valve gauche est conique enfoncée avec un sommet excentrique à pointe dorsale et également en forme de capuchon avec un sommet fortement incliné vers la marge dorsale.

La valve droite est obtusément conique (environ 50 à 100 mm de longueur) dans les formes jeunes mais robuste, courbée conique à cylindro-conique et se redressant chez les adultes (c'est-à-dire en forme de corne), atteignant 395 mm de longueur. L'ornementation de la valve est très simple et la surface est lisse; cependant, des lamelles de croissance denses et fines sont visibles par endroits. Deux légers renflements représentent les bandes radiales antérieures et postérieures dans tous les spécimens, bien que ceux-ci semblent être plus développés dans le spécimen initialement référé à *D. persicus*. Le sommet pointu dorsalement excentrique de la valve gauche peut être fortement développé comme sous la forme d'un crochet et incliné vers la marge dorsale. (S. Özer) (Traduit de l'anglais)

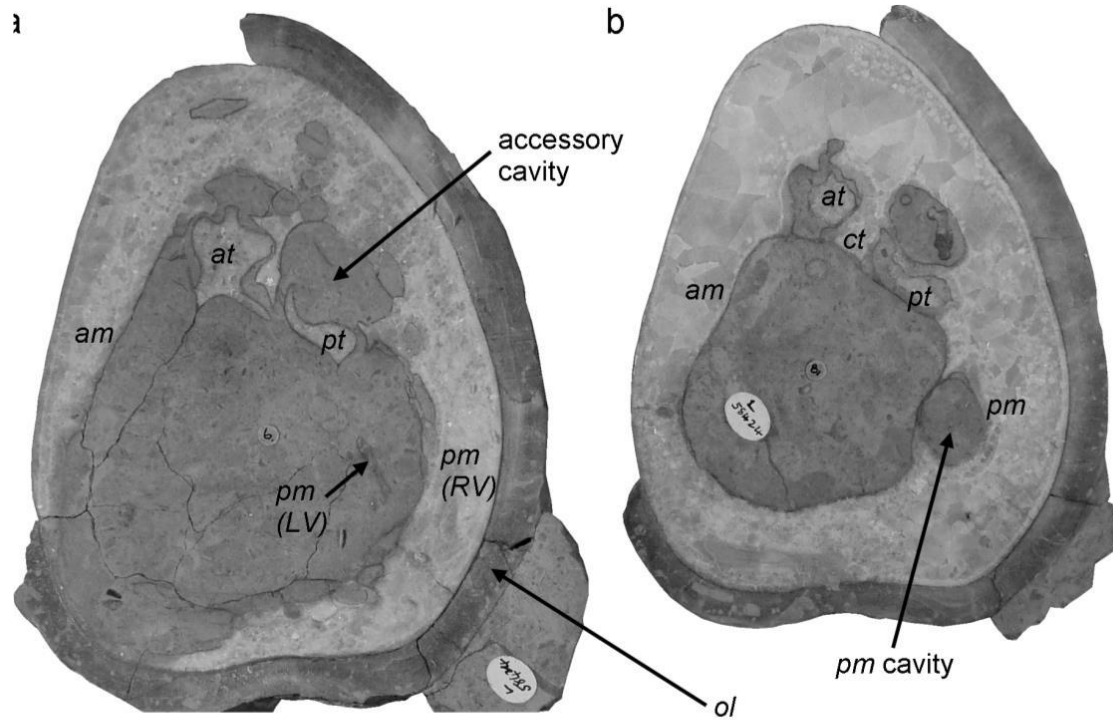


**Dictyoptychus morgani.** Les mentions Fig. 2 et 3 indiquent les niveaux de sections transversales effectuées par l'auteur. Photo de S. Özer, extraite de "*Dictyoptychus douvillé: Taxonomic revision, phylogeny and biogeography*" Planche II, fig. 1 – 2010

Valve droite (RV) montrant les bandes radiales (Ab: antérieure, Ib: inter, Pb: bandes postérieures) et de fines costules longitudinales séparées par une fine rainure. (Commentaire de la photo par l'auteur, traduit de l'anglais)

**Structure interne**

Les échantillons sont caractérisés par la présence de canaux polygonaux élargis dans la couche de coquille intérieure de la valve droite attachée. Ces canaux présentent une, deux ou trois rangées sensiblement parallèles à toute la périphérie de la valve. La marge ventrale de certains spécimens est très fine là où les canaux sont absents. Il n'y a aucune trace de crête ligamentaire. L'appareil cardinal est situé généralement en position perpendiculaire à la marge antérieure. La dent postérieure est aplatie dorso-ventrale en section transversale tandis que la dent antérieure est arrondie et robuste. Une cavité accessoire sépare la dent postérieure du bord dorsal. La dent en forme de crête de la valve droite est située entre les dents de valve gauche.



Structure interne de *Dictyoptychus morgani*, photos de P. W. Skelton extraites de "*Rudist classification for the revised Bivalvia volumes of the 'Treatise on Invertebrate Paleontology'*" Fig.12 – 2013

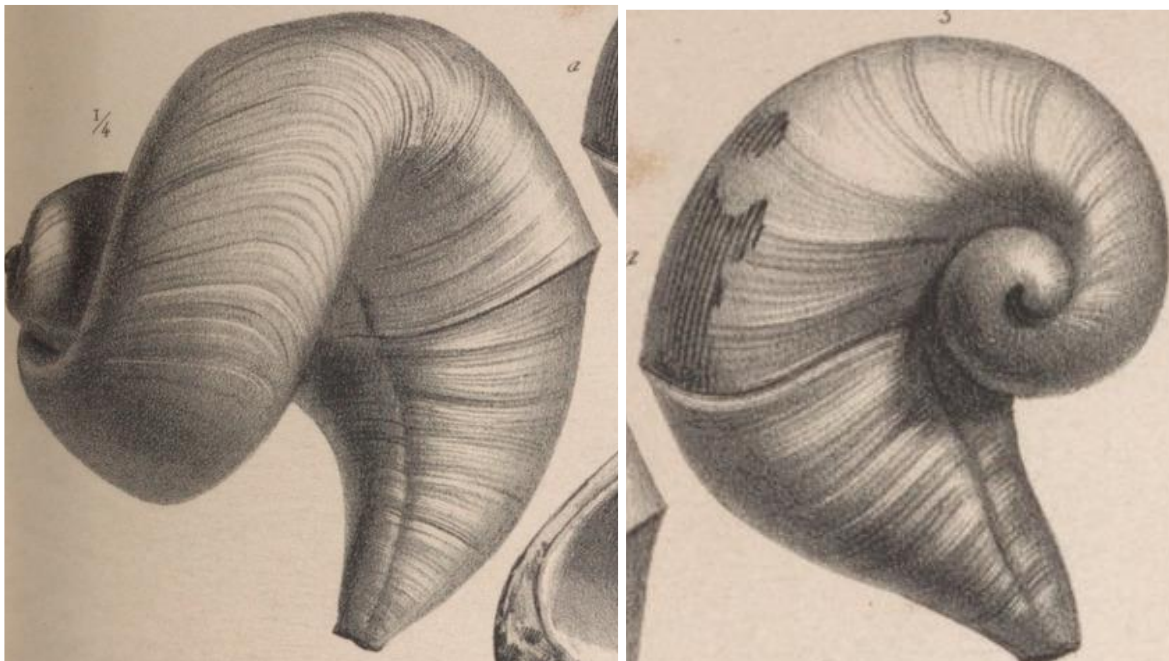
- am = Apophyse myophore antérieure
- pm = Apophyse myophore postérieure
- ol = Test externe
- at = Dent antérieure
- pt = Dent postérieure
- ct = Dent médiane

**Morphologie**

➤ Genre principal : **Caprina** (Espèce type **Caprina adversa**)

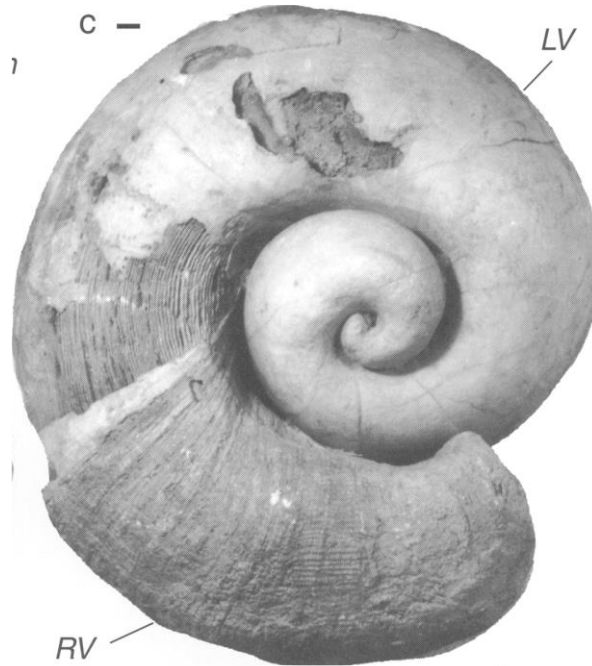
**Le corps de la Coquille de la var. A est cordiforme, ventru, strié finement et longitudinalement; les sommets, qui depuis leur origine diminuent d'une manière assez égale, se roulent en spirale de dehors en dedans; le crochet de la valve gauche est plus saillant, moins serré et s'écarte un peu de la Coquille; il est tourné en avant, et l'on y compte trois tours de spire; celui de la valve droite se roule sur lui-même, se touche par tous les points du pourtour, n'a que deux tours de spire, et est tourné en arrière; la cloison presque transversale ou légèrement oblique de l'intérieur de la Coquille, est double, épaisse et persistante; il existe une marge ou petit bourrelet au limbe de chaque valve qui, par sa réunion avec celui de la valve opposée, forme une bordure aux points de leur réunion.**

"Coquille très épaisse, très inéquivalve. Valve inférieure la plus petite, conique, en cornet comprimée, droit ou arqué, lisse, avec quelques lignes transverses d'accroissement; sillon latéral profond. Valve supérieure très grande, contournée en spirale, et ayant jusqu'à trois tours plus ou moins élevés, lisse, ou seulement pourvue de lignes transverses d'accroissement." (A. d'Orbigny pour les deux textes, le premier en 1822, le second en 1850)



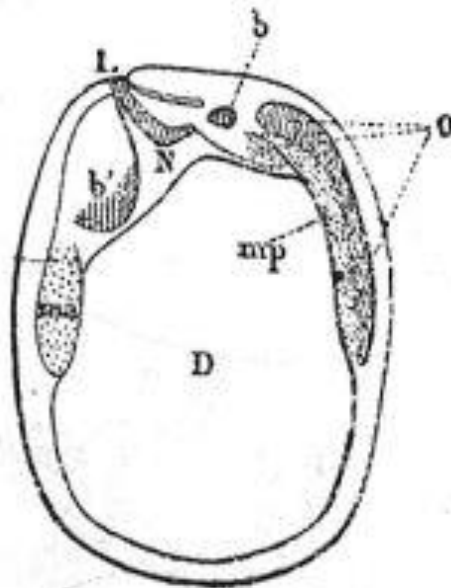
*Caprina adversa*, dessin de Delarue pour A. d'Orbigny extrait de "*Paléontologie française : description zoologique et géologique de tous les animaux mollusques et rayonnés fossiles de la France, Terrains crétacés. Atlas*" – Planche 536, fig. 2 et 3 – 1851

"Coquille très inéquivalve, très épaisse, inverse ; valve  $\alpha$  (gauche) libre, plus grande que la valve opposée, spirale, enroulée ; valve  $\beta$  (droite) fixée, petite, conique. Le *Caprina adversa* jeune est fixé par l'extrémité de la valve  $\beta$  (droite), mais à l'âge adulte la coquille se détache et l'on trouve de grands individus enfouis la valve spirale en bas" (**P. Fisher**)



*Caprina adversa*, vue postérieure, photo de Skelton et Smith extraite de "*A preliminary phylogeny for rudist bivalves: sifting clades from grades*" Fig.2 – 2000

### Structure interne

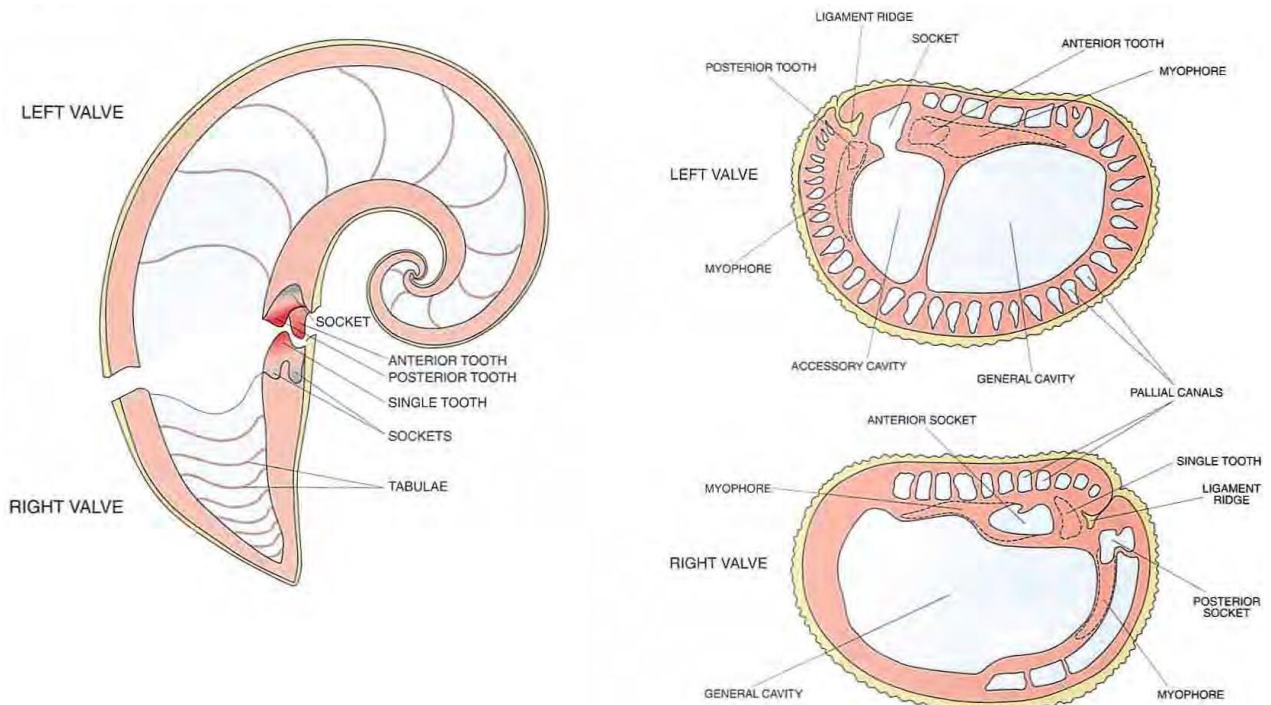


Structure interne de *Caprina adversa*, dessin de H. Douvillé extrait de "*Notice sur les travaux scientifiques*" Fig.107 – 1903

- L = Arête ligamentaire
- b = Dent cardinale postérieure
- b' = Dent antérieure
- N = Dent médiane
- ma = Apophyse myophore antérieure
- mp = Apophyse myophore postérieure
- D = Cavité principale
- O = Cavité accessoire



"La valve droite varie du spirogyre (qui tourne en rentrant **Ndlr**) au conique, la gauche est souvent plus développée que la droite. Les caprinidés étaient attachés par la valve droite (formes inverses). La couche interne de la coquille est généralement plus épaisse par rapport à la couche externe et pourvue de cavités accessoires dans presque tous les genres. La couche interne des caprinidés est marquée par un système typique de canaux palléaux qui, dans l'évolution des formes primitives (*Praecaprina*) vers des formes plus avancées (*Sabinia*), se développe en un réseau complexe. En coupe transversale, la forme des canaux peut être arrondie, ovale, pyriforme et, lorsqu'ils sont plus grands, polygonale à triangulaire. La charnière se compose d'une seule dent solide dans la valve attachée et de dents et de myophores bien développés dans la valve supérieure." (**Cestari et Sartorio**)



Structure interne des Caprinidae, schémas de Cestari et Sartorio extraits de "*Rudists and facies of the Periadriatic domain*" – 1995

Anterior tooth = Dent antérieure

Posterior tooth = Dent postérieure

Single tooth = Dent seule, isolée, unique (Dent médiane ?)

Socket = Alvéole dentaire

Tabulae = Cloisons

Ligament ridge = Arête ligamentaire

Accessory cavity = Cavité accessoire

General cavity = Cavité principale

Pallial canals = Canaux palléaux (En relation avec le manteau qui, chez les mollusques, correspond à la cavité qui contient les organes respiratoires)

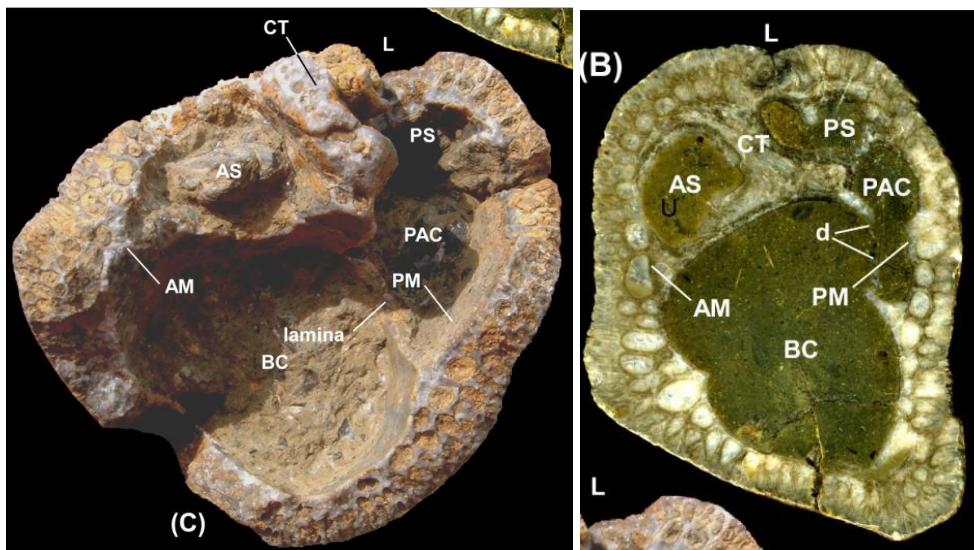
**Morphologie**

➤ Genre principal : **Caprinuloidea** (Espèce type *Caprinuloidea perfecta*)



*Caprinuloidea perfecta*, photo de R. W. Scott extraite de "*Ontogeny and Functional Morphology of a Lower Cretaceous Carpinid Rudist (Bivalvia, Hippuritoida)*" Fig. 1 - 2010

**Structure interne**



Structure interne de *Caprinuloidea perfecta*, vue du dessus de la valve droite et coupe transversale de la valve droite, photos de S. F. Mitchell extraites de "*A revision of selected Lower Cretaceous American caprinoid rudists: implications for phylogeny and biostratigraphy*" Fig.1 - 2013

- L = Arête ligamentaire
- CT = Dent médiane
- AS = Alvéole dentaire antérieure
- PS = Alvéole dentaire postérieure
- PAC = Cavité accessoire
- PM = Apophyse myophore postérieure
- AM = Apophyse myophore antérieure
- BC = Cavité principale

**Morphologie**

➤ Genre principal : **Ichthyosarcolites** (Espèce type **Ichthyosarcolites triangularis**)

"Coquille droite et épaisse, presque triangulaire munie intérieurement de cloisons obliques en forme de demi cônes ou cornets, et d'un sinus ou siphon longitudinal ou latéral" (**M. A. G. Desmaret**)

"Coquille fortement déprimée. Valve inférieure fixe, formant un ou deux tours de spires lâches, disjoints et souvent très écartes, triangulaire, et fixée par sa plus large surface, lisse en dehors et seulement marquée de quelques lignes transverses d'accroissement. Pores occupant une large surface externe, les uns capillaires égaux, et quelques autres bien plus gros latéraux. Cavité intérieure assez courte, le reste occupé par des cloisons obliques en cornets plus ou moins également espacés. Valve supérieure en capuchon oblique, un peu allongée et courbe surtout au crochet." (**A. d'Orbigny**)

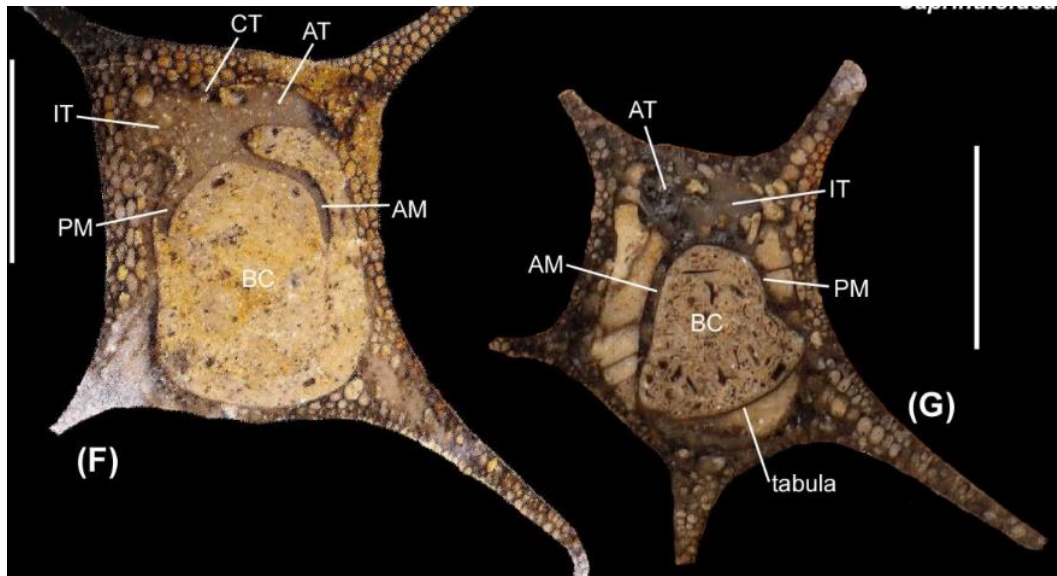


**Ichthyosarcolites triangularis** sous la dénomination **Caprinella triangularis**, dessin de Delarue pour d'Orbigny, extrait de "*Paléontologie française : description zoologique et géologique de tous les animaux mollusques et rayonnés fossiles de la France, Terrains crétacés. Atlas*" – Planche 542, fig.1 – 1851



**Ichthyosarcolites triangularis**, Photo MHN utilisé par V. Rineau dans son ouvrage "*Taxonomic revision of the genus Ichthyosarcolites Demarest, 1812, and description of a new canaliculate rudist from the Cenomanian of Slovenia: Oryxia sulcata gen. et sp. nov. (Bivalvia, Hippuritida)*" – 2018

## Structure interne



Structure interne d'*Ichthyosarcolithes alatus*, photo de S. F. Mitchell, extraite de "*A new rudist bivalve Curtocaprina clabaughikinsorum gen. et nov. sp. From the Middle Albian of Texas and its bearing on the origin of the Ichthyosarcolitidae Douvillé*" – 2013

- CT = Dent médiane
- PT = Dent postérieure (et non IT comme sur le schéma)
- AT = Dent antérieure
- PM = Myophore postérieur
- AM = Myophore antérieure
- BC = Cavité principale
- Tabula = Cloison



**Morphologie**

➤ Genre principal : **Antilocaprina** (Espèce type **Caprinella occidentalis**)

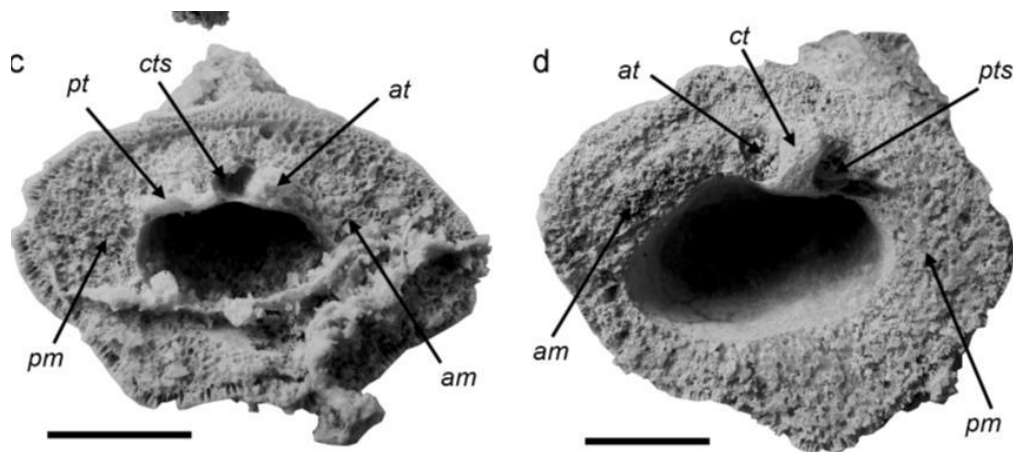
"Trechmann (1924, p.407) a créé le nouveau genre Antilocaprina pour cette espèce, dans lequel l'ensemble de la couche intermédiaire des deux valves, entre les couches interne et externe, est occupé par une masse de petits, avec parfois quelques grands, tubules, de section ovale ou polygonale, qui envahissent les dents de charnière et les zones d'attache musculaire". (**L. J. Chubb**) (Traduit de l'anglais)

"Grande coquille inéquivalve, avec des valves à peu près de même taille. Valve droite conique; valve gauche convexe, courbée, avec bec umbonal en surplomb. Trois crêtes rondes longitudinales le long de la région ventrale dans les deux valves, la centrale la plus proéminente". (**Garcia-Barrera et al.**) (Traduit de l'anglais)



**Caprinella occidentalis** (Photo extraite de Whitfield "*Descriptions of species of rudistae from the cretaceous rocks of Jamaica*" Planche XVI – 1897)

**Structure interne**



**Antilocaprina suboccidentalis** Photos de P. Skelton extraites de "*Rudist classification for the revised Bivalvia volumes of the 'Treatise on Invertebrate Paleontology'*" Fig.14 p. 26

- pt = Dent postérieure
- pm = Apophyse myophore postérieure
- am = Apophyse myophore antérieure
- at = Dent antérieure
- cts = Alvéole dentaire de la dent médiane
- ct = Dent médiae
- pts = Alvéole dentaire postérieure
- ats = Alvéole dentaire antérieure

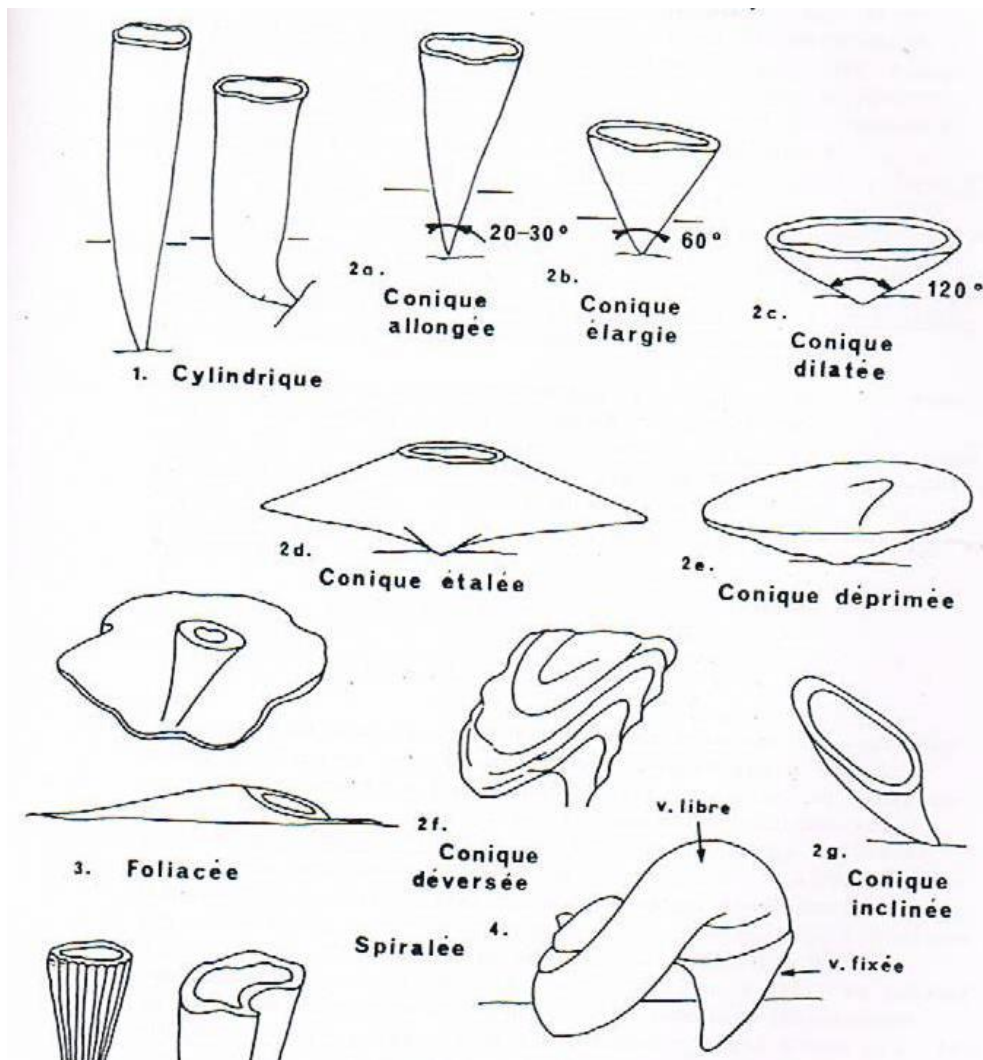
## Chapitre IV

### Mode de vie des rudistes

#### 40) **Le rapport au substrat**

##### 40a) **Le mode de fixation**

Nous avons vu que les familles de rudistes présentent une grande variété de formes biologiques que J. Philip a classée de la manière suivante (voir schéma ci-dessous) en fonction de la partie fixée des valves :



Dessins de J. Philip extraits de "*Les formations calcaires à rudistes du Crétacé supérieur provençal et rhodanien*" – 1970

La majeure partie des rudistes était fixée au substrat\* par leurs valves droites, à l'exception des genres appartenant aux familles des Diceratidae et des Requieniidae, comme le montre le tableau page suivant, inspiré pour partie par Cestari et Sartorio.

Famille	Valve gauche fixée	Valve droite fixée
Diceratidae	PCG	PCG
Epidiceratidae		
Monopleuridae		
Polyconitidae		
Plagioptychidae		
Caprinulidae		
Trechmannellidae		
Caprinuloideidae		
Ichthyosarcolitidae		
Antilocaprinidae	N'est pas fixé, repose sur le substrat	
Requieniidae		
Caprotinidae		
Caprinidae		
Radiolitidae		
Hippuritidae		

Tableau synoptique des familles de rudistes en fonction de la valve fixée au substrat (la mention PCG = Pour certains genres)

### Le cas particulier de la famille des Diceratidae

#### ➤ Genre **Diceras**

Fixation par la valve droite

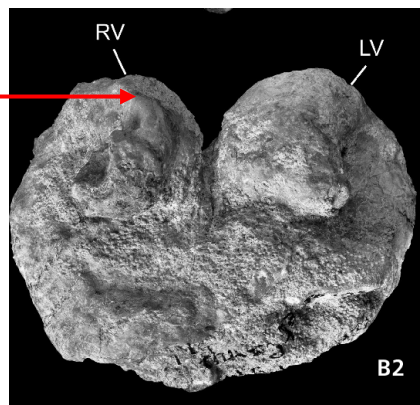


Fixation par la valve gauche

Espèce *Diceras arietinum*, photo Terra Paleontologica (à gauche) et *Diceras sinistrum* photo du Museo di Storia Naturale di Verona (à droite)

#### ➤ Genre **Valletia**

Fixation par la valve droite



Espèce *Valletia germani*, photo de S. Schneider et P. Skupien extraite de "*Palaeoecology of Valletia antiqua Favre in Joukowsky & Favre, 1913 (Bivalvia, Hippuritida, Diceratidae); with comments on the taxonomy and distribution of the genus Valletia*" Fig. 8 - 2015

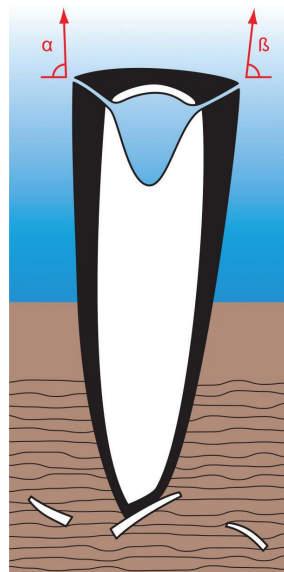
#### 40b) **Positionnement et influence du substrat**

Ce sous chapitre s'appuie d'une part sur les travaux de P. Skelton "*Morphogenetic Versus Environmental Cues for Adaptive Radiations*" de 1991 repris et affinés par P. Skelton et E. Gili "*Rudists and carbonate platforms in the Aptian: a case study on biotic interactions with ocean chemistry and climate*" de 2012, complétés par E. Gili et S. Götz "*Paleoecology of rudists*" de 2018 et d'autre part sur ceux de J. Philip "*Les formations calcaires à rudistes du Crétacé supérieur provençal et rhodanien*" de 1970.

Deux facteurs semblent déterminant pour assurer le positionnement des rudistes par rapport au substrat\* : la nature même de ce substrat\* et le régime du courant ambiant qui influent largement sur les différentes formes des coquilles. À partir de là, il est possible de classer les rudistes en trois morphotypes\*.

##### Les rudistes de morphotype "Elevator"

Le terme "Elevator" utilisé par Skelton pour décrire ce morphotype\* peut se traduire stricto sensu par "ascenseur" c'est-à-dire plus largement par "qui s'élève ou qui se lève" par allusion à sa position quasi verticale ( $\approx 90^\circ$ ) dans le substrat par l'intermédiaire de l'apex de la valve fixée, la stabilisation s'effectuant grâce à l'accumulation sédimentaire et parfois l'aide d'un voisin par coalescence (par attachement latéral). Ce morphotype est associé de préférence à des substrats\* originellement mous voir boueux sous des courants faibles à modérés, des flux répétés trop importants, balayant les sédiments meubles auraient systématiquement remis en cause l'équilibre de la coquille. Pour faire face à ces aléas (Tempêtes), ce morphotype est constitué d'individus groupés s'inclinant en cas de perte trop important de sédiments et formant un bloc en étrave pour affronter un renforcement épisodique de l'intensité des courants. On peut classer dans ce morphotype, les genres des familles des Monopleuridae, des Radiolitidae (pour partie) et des Hippuritidae par exemple. Il existait également dans les Elevators des individus isolés comme *Oedomyphorus* (Famille Caprinuloideidae), *Sauvagesia* (Famille Radiolitidae) ou *Vaccinites* (Famille Hippuritidae).

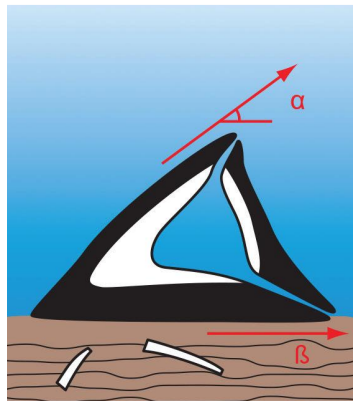


**Position d'un rudiste de morphotype "Elevator". On considère que la limite d'inclinaison de ce morphotype doit être supérieure à  $45^\circ$ , bien que, dans la plupart des cas, la position de vie se rapproche des  $90^\circ$ . Dessin de Gili et Götz, adapté de Skelton et Gili (2012).**

##### Les rudistes de morphotype "Clingers"

Le terme de "Clinger" utilisé par Skelton en 1991 signifie "s'accrocher" donc les "clingers" sont des "accrocheurs". À l'origine, en 1979, le même Skelton utilisait le terme "encrusters", c'est-à-dire ceux qui s'incrument par allusion au fait que les rudistes de ce morphotype présentaient une partie de la marge de croissance de la valve fixée se cimentant au substrat si ce dernier était dur ou s'étalant sur sa surface s'il était meuble. La stabilisation de la coquille résultait d'un plus large contact avec le substrat. Ce morphotype\* s'épanouissait sur des zones à faible sédimentation (donc plus stable) mais pouvait également s'implanter sur des substrats durs (coquilliers par exemple) et donc résister à des courants perturbés. Ce morphotype\* était particulièrement opportuniste et pouvait s'intégrer à des substrats\* très variés, cohabitant en cela avec les autres morphotypes.. Skelton positionne dans cette catégorie principalement les Diceratidae, les Requieniidae, certains Radiolitidae et Caprotinidae.





Position d'un rudiste de morphotype "Clinger", on considère que la limite d'inclinaison de ce morphotype doit être inférieure à 45°. Dessin de Gili et Götz, adapté de Skelton et Gili (2012)

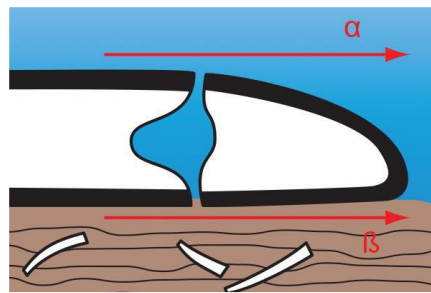
### Les rudistes de morphotype "Recumbents"

Le terme "Recumbents" signifie littéralement "Couchés" du fait que les rudistes appartenant à ce morphotype avaient la totalité de la coquille posée sur le substrat avec une forme basale arquée ou étoilée ce qui leur permettait d'éviter d'être retournés par les courants ou d'être enfouis sous les sédiments.

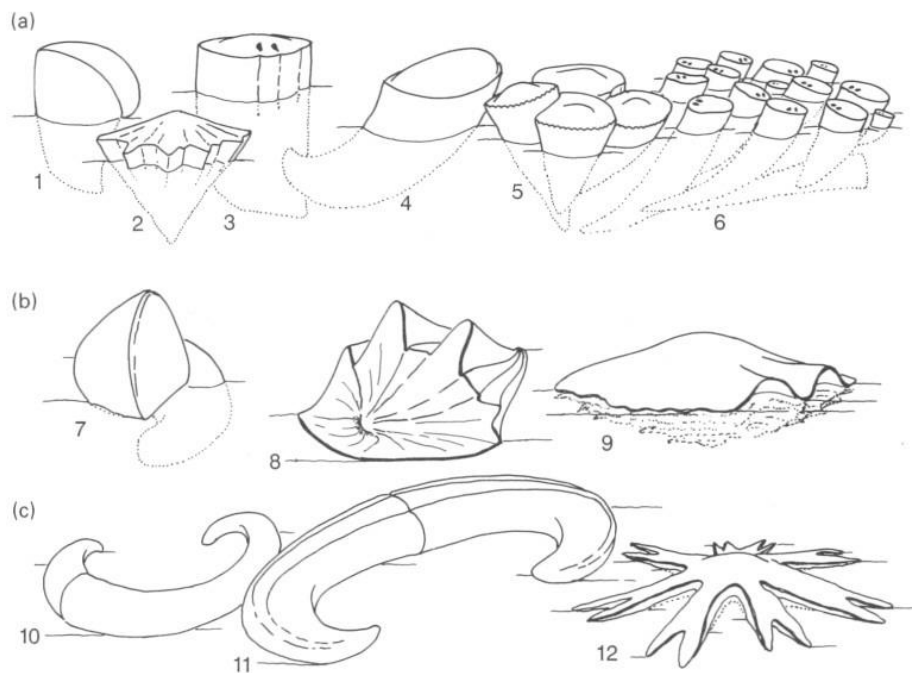
Ce morphotype\* est associé à un substrat\* constitué de sable calcaire meuble à sédimentation négligeable.

Skelton souligne une singularité du fait que les Recumbents n'apparaissent qu'au cours de deux intervalles géologiques, c'est-à-dire entre l'Aptien et le Cénomaniens et entre le Campanien et le Maastrichtien inférieure, tandis que les morphotypes\* Elevators et Clingers ont persisté pendant tout le Crétacé.

Skelton place dans ce morphotype les Ichtyosarcolitidae, certains Caprinidae et les Antillocaprinidae.



Position d'un rudiste du morphotype "Recumbents", on considère que la limite d'inclinaison de ce morphotype doit être inférieure à 45° tendant vers 0°. Dessin de Gili et Götz, adapté de Skelton et Gili (2012)



Exemples des trois morphotypes, dessin de D. J. Ross et P. W. Skelton extrait de "*Rudist formations of the Cretaceous : a palaeoecological, sedimentological and stratigraphical review*" - 1993

Description page suivante

- (a) Les "Elevators" peuvent être solitaires (1 = Plagiophychidae, 2 = Radiolitidae, 3 = Hippuritidae, 4 = Dictyoptychus) ou regroupés (5 = Radiolitidae, 6 = Hippuritidae)
- (b) Les "Clingers" occupent le substrat soit latéralement (7 = Requiiniidae, 8 = Radiolitidae) soit radialement (Radiolitidae)
- (c) Les "Recumbents" ont une forme arquée (10, 11 = Caprinidae, Antilocaprinidae et Sabinia) ou en étoile (12 = Radiolitidae)
- À noter** : Les parties immergées dans le sédiment sont représentées en pointillé.

## 41) La nutrition

Il ne semble pas que le mode de nutrition des rudistes fut la préoccupation première des paléontologues du 19<sup>ème</sup> siècle et des débuts du 20<sup>ème</sup> siècle, loin de là. Largement consacrées à la morphologie et à la structure interne, leurs études visaient essentiellement à obtenir une classification cohérente et stable. En conséquence la littérature sur le sujet est particulièrement pauvre avant les années 1970.

Cependant tous s'accordent pour reconnaître aux rudistes un régime alimentaire de type suspensivore, régime commun à la majeure partie des bivalves et qui consiste à piéger les particules en suspension dans l'eau (Phytoplancton\*, zooplancton\*, bactéries etc) pour les diriger vers la bouche puis le système digestif en procédant à un tri préalable pour écarter et rejeter les particules indésirables sous forme de pseudo-fèces (avant ingestion) et de fèces (après digestion). Le terme "suspensivore" est l'équivalent du terme "filtreur".

Deux théories concernant le mode de nutrition ont alors été proposées :

La théorie symbiotique (Kauffman et Johnson - 1988)

Selon le principe de l'actualisme (Théorie postulant que les phénomènes du passé se produisent de la même manière que les phénomènes d'aujourd'hui) il est suggéré que les rudistes auraient pu, comme les coraux qui les ont supplantés à l'heure actuelle, être symbiotiques (être en association étroite avec) d'algues vertes unicellulaires, les zooxanthelles\* et donc capables d'une activité photosynthétique\* pour leurs apports trophiques (qui concernent la nutrition des tissus).

☞ *Précisions sur la symbiose entre coraux et Zooxanthelles*

### Ce qu'apportent les zooxanthelles au corail

Les zooxanthelles utilisent les déchets azotés et phosphatés du polype (corail) comme source d'éléments minéraux qui sont localement plus concentrés que dans le milieu extérieur. La source de calcium proviendrait à la fois du CO<sub>2</sub> émis au cours de la respiration du polype et des hydrogénocarbonates dissous dans l'eau de mer.

Grâce à ces éléments minéraux et à la lumière, elles élaborent de la matière organique essentiellement glucidique. Une partie de cette matière produite est utilisée comme source de nourriture par le polype.

La photosynthèse (Processus par lequel les plantes vertes synthétisent des matières organiques grâce à l'énergie lumineuse, en absorbant le gaz carbonique de l'air et en rejetant l'oxygène) produit un dégagement de dioxygène (O<sub>2</sub>). La concentration en O<sub>2</sub> des eaux chaudes est peu élevée du fait de sa faible solubilité qui, de plus, diminue avec la température. L'approvisionnement en O<sub>2</sub>, nécessaire à la respiration du polype est alors facilité.

Le polype bénéficie des produits organiques élaborés par les zooxanthelles dont il stimule la photosynthèse et l'exportation de sa production.

Par ailleurs, la prédation fournit au polype, les protides et les lipides. Il réunit ainsi tous les éléments nécessaires (glucides, lipides et protides) à sa croissance et à son entretien..

Le prélèvement du CO<sub>2</sub> par les zooxanthelles favorise la précipitation du carbonate de calcium, c'est à dire du calcaire, et donc l'élaboration du squelette du polype.

### Ce qu'apporte le corail aux zooxanthelles

L'activité (métabolique) du polype se traduit par les échanges gazeux de la respiration, absorption d'O<sub>2</sub> et d'un rejet de CO<sub>2</sub>. Ce même CO<sub>2</sub> qui serait utilisé pour la photosynthèse par les zooxanthelles.

Le corail protège les zooxanthelles qu'il héberge dans ses propres tissus des prédateurs, fournit par ses déchets ions et minéraux à son hôte.



Cette théorie a fait l'objet d'un examen critique par Ross et Skelton (1993) et Gili, Masse et Skelton (1995) qui ont démontré qu'il n'y avait aucune preuve tangible de l'exposition du manteau (à sa marge) à la lumière et de son expansion pour servir de zone d'élevage des zooxanthelles, sans compter que l'on peut se poser la question pour les rudistes dont la morphologie n'offre aucune possibilité pour ce type de symbiose.

L'argument de la taille de la coquille des rudistes par rapport à celle de l'animal lui-même, beaucoup plus petit, a été réfuté comme étant un ratio favorable à l'entretien d'une colonie de dinoflagellés\*. (Pour des informations plus complètes se reporter à l'ouvrage de Kauffman et Johnson "*The morphological and ecological evolution of middle and Upper Cretaceous reef-building rudists*" - 1988 et pour une analyse critique de la théorie voir Gili et Götz "*Paleoecology of rudists*" - 2018).

La théorie de la capture exogène (les particules alimentaires sont prélevées à l'extérieur de l'animal)

C'est Skelton qui a émis cette théorie après la découverte d'un ligament fossilisé dans deux radiolitidae. Ce ligament étant de texture similaire à celui de *Crassostrea virginica* (une huître américaine), Skelton a pratiqué des expériences sur son extension jusqu'à la limite de rupture. Il s'est alors rendu compte que ce ligament ne permettait qu'une faible ouverture de l'huître et il en a déduit que la valve supérieure des radiolitidae ne pouvaient se soulever de plus de 1mm ce qui limitait drastiquement la circulation de l'eau dans l'animal et donc la quantité de nutriments nécessaires à sa survie. Skelton en a déduit que les rudistes non enroulés disposaient de tentacules (filaments) pour capturer les particules en suspension à l'instar de nombreux suspensivores épifauniques (L'épifaune caractérise les animaux vivant au fond de l'eau et constituant le Benthos par opposition au Pelagos constitué d'animaux évoluant entre le fond et la surface).



Dessin de Skelton extrait de "*Preserved Ligament in a Radiolitid Rudist Bivalve and its Implication of Mantle Marginal Feeding in the Group*" - 1979

Commentaire de Skelton sur le dessin (traduit de l'anglais) : "Reconstitution d'un petit groupe de radiolitides vivants (groupe d'espèces *R.angeoides*). Les deux individus dans la partie avant se nourrissent, avec les tentacules marginaux de leurs lobes du manteau droit extrusés\* entre les rebords de valve étroitement séparés. L'individu en arrière-plan droit a rétracté ses tentacules. Le grand spécimen sur la gauche éjecte des pseudofèces (à gauche) et des fèces (à droite) à partir de sites marginaux marqués par des bandes radiales sur la paroi postérieure de la coquille"

Sur ce dessin on distingue les tentacules formés par extrusion (écoulement vers l'extérieur) du manteau, formant couronne autour de la valve supérieure. L'étroitesse de l'ouverture entre les deux valves permettait un repli de ces tentacules et donc une fermeture quasi instantanée de la coquille en cas d'attaque de prédateur, il a été également émis l'hypothèse que les rudistes, comme certains suspensivores auraient produit un mucus fétide, voir toxique, pour éloigner ces même prédateurs. Les deux grands filaments qui se croisent représentent les pseudofèces et les fèces dont il a été question plus haut.

Comme tous les filtreurs, les rudistes procédaient à un tri des matières piégées qui avait pour objectif d'empêcher les particules non alimentaires, essentiellement minérales, de parvenir à la bouche. On a donné à ces particules indésirables le nom de pseudofèces (faux excréments) que les bivalves filtreurs rejettent vers l'extérieur sous une forme cotonneuse et cohérente qui se dépose sur le fond et dont la forte densité l'empêche de circuler à nouveau dans les flux nourriciers et donc d'être inutilement filtrée.

Une fois les particules alimentaires acheminées dans le système digestif, via la bouche de l'animal, les fèces (excréments) sont expulsées hors du corps par l'intermédiaire de siphons exhalants pour certaines formes ou par les oscules (chez les Hippuritidae). Il a été également émis l'hypothèse que les pores et les canaux radiaux présents sur la valve supérieure des membres de cette famille auraient servis à capturer les particules alimentaires en suspension, ce qui représenterait un signe tangible d'évolution.



Pour de plus amples informations consulter **P. W. Skelton** "*Preserved Ligament in a Radiolitid Rudist Bivalve and its Implication of Mantle Marginal Feeding in the Group*" 1979, **P. W. Skelton**. "*Functional morphology of the Hippuritidae*" – 1976, **C. M. Yonge**. "*Form, habit and evolution in the Chamidae (Bivalvia) with reference to conditions in the rudists (Hippuritacea)*" – 1967, **C. B. Jorgense** "*Biology of Suspension Feeding*" - 1966.

#### 42) **La reproduction**

Voilà un autre aspect du mode de vie des rudistes sur lequel pèse un lourd silence scientifique. Il est vrai que la reproduction de ces animaux relève entièrement du domaine des hypothèses.

On a avancé la supposée présence de glandes génitales unisexuées (on se doute bien de toute impossibilité d'accouplement entre un rudiste mâle et femelle !).

Si l'on procède par analogie avec le comportement de certaines huîtres actuelles, bivalves au même titre que les rudistes, il est possible d'envisager la présence d'individus mâles et femelles sans possibilité de mettre en évidence un quelconque dimorphisme sexuel (il ne serait pourtant pas inintéressant de se pencher sur la question). Les rudistes auraient donc pu être gonochoriques (Un individu gonochorique a des sexes séparés avec des gonades différentes) profitant de la stabilité de la température de l'eau ambiante (> à 20°) pour libérer à rythmes réguliers (annuels ?) les gamètes des mâles et des femelles, la fécondation s'effectuant en dehors des animaux. Cette fécondation donnerait des larves (≈ polypes) venant s'accrocher au banc d'origine soit dérivant pour se fixer à un substrat dur et former ainsi un nouveau départ de biostrome.

On ne peut non plus exclure la possibilité d'un hermaphrodisme chez les rudistes que l'on croyait limité chez les bivalves mais qui, en fait, est beaucoup plus fréquent. Cet hermaphrodisme peut être simultanée ou successive avec maturation asynchrone ou distincte. Il est dit simultanée lorsque les spermatozoaires et les ovocytes évoluent dans un même follicule (habituellement l'écrin du seul ovocyte) ce qui rend possible l'autofécondation, il est dit successive lorsque l'animal se présente d'abord dans la phase mâle mais dans sa gonade, avant même la fin de la spermatogenèse, se déroule l'ovogenèse, dans les deux cas la fécondation aurait lieu à l'intérieur de l'animal puis les larves seraient expulsées après un certain temps d'incubation. Ces larves arriveraient à un stade pédivéligère (munies d'un pied pour se fixer) au bout d'une vingtaine de jours.

Tout cela relève bien entendu de la plus pure spéculation mais il fallait pourtant bien que ces animaux, à l'instar des autres, puissent se reproduire.

## L'environnement des rudistes

### 51) Les plates-formes carbonatées

Le domaine de prédilection pour la constitution, le développement et l'évolution des rudistes sont les plates-formes carbonatées.

"La plate-forme carbonatée est un système géologique formé par la sédimentation de calcaire d'origine organique (bioconstruction), que l'organisme vivant soit sessile (cas des coraux, des cnidaires, etc.) ou non (plancton\*). Ces structures ont des dimensions de l'ordre du kilomètre ; les plus grandes atteignent plusieurs milliers de kilomètres de longueur, plusieurs centaines de milliers de kilomètres carrés et plusieurs kilomètres d'épaisseur."

Elle est typique des eaux tropicales où elles regroupent un grand nombre de récifs, atolls et lagons mais elles se rencontrent aussi dans des eaux plus tempérées où elles sont notamment édifiées par des algues rouges. Des plate-formes carbonatées fossiles formées au Paléozoïque et Mésozoïque ne font pas intervenir directement des mécanismes de biominéralisation mais se forment dans des eaux riches en nutriments et pauvres en oxygène.

La composition minéralogique des plates-formes carbonatées peut être calcitique ou aragonitique. L'eau de mer est sursaturée en carbonate, ainsi, dans certaines conditions, la précipitation de  $\text{CaCO}_3$  est possible.

Il est également d'usage d'utiliser le terme de plateforme comme un terme général pour désigner une séquence de plates-formes carbonatées en eau peu profonde. Ces plates-formes carbonatées peuvent se développer dans presque n'importe quel contexte tectonique, mais elles sont particulièrement répandues le long des marges passives\*. (James Lee Wilson, "*Carbonate facies in geologic history*", 1975, Wolfgang Schlager, "*Carbonate sedimentology and sequence stratigraphy*" - 2015)

La plate-forme carbonatée est considérée comme un corps sédimentaire, avec une certaine topographie, composé par des dépôts calcaires autochtones\*. Comme la croissance d'une plate-forme carbonatée est induite par des organismes sessiles\*, dont les squelettes construisent des récifs ou par des organismes (généralement des microbes) qui provoquent la précipitation de carbonate par l'intermédiaire de son métabolisme. Ces plates-formes ne se développent que dans les régions où il y a des conditions sont favorables à la vie d'organismes constructeurs. (Tucker et al., 1990 "*Carbonate sedimentology*" repris par Youcef Brahim el Hadj 2019 "*Les plates-formes carbonatées*")

Le développement des rudistes s'est produit dans des eaux chaudes ( $\geq 18^\circ$ ) mésotrophiques ou eutrophiques (c'est-à-dire riches en nutriments), peu profondes (entre 5 et 30m) modérément agitées (limite des "vagues de beau temps"  $\approx 5/20\text{m}$ ) sous un climat tropical (voir développement au sous chapitre 5.3).

Pour compléter ces informations se reporter à Andrieu, Brigaud, Rabourg et Noret "*The mid-Cenomanian event in shallow marine environments : influence on carbonate producers and depositional sequences*" - 2015

. F. Boulvain "*Eléments de Sédimentologie et de Pétrologie sédimentaire*" université de Liège 2021)

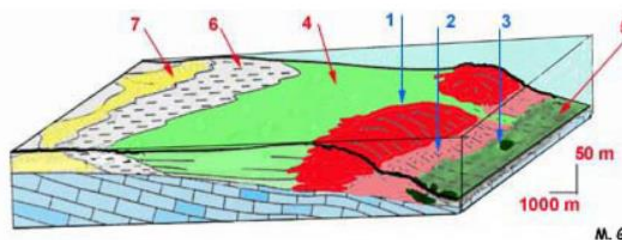


Fig. 15.

1 = Bioconstruction à coraux, algues et Rudistes en position de vie ; (formation de faible épaisseur formant une couche interstratifiée dans les couches avoisinantes = biostrome)

2 = Talus formé de débris de Rudistes

3 = Brèche récifale

4 = Plate-forme interne carbonatée à Rudistes et Foraminifères

5 = Marnes externes

6 = Dépôts côtiers

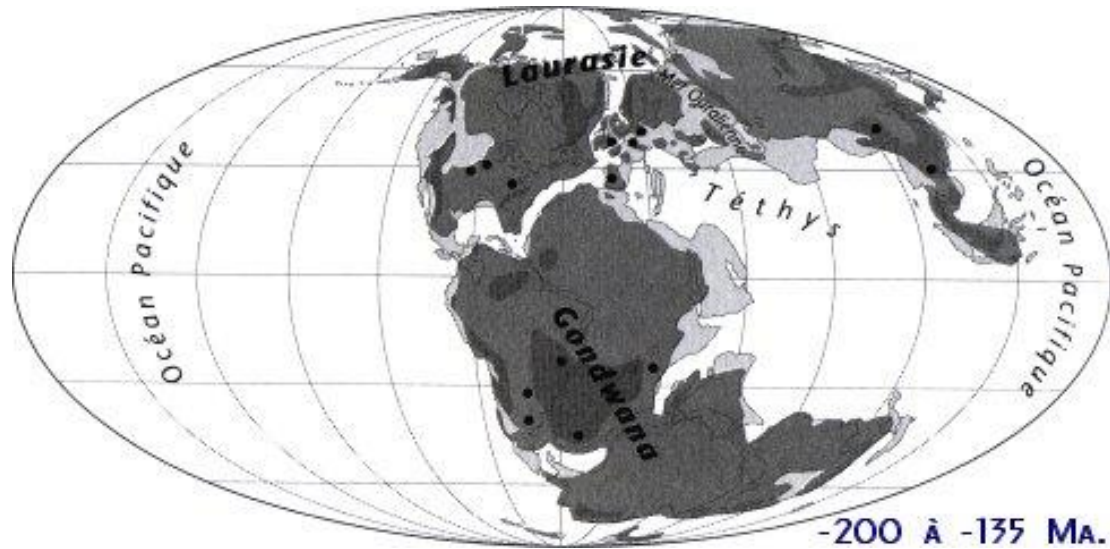
7 = Dépôts pérideltaïques

La mer est chaude, ouverte avec de vrais récifs (biohermes ou récifs en bancs continus) riches en *Caprina*.

**Reconstitution d'une plate-forme carbonatée au Crétacé supérieur, schéma extrait du site Geolvar**

## 52) Répartition géographique

Apparus à la fin du Jurassique, les rudistes ont largement colonisé les marges continentales de la Téthys (Paléo-océan apparu au Paléozoïque et séparant les supercontinents Gondwana et Laurussia).

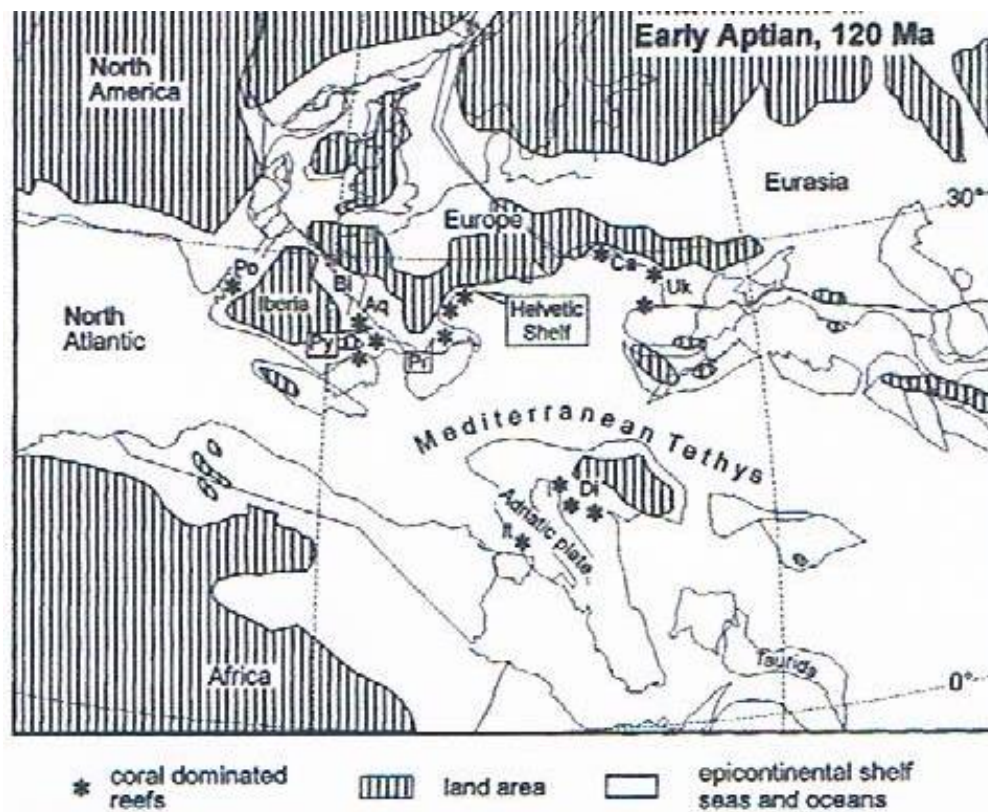


Localisation de la Téthys sur la Carte paléogéographique extraite de l'ouvrage d'E. Buffetaut et J. Le Loeuff "*Les mondes disparus, atlas de la dérive des continents*" - 1998

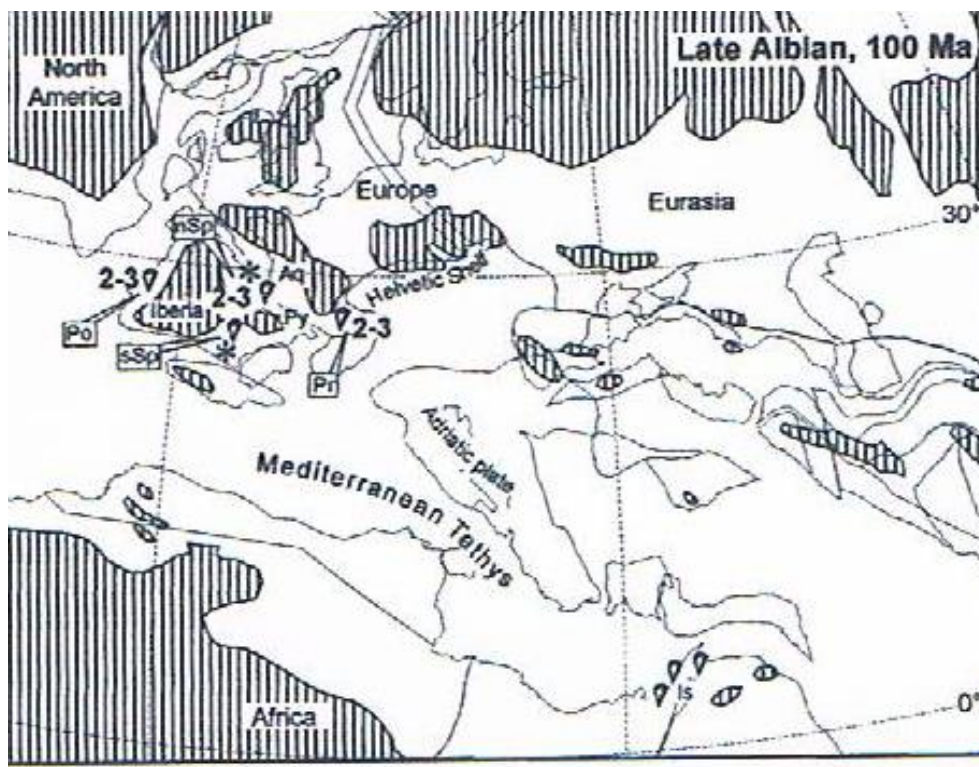
Proliférant sur les plates-formes carbonatées et adaptés en tant que filtreurs aux zones plus turbides que les coraux, ils ont dominé l'écosystème\* benthique\* pendant tout le Crétacé.

### 521 Distribution paléogéographique des bioconstructions à coraux et rudistes au Crétacé

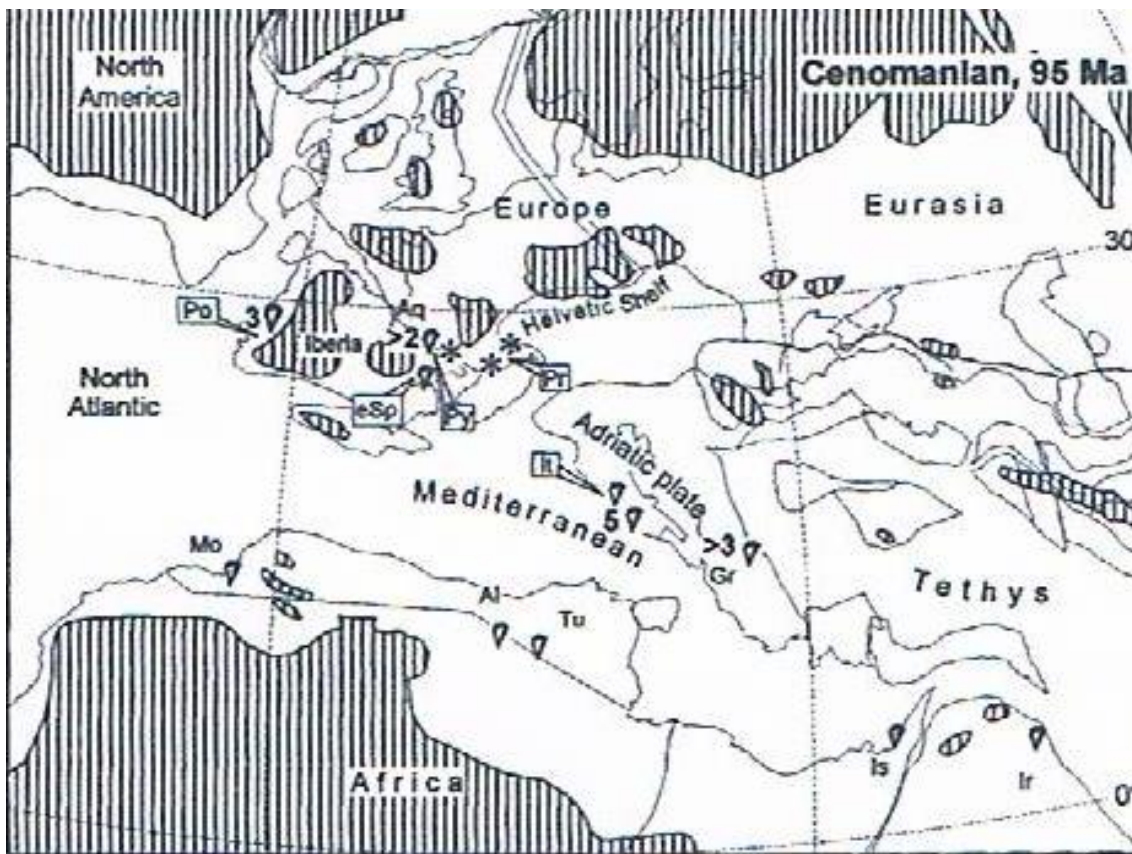
Les 7 cartes qui suivent sont extraites de l'excellent article de S. Voigt et W. W. Hay "*Biogeographic distribution of late Early to Late Cretaceous rudist-reefs in the Mediterranean as climate indicators*" – 1999. Elles présentent la distribution paléogéographique des bioconstructions à coraux et rudistes en zone méditerranéenne de l'Aptien inférieur au Maastrichtien inférieur





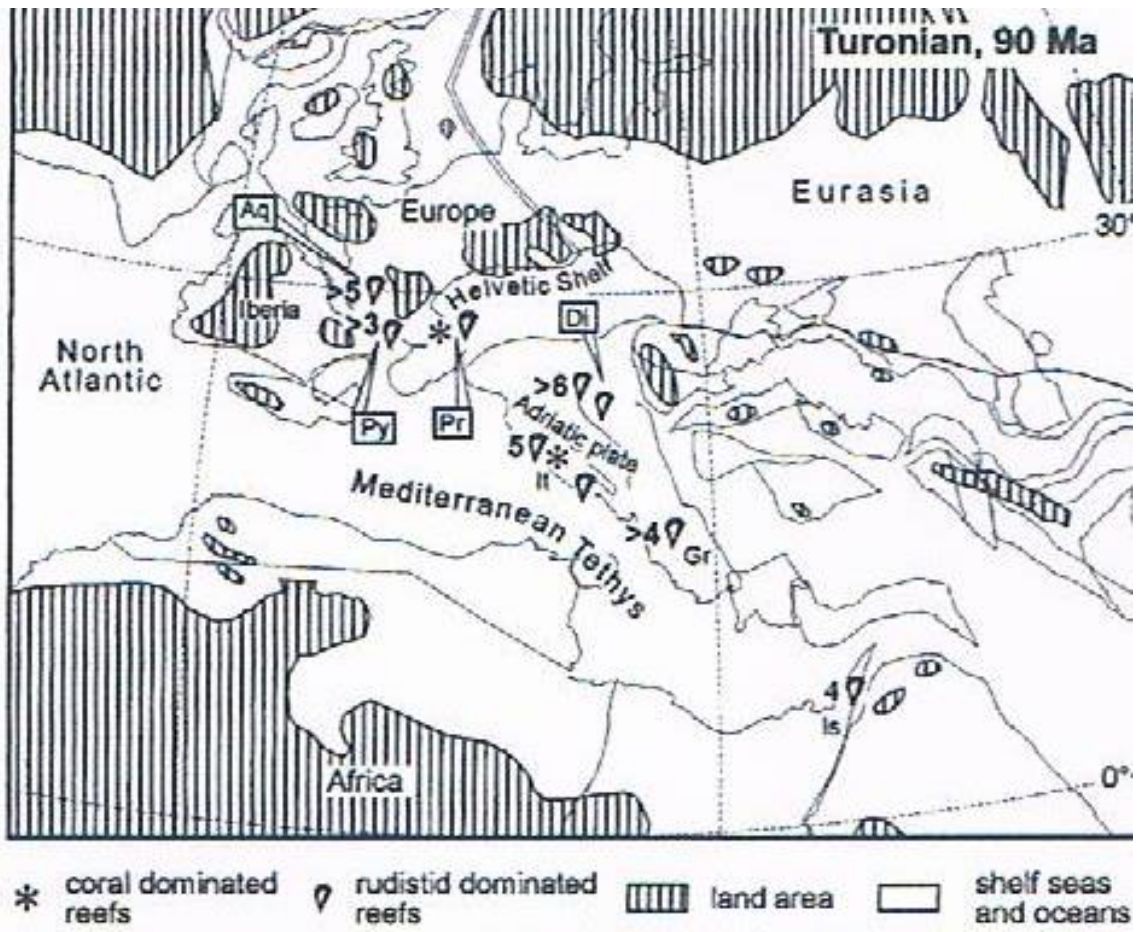


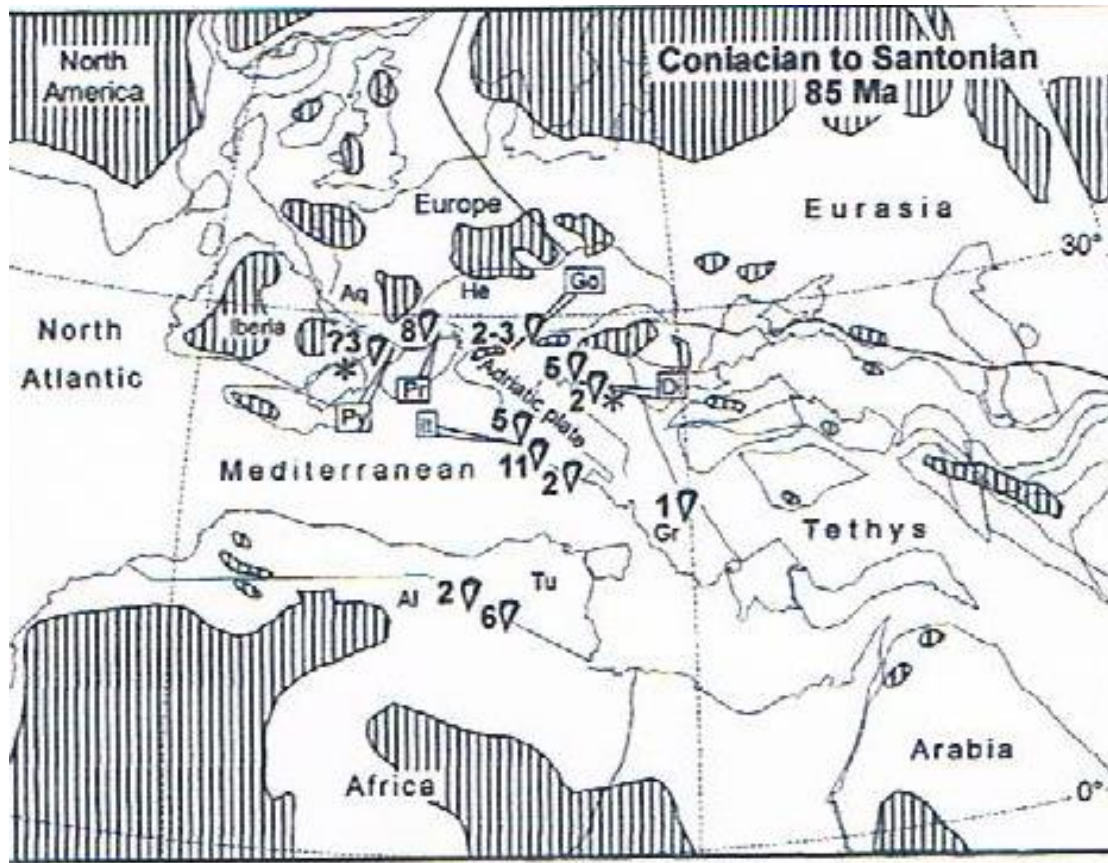
▽ rudistid dominated reefs    \* coral dominated reefs    ▨ land area    □ shelf seas and oceans



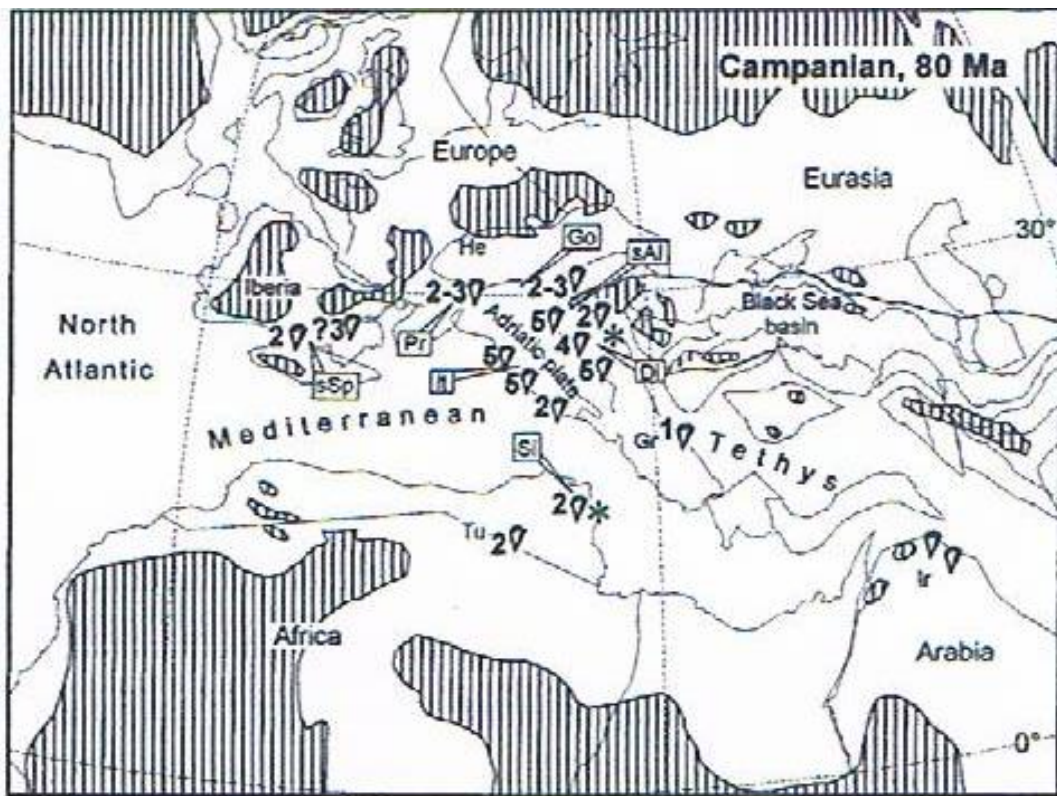
\* coral and coral-stromtoporoid dominated reefs    ▽ rudistid dominated reefs    ▨ land area    □ shelf seas and oceans





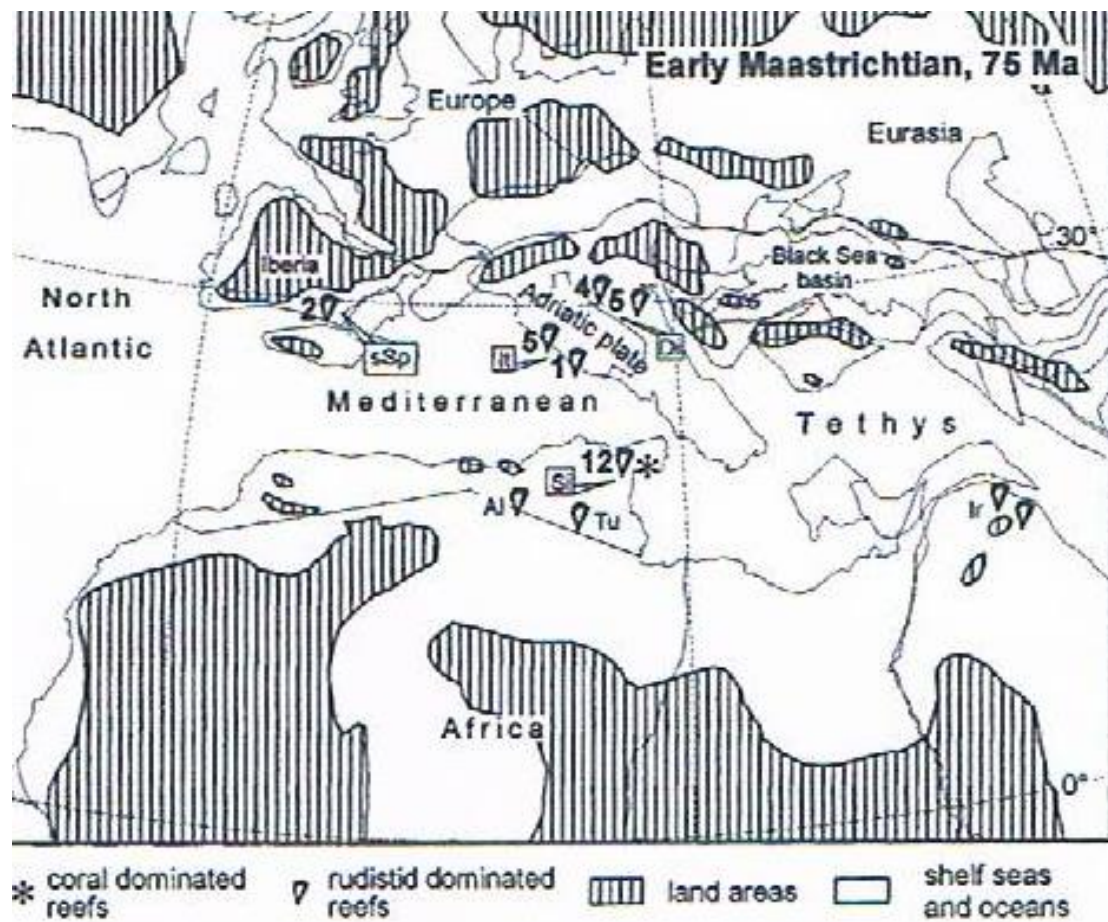


\* coral dominated reefs    ▽ rudistid dominated reefs    ▨ land area    □ shelf seas and oceans



\* coral dominated reefs    ▽ rudistid dominated reefs    ▨ land areas    □ shelf seas and oceans





### Légendes et commentaires sur les cartes

#### *Abbreviations :*

- Po = Portugal
- BI = Golfe de Gascogne
- Aq = Bassin Aquitain
- Py = Pyrénées
- Pr = Provence
- Ca = Carpathess
- Uk = Ukraine
- Di = Dinarides (Croatie et Slovénie)
- It = Italie centrale
- nSp = Bassin nord de l'Espagne
- sSp = Bassin sud de l'Espagne
- Pr = Provence
- Is = Israël
- Gr = Grèce
- Mo = Maroc
- Al = Algérie
- Tu = Tunisie
- Ir = Nord-est de l'Irak
- He = Bordure helvétique
- Go = Bassins de Gosau (Autriche)
- sAl = Alpes du sud
- Si = Sicile

Les lignes fines représentent les contours des blocs continentaux et des continents. Les lignes épaisses les contours littoraux. Les nombres avant les symboles récifaux correspondent au nombre de genres présents sur chaque site.

À **l'Aptien inférieur**, les plates-formes carbonatées sont larges, épaisses et peu profondes avec de nombreuses bioconstructions corail-stromatopore\* (Calcisponge\*) et corail-stromatopore-rudiste développées le long de la marge nord de la Téthys (Faciès\* "urgonien". Le long de la marge nord de la Méditerranée-Téthys, des récifs se sont édifiés de la marge portugaise en passant par le golfe de Gascogne, les Pyrénées, le sud La France et le plateau helvétique jusqu'en Ukraine. Cette sédimentation carbonatée continue de la plate-forme a eu lieu le long de ce plateau tectonique stable jusqu'à la fin de l'Aptien. Biostromes complexes et biohermes dominés par le corail, le corail-stromatopore et l'orbitoline\*. Les riches assemblages rudistes-coraux étaient les types les plus courants de bioconstructions. Biohermes coralliens-algues et coraux-stromatopores de structures urgoniennes, abondant en orbitolines\* et des biohermes caprinidiques ont constitué des récifs de la zone centrale de Téthys (Italie centrale et Dinarides) et le long de sa marge sud. Des taux plus élevés d'altération continentale en réponse à un climat à effet de serre ont amélioré l'apport de nutriments à la mer produisant des conditions eutrophiques (enrichies en nutriments) dans les eaux de surface à faible profondeur.

À **l'Albien supérieur**, les biohermes Caprinidae-Radiolitidae, Caprinidae-coraïl et éponge-coraïl étaient des constructions typiques de cette période. Bien que dominant en Méditerranée, les rudistes coexistaient avec des associations coralliennes (Cf **Scott et al.** 1990 "*Persistence of coral-rudist reefs into the Late Cretaceous*"). Le long de la marge sud de la Téthys, de vastes plates-formes carbonatées se sont développées avec l'apparition de certains récifs marginaux en Israël.

Au **Cénomanién**, la transgression marine commencée à l'Aptien et à l'Albien, atteint son paroxysme au niveau mondial ce qui a conduit à l'extension de sédimentation pélagique\* sur les zones de plateau (Cf Einsele, "*Sedimentary basins*" - 1992). La présence répandue de la craie coïncide avec la réduction de la formation des plates-formes carbonatées sur la marge nord de la Téthys (Cf Masse et Philip "*Cretaceous coral-rudist buildups of France*" - 1981). De petites plates-formes carbonatées avec des structures récifales calcaires se sont formés au bord du bassin au Portugal, l'Aquitaine, les Pyrénées et la Provence. Les bioconstructions étaient de type corail-stromatopores\* et les biohermes et biostromes dominés par les rudistes (Pascual et al. "*Rudist horizons in the Montsec (south central Pyrenees)*" - 1989). Dans les bassins du nord de l'Espagne, se produit un changement de faciès de plate-forme carbonatée vers des gisements siliciclastiques (Composés de roches sédimentaires détritiques formées de particules issues de l'érosion de roches affleurantes), qui indique un changement de conditions climatiques humides. Les structures dominées par les rudistes prévalaient dans les régions du sud de Téthys. Le développement de la plateforme carbonatée a continué sans interruption. Les biohermes à Caprinidae-Radiolitidae et les biostromes sont présents du centre de l'Italie et en Grèce. Des biostromes dendrifformes (Dont le port se rapproche des branches d'un arbre) complexes dominés par les rudistes se sont formés en Tunisie, Algérie et. En Israël, la plate-forme de sédimentation voit l'apparition de biohermes dominés par les rudistes (Bein "*Rudistid fringing reefs of Cretaceous Shallow Carbonate Platform of Israel*" - 1976).

Au **Turonien**, Les carbonates d'eau peu profonde ont presque complètement disparu du plateau nord de la Téthys au début de l'étage, probablement en raison du maximum du niveau très élevé de la mer. Uniquement dans les bassins du sud de la France (Aquitaine, Pyrénées, Provence) a commencé le développement de la plateforme au Turonien supérieur (Masse et Philip, 1981). Les bioconstructions décrites à partir de là étaient composées de biostromes à Radiolitidae et Hippuritidae poly à paucispécifiques (d'élevé à faible taux d'espèces). Aucun récif n'est connu dans les bassins espagnols. L'occurrence la plus septentrionale de bioconstructions était située autour du 30e parallèle. La sédimentation de la plate-forme s'est poursuivie sur la plaque Adriatique (Italie centrale, les Dinarides\* et la Grèce) et en Israël au sud de la marge Téthysienne. Bien que les biohermes coralliens se soient développés localement dans les Pouilles (Italie), les rudistes étaient l'architecture dominante.

Du **Coniacien** au **Santonien**, le faciès régressif du plateau s'est répandu le long de la marge nord de la Téthys. Une augmentation de l'apport détritique et un écoulement général a conduit à une augmentation des apports terrigènes\* et à une sédimentation hémipélagique\*, avec un déclin du développement des plates-formes. Les bioconstructions ne sont connues que des Pyrénées sud et centrales et en Provence mais absentes du bassin aquitain. Il s'agissait de biostromes paucispécifiques dominés par les hippurites et les radiolitites. À ce moment, la plaque adriatique s'est déplacée de 4 à 5° vers le nord par rapport à l'Afrique, et sa marge nord se situait à une paléolatitudes d'environ 30°N.



Des bioconstructions uniques se sont formées dans les petits bassins isolés d'influence terrigène\* du groupe de Gosau dans les Alpes calcaires du nord. Ils ont été principalement colonisés par des biostromes de corail-algue, de corail-Hippurites et d'Hippurites pauci- à mono-spécifique avec domination des Radiolitidae. Vers le sud, sur la plaque adriatique, sur les plates-formes carbonatées de la Téthys centrale, plus étendues de l'Italie centrale, de la Slovénie et de la Croatie, les biostromes radiolitidiques mono- à paucispécifiques étaient courants. La diversité des genres de rudistes dans ces associations était nettement plus élevée que dans le domaine alpin. Le long du plateau sud de la Téthys, de la Tunisie à l'Algérie, les architectures Hippuritidae-Radiolitidae-Caprinidae mono- à paucispécifiques étaient prédominantes. Ils coexistaient avec des biohermes rudistes-coralliens et des biostromes d'algues rouges-rudistes.

Du **Campanien** au **Maastrichtien inférieur**, les plates-formes carbonatées sur la marge nord de Tethys étaient attachées à des zones terrestres qui étaient sources de nutriments et d'apports terrigènes\* dans des conditions climatiques humides. Pendant le Campanien et le Maastrichtien, le développement des plates-formes carbonatées a été fortement réduit dans les bassins du nord de l'Espagne et du sud de la France. La sédimentation à de faibles profondeurs d'eau a été influencée par le matériel clastique (qui présente des fractures dues à l'érosion) et l'apport de nutriments d'origine terrestre, par conséquent aucune bioconstruction n'est connue. Ce n'est que dans le sud de l'Espagne que des biostromes d'Hippurites pauci- à monospécifiques se sont édifiés. La limite nord des plates-formes carbonatées s'est déplacée vers le sud par rapport aux blocs continentaux, mais sa paléolatitudes, 30°N, est restée constante. Le mouvement de la plaque-tectonique de l'Afrique a réduit la taille de la Téthys méditerranéenne au Campanien. La plaque Adriatique s'est déplacée avec l'Afrique et a continué sa dérive vers le nord. Sa marge nord était située à 30°N de paléolatitudes dans le Campanien. Sur la plaque adriatique, les plates-formes carbonatées étaient presque isolées, sans zones terrestres à proximité. Il n'y avait pas de source majeure de nutriments et d'apports terrigènes, donc la croissance de la plate-forme carbonatée a pu se poursuivre. L'évolution du récif a de nouveau atteint un sommet. Les bioconstructions les plus fréquentes étaient des biostromes à Radiolitidae et Hippuritidae mono- et paucispécifiques avec une grande diversité de genres. A la fin du Campanien, la plaque adriatique était impliquée dans la tectonique de compression de la zone méditerranéenne. La stabilité tectonique dans les zones du plateau a entraîné une diminution du développement des bioconstructions à rudistes. Le maximum de diversité s'est déplacé vers le sud; au début du Maastrichtien, il était situé en Sicile où se trouvent des biostromes rudistes-coraux et monospécifiques à dominance rudiste. Du Campanien au Maastrichtien, des biostromes à rudistes-coraux et à rudistes monospécifiques étaient largement répandus en Tunisie et en Algérie, sur la marge sud de la Téthys.

### Remarque

Comme nous venons de le voir, grâce à l'analyse de Voigt et Hay, les bioconstructions à coraux et rudistes ont subi, tout au long du Crétacé, les aléas de la tectonique des plaques et leurs incidences sur le climat et donc la répartition évolutive de ces bioconstructions. Cela a mis en évidence les conditions essentielles pour l'élaboration de ces structures, à savoir, la température de l'eau, la profondeur et l'apport régulier de nutriments indispensable à la survie des colonies de rudistes sur le substrat indissociable des plates-formes carbonatées.

Pour approfondir le sujet, il est conseillé de se reporter aux articles et ouvrages suivants :

- Dercourt, J., Ricou, L. E., and Vrielynck, B., 1992 "Atlas Tethys paleoenvironmental maps"
- Henson, F. R. S., 1950 "Cretaceous and Tertiary reef formations and associated sediments in the Middle East"
- Kauffman, E. G., and Johnson, C. C., 1988 "The morphological and ecological evolution of Middle and Upper Cretaceous reef-building rudistids"
- Masse, J. P., 1977 "Les constructions à Madrépores des calcaires urgoniens (Barrême-Bédoulien) de Provence (S.E. de la France)"
- Moussavian, E., 1992 "On Cretaceous bioconstructions: Composition and evolutionary trends of crust-building associations: Facies"
- Philip, J., 1974 "Les Formations calcaires à Rudistes du Crétacé supérieur provençal et rhodanien: stratigraphie et paléogéographie"
- Philip, J., 1982 "Paléobiogéographie des Rudistes et géodynamique des marges mésogéennes au Crétacé supérieur"
- Scott, R. W., 1988 "Evolution of Late Jurassic and Early Cretaceous reef biotas"

## 522 Gisements actuels de fossiles de rudistes dans le monde

Leur présence est avérée dans de nombreux pays, on se contentera ici d'une présentation globale par grands blocs continentaux (voir répartitions cartographiées page suivante). Les ronds rouges signalent des gisements fossilifères à rudistes.

Europe  
Amérique  
Asie  
Océanie  
Afrique

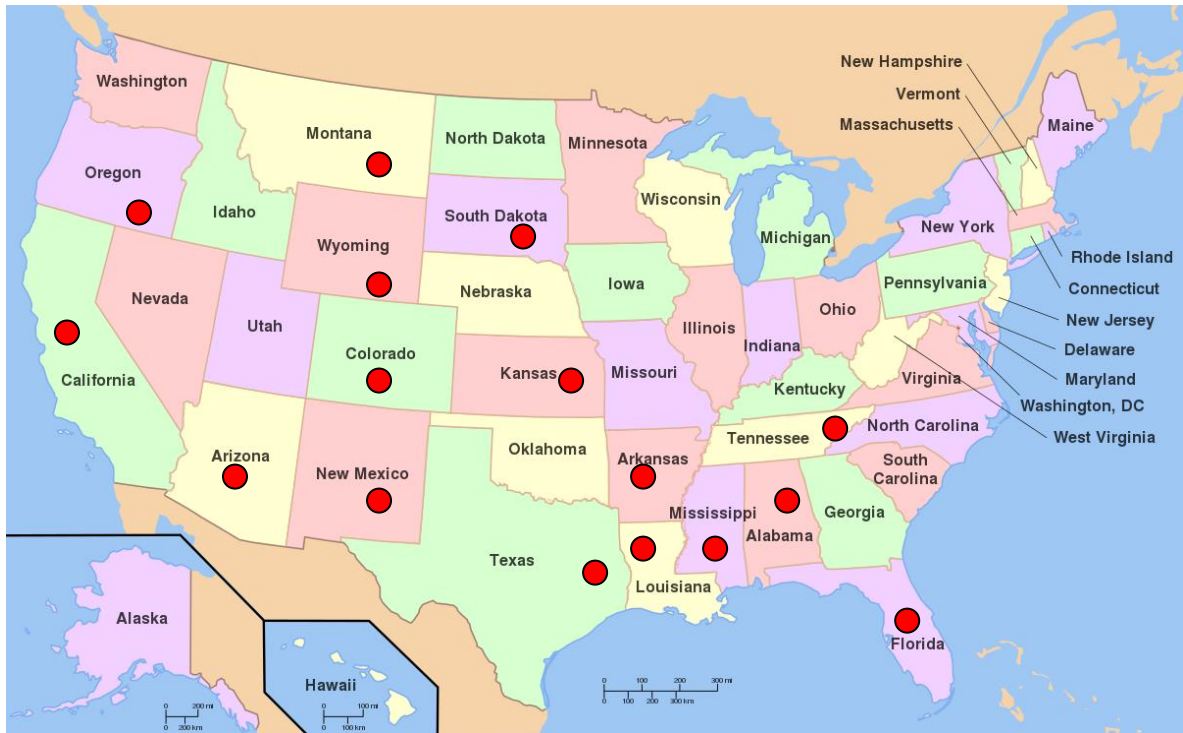
### Continent européen



**Localisation des pays européens à présence avérée de rudistes**

## Continent américain

### Amérique du nord



Localisation des états de l'Amérique du nord à présence avérée de rudistes

### Amérique centrale



Localisation des pays d'Amérique centrale à présence avérée de rudistes

## Amérique du sud



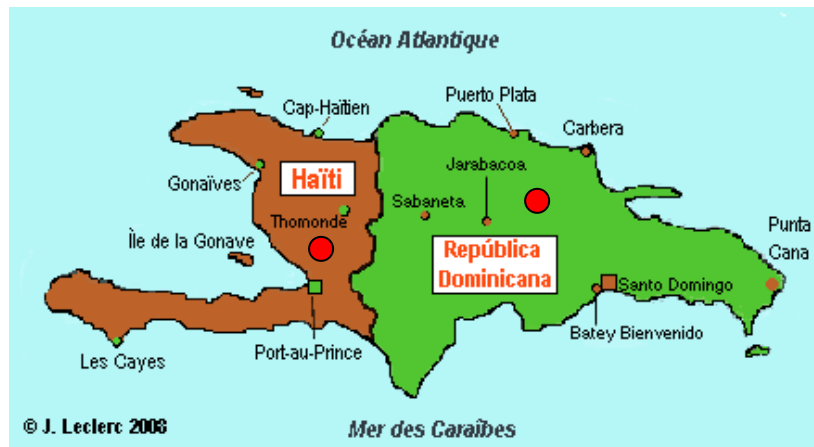
Localisation des pays d'Amérique du sud à présence avérée de rudistes

## Les îles proche du continent américain



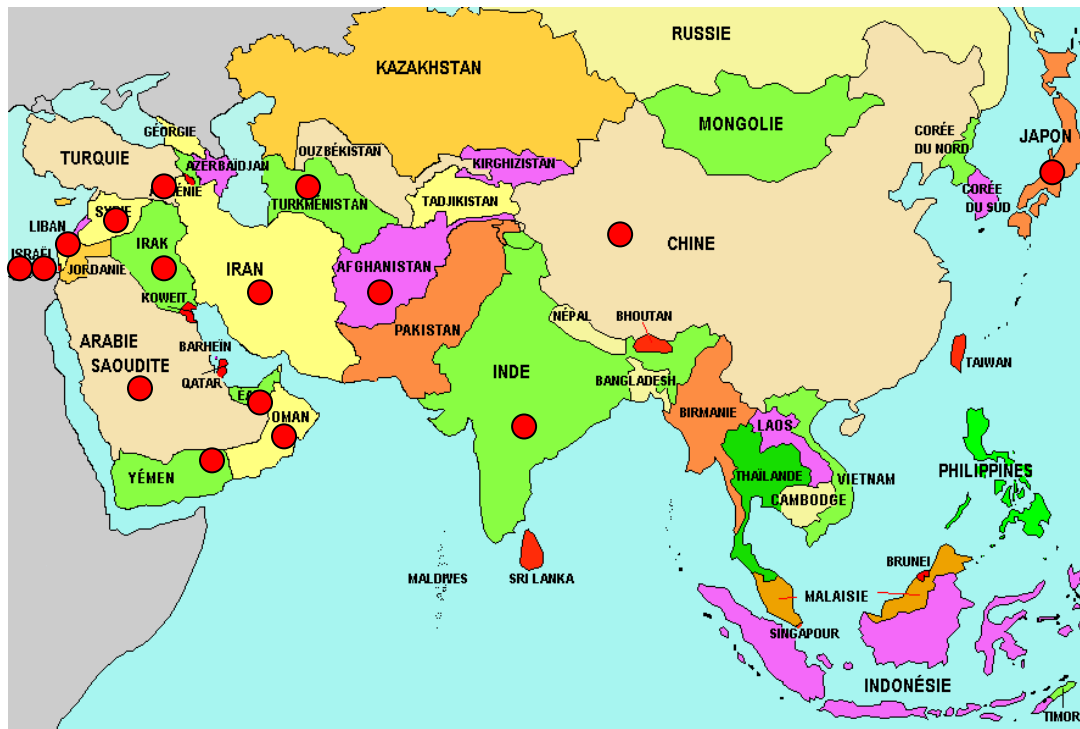
Localisation des îles de Cuba et de la Jamaïque à présence avérée de rudistes





Haiti et la République dominicaine à présence avérée de rudistes

## Continent asiatique



Localisation des pays du continent asiatique à présence avérée de rudistes

L'Océanie (Pas de découverte de rudistes à ce jour = 2002)

## Le continent africain



Localisation des pays du continent africain à présence avérée de rudistes

### Remarques sur les cartes

Il existe de grandes disparités entre les continents, ce qui n'a pas grande signification car :

- Nombre de gisements reste encore à découvrir, certaines régions du monde restant privées d'investigations pour des motifs variés et parfaitement compréhensibles (zones arides peu peuplées, zones d'accès difficile, priorités sanitaires, absence de structures scientifiques communicantes etc.).
- Le repositionnement des continents dans la logique de la tectonique des plaques fait qu'il n'y a plus de correspondance entre les masses émergées du Jurassique et du Crétacé et celles des continents actuels.
- De nombreuses interactions destructives (bouleversements géologiques, activités chimiques, biologiques ou humaines) ont vraisemblablement entraîné la disparition d'un grand nombre de bioconstructions à rudistes.

La France est bien placée dans le peloton de tête de découverte de gisements avec environ 240 sites connus en 2002 loin devant les USA par exemple qui n'en comptent que 94.

Ce recensement des gisements dans le monde n'a rien d'exhaustif et reste en constante évolution.

## 53 Le paléoclimat au temps des rudistes

L'étude des climats anciens (paléoclimatologie) est particulièrement complexe car elle doit prendre en compte un grand nombre de paramètres comme l'activité solaire, l'axe de rotation de la terre, l'albédo (intensité de la réflexion en fonction des éléments), la structure de l'atmosphère et les gaz à effet de serre, les isotopes du carbone, la nature des roches etc.

Les rudistes, comme nous l'avons vu, ont commencé à coloniser les marges continentales de la Téthys à l'Oxfordien supérieur pour connaître leur apogée au Crétacé mais quel pouvait bien être le climat pendant cette période longue d'environ 93 millions d'années ?

Grâce aux reconstitutions paléoclimatiques, il est possible d'avoir une vision plus précise de l'évolution du climat et donc des conditions qui régnaient sur terre (domaine terrestre et océanique) au cours de l'apparition, l'évolution et l'extinction des rudistes.

### 531 Le climat de l'Oxfordien supérieur au Tithonien

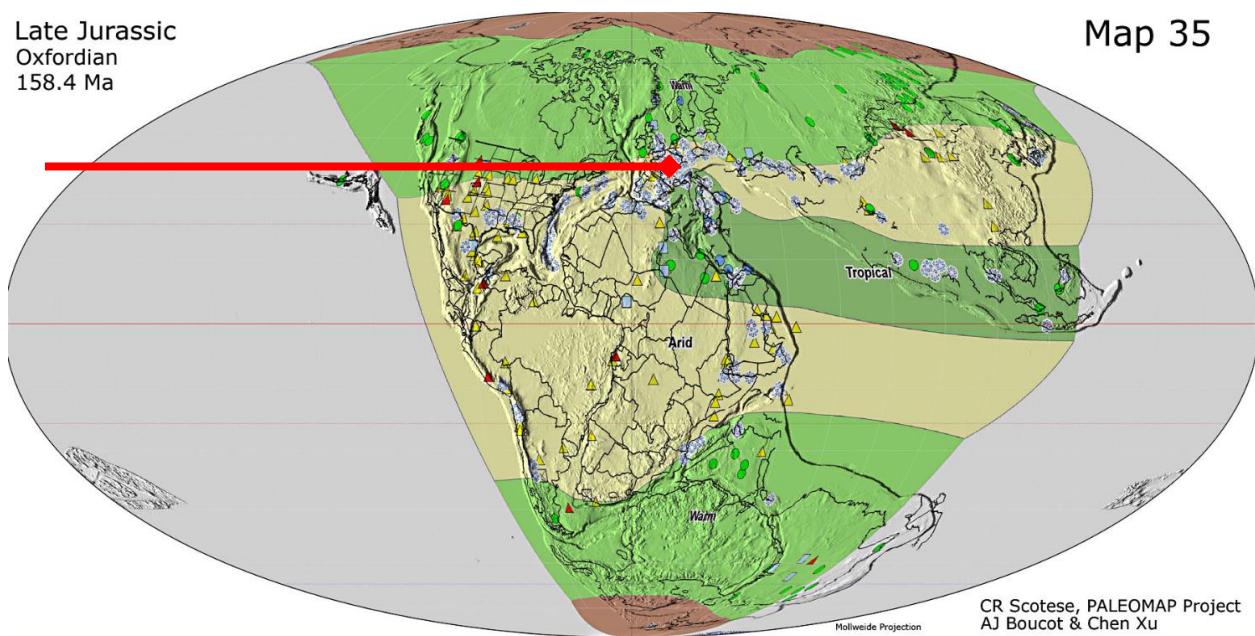
Pendant le Jurassique supérieur (-150 millions d'années), c'est-à-dire pendant l'apparition des rudistes, le climat global commença à changer à la suite de la rupture de la Pangée commencée au Trias+

. L'intérieur de la Pangée devint moins sec et les neiges et glaces saisonnières recouvraient les régions polaires.

Des faciès de type hétérozoans (à faune variée avec des bivalves, échinodermes, gastéropodes, foraminifères, bryozoaires) migrant le long d'une rampe marquent des périodes dominées par une hausse du niveau marin, des conditions mésotrophiques (eaux chargées en nutriments), humides et des eaux de surface moyennement chaudes (entre 16 et 24°C) pendant l'Hettangien, le Pliensbachien, ***l'Oxfordien supérieur***, et le Tithonien. Durant ces périodes, des décharges temporaires d'argiles sont venues perturber la production carbonatée.

Une hausse du niveau marin relatif, accompagnée d'une eutrophisation des eaux (chargées en nutriments) et parfois d'eaux plutôt froides (<20°C) ont été néfastes au développement des écosystèmes carbonatés. Ces conditions sont responsables d'au moins cinq crises de la production carbonatée durant le Toarcien, le début du Bajocien supérieur, à la transition Callovien/Oxfordien, au début de ***l'Oxfordien supérieur et au Kimmeridgien*** (B. Brigaud, sédimentologue – 2014 – Géosciences Paris Saclay).

Il faut bien garder à l'esprit que le climat à un étage donné n'était pas le même en fonction du positionnement sur les masses émergées comme le montre la carte ci-dessous



Carte extraite de C. R. Scotese et C. Xu "*Atlas of Phanerozoic Climatic Zones (Mollweide Projection), Volumes 1-6, PALEOMAP Project PaleoAtlas for ArcGIS, PALEOMAP Project, Evanston, IL.*" – 2014

L'Atlas des zones climatiques du Phanérozoïque trace la localisation de cinq zones climatiques principales sur 28 cartes paléogéographiques d'âge allant du Cambrien précoce au Miocène. Voir légende de la carte page suivante.

## Légende de la carte

Les cinq principales zones climatiques sont:

- En vert clair ⇨ Tropical humide
- En jaune ⇨ Subtropical humide
- En vert foncé ⇨ Tropical chaud
- En brun ⇨ Tempéré froid
- En blanc ⇨ Polaire froid.
- Flèche rouge ⇨ Zone de peuplement des Diceratidae (elle comprend d'après T. Steuber les pays actuels de l'Italie, de la Pologne, de l'Allemagne et de la France)

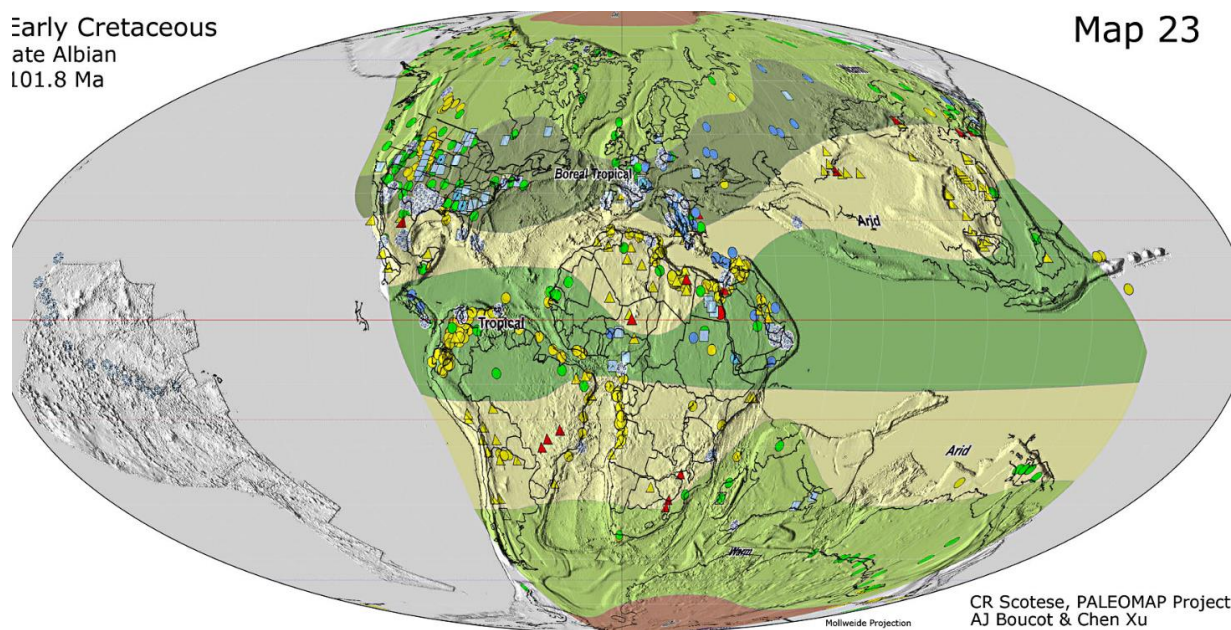
Les premiers rudistes de la famille des Diceratidae vivaient donc sous un climat subtropical humide, dans des eaux chaudes (entre 18 et 24°) et à faible profondeur.

Les rudistes de la famille des Requieniidae apparaissent au Kimméridgien dans un environnement calme, à l'abri des effets de houle et des courants, peu profond (10m tout au plus) de la zone subtidale (La zone subtidale est une zone située en deçà des variations du niveau de la mer dues aux marées, et par conséquent, elle est toujours immergée, toujours couverte d'eau. La zone subtidale est particulièrement connue pour faire partie des zones d'alimentation les plus riches et productives pour la vie marine).

Un léger refroidissement semble intervenir au Tithonien moyen, lors de l'apparition de la famille des Monopleuridae sans pour autant remettre en cause l'évolution des rudistes.

## 532 Le climat au Crétacé

### 5321 Crétacé inférieur



Carte extraite de C. R. Scotese et C. Xu "*Atlas of Phanerozoic Climatic Zones (Mollweide Projection), Volumes 1-6, PALEOMAP Project PaleoAtlas for ArcGIS, PALEOMAP Project, Evanston, IL.*" – 2014

Le Crétacé inférieur a subi un climat perturbé alternant des épisodes arides et des phases humides, le tout avec un intense volcanisme tant terrestre que marin. Au début du Crétacé, les systèmes récifaux et les plates-formes carbonatées en général étaient particulièrement vulnérables. Ils ont été les premiers à disparaître et les derniers à se rétablir, souvent seulement après plusieurs millions d'années. (KB. Fölmi "*Early Cretaceous life, climate and anoxia*")

Le monde crétacé comptait trois subdivisions géographiques distinctes: la région boréale nordique, boréale méridionale et la région téthysienne. La région Téthysienne séparait les deux régions boréales et est reconnue par la présence de bivalves rudistes fossilisés formant des récifs, de coraux, de foraminifères plus gros (organismes unicellulaires connus pour leurs coquilles en forme de verre, ou tests), et de certaines ammonites qui n'habitaient que les eaux plus chaudes de la Téthys. **Au début du Crétacé**, l'Amérique du Nord et l'Amérique du Sud se sont suffisamment séparées pour que la connexion maritime entre la mer de Téthys et le Pacifique s'approfondisse considérablement. La connexion maritime Téthys-Pacifique a créé un fort courant allant vers l'ouest, déduction qui



vient des compositions de la faune. Par exemple, à mesure que le Crétacé progressait, la similitude entre les bivalves rudistes des Caraïbes et de l'Europe occidentale a diminué, tandis que certaines formes caribéennes ont été trouvées sur les monts sous-marins du Pacifique, en Asie du Sud-Est et peut-être dans les Balkans. (Thor Arthur Hansen et Carl Fred Koch "[Cretaceous period](#)" *Encyclopedia Britannica*).

Le Crétacé inférieur voit l'apparition de nombreuses familles de rudistes : les Caprinidae, les Caprinuloideidae et les Radiolitidae pendant l'Hauterivien puis les Polyconitidae au Barrémien, les Caprinulidae à l'Aptien et enfin les Ichtyosarcolitidae à l'Albien.

### 5322 Du milieu à la fin du Crétacé

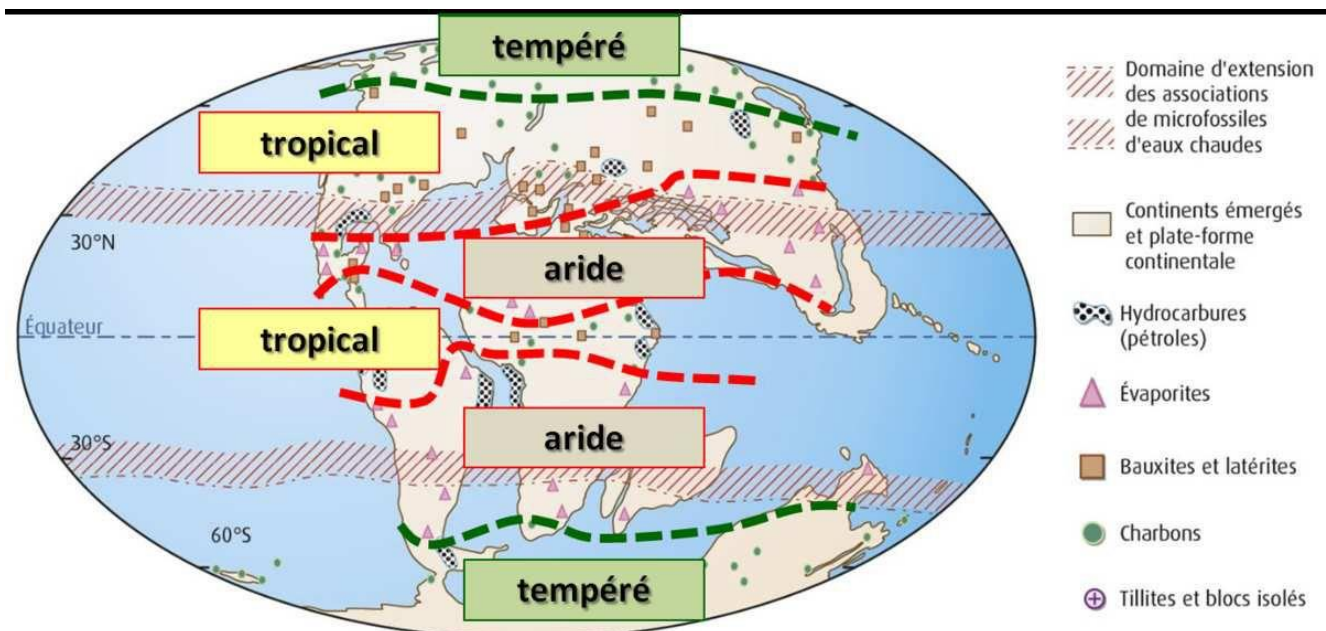
Le Crétacé supérieur a été une période de grande productivité dans les océans du monde, comme en témoigne le dépôt d'épaisses couches de craie en Europe occidentale, dans l'est de la Russie, dans le sud de la Scandinavie, sur la côte du golfe d'Amérique du Nord et dans l'ouest de l'Australie.

Les températures étaient plus basses au début de la période, atteignant un maximum au milieu du Crétacé puis diminuant légèrement avec le temps jusqu'à un refroidissement plus accentué au cours des deux derniers âges de la période. Les calottes glaciaires et les glaciers étaient presque entièrement absents sauf dans les hautes montagnes, donc, bien que la fin du Crétacé ait été la plus fraîche, il faisait encore beaucoup plus chaud qu'aujourd'hui.

Le niveau de la mer était plus élevé pendant la majeure partie du Crétacé qu'à tout autre moment de l'histoire de la Terre, et c'était un facteur majeur influençant la paléogéographie de cette période. En général, les océans du monde étaient d'environ 200 à 250 mètres plus hauts au Crétacé supérieur qu'à l'heure actuelle.

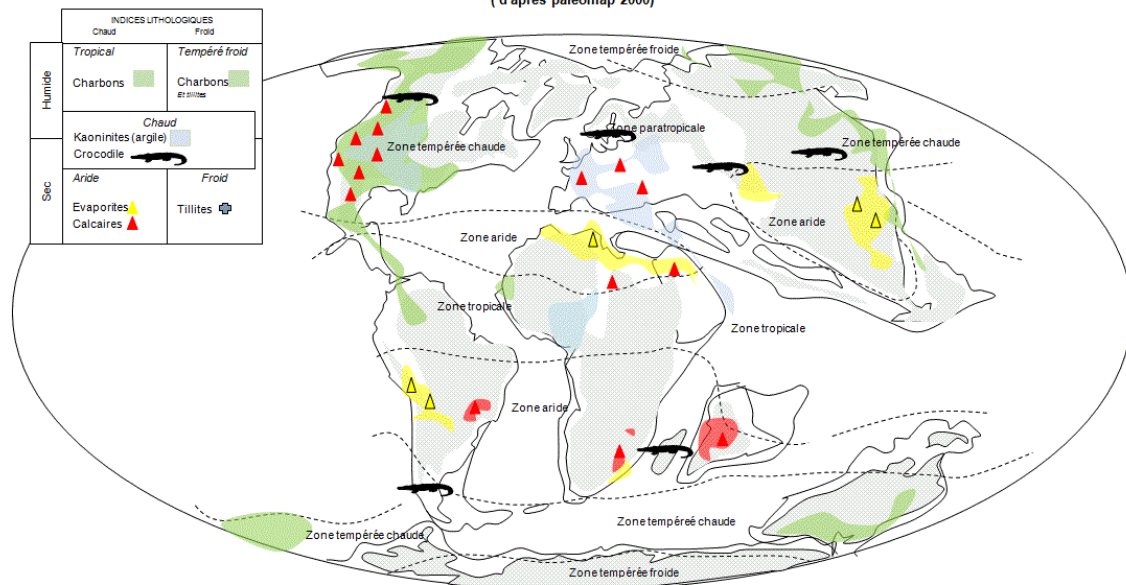
D'autres indicateurs paléontologiques suggèrent des détails sur la circulation océanique. La présence de rudistes du début et du milieu du Crétacé et de foraminifères téthysiens plus gros au Japon peut très bien signifier qu'il y avait un courant chaud et coulant vers le nord dans la région. Une occurrence similaire de ces organismes dans les sédiments aptiens-albiens aussi loin au sud que le sud de la Tanzanie semble indiquer un courant circulant vers le sud le long de la côte est de l'Afrique. Le fait que certaines formes de vie d'eau chaude trouvées dans la région de l'Argentine actuelle soient absentes de la côte ouest de l'Afrique suggère un tourbillon dans le sens inverse des aiguilles d'une montre dans l'Atlantique Sud. De plus, la présence de foraminifères plus gros à Terre-neuve et en Irlande indique le développement d'un "proto-Gulf Stream" au milieu du Crétacé. (Thor Arthur Hansen et Carl Fred Koch "[Cretaceous period](#)" *Encyclopedia Britannica*)

C'est dans ce contexte climatique qu'apparaissent les familles de rudistes Caprotinidae au Cénomaniens, Hippuritidae et Plagiptychidae au Turonien, des Antilocaprinidae au Santonien et des Trechmannellidae au Campanien.



Carte extraite de profSVT Oehmichen - [Grayscale](#) © 2014 - Hébergé par Overblog

## Zones climatiques au crétacé supérieur (d'après *paleomap 2000*)



Carte extraite de "*Paleomap 2000*" mettant en évidence les indices lithologiques

### Commentaire sur la carte des indices lithologiques

En plus de tracer les zones paléoclimatiques, la carte montre également la distribution des types de roches présentes sous des conditions climatiques spécifiques. Ces indicateurs lithologiques\* du climat comprennent: les charbons, les bauxites, les évaporites (sel et gypse), les calcretes, les kaolinites, les tillites, les glendonites et les dropstones. Une description complète de chacun de ces indicateurs lithologiques du climat peut être trouvée dans le recueil de Boucot et al., 2013. Les localités récifales (astérisques bleus) ont également été reportées sur les cartes (Kiessling et al., 2002). Les zones climatiques tracées sur la carte ont été dessinées pour se conformer aux distributions de ces indicateurs lithologiques du climat. La zone tropicale a été cartographiée sur la base de la répartition des charbons et des bauxites. La zone aride subtropicale a été cartographiée sur la base de la distribution des évaporites et des calcretes (croûte calcaire). La ceinture tempérée chaude comprend des kaolinites, ainsi que des charbons. La zone tempérée fraîche est principalement basée sur des charbons de haute latitude en association avec des tillites, des glendonites et des dropstones (désignent des blocs isolés de taille variable, abandonnés sur les sédiments fins du fond marin ou lacustre par la fonte d'un glacier, d'un iceberg, ou apporté par des bombes volcaniques). La zone froide polaire est entièrement basée sur la présence de tillites, de glendonites et de dropstones.

### Les bioconstructions à rudistes

#### 61) **La notion de bioconstruction**

Dans sa définition la plus simple, il s'agit de la construction d'éléments architectoniques par des espèces marines. Les plus célèbres "bâisseurs" en activité sont les coraux mais tout au long de l'histoire de la terre, ils ne furent pas les seuls.

Pour bien comprendre les bioconstructions à rudistes, on peut regarder les récifs de corail actuels car il y a des similitudes mais également, nous le verrons, des différences importantes.

Les coraux bâtisseurs appartiennent à l'ordre des Scleractinia, ils sont dit hermatypiques (L'hermatypisme qualifie un corail de type madrépore présentant des capacités à participer à l'édification des récifs. C'est le caractère d'un corail hermatypique, contrairement aux coraux ahermatypiques non édificateurs de récifs coralliens – Définition *Aquaportail*), ils vivent dans des eaux chaudes peu profondes, riches en oxygène, claires, peu turbides et pauvres en nutriments en suspension.

Les coraux durs, constructeurs de récifs, ont formé par accumulation de leurs squelettes (plutôt leurs exosquelettes\*) des récifs coralliens dont certains sont devenus les plus grandes structures complexes connues créées par des organismes vivants (les grandes barrières de corail).

Le processus de formation d'un récif corallien se déroule en 3 étapes :

- Une larve nageuse (corps mou) se fixe sur un substrat spécifique et devient un polype\* qui construit un squelette dur en calcaire

- Les polypes\* forment des colonies composées d'un grand nombre d'individus dont la particularité est d'être reliés entre eux. À leur mort, leurs squelettes restent sur place et s'agglutinent pour former la base du récif, ainsi au fil des années, ils s'accumulent les uns sur les autres jusqu'à former une véritable barrière qui a mis des millions d'années à s'ériger sur des hauteurs pouvant aller jusqu'à 200m (Grande barrière de Nouvelle Calédonie).

- Les récifs barrières délimitent un espace, avec une mer intérieure (le lagon), qui est située entre la barrière de corail et la côte. Le récif corallien fait barrage aux vagues et peut protéger les côtes des cyclones. Si la barrière comporte des coraux vivants en surface, elle s'appuie sur des squelettes d'animaux morts en profondeur.

Les récifs coralliens couvrent moins de 0,2% de la superficie des océans mais réunissent près de 25% de la biodiversité marine connue, végétale ou animale, dont 800 espèces de coraux, 8000 de poissons, 25000 de mollusques.

Les scientifiques estiment qu'au total, plus d'un million d'espèces de plantes et d'animaux sont associés à l'écosystème\* corallien. À l'image des forêts tropicales humides, les récifs coralliens sont un véritable réservoir de biodiversité pour la planète.

Les coraux vivent en symbiose\* avec de nombreux organismes. Les zooxanthelles\*, algues unicellulaires qui fournissent près de 90% des apports nutritifs nécessaires à la croissance des coraux, sont accompagnées par de nombreuses bactéries, cyanobactéries\* et virus qui eux aussi vivent avec le corail et participent à sa santé, son dynamisme et sa capacité d'adaptation aux variations de l'environnement.

## 62 Les bioconstructions à rudistes, un problème sémantique, récif or not récif ?

Avant d'évoquer les bioconstructions à rudistes, il est intéressant de se pencher sur une question de terminologie.

Les rudistes formaient-ils, comme les coraux actuels, des récifs ou des barrières ?

À la fin des années 1950 et dans les années 1960 plusieurs auteurs se sont penchés sur cette question qui n'est pas anodine puisqu'elle a des répercussions sur la conception même que l'on a de ces structures et de leur environnement en s'appuyant sur la théorie de l'actualisme.

**C. Dechaseaux** et **J. Sornay** ("Récifs" à rudistes – Bulletin de la Société Géologique de France – 1959) ont proposé de substituer le terme de "bancs à rudistes" à celui de "récif à rudiste" pour, comme le dit **J. Philip** "marquer par là les différences faunistiques essentielles qui existent entre les récifs actuels et les formations comparables du Crétacé" (*Les formations calcaires à rudistes du Crétacé supérieur provençal et rhodanien*).

**P. Marie** ("*Le Crétacé supérieur marin des Martigues*") ayant identifié en 1959 une partie centrale (coeur du récif) et une partie interne en contact avec une lagune arrière abritée de formations à rudistes de Martigues en a conclu que ces formations devaient être considérées comme un ensemble récifal par analogie avec les subdivisions d'un récif barrière actuel.

**J. J. Blanc** ("*Paléocéanographie du Turonien et du Sénonien dans le massif de Subeyran*" – 1963) a défini les bioconstructions à rudistes de "constructions coralligènes" qu'il préfère aux termes de récif, banc récifal ou bioherme.

**A. Polsak** ("*Macrofaune crétacée de l'Istrie méridionale (Yougoslavie)*" - 1967) a qualifié les faciès à rudistes de "Pseudorécifs" pour les distinguer des vrais récifs édifiés par les Anthozoaires\*, Bryozoaires\* et autres Hydrozoaires\*.

**G. Astre** ("*Les Hippurites et leur mode d'association*") a adopté en 1968 le terme de récif en le limitant aux bancs à Hippurites du Crétacé supérieur.

En fait, on se rend vite compte que rien n'a été gravé dans le marbre et que les différents auteurs jusqu'à aujourd'hui utilisent librement la terminologie qui leur semble la plus adaptée à leurs démonstrations, comme **M. Plenicar** et **L. Sribar** en 1992 "Le récif de rudistes près de Stranice", **J. Macé** en 2000 "...comme des formes plutôt cylindro-coniques qui ont fossilisées en position de vie et ont formé ainsi, avec d'autres organismes telles les algues encroûtantes, de grands récifs calcaires" tandis que **T. Steuber** en 2002 parle de Biostrome à rudistes (Un **biostrome** est un dépôt sédimentaire en forme de litière, de couverture, d'origine organique, construit par des organismes marins et comprenant des lits de coquillages, des récifs plats et des coraux. Le biostrome est une structure carbonatée constituée au fond des mers par des organismes vivants, surtout depuis un milieu récifal), enfin d'autres auteurs utilisent le terme Bioherme pour définir ces bioconstructions (**bioherme** précise des structures développées au fond des mers et des océans par des organismes généralement reliés entre eux, et constituant des récifs par accumulation de tests (coquilles) qu'ils produisent en filtrant les particules minérales de l'eau) voir schéma page suivante.

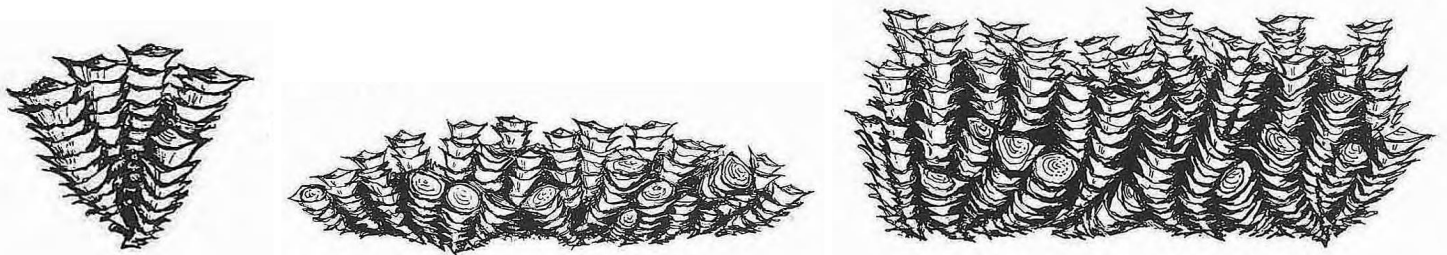


631 Généralités

Tous les rudistes n'ont pas été des bâtisseurs loin s'en faut.

Les rudistes étaient des organismes grégaires (qui ont tendance à vivre en groupe), poussant seuls ou en association avec leurs coquilles souvent en contact les uns avec les autres. Ils pouvaient vivre partiellement enfouis dans les sédiments avec un taux de croissance tel qu'il dépasse la vitesse de sédimentation. Dans les environnements soumis à des courants modérés, ils pouvaient se positionner directement sur le fond ou, comme d'autres types de bivalves, ils pouvaient s'incruster dans des substrats durs. Les rudistes qui se présentent dans leur position de croissance sont généralement organisés en :

- Individus isolés (comme les membres des familles Diceratidae, Requieriidae ou Monopleuritidae)
- Bouquet, un groupe de quelques individus
- Cluster, un groupe de quelques dizaines d'individus
- Bosquet, de plusieurs dizaines à plusieurs centaines d'individus, normalement déroulés, regroupés en plusieurs générations.



Organisation des bioconstructions de rudistes : en bouquet (à gauche), en cluster (au centre), en bosquet (à droite)

Dans les successions de plate-forme et de rampes créacées, les rudistes donnent souvent naissance à des corps sédimentaires de géométrie et d'épaisseur variables. Ils pouvaient construire des monticules organiques pertinents (**Biohermes**) sur le plan topographique mais, plus communément, ils développaient des géométries tabulaires (**Biostromes**) ou étaient dispersés dans les sédiments. Contrairement à ce que l'on pense généralement, les rudistes ont rarement donné naissance à de vrais récifs, pas même dans les situations où ils sont associés à d'autres organismes tels que les croûtes bactériennes, les algues incrustantes et les coraux. (Cf **R. Cestari** et **D. Sartorio** "*Rudists and Facies of the Periadriatic Domain*")



Dessin d'un Biostrome à gauche (bio = vie + strome = lit) et d'un bioherme à droite (bio = vie + herme = rocher) extrait article Aquaportail



*Hippurites socialis* en bouquet du Santonien de La Cadière d'Azur (Photo S. Vigarié)

L'histoire des bioconstructions à rudistes ne commence, en fait, qu'au Crétacé, auparavant les rudistes se côtoient mais ne s'associent pas car leur structure ne s'y prêtent pas entre autre, se sont des rudistes solitaires. Mais même parmi les familles évoluées du Crétacé moyen et supérieur on trouve peu de constructeurs. C'est la famille des Hippuritidae qui compte le plus de bâtisseurs, certains genres peuvent tout à la fois s'associer ou rester solitaire, cette polyvalence structurelle se retrouve chez la famille des radiolitidae mais également chez le genre Vaccinites.

### **632 Les étapes de la formation des bioconstructions à rudistes**

Les premiers rudistes colonisateurs s'installent sur un substrat meuble soit de type packstone\* (grains jointifs cimentés par de la boue carbonatée) soit de type wackestone\* (grains plus nombreux, non jointifs dans une matrice de calcite microcristalline), ce substrat\* est donc peu stable, en proie à une sédimentation terrigène\* active qui provoque une inclinaison prononcée des rudistes qui "tendent à se courber vers le haut en donnant des cylindres allongés au cour d'un ralentissement de la sédimentation"(Cf Macé-Bordy 1999).

Les premières générations de rudistes forment alors, grâce à leurs exosquelettes\*, un substrat solide (Calcarénite ou calcirudite ⇒ Résultat de l'agrégation du carbonate de calcium sur un sable calcaire ou de calcaire composé de grains de carbonate de plus grande taille que le sable) aux autres générations qui peuvent alors disposer d'une assise stable leur permettant de se fixer, de croître et de se redresser. Ils forment alors des constructions calcaires biogénétiques\* de type bafflestones\* (Les organismes constructeurs brisent l'énergie du milieu de dépôt ce qui conduit à la sédimentation entre ces organismes de grains plus fins, ils piègent donc le sédiment en suspension par ralentissement de l'écoulement du fluide transporteur). Ces constructions calcaires sont tabulaires et massives sur le fond, elles forment ainsi une sorte de banc.

D'autres individus viennent alors se fixer pour accroître la densité de la population sur le banc. Cet accroissement se fait soit par l'intermédiaire des larves qui viennent s'accrocher aux adultes soit par coalescence\* des adultes par l'intermédiaire des côtes et des sillons de leurs tests (Cf Philip 1970), ce mode d'accroissement est dit pseudo-stolonifère (Un **stolonifère** est un organisme émettant des stolons\*, en particulier chez les végétaux ou octocoralliaires\*, coraux mous, il est pseudo quand il a la fausse apparence de..).

L'orientation des rudistes dans le banc indique le sens de la direction de l'apport des éléments nutritifs et donc la présence d'un courant dominant dans cette direction.

Des mouvements du substrat peuvent entraîner un démantèlement de la bioconstruction mais aussi des épisodes d'hyper-sédimentation terrigène\* peuvent provoquer l'asphyxie des rudistes et leur enfouissement rapide. Démantèlement, déplacement en blocs et enfouissement servent de base à la création d'un nouveau substrat\* dur sur lequel des larves, une fois la sédimentation ralentie, viennent se fixer pour commencer un nouveau cycle.

## 64 Les paleobiocénoses à rudistes

### 641 Présentation et composition

Le terme paléobiocénose se définit comme l'étude et la reconstitution d'une biocénose\* fossilisée. Si l'on se réfère à la définition de J. C. Gall ("*Environnements sédimentaires anciens et milieux de vie. Introduction à la Paléoécologie*" – 1976 cité par C. Chaix, J. P Saint-Martin et P. Moissette in "*Réflexions sur les biocénoses et paléobiocénoses en milieu récifal*" – 1986). "Les associations d'organismes fossiles ayant vécu sur le lieu de leur enfouissement à un moment donné peuvent être qualifiées de paléobiocénoses".

Dans le cas des récifs et plus particulièrement en ce qui concerne les peuplements de substrat dur corallien il faut entendre par "moment" des durées variables et pouvant être parfois assez longues, pendant lesquelles se sont accumulés les restes d'organismes, provoquant des concentrations de fossiles correspondant à un nombre de générations indéterminé.

Pour compléter cette définition on peut citer celle de l'institut des Sciences de la terre de l'université de Batna "Groupement d'espèces fossiles en position de vie ou non déplacées, non usées ou fragmentées par des agents de transport et étroitement liées à un paléobiotope\* homogène révélé par le contexte sédimentaire (exemple milieux récifaux)".

Dans les formations récifales édifiées par les squelettes carbonatés de générations successives d'organismes constructeurs conservés in situ dans les paléosols, des espèces benthiques\* fixées ou fouisseuses peuvent également se rencontrer en liaison avec le substratum qu'elles ont utilisé de leur vivant.

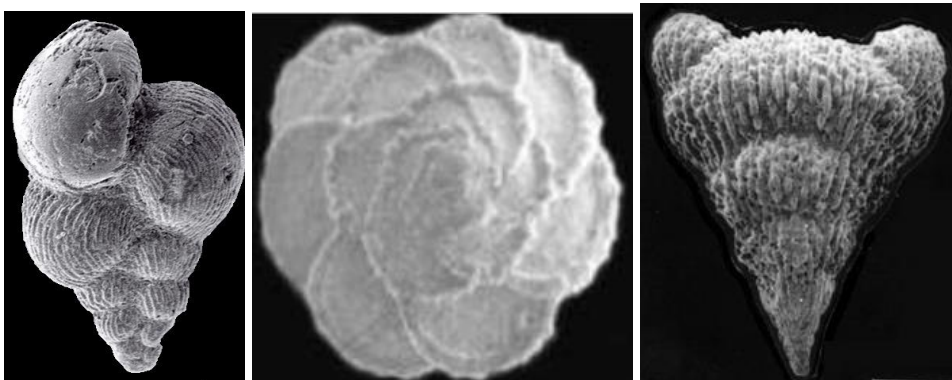
Les bioconstructions à rudistes ont donc formé avec d'autres organismes autochtones\* un biotope\* de type récifal. Cette faune connexe\* était particulièrement riche comme celle des récifs coralliens actuels.

Au Crétacé, on trouve, associés aux bancs à rudistes, des foraminifères, des algues calcaires rouges, des métazoaires\*, des bryozoaires\*, des éponges, des brachiopodes, des bivalves (huîtres), des échinodermes, des madréporaires\*, des gastéropodes prosobranches, des annélides polychètes, des péloïdes, des structures cryptalgales\*.

Il est intéressant d'apporter quelque éclairage sur cette faune accompagnante et/ou structurelle des bioconstructions à rudistes.

### Les foraminifères

Les foraminifères forment un embranchement des protozoaires, caractérisés par leur squelette minéral perforé. Ce sont des protistes\* (organismes unicellulaires) extrêmement abondants depuis plusieurs centaines de millions d'années. Du Santonien au Maastrichtien on trouve principalement les genres : Heterohelix, Pseudotextularia, Racemiguembelina, Hednergella, Globotruncana, Abathomphalus, Dictyopsella, Dicyclina, Gavelinella, Rotalia, Spirocyclus, Textularia, Nodosaria, Cuneolina, Hensonia et, en abondance, les membres de la famille des Miliolidae. Les foraminifères entrent parfois en concurrence directe avec les rudistes car, à l'aide de leurs pseudopodes, ils captent les nutriments en suspension.



Photos d'Heterohelix (à gauche), de Globotruncana (au centre) et de Pseudotextularia (à droite)

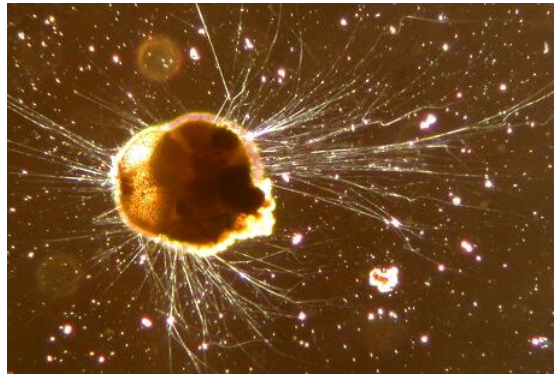
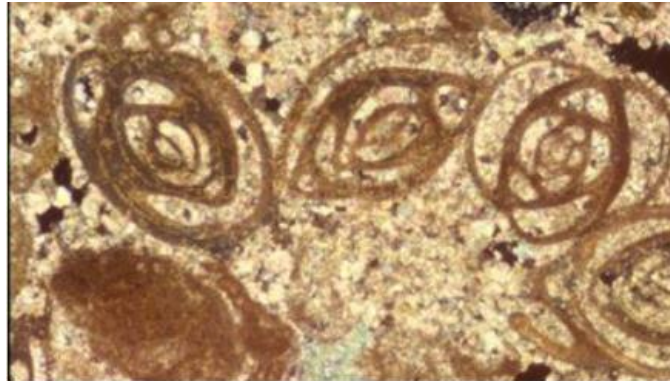


Photo mettant en évidence les pseudopodes chez le foraminifère *Ammonia tepida* (Cf Wikipedia)



C. Langlois 2006 Miliolites, Largeur des images : 2,2 mm. Image : N. Santarelli

### Les algues calcaires rouges

Les algues calcaires rouges ont participées à la consolidation des bioconstructions à rudistes en faisant office de ciment par leur caractéristique encroûtante. S. Teicher souligne en 2020 "En utilisant une base de données complète sur les récifs anciens, nous montrons une forte corrélation entre la présence d'algues rouges corallines et la formation de véritables récifs coralliens au cours des 150 derniers millions d'années" ("[A possible link between coral reef success, crustose coralline algae and the evolution of herbivory](#)").

Celle qui a participé le plus au phénomène de cohésion bioclastique\* du Crétacé est le genre *Sporolithon* (de l'ordre des Corallinales) et notamment l'espèce *Sporolithon rude* (Lemoine) présente dès l'Hauterivien inférieur (Cf S. Tomas et al. "[Late Hauterivian coralline algae \(Rhodophyta, Corallinales\) from the Iberian Chain \(E Spain\). Taxonomy and the evolution of multisporengial reproductive structures](#)" – 2006).



Photo d'algue rouge calcaire fossile de type Coralline (Sciences et Avenir © Mary Evans/SIPA)

### Les éponges

Les spongiaires sont représentés par la famille des Chaetetidae, des Heteroporidae et des cavidae qui comprennent des éponges à squelette carbonaté présentant, en section, des tubes accolés dont l'ouverture rappelle les pores inhalants. De son vivant, l'animal devait vivre fixé, encroûtant un substrat dur. Les principaux genres trouvés en association avec les bioconstructions à rudistes sont : *Blastochaetetes*, *Reptomulticava*, *Ceriocava* et les *Stromatopores*.



## Blastochaetetes

Les Blastochaetetes sont des organismes marins possédant un squelette composé de tubules, maintenant considérés par la plupart des chercheurs comme des éponges. Ils ont été d'importants constructeurs de récifs dans le passé géologique (Cf Riedel, 1990).



*Blastochaetetes irregularis* (Photo MNHN)

## Reptomulticava

Ce genre a formé des colonies massives s'établissant directement sur des calcaires bioclastiques (formés de grains sphériques), c'est une espèce pionnière au-dessus de laquelle apparaissent les rudistes qui la supplantent (Cf Macé-Bordy "Les rudistes du santonien inférieur de La Cadière d'Azur" – 1999).



*Reptomulticava mamillata* (Photo MNHN)

## Ceriocava

Ce genre d'éponge formait des colonies encroûtantes, variables de formes et composées d'un très grand nombre d'individus.



*Ceriocava corymbosa* (Apache/2.2.15 (Red Hat) Server at [geologie.discip.ac-caen.fr](http://geologie.discip.ac-caen.fr) Port 80)

## Stromatopores

Ils font partie des spongiaires et plus précisément du groupe des Calcisponges, éponges au squelette calcifié. Ils ont contribué à l'édification de véritables récifs depuis le Paléozoïque et notamment au Crétacé supérieur.



Colonies de stromatopores assurant la charpente d'un récif silurien (Photo [www2.ggl.ulaval.ca](http://www2.ggl.ulaval.ca))

## **Les Cnidaires**

Les cnidaires constituent un embranchement d'animaux aquatiques (essentiellement marins). Ils se retrouvent sous deux formes mais lorsqu'ils sont fixés, on parle de polypes\* (c'est le cas du corail ou des anémones de mer), Les polypes\* sont en général épibenthiques\* (se dit d'animaux qui vivent à la surface du substrat en zone benthique\*), sessiles\* (fixés directement au substrat), carnivores, souvent symbiotiques\* avec des algues. Ils ont, comme les rudistes, un mode de vie souvent colonial, parfois solitaire. Les polypes\* d'Anthozoaires\* vivent dans des eaux peu profondes, bien éclairées, oxygénées, de salinité normale et dont la température est souvent supérieure à 20°C. Ils ont participé activement à l'édification de bioconstructions au cours des temps géologiques (Cf T. Saucède, Fasc. 2013). Cet embranchement comporte, entre autres, les Scléactinies qui sont des Hexacoralliaires\* comme les Trochosmilium, Placosmilium, Phyllosmilium et les cyclolites pour ne citer que les plus fréquemment présents en compagnie des rudistes du Crétacé.



*Trochosmilium whiltshiri* du Campanien (Photo Blog Fofossile)

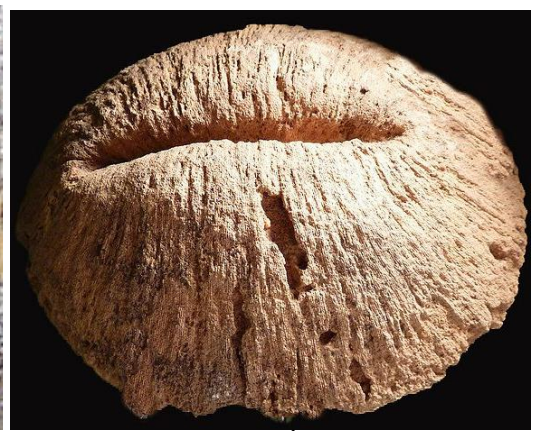


*Placosmilium archiachi* du Turonien (Photo Museo de Ciencias Naturales del Duranguesado)





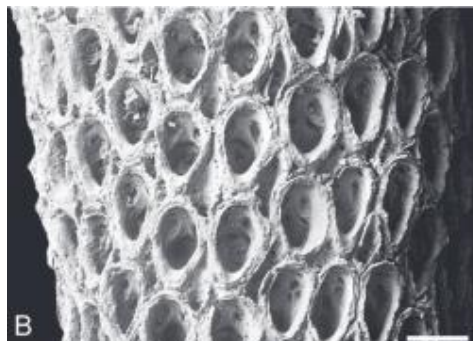
*Phyllosmillia languinei* (Photo Écomusée de la Sainte-Baume)



*Cyclolites undulata* (Photo Museum of Geology, University of Tartu), *Cyclolites gigantea* (Photo Écomusée de la Sainte-Baume) et *Cyclolites elliptica* du Santonien inférieur (Photo L. Maerton)

### Les bryozoaires

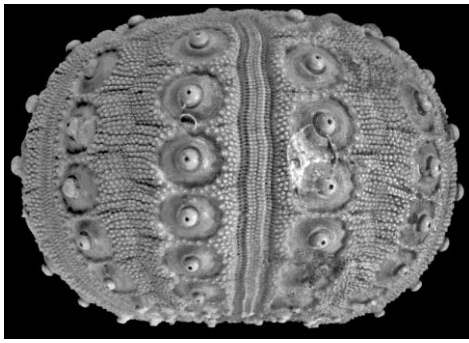
Essentiellement des membraniporiformes\* ou encroûtants, dont les zoécies (éléments d'une colonie) se développent en une seule couche sur un substrat dur ou éventuellement souple (Cf P. Moissette 1989). Les peuplements les plus riches se rencontrent surtout dans les eaux relativement peu profondes (< 10m) de la plate-forme continentale. Au Crétacé, c'est l'ordre des Cheilostoma qui domine avec notamment l'espèce *Heterocornepeum ovatum*.



Fragment d'*Heterocornepeum ovatum* du Maastrichtien (Photo extraite de J. D. Taylor "*The premier North American Maastrichtian bryozoan fauna: Coon Creek, Tennessee*" – 2016)

### Les échinodermes

La faune d'oursins est particulièrement abondante et variée aux abords des bioconstructions à rudistes. Il ne s'agit pas ici de présenter une nomenclature exhaustive de tous les genres présents mais seulement de s'attacher aux genres récurrents et avérés, essentiellement pendant le Crétacé. Les genres *Cidaris* et *Dorocidaris* de la famille des Cidaridae, le genre *Heterodiadema* de la famille des Heterodiadematidae, le genre *Coenholectypus* de la famille des Holectypidae, le genre *Tetragramma* de la famille des Emiratiidae et autre *Pedinopsis* de la famille des Penidopsidae, ainsi que le genre *Periaster* de la famille des Schizasteridae, *Mecaster* de la famille des Hemiasteridae et *Heteraster* de la famille des Toxasteridae.



*Cidaris vendocinensis* du Sénonien et *Dorocidaris taouzensis* du Cénomaniens (Photos Echinoblog et Echinologia)



*Heterodiadema lybicum* du Cénomaniens et *Coenholectypus baluchistanensis* du Maastrichtien (Photos Echinologia)



*Tetragramma malbosi* de l'Aptien et *Pedinopsis meridanensis* du Cénomaniens (Photos Echinologia)



*Periaster elatus* du Cénomaniens et *Mecaster arnonensis* du Santonien (Photos Paléothèque et Echinologia)



*Heteraster obliquatus* de l'Albien (Photo Echinologia)



Pour les inconditionnels des oursins fossiles, je conseille vivement :

Le superbe site "Echinologia" (<http://www.echinologia.com>)

Le non moins intéressant site "Paléothèque" (<http://www.paleotheque.fr>)

A. d'Orbigny "*Paléontologie française terrains crétacés tome sixième contenant les échinodermes*" 1853-1855

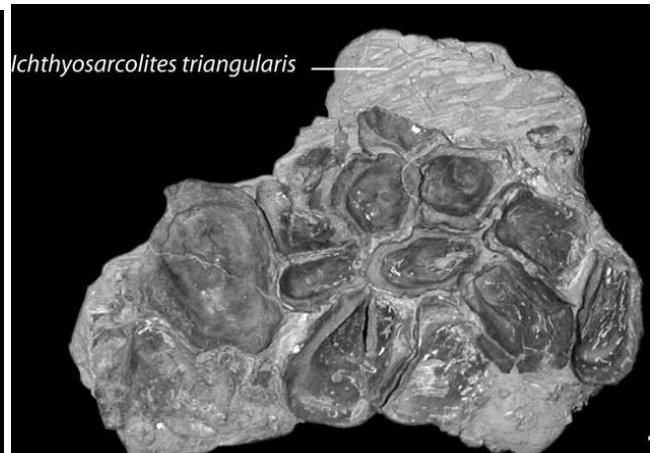
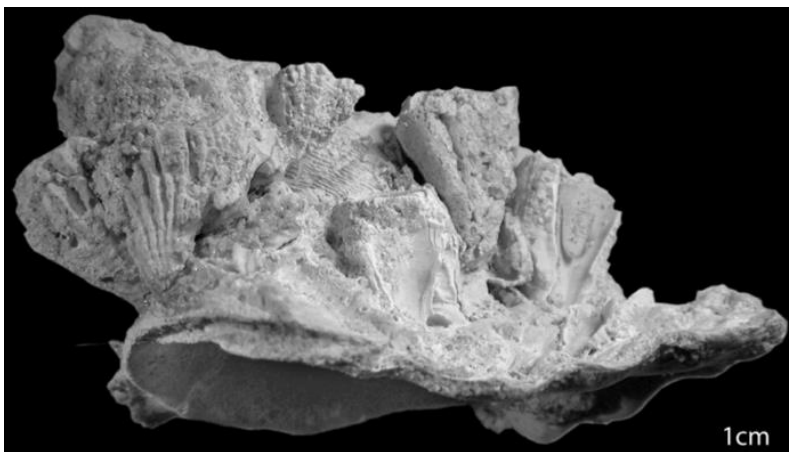
## Les huîtres et autres bivalves

Au Crétacé, une étroite relation s'établit entre les rudistes et les huîtres, proches parents dans la classification des mollusques bivalves. Nombreux sont les cas où les huîtres viennent encroûter les rudistes et les rudistes coloniser les huîtres. Cela atteste d'une localisation commune de croissance à un endroit donné (Autochtonie\*) et pendant une période commune (Contemporanéité) de ces différentes espèces.

Les huîtres formaient des bioconstructions qui pouvaient servir de base d'enracinement pour des rudistes à la condition que le substrat soit stable et que les huîtres soient d'une espèce de taille suffisante pour accueillir leur hôte ou une colonie de rudistes. Ainsi, comme le fait remarquer à juste titre Blaise Videt en 2003 ("*Dynamique des paléoenvironnements à huîtres du Crétacé Supérieur nord-aquitain (SO France) et du Mio-Pliocène andalou (SE Espagne) : biodiversité, analyse séquentielle, biogéochimie*"), l'espèce *Rhynchostreon suborbiculatum* (entre 7 et 11cms) aurait été bien incapable de soutenir un rudiste du genre *Ichthysarcolites* (jusqu'à 1m) même si l'agrégat se composait de multiples individus. L'issue était vraisemblablement fatale aux deux espèces.

Il en va autrement pour des espèces d'huîtres plus grandes et plus robustes comme *Ceratostreon flabellatum* dont la surface s'est fréquemment couverte d'autres huîtres ou de rudistes du type *Caprotina costata*, véritable base d'expansion pour de petites colonies.

Il arrivait tout aussi fréquemment que se soient les huîtres qui se fixent sur les rudistes, s'assurant ainsi une stabilité nécessaire à leur survie dans des milieux plus agités. C'est le cas de *Pycnodonte vesicularis* avec *Ichthysarcolites triangularis* par exemple.



Valve gauche de *Ceratostreon flabellatum*, support d'une colonie de *Caprotina semistriata* (Photo de gauche), Rudiste *Ichthysarcolites triangularis* servant de support au développement de *Pycnodonte vesicularis* (Photo de droite), extraites de B. Videt ("*Dynamique des paléoenvironnements à huîtres du Crétacé Supérieur nord-aquitain (SO France) et du Mio-Pliocène andalou (SE Espagne) : biodiversité, analyse séquentielle, biogéochimie*")

Il faut cependant noter que cette belle harmonie ne se concrétise pas toujours dans les faits car les milieux les plus favorables au développement des rudistes ne sont pas forcément ceux favorables au développement des huîtres et réciproquement. Par exemple le développement trop important de colonies d'huîtres peut entraîner la disparition ou l'impossibilité d'implantation des rudistes (eaux trop turbides dues à l'abondance des fèces des huîtres, abaissement de la teneur en nutriments due à la concurrence entre deux animaux filtreurs), inversement les environnements carbonatés propres à l'expansion des rudistes ne sont pas toujours propices au développement des huîtres. Seuls certains ostréidés (comme les Pycnodontes) profitent du démantèlement des bioconstructions à rudistes pour s'implanter autour de ces environnements péri-récifaux à récifaux.



*Rynchostreon suborbiculatum* (Photo C. Baudouin "[Ammonites et autres fossiles](#)") et *Ceratostreon tuberculiferum* du Néocomien (Photo [Ir a www.granadanatural.com](#))

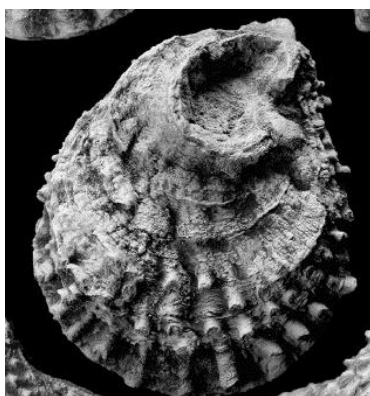


*Pycnodonte vesicularis* du Campanien (Photo Muséum d'Histoire Naturelle de Toulouse)

De nombreux autres bivalves tenaient compagnie aux rudistes sans pour autant qu'il ait existé des interactions avérées. On peut citer *Neithea* (*regularis*, *quinquecostata*, *sexcostata*), *Pholadomya* (*vignesi*), *Plicatula* (*auressensis*, *ferryi*), *Pecten* (*puzosianus*), *Spondylus* (*hippuritarum*), *Lima* (*ovata*), *Rastellum* (*diluvianum*, *carinatum*), *Exogyra* (*tigrina*), *Lopha* et la liste est loin d'être exhaustive.



*Neithea regularis* (Photo Paleontica fossiel.net © Ger Cremers) et *Pholadomya vignesi* (Photo MNHN)



*Plicatula auressensis* (Photo S. Casadio et al. "[Camptonectes and Plicatula \(Bivalvia, Pteriomorphia\) from the Upper Maastrichtian of northern Patagonia: palaeobiogeographic implications](#)" – 2005 et *Spondylus hippuritarum* (Photo "[Fossiles de Charente-Martime et autres origines](#)")





*Rastellum carinatum* (Photo l'Arca di Noè) et *Exogyra tigrina* (Photo Exogyra collection of C. Newsom)

## Les brachiopodes

Les brachiopodes sont des animaux marins, benthiques\* et épibiontes (qui vivent sur d'autres êtres vivants), ils sont fixés sur un substrat dur qui pouvait donc être un rudiste. Autour de la bouche des brachiopodes existe un appareil formé de deux bras fréquemment enroulés en spirale et garnis de cirres (appendices en forme de tentacules) ciliés. Cet appareil caractéristique des Brachiopodes s'appelle le lophophore\*. Il joue un rôle à la fois alimentaire et respiratoire. Le lophophore\* permet à l'animal de brasser et filtrer l'eau de mer, garantissant ainsi nutrition (micro-plancton) et oxygénation. Les brachiopodes pouvaient donc entrer en concurrence avec les rudistes pour capturer les nutriments en suspension d'autant plus facilement s'ils résidaient directement sur ces derniers, par contre, l'abondance de l'une ou de l'autre pouvait nuire aux deux espèces.

Les espèces de brachiopodes associées à des bioconstructions actives ou démantelées de rudistes sont principalement *Concinnithyris* (nanclasi), *Rhynchonella* (difformis), *Bifolium* (lacazelliforme), *Sellithyris* (plicata), *Cyclothyrus* (difformis).

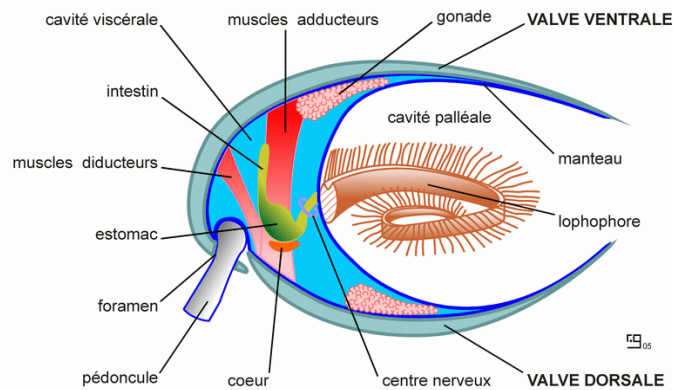
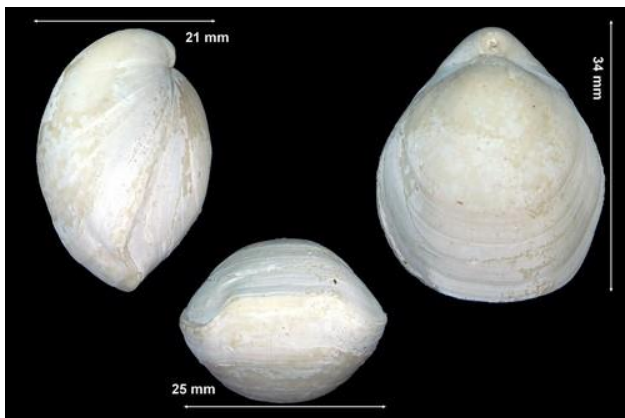


Schéma de l'anatomie interne d'un brachiopode permettant de localiser le lophophore (extrait du site <http://www.fossilraptor.be/brachiopodes.htm>)



*Concinnithyris obesa* du Turonien (Photo [www.le-coin-a-fossiles](http://www.le-coin-a-fossiles)) et *Rhynchonella difformis* du Santonien (Photo MNHN)



*Cyclothyris difformis* du Cénomaniens (Photo © 2021 *Brachiopodes collection*) et *Sellithyris plicata* (Photo *International paleontological internet portal Ammonit.ru*)

### Les gastéropodes

Comme pour celle des oursins, la faune de gastéropodes prosobranches est très abondante dans le contexte des bioconstructions à rudistes sans qu'il y est eu une quelconque compétition entre les deux espèces, une étant suspensivore, l'autre à tendance détritivore\* (certains gastéropodes sont omnivores et beaucoup ont une alimentation spécialisée). Les principaux genres (encore qu'il soit difficile d'effectuer une sélection objective) sont *Astralum*, *Glauconia*, *Nerinea*, *Pleurotomaria*, *Natica*, *Bathrotomaria*, on aurait tout aussi bien pu présenter les genres *Trocholia*, *Fusus*, *Anchura*, *Bursa*, *Confusiscalca*, *Govasia*, *Carota* etc.



*Astralum radiatum* du Santonien (Photo extraite de X. Chaix et J. Plicot "*Les gastéropodes du Santonien supérieur (Crétacé supérieur) des Corbières méridionales, aux environs de Sougraigne (Aude, France)*" – 2020) et *Glauconia coquandi* du Coniacien (Photo MNHN)



*Nerinea monilifera* du cénomaniens (Photo MNHN) et *Pleurotomaria turbinoides* (Photo MNHN)





*Bathrotomaria perspectiva* du Cénomanién (Photo MNHN) et *Confusiscala faurei* du Santonien supérieur (Photo extraite de X. Chaix et J. Plicot "*Les gastéropodes du Santonien supérieur (Crétacé supérieur) des Corbières méridionales, aux environs de Sougraigne (Aude, France)*" – 2020)

## Les ostracodes

Les ostracodes sont de microscopiques crustacés marin qui peuvent soit vivre en suspension (on dit alors qu'ils sont planctoniques) soit vivre sur le fond (on dit alors qu'ils sont benthiques\*). Ces étranges petits organismes ont littéralement pullulé depuis l'ère primaire jusqu'à l'actuel (13 000 espèces de nos jours, 65 000 fossiles). Ils possèdent une coquille à deux valves fortement calcifiée (pour les espèces du Crétacé par exemple) qui leur donnent une allure de petite palourde. En fait cette "carapace" protège le corps mou de l'animal. Ils sont essentiellement détritivores\* et représentent les acteurs ultimes de l'élimination des restes organiques avant l'entrée en action des bactéries.

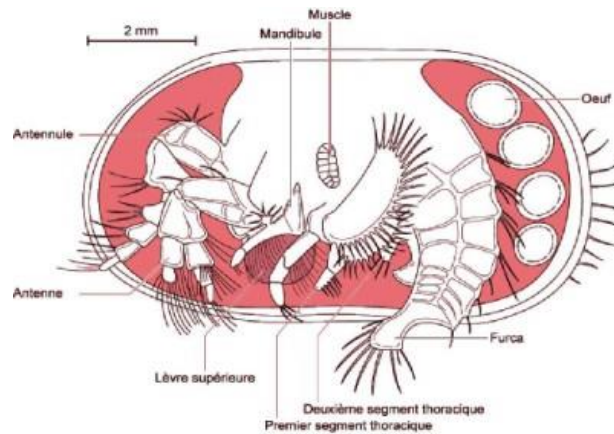
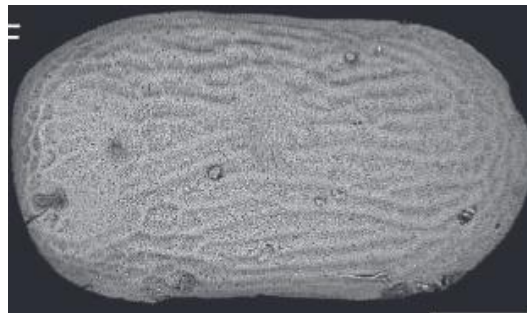


Schéma en section d'un ostracode (Extrait de R. Mathieu "*La micropaléontologie*")

Il serait trop fastidieux d'énumérer toutes les espèces ayant été contemporaines des biostromes à rudistes au Crétacé. On se limitera donc aux ostracodes du Crétacé supérieur avec pour exemple ceux du Cénomanién au Santonien.

De nombreux gisements en Provence possèdent des ostracodes en grand nombre (La Cadière d'Azur, La Bégude, Fontblanche, Le pas d'Ouillier, Le Revest-Les-Eaux, Turben, Le Pas de la Colle, Martigues, Brenon, Mazaugues, Fontanieu etc.). La découverte de structures à rudistes in situ dans ces différents secteurs confirme que les ostracodes faisaient bien partie des écosystèmes "récifaux" à rudistes.

Voici quelques genres parmi les plus abondants : *Cytherella*, *limbourgina*, *Bythocypris*, *Kalyptoalva*, *Bairdia*, *Mauritsina*, *Parapokornyella*, *Karsteneis*, *Risaltina*, *Alatanesidea* (Liste très loin d'être exhaustive).



*Cytherella ovata* du santonien (Photo extraite de C. Guernet et L. Villier "*Les ostracodes de la collection de P. Margerie et l'âge des couches à Laffittéines du Mont Aimé*" -2017)

À l'état fossile il ne reste des ostracodes que la coquille dont la vue au microscope n'est vraiment parlante que pour les spécialistes, ce qui explique que ne figure, ici, qu'une seule image, juste pour donner une idée.

## Les annélides

Associés aux biostromes à rudistes on trouve principalement des annélides de la famille des Serpulidae, qui sont des vers polychètes (Vers annélides marins aux anneaux porteurs de nombreuses soies). Ces animaux sont benthiques\*, sédentaires (coloniaux) et suspensivores-filtreurs. Ils peuvent se fixer sur tout type de substrat dur (roches, débris de coquille voir sur la structure externe d'organismes vivants). Ils forment des colonies par coalescence\* de leurs tubes calcaires (On dit que ces vers sont tubicoles\*). Ils pouvaient se développer sur les huîtres ou sur les rudistes profitant des mêmes apports nutritionnels. L'espèce la plus typique est *Filograna socialis* qui depuis le Cénomaniens a formé des faisceaux de tubes en forme de Y (Cf. T. Koci et al. "*Sabellides et Serpulides du Cénomaniens de la région du Mans*" – 2016).

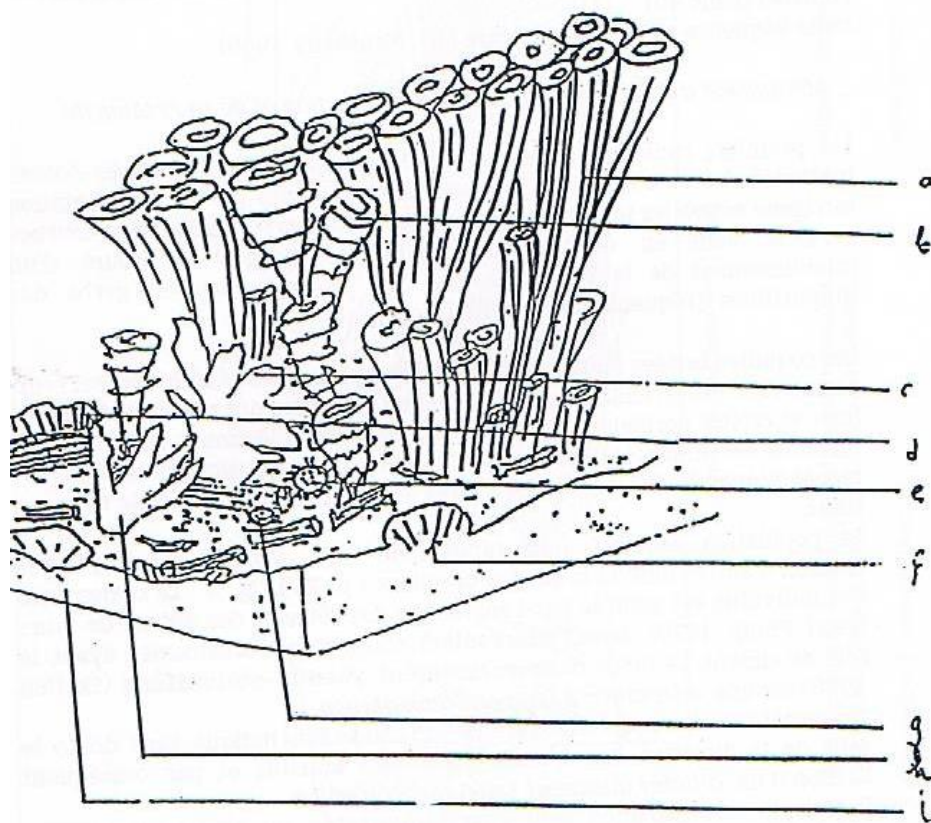


Coalescence des tubes d'individus de l'espèce *Filograna filosa* du Maastrichtien (Photo extraite de M. Jäger "*Sabellids and serpulids (Polychaeta sedentaria) from the type Maastrichtian, the Netherlands and Belgium*" – 2012) et faisceau de *Filograna socialis* du Cénomaniens (Photo extraite de T. Koci et al. "*Sabellides et Serpulides du Cénomaniens de la région du Mans*" – 2016)

## 642 Exemples de reconstitutions de paléobiocénoses



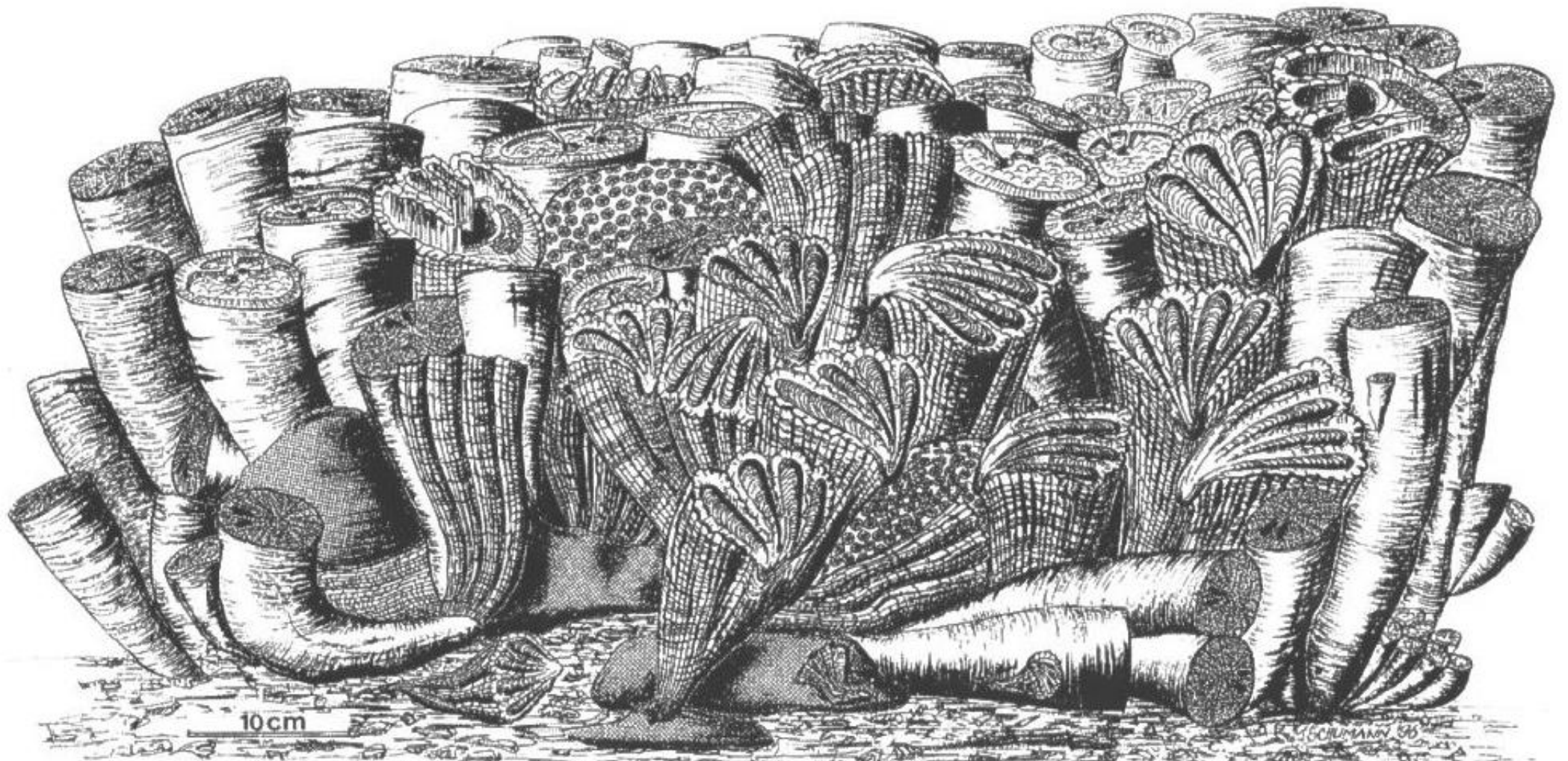
Reconstitution d'une paléobiocénose à coraux du Santonien inférieur (Travail remarquable de Claude De Rueda – Photo S. Vigarié)



**Bloc diagramme montrant les relations entre les différentes espèces dans le Santonien d'un biostrome à rudistes (Dessin extrait de J. Macé "*Les rudistes du Santonien inférieur de La Cadière d'Azur*" – 1999)**

- a) Hippuritidae (2 générations)
- b) Radiolitidae (3 générations)
- c) Ceriocava sur la valve basculée d'un radiolites
- d) Bryzoaire encroûtant
- e) Oursin régulier
- f) Reptomulticava, éponge (espèce pionnière du substrat)
- g) Brachipode type Bifolium
- h) Blastochaetetes irregularis, éponge
- i) Calcaire bioclastique





Paléobiocénose avec Association de Vaccinites, Torreites, coraux et stromatopores du Campanian de Saiwan (Inde) dessin extrait de Schumann & Steuber "*Rudisten - Erfolgreiche Siedler und Riffbauer der Kreide-Zeit*" - 1997



## Chapitre VII

### Constitution minérale des rudistes

Les coquilles des rudistes étaient constituées d'une couche externe calcitique et d'une couche interne aragonitique mais la proportion relative de calcite et d'aragonite varie nettement entre les familles et probablement même au niveau du genre. Ainsi il y eut des rudistes à dominante aragonitique et d'autres à dominante calcitique tout au long de l'évolution de l'aniaml, évolution liée aux différents facteurs environnementaux.

#### 71) Les constituants

##### La calcite

La calcite, principal constituant des roches calcaires, est un carbonate de calcium cristallisé ( $\text{CaCO}_3$ ). Sa dureté est de 3 sur l'échelle de Mohs (Dureté d'un minéral de 1 à 10) ce qui en fait un minéral moyennement dur.



Cristal de calcite (Photo Futura Sciences)

La calcite est plus soluble à basse température et à haute pression, elle se dissout dans une eau très peu minéralisée et cette dissolution cesse lorsqu'un équilibre est atteint. Le pH de la solution, ainsi que les concentrations en calcium, carbonate et bicarbonate sont alors fixés.

Les mollusques élaborent leur coquille en favorisant la précipitation ordonnée de carbonate de calcium ( $\text{CaCO}_3$ ). Cette précipitation est sous contrôle de molécules organiques (protéines, glucides et lipides) qui vont guider la croissance cristalline. Ainsi le carbonate de calcium va précipiter sous forme de calcite qui adoptera souvent des caractéristiques cristallines spécifiques.

La calcite constitue le test des oursins et de tous les échinodermes, la coquille des Pecten ou la carapace et les yeux composés des trilobites par exemple

##### L'aragonite

L'aragonite, comme la calcite, est un polymorphe\* du carbonate de calcium, sa dureté est de 4 sur l'échelle de Mohs. À basse température l'aragonite est légèrement moins stable que la calcite, et hors des organismes vivants elle ne se forme généralement pas. Elle est par contre fréquemment biosynthétisée\*, constituant notamment la nacre et les perles des huîtres, la coquille des moules et d'autres coquillages, ainsi qu'une partie du squelette de la plupart des coraux durs et donc des récifs coralliens. L'aragonite est plus sensible à la baisse du PH des océans.



**Cristal d'aragonite (Photo Wikipedia)**

## 72) **La biominéralisation**

### 731. **Généralités**

La biominéralisation est le processus physiologique qui permet aux organismes vivants d'élaborer une structure minérale, le biominéral. Un biominéral se distingue de son équivalent purement minéral par la présence de molécules organiques qui lui confèrent des propriétés spécifiques telles qu'une meilleure résistance à la fracture. Parmi les nombreux biominéraux on peut citer quelques exemples comme les os et les dents des animaux, la coquille des mollusques mais aussi le squelette des coraux. En construisant leur squelette, les coraux édifient les récifs coralliens qui sont responsables, avec les coccolithophores\* et les foraminifères, de la majorité des dépôts calcaires à la surface du globe. Dans la mesure où le biominéral formé chez les coraux est du carbonate de calcium, on parle également de calcification pour décrire le processus.

La coquille des bivalves est composée d'une fraction minérale comptant pour plus de 95% du poids de la coquille et d'une fraction organique (constituant la matrice) inférieure à 5% (Jacob, D.E., Soldati, A.L. Wirth, R. Huth, J. Wehrmeister, W. Hofmeister "*Nanostructure, composition and mechanisms of bivalve shell growth*" – 2008). La fraction minérale est essentiellement constituée de carbonate de calcium. Ce composé se présente sous deux formes cristallines (on dit qu'il est polymorphe) : la calcite (cristaux rhomboédriques\*) et l'aragonite (cristaux orthorhombiques\*).

Certaines coquilles sont constituées exclusivement de calcite, comme celle de la Coquille Saint-Jacques (*Pecten maximus*), d'autres d'aragonite, comme la coque commune, l'amande de mer (*Glycymeris glycymeris*), et d'autres encore comprennent ces deux éléments combinés, comme les moules. Parfois, l'aragonite forme une couche nacrée interne, comme c'est le cas pour les animaux de l'ordre des Pterioidea (Huître, Pinna, Gryphée, Spondyle etc.). Dans d'autres taxons\*, on trouve des couches alternées de calcite et d'aragonite (W. J. Kennedy, J. D. Taylor et A. Hall, "*Environmental and biological controls on bivalve shell mineralogy*" – 1969). Le ligament et les byssus\*, s'ils sont calcifiés, sont composés d'aragonite. La matrice organique est composée de protéines et de glucides (Claire E Lazareth, chercheur à l'Institut de Recherche pour le Développement "*La coquille des bivalves, mémoire de l'environnement*" – 2008).

### 732 **Biominéralisation chez les rudistes et conséquences sur leur évolution**

Au cours du Crétacé, les rudistes construisent des structures massives où l'absence de porosité augmente la conservation de la matrice organique (sens de matrice ≈ phase organique du biocristal).

Les couches internes aragonitiques des coquilles des rudistes ont été souvent converties en calcite à faible teneur en magnésium du fait de l'altération diagenétique (La diagenèse, désigne l'ensemble des processus physico-chimiques et biochimiques par lesquels les sédiments sont transformés en roches sédimentaires. Ces transformations ont généralement lieu à faible profondeur, donc dans des conditions de pression et température peu élevées), par contre la couche externe épaisse et compacte de calcite prismatique fibreuse s'est révélée beaucoup plus résistante aux altérations.

Les coquilles des Hippuritidae et des Radiolitidae sont considérées comme à dominante calcitique, tandis que les Antillocaprinidae, Caprinoidea, Caprinulidae, Caprotinidae, Diceratidae, Epidiceratidae et Plagiptychidae avaient à l'origine des coquilles à dominante aragonitique. Les Monopleuridae, Polyconitidae, Requienuidae et les Trechmannellidae sont considérés comme ayant des coquilles qui contenaient à l'origine les deux minéraux, sans qu'aucun ne l'emporte, de façon significative, sur l'autre. Notez qu'il y a quelques genres qui ne correspondent pas à ces catégories au niveau de la famille (par exemple, Parastroma, sous-genre de Pseudo-Vaccinites), et que la proportion de ces minéraux peut avoir changé avec le temps chez certains taxons\*. La minéralogie dominante de la coquille est également étroitement liée à l'évolution globale des plates-formes carbonatées et à celle des isotopes du carbone de l'eau de mer du Jurassique supérieur et du Crétacé.

On constate que la réduction importante du nombre de genres de rudistes pendant la période de l'Aptien moyen et la transition Cénomanién/Turonien a touché principalement les genres à dominante aragonitique (Cf. Skelton & Gili, "*Rudists and carbonate platforms in the Aptian: a case study on biotic interactions with ocean chemistry and climate*" - 2012) Tandis que la famille des Radiolitidae à dominante calcitique a continué son expansion pendant cette phase critique en ne perdant que 3% de ses genres. On peut faire le même constat lors de la crise du Valanginién (voir à ce sujet B. Gréselle "*Impact des variations paléoclimatiques sur la sédimentation carbonatée au Valanginién*" – 2006) où tous les genres primitifs à dominante aragonitique disparaissent alors que les rudistes à dominante calcitique ne sont pas affectés.



En général, la longévité des genres de rudistes à dominante aragonitique est significativement plus courte que celle des rudistes à dominante calcitique.

Data	Number	Mean	Median	Minimum	Maximum	SD
all genera	167	12.3	8.5	0.5	80.8	11.8
calcite-dominated	76	13.5	10.8	0.5	41.8	10.7
aragonite-dominated	57	8.4	6.4	0.5	31.1	7.5
no dominance	34	16.2	8.9	1.4	80.8	17.0

**Tableau présentant la durée (en millions d'années) des genres de rudistes avec une minéralogie de coquille différente. La durée minimale possible a été fixée à 0,5 millions d'années. SD = écart type. (Extrait de T. Steuber et R. W. Scott "*Stratigraphy and diversity dynamics of Jurassic-Cretaceous Hippuritida (Rudist bivalves)*" – 2016)**

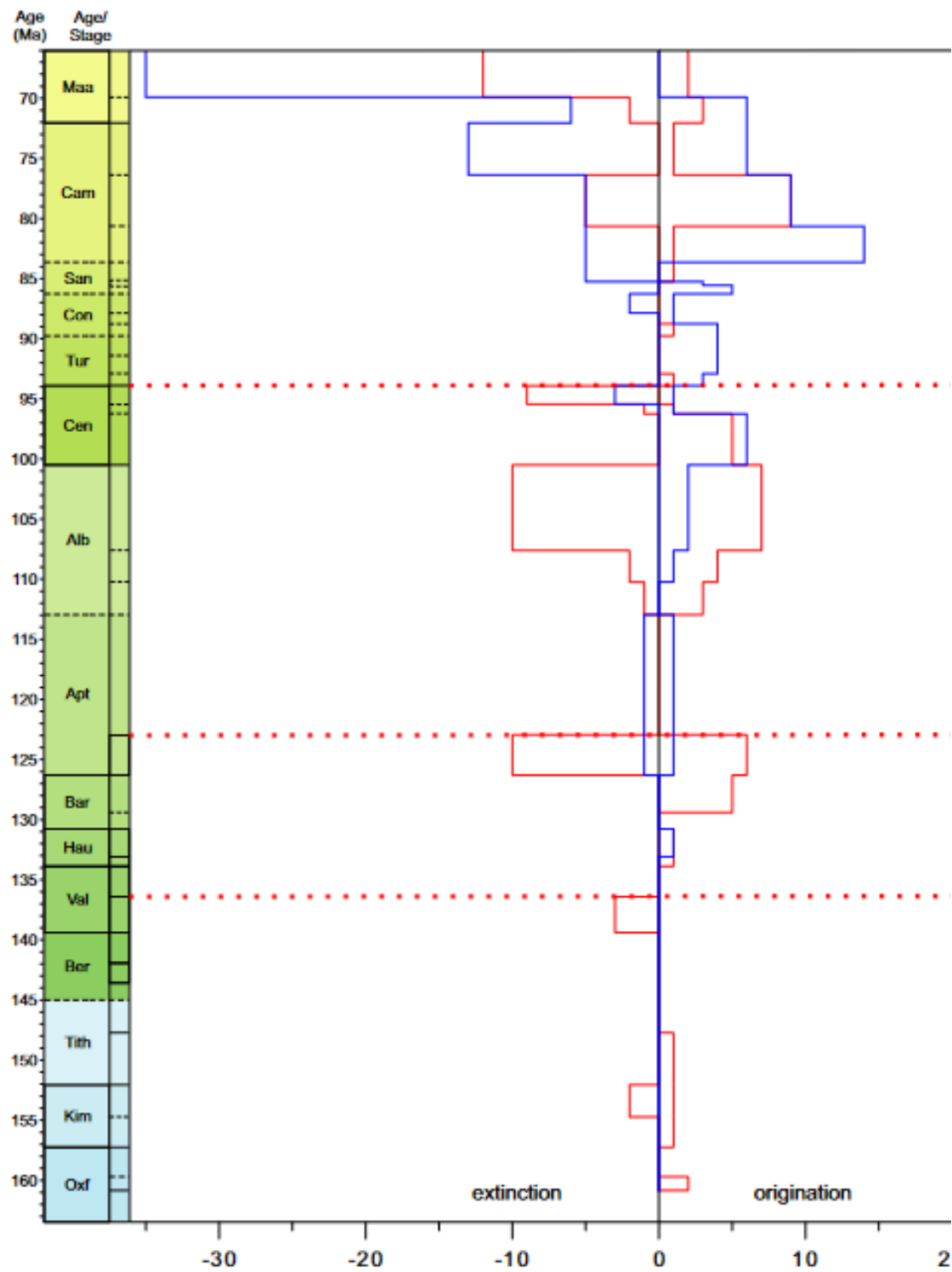
Le rapport Mg/Ca (Magnésium/Calcium) de l'eau de mer affecte fortement la composition minéralogique des organismes marins créateurs de calcaire, quand la masse molaire  $Mg/Ca > 2$  on parle de mer aragonitique et si  $< 2$  on parle de mer calcitique (Cf. J. B. Ries "*Geological and experimental evidence for secular variation in seawater Mg/Ca (calcite-aragonite seas) and its effects on marine biological calcification*" – 2010). Au cours de l'évolution des rudistes, le rapport molaire Mg/Ca de l'eau de mer était constamment faible, inférieur à 2, favorisant la calcite plutôt que l'aragonite comme carbonate marin dominant, peut-être ce phénomène pourrait expliquer l'expansion des rudistes à dominante calcitique au détriment des rudistes à dominante aragonitique plus exposés au risque de l'extinction.

"Aucun événement d'extinction majeur n'est enregistré du Turonien au Maastrichtien. Cet intervalle de temps semble avoir été une période de changement environnemental et de pression évolutive comparativement mineurs, comme en témoignent également les variations moins significatives de l'enregistrement des isotopes du carbone par rapport à l'intervalle Valanginien-Cénomaniens".

On a pu également constater que les rapports calcite / aragonite (Cc/A) les plus élevés chez les rudistes polyconitidae ont accompagné l'épisode de refroidissement de la fin de l'Aptien inférieur, et les valeurs les plus basses ont été atteintes pendant les intervalles plus chauds du début de l'Aptien supérieur. Ces résultats impliquent une corrélation entre les valeurs du rapport Cc/A et la température et suggèrent que certains bivalves se sont adaptés à des conditions de calcification moins favorables en modifiant les proportions de calcite et d'aragonite de leurs coquilles biminérales et en diminuant l'épaisseur du squelette, réduisant ainsi le coût métabolique de la croissance des coquilles. (Cf. Skelton, Cebrian, Bover-Arnal et Gili "*Calcite/aragonite ratio fluctuations in Aptian rudist bivalves: Correlation with changing temperatures*" – 2016)

On trouvera, pages suivantes deux tableaux particulièrement intéressants pour illustrer ces propos, ils sont extraits de l'article de Steuber et Scott cité en dessous du tableau précédent et traduit de l'anglais.

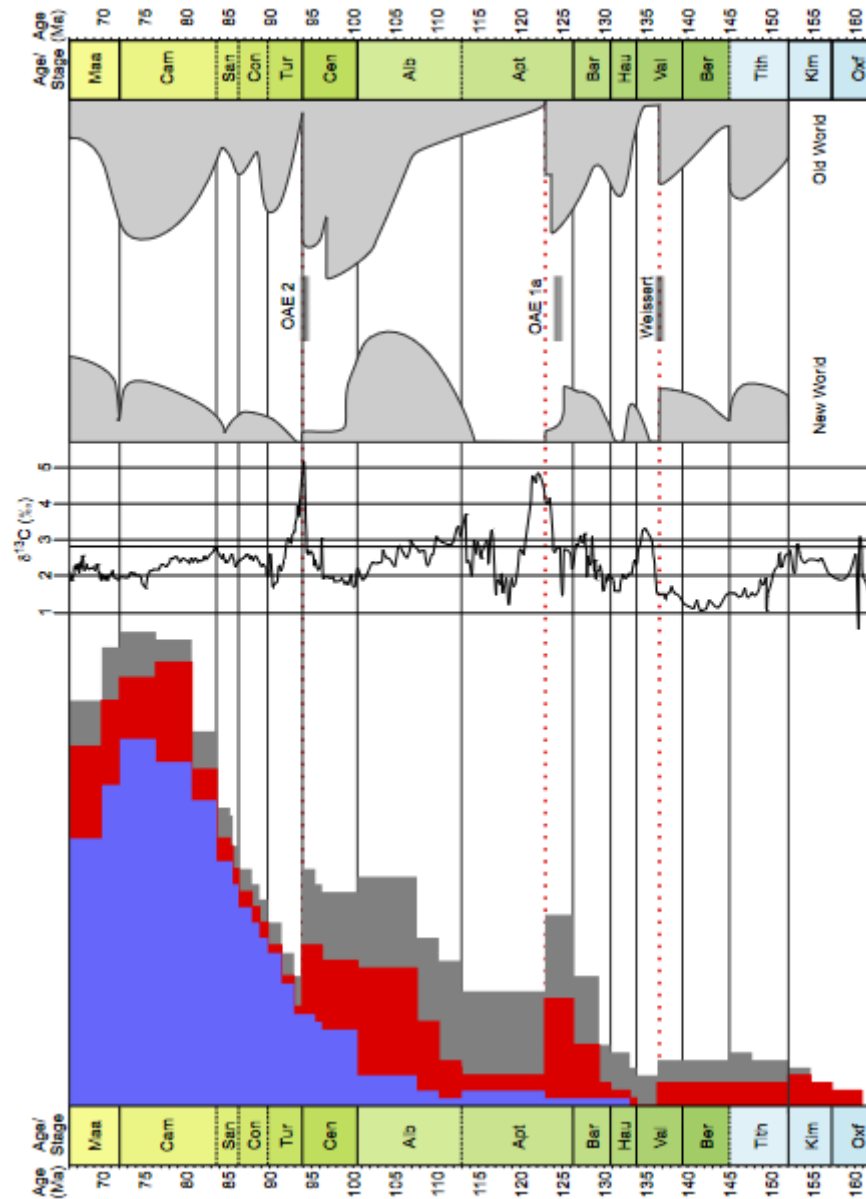




**Représentation des Origines et extinctions de genres de rudistes de l'Oxfordien au Maastrichtien, avec des coquilles à dominante calcitique (bleu) et des coquilles à dominante aragonitique (rouge). Les lignes pointillées rouges indiquent des extinctions majeures chez les rudistes.**

On constate aisément un important décalage d'amplitude entre les extinctions des genres à dominante calcitique et ceux à dominante aragonitique, surtout entre le Valanginien et la limite Cénomaniens/Turonien.



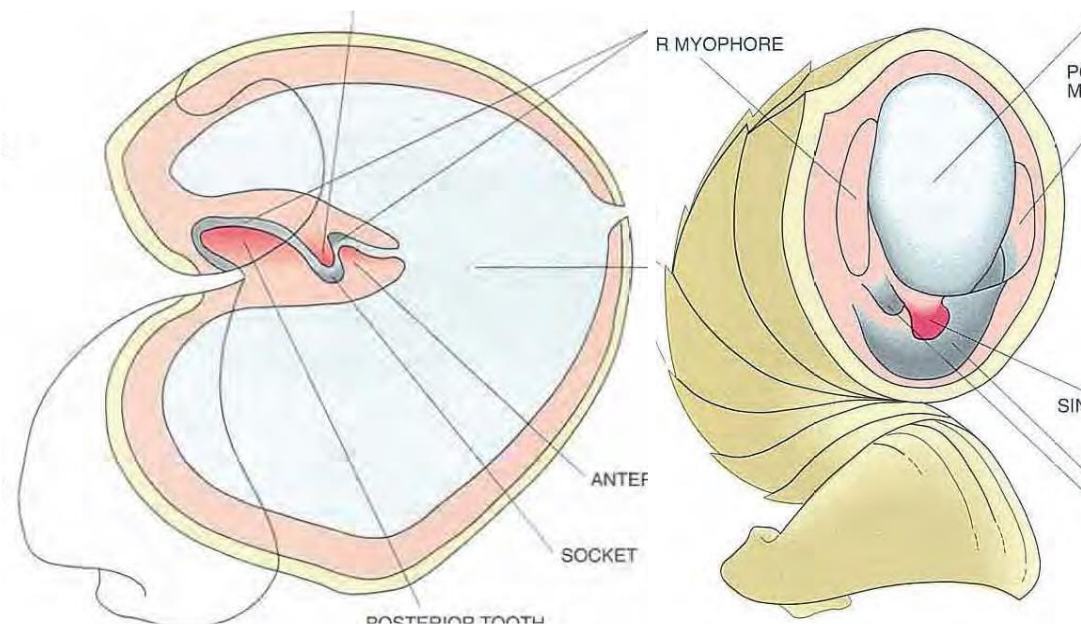


Nombre de genres de rudistes de l'Oxfordien au Maastrichtien, avec des coquilles dominées par la calcite (bleu), des coquilles dominées par l'aragonite (rouge) et dominées ni par la calcite ni par l'aragonite (gris) par rapport aux changements relatifs dans la composition isotopique des carbonates marins (adapté de Shipboard Scientific Party, 2002; Jarvis & others, 2006; Emeis & Weissert, 2009; and Thiebault & others, 2012) et avec l'étendue des plates-formes de carbonates dans les

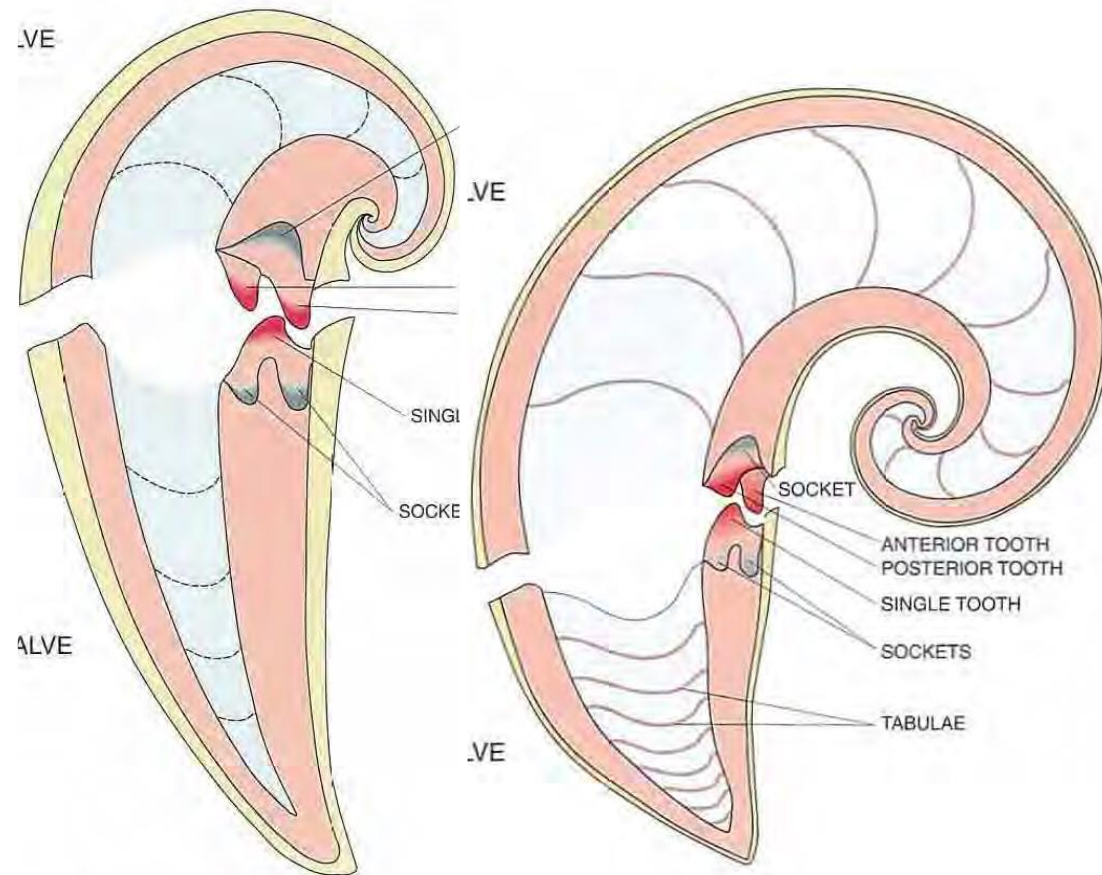
Amériques (New World ) et en Europe, Afrique du Nord et Arabie (Old word) (adapté de Skelton, 2003a). Les lignes pointillées rouges indiquent des extinctions majeures chez les rudistes. Les évènements anoxiques océaniques sont indiqués par des barres grises: valanginien moyen (Weissert); Aptien précoce (OAE 1a); et transition Cénomanién / Turonien (OAE 2)

733 Exemples de la part de la calcite et de l'aragonite chez quelques familles de rudistes (schémas tirés de Cestari et Sartorio "*Rudists and facies of the periadriatic domain*")

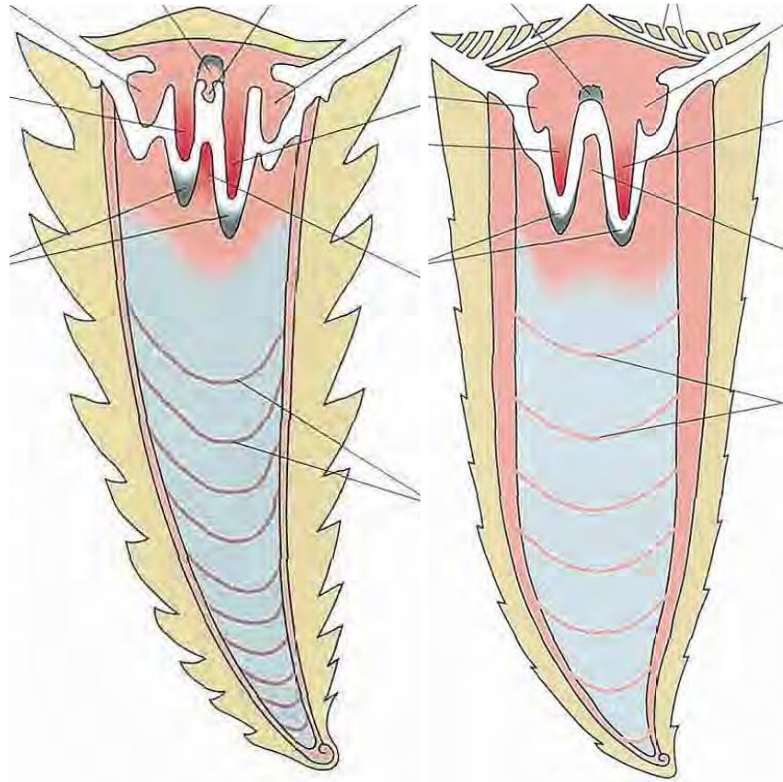
Les parties en rose pâle sur les schémas représentent l'aragonite, les parties en jaune la calcite. (Voir pages suivantes)



**Diceratidae et Requeniidae, les couches aragonitiques internes sont beaucoup plus importantes que les couches calcitiques externes**



**Caprotinidae et Caprinidae, le ratio est toujours en faveur des couches aragonitiques internes**



**Radiolitidae et Hippuritidae, la tendance s'inverse, la couche calcitique externe devient plus importante que la couche aragontique interne**



## ANNEXE I

### Principaux Genres composant les différentes familles ou sous-familles de rudistes

Avertissement : Il n'est pas question ici de faire la description de tous les genres de chaque famille, mais seulement celle du genre principal si possible (qui regroupe les caractéristiques essentielles de la famille), pour les autres, seules quelques photos seront présentées.

#### Famille des Diceratidae

Diceras  
Valletia

#### ➤ Diceras

Espèce type : *Diceras arietinum* (Lamarck 1805)

#### Description sommaire

- ⇒ Coquille très épaisse, bivalve, irrégulière, cordiforme; valves inégales, ayant la forme de cornes
- ⇒ Test formé de trois couches; une dépression sur la face postérieure des valves, une seule côte interne
- ⇒ Une charnière très forte, deux dents à la valve droite
- ⇒ Deux impressions musculaires.

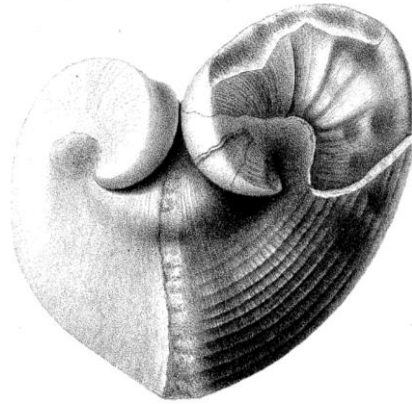
Dans ce genre de coquille l'une des valves est considérablement plus grande que l'autre, toutes deux sont recourbées en dehors, ce qui leur donne, particulièrement à la grande valve, l'apparence d'une corne de bélier et quelquefois d'une corne d'abondance.

⇒ La valve gauche n'est pas operculiforme, les bords de l'ouverture sont un peu sinueux.

La ligne de jonction des deux valves n'est pas une ligne droite, elle est presque toujours plus ou moins concave du côté de la petite valve, c'est-à-dire que la plus grande valve empiète sur la petite. (A. Favre 1843) (1)

Diceras était fixé au substrat par la valve droite (valve inférieure) (Cesari et Sartorio 1995) (2)

Il possède un ligament parivinculaire externe (une seule structure arquée derrière les becs) et par conséquent des umbos (extrémités saillantes) prosogyres (dont les crochets sont dirigés vers l'avant) enroulés vers l'extérieur (S. Schneider 2015) (3)



**Dessin d'un Diceras par A. Favre (1843): ("*Observations sur les Diceras*")  
et Diceras du Kimméridgien de l'ain (Photo S. Vigarié)**

- (1) "Observations sur les Diceras" *Mémoires de la Société de Physique et d'Histoire naturelle de Genève*, vol. 10
- (2) "Rudists and facies of the periadriatic domain" © Agip S.p.A., S. Donato - Milanese
- (3) "Palaeoecology of *Valletia antiqua* Favre in Joukowsky & Favre, 1913 (Bivalvia, Hippuritida, Diceratidae); with comments on the taxonomy and distribution of the genus *Valletia*" *Bulletin of Geosciences*, DOI: 10.3140/bull.geosci.1545

➤ **Valletia**

Espèce type : *Valletia tombecki* (Munier Chalmas 1873)



*Valletia tombecki* (Photo MNHN)

**Famille Epidiceratidae**

Epidiceras  
Heterodiceras  
Plesiodiceras

➤ **Epidiceras**

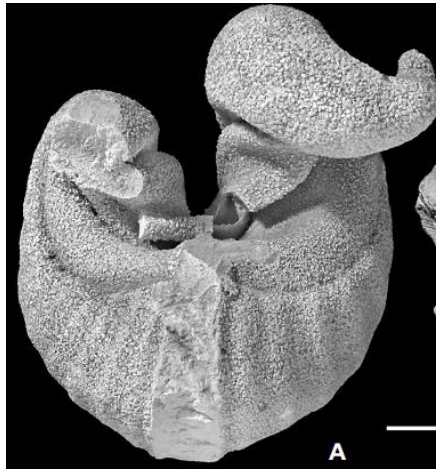
Espèce type : *Diceras sinistrum* (Deshayes 1824/1829)  $\approx$  *Epidiceras sinistrum* (Skelton 1978)

Description sommaire

La coquille est fixée au substrat par sa valve gauche, par opposition aux représentants du genre *Diceras* attachés par leur valve droite. Les représentants du genre *Epidiceras* ont de très grosses coquilles et diffèrent par plusieurs caractères qui les rendent plus similaires aux mégalodontidés triasiques que ne le sont les représentants du genre *Diceras* stricto sensu.

Coquille inéquivalve, La valve gauche plus grande a crochet enroulé, en partie relié à la surface latérale de la valve. Le crochet lui-même et une petite partie de la valve gauche sous ce crochet sont fortement aplatis. C'est la zone de fixation de la coque au substrat. La valve gauche, semi-circulaire, enroulée (est étroitement lié à la petite valve droite). Le crochet de la valve droite est fortement enroulé et adhère étroitement à la surface latérale de la valve.

Aucune ornementation n'est observée sur l'une ou l'autre des valves. (L. Karczewski 1969) (4)



**Moule interne d'*Epidoceras* sp. (S. Schneider "*Ernstbrunn Limestone and Klentnice beds (Kimmeridgian–Berriasian; Waschberg-dánice Unit; NE Austria and SE Czech Republic): state of the art and bibliography*" – 2012)**

(4) "Upper Jurassic rudistae of the margin of the Holy Cross Mountains, Poland" -1969 - Acta palaeontologica polonica





*Heterodicerias valfinense* du Kimméridgien (*Photo Sorbonne Université, Campus Pierre et Marie Curie*)

## Famille Requiéniidae

### Sous-famille Requiéniinae

Requienia  
Bayleia  
Bayleioidea  
Toucasia  
Apricardia  
Pseudotoucasia

#### ➤ Requienia

Espèce type : *Chama ammonia* (Goldfuss 1840) ≈ *Requienia ammonia*

#### Description sommaire

Coquille irrégulière, inéquivalve, adhérente par sa valve inférieure, non composée de fibres et dépourvue de côtes saillantes internes.

Valve inférieure, grande, concave, courbée en spirale dont les tours sont plus ou moins disjoints.

Valve supérieure plus petite, plus ou moins operculaire, en spirale auriforme (qui a la forme d'une oreille. Se dit du crochet d'une coquille bivalve, quand il est peu saillant, tourné en spirale et appliqué sur le ventre de la coquille. **Ndlr**) et présentant, sur sa face interne, une impression submédiane plus ou moins profonde et un sillon submarginal et spiral qui paraît destiné à recevoir les bords de la valves inférieur (P. Matheron) (5)

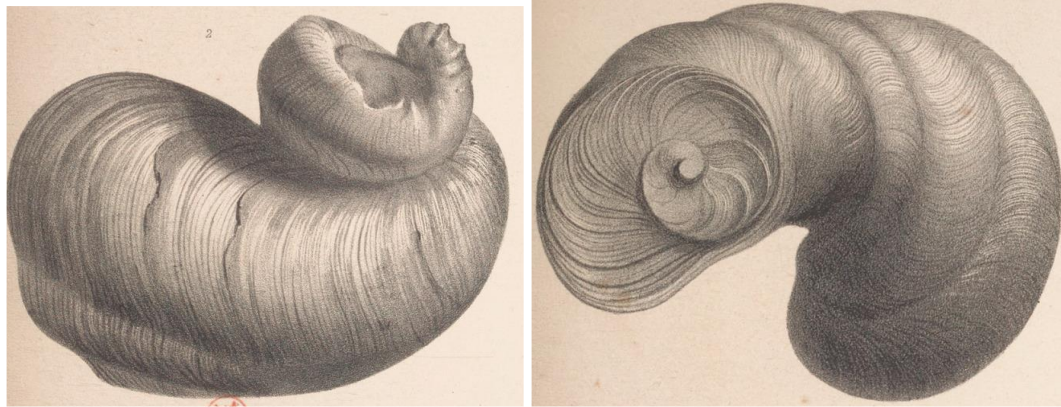
Coquille fixe, testacée, épaisse, de contexture lamelleuse, très inéquivalve, toujours couchée sur le côté; valve inférieure fixée aux corps sous-marins par la plus grande partie de sa surface ; très oblique, toujours contournée en spirale à tous les âges. Valve supérieure plus petite que l'autre, convexe ou non, à crochet latéral souvent contourné. Point de ligament ? Charnière ? Deux attaches musculaires très grandes à chaque valve (A. d'Orbigny) (6)

Le développement très inégal des valves (valve inférieure fixée, très enroulée, valve supérieure operculaire), l'existence de faibles bandes siphonales, la charnière et la lame myophore postérieure permettent d'affirmer qu'il s'agit du genre *Requienia* (Fettouma Chikhi-Aouimeur) (7)



***Requienia ammonia*, valve gauche fixée et valve droite operculaire (Photos S. Vigarié)**

- (5) "Catalogue méthodique et descriptif des corps organisés fossiles du département des Bouches du Rhône et lieux circonvoisins" 1842
- (6) "Paléontologie française, description zoologique et géologiques de tous les animaux mollusques et rayonnés" 1851
- (7) "Etude paléontologique de quelques Rudistes de l'Aptien supérieur du Djebel Ouenza (Algérie Nord-Orientale)" 1983



**Requienia ammonia** (sous le nom de *Caprotina ammonia*), valve gauche fixée et valve droite operculaire. (*Dessins J. Delarue pour A. d'Orbigny "Paléontologie française, description zoologique et géologiques de tous les animaux mollusques et rayonnés" 1851*)

➤ **Bayleia**

Espèce type : *Bayleia pouechi* (Munier-Chalmas 1873)



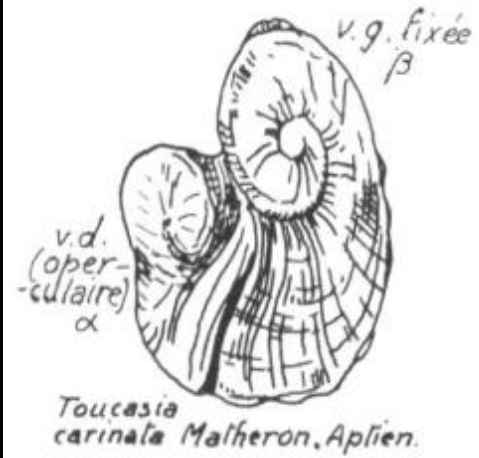
**Bayleia pouechi** du Campanien inférieur de l'Aude (*Collection J. Macé-Bordy*)

➤ **Bayleioidea**

Espèce type : *Bayleioidea clivi* (Palmer 1928)

➤ **Toucasia**

Espèce type : *Requienia carinata* (Matheron 1842)  $\approx$  *Toucasia carinata* (Munier-Chalmas 1873)



*Toucasia carinata* (*Collection MNHN*) et dessin (© Cyril Langlois)



➤ **Apricardia**

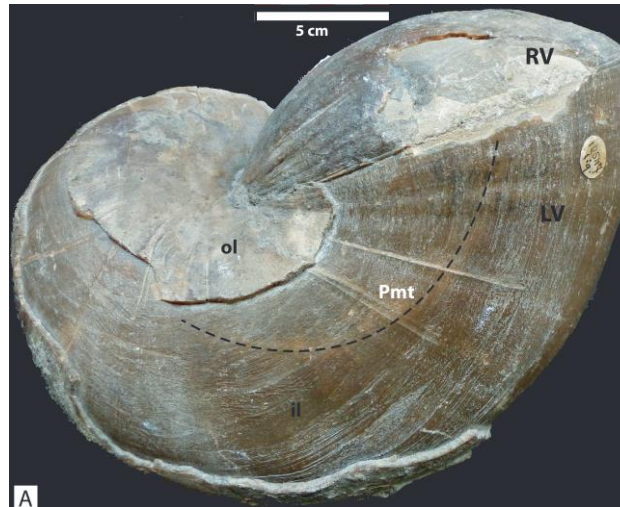
Espèce type : *Caprotina carinata* (A. D'Orbigny 1842) ≈ *Apricardia carinata* (Guéranger 1853)



*Apricardia toucasiana* (Collection MNHN)

➤ **Pseudotoucasia**

Espèce type : *Toucasia santanderensis* (Douvillé 1889) ≈ *Pseudotoucasia santanderensis* (Douvillé 1911)



*Pseudotoucasia catalaunica*. La mention RV = Valve de droite, LV = Valve gauche (*J. P. Masse "The late Aptian requieniid rudist Pseudotoucasia catalaunica Astre from the Mediterranean region with emphasis on Moroccan occurrences of the species" 2019*)

### Sous-famille Matheroniinae

Matheronia  
Hypelasma  
Kugleria  
Lovetchenia  
Rutonia

#### ➤ Matheronia

Espèce type : *Caprotina virginiae* (Gras 1854)

#### Description sommaire

Les valves sont tout à fait inégales, l'inférieure (gauche), naviforme, carénée et allongée, possède un test très épais dont la couche externe donne naissance à de fortes lamelles espacées, très marquées dans la région centrale et aboutissant à une carène parfois très aiguë, surtout dans la région postérieure. Sur la face opposée au crochet, ces lamelles, après avoir fait avec la commissure un angle assez aigu, s'incurvent vers la carène au voisinage de laquelle elles subissent un rebroussement.

La valve supérieure, moins épaisse, et assez régulièrement elliptique, est operculiforme et plate. On n'y reconnaît pas l'indice d'une spire, l'apex est à peine surélevé, et la valve elle-même, très souvent déprimée par une déformation survenue au cours de la fossilisation. La couche externe très réduite en épaisseur ne donne pas naissance à des lamelles, elle est ornée de distance en distance de simples stries d'accroissement. (Paquier 1903 "Les rudistes urgoniens" Société géologique de France, mémoire 29).



*Matheronia munieri* (©Worldwide Mollusc Species Data Base)

➤ **Hypelasma**

Espèce type : *Hypelasma colloti* (Paquier 1897)



*Hypelasma salevensis* (Photo extraite de "*Hypelasma salevensis* (FAVRE, 1913) from the Upper Kimmeridgian of the French Jura, and the Origin of the Rudist Family *Requieniidae*" Masse, Gourrat et Skelton – 2003)

➤ **Kugleria**

Espèce type : *Toucasia steinmanni* (Schnarrenberger 1901)

➤ **Lovetchenia**

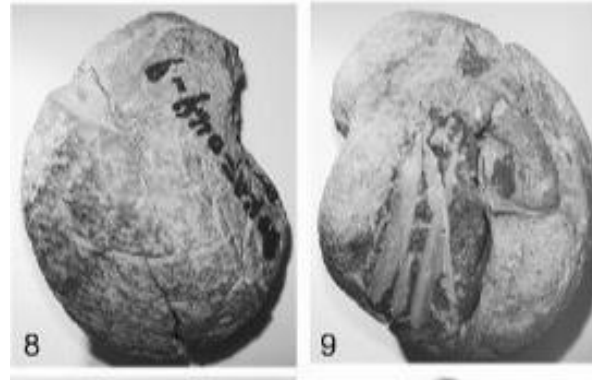
Espèce type : *Requienia lovetchensis* (Zlatarski 1886)



*Lovetchenia* sp. (JP. Masse "*Systématique, stratigraphie et paléobiogéographie du genre Lovetchenia (Requieniidae) du Crétacé inférieur méditerranéen*" – 1993)

➤ **Rutonia**

Espèce type : *Rutonia bangonghuensis* (YANG et al. 1982)



*Rutonia bangonghuensis* (R. W. Scott et al. "*Rudists of Tibet and the Tarim Basin, China: Significance to Requiiniidae Phylogeny*" – 2010)

**Famille Monopleuridae**

- Monopleura
- Araeopleura
- Arnaudia
- Artigesia
- Bicornucopina
- Debrunia
- Glossomyophorus
- Gyropleura
- Mathesia
- Petalodontia
- Pseudopetalodontia
- Simacia

➤ **Monopleura**

Espèce type : *Monopleura varians* (Matheron 1842)



## Description sommaire

Coquille irrégulière, inéquivalve, plus ou moins allongée, composée de deux valves disposées en cônes obliques, inclinés du même côté, tantôt spirales dans toute la longueur, tantôt spirales seulement vers les sommets.

Valve inférieure fixée par le côté.

Valve supérieure en cône surbaissé dont le sommet se rapproche du bord cardinal.

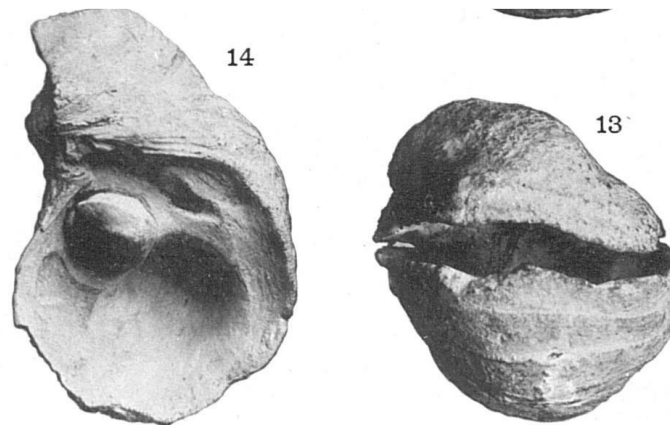
Les monopleurés sont presque généralement striés longitudinalement.

Absence de lamelles extérieures. (P. Matheron "Catalogue méthodique et descriptif des corps organisés fossiles du Département des Bouches-du-Rhône et lieux circonvoisins" - 1842)

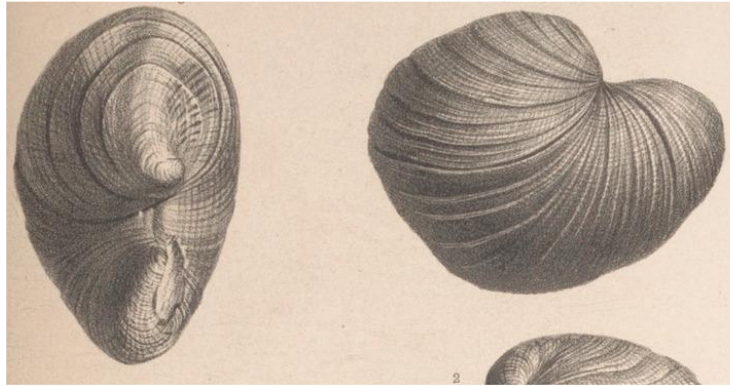
Coquille ovale, irrégulière, ornée partout de fines stries longitudinales ; valve inférieure un peu plus grande que l'autre, épaisse, oblique, à crochet un peu contourné obliquement ; valve supérieure convexe, peu anguleuse, à crochet latéral ; le côté interne est plus déprimé que l'autre (A. D'Orbigny "Description zoologique et géologique de tous les animaux mollusques et rayonnés, fossiles de France" - 1850)

a Valve fixée : De forme conique, légèrement spiralée, elle présente des dimensions réduites. De fines stries de croissance sont interrompues au niveau du sillon ligamentaire. Celui-ci est peu marqué et présente une allure oblique par suite de la légère torsion de la coquille.

b Valve libre : Elle est très légèrement bombée ; son contour est plus ou moins quadrangulaire avec une trilobation discrète. Nos échantillons ne présentent pas d'ornementation externe. On peut observer de fines stries de croissance concentriques. (F. Chikhi-Aouimeur "Etude paléontologique de quelques Rudistes de l'Aptien supérieur du Djebel Ouenza (Algérie Nord-Orientale)" – 1983)



**Monopleura varians** (Photo Douvillé "*Le Barrémien supérieur du Brouzet, les rudistes*" – 1918)



*Monopleura varians* sous le nom *Requienia varians* (*Caprotina varians*) (Dessins J. Delarue pour A. d'Orbigny "*Paléontologie française, description zoologique et géologiques de tous les animaux mollusques et rayonnés*" 1851)

➤ **Araeopleura**

Espèce type : *Plagiptychus angustissima* (P. Pocta 1887)

➤ **Arnaudia**

Espèce type : *Hippurites arnaudi* (Coquand 1859)

➤ **Artigesia**

Espèce type : *Chama angulosa* (D'Orbigny 1842-1847)



*Artigesia angulosa* (© *Collection MNHN*)

➤ **Bicornucopina**

Espèce type : *Bicornucopina petersi* (Hofmann & Vad 1913)

➤ **Debrunia**

Espèce type : *Debrunia occitanica* (JP. Masse 2010)



*Monopleura mutabilis* Matheron autre nom de *Debrunia* (JP. Masse "*Debrunia, a new Barremian genus of petalodontid Monopleuridae (Bivalvia, Hippuritoidea) from the Mediterranean region*")

➤ **Glossomyophorus**

Espèce type : *Glossomyophorus costatus* (JP. Masse et al. 1984)





***Glossomyophorus costatus*** (R. Cesari et D. Sartorio "*Rudists and facies of the periadriatic domain*" 1995)

➤ **Gyroleura**

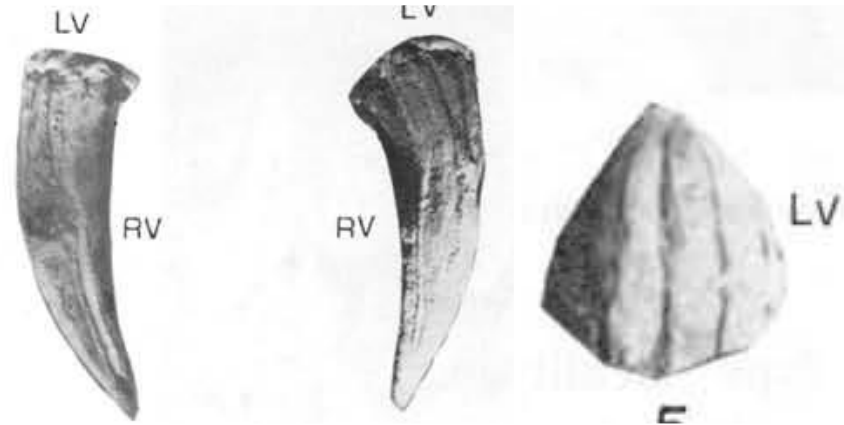
Espèce type : [Requienia cenomanensis](#) (D'Orbigny 1850)



*Gyroleura delarueana* (J.P. Archambeau – Fossiles de Charente-Maritime et autres origines, <http://paleo17.blogspot.com/2017/03/le-rudiste-gyroleuradelarueana-trouve.html>)

➤ **Mathesia**

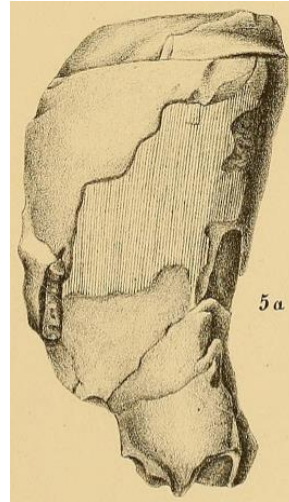
Espèce type : [Mathesia tertiicolloquiirudistarum](#) (Mainelli 1996)



[Mathesia tertiicolloquiirudistarum](#) (Mainelli "*The rudist Mathesia tertiicolloquiirudistarum in the upper Aptien of Serra Sbrega Vitelli, Maltese, South Apennines, Italy*" – 1996)

➤ **Petalodontia**

Espèce type : *Hippurites germari* (Geinitz 1840) ≈ *Petalodontia folioidentata* (F. Pocta 1889)



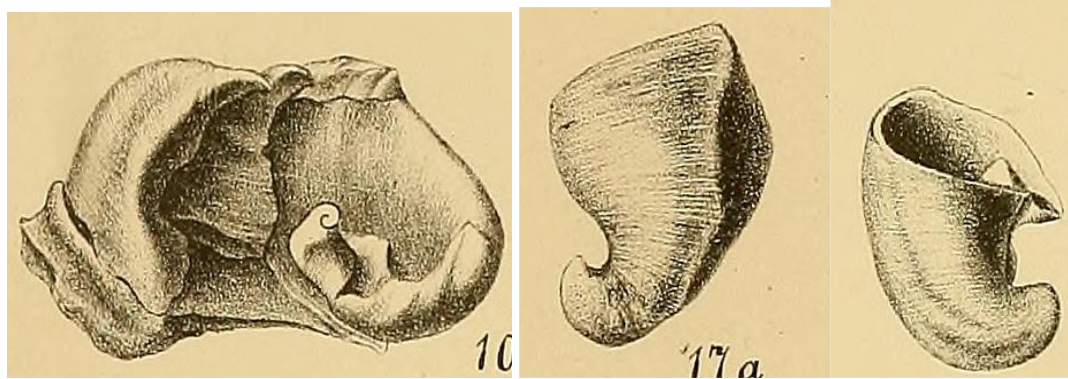
***Petalodontia germari* F. Pocta** "*O Rudistech, Vymrele Celedi Mlzu z Českého Kridoveho Útvaru*" – 1889

➤ **Pseudopetalodontia**

Espèce type : *Petalodontia felixi* (Douvillé 1900)

➤ **Simacia**

Espèce type : *Monopleura minima* (F. pocta 1887)



*Simacia minima* F. Pocta "*Über Rudisten, eine ausgestorbene Familie der Lamellibranchiaten, aus der böhmischen Kreideformation*" - 1889

**Famille Radiolitidae**

- Radiolites
- Agriopleura
- Apulites
- Archaeoradiolites
- Biradiolites
- Bournonia
- Bystrickya
- Chiapasella
- Colveraia
- Contraspira
- Darendeela
- Distefanella
- Dubertretia
- Durania
- Eoradiolites



Tekirdagia  
Fossilites  
Fundinia  
Glabrobournonia  
Gorjanovicia  
Hacobjanella  
Horehronia  
Jerinella  
Joufia  
Katzeria  
Kurtinia  
Lapeirousella  
Lapeirousia  
Laskarevia  
Macgillavryia  
Maghrebites  
Medeella  
Milovanovicia

Monopilarites  
Neoradiolites  
Orestia  
Osculigera  
Parabournonia  
Paronaites  
Paronella  
Petkovicia  
Polsakia  
Potosites  
Praelapeirousia  
Praeradiolites  
Pseudoplyconites  
Pseudosabinia  
Radiolitella  
Robertella  
Rosellia  
Sauvagesia  
Sphaerulites  
Tampsia  
Thyrastylon  
Vautrinia

➤ **Radiolites**

Espèce type : *Ostracites angeiodes* (Lapeirouse 1781)

Description sommaire

Coquille inéquivalve , striée à l'extérieur, à stries longitudinales, rayonnantes. Valve inférieure turbinée, plus grande : la supérieure convexe ou conique, operculiforme. Charnière inconnue.

Les radiolites sont des coquilles que l'on ne connaît que dans l'état fossile, et qui paraissent bivalves. On n'en a pu observer que l'extérieur, où elles n'offrent aucune apparence de charnière ni de ligament des valves. Elles ont été nommées ostracites par Picot de la Peyrouse.

Les radiolites semblent formées de deux cônes souvent très inégaux, opposés base à base, et striés en dehors. Ce sont deux valves coniques, dont la supérieure est plus ou moins surbaissée, selon les espèces. Elles n'ont point d'écaillés au dehors. (Lamarck 1819) (12).

Coquille fixe, testacée, de contexture fibreuse, lamelleuse, irrégulière, conique ou déprimée, très univalve.

Valve inférieure oblique ou droite, fixée aux corps sous-marins par son crochet seulement, ou par toute sa surface, alors ou circulaire déprimée, ou conique plus ou moins élevée en cornet; couverte extérieurement de lames foliacées ou de côtes rayonnantes, souvent d'un sillon longitudinal, et terminée par des bords épais, foliacés, obliques vers le haut, vers le bas, ou horizontaux, couverts de ramifications fibreuses.

Valve supérieure plane, convexe, ou conique, à sommet subcentral, toujours plus petite que l'autre, marquée d'un sillon rayonnant et couverte de lames courtes, non perforée extérieurement, et sans canaux intérieurs ; ses bords sont taillés en biseau. Point de ligament. (D'Orbigny 1847) (13).

Valve inférieure de forme conique, généralement assez allongée, toujours ornée de côtes longitudinales plus ou moins fortes et espacées.

Lames externes assez épaisses, à structure celluleuse très accentuée, le plus souvent disposées en cornets emboîtés, plus ou moins régulièrement plissées, toujours pourvues du repli ou arête ligamentaire L, présentant sur la région opposée à cette arête deux inflexions S, E, plus grandes que les plis du pourtour et dirigées vers le haut de la coquille

Valve supérieure assez souvent convexe, quelquefois plane ou très peu concave. (Toucas 1907) (14).

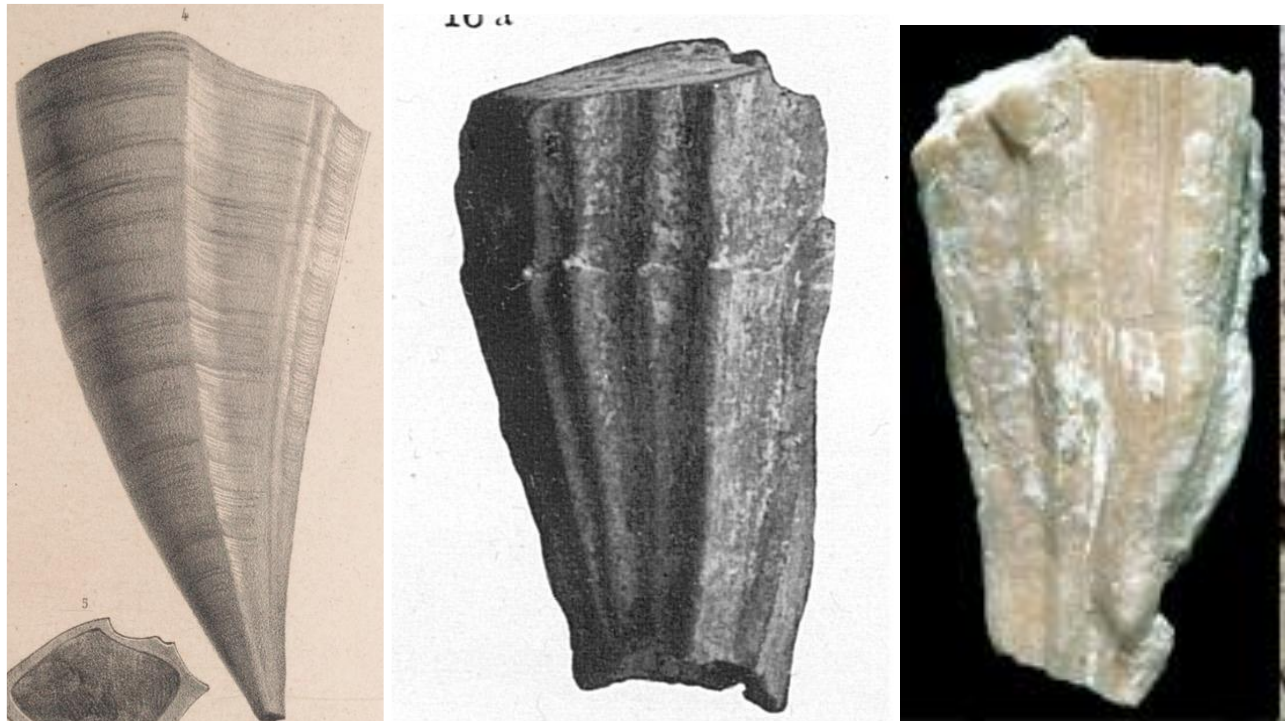
Les Radiolites (famille des Radiolitidae) présentent des coquilles fortement inégales et avec une grande variabilité due à une plasticité élevée, avec des valves inférieures coniques à cylindro-coniques, avec une croissance verticale et radiale variable produisant des formes allongées ou aplaties et une valve supérieure conique généralement aplati, de concave à convexe. (Luis Troya Garcia 2015) (15).



*Ostracites angioides* (Picot de Lapeirouse "*Description de plusieurs nouvelles espèces d'Orthoceratites et d'Ostracites*" Planche XII - 1781)

➤ **Agriopleura**

Espèce type : *Hippurites blumenbachi* (Studer 1834)



***Agriopleura blumenbachi* : à gauche dessin Delarue pour d'Orbigny, au centre Photo de Douvillé, à droite photo "géoscience de l'environnement"**

(12) "Histoire naturelle des animaux sans vertèbres" p. 230

(13) "Description zoologique et géologique de tous les animaux mollusques et rayonnés" p. 194

(14) "Étude sur la classification et l'évolution des Radiolitidés" p. 59

(15) "Rudistas (Hippuritida, Bivalvia) del Cenomaniense – Coniaciense del Pirineo meridional-central paleontologia y biostratigrafia" p. 291



➤ **Apulites**

Espèce type : *Apulites giganteus* (Tavani 1958)

➤ **Archaeoradiolites**

Espèce type : *Archaeoradiolites hispanicus* (JP. Masse 2006)

➤ **Biradiolites**

Espèce type : *Biradiolites canaliculatus* (D'Orbigny 1850)

Description sommaire

"Je crois devoir séparer, sous ce nom générique, des coquilles qui, avec tous les autres caractères intérieurs des Radiolites, ont toujours, sur le côté, deux bandes longitudinales espacées, inégales, bien distinctes du reste, qui s'étendent aux deux valves, du crochet au labre, et semblent indiquer une organisation particulière, analogue, par exemple, aux deux sillons constants qu'on observe chez les Hippurites. Comme ces deux bandes n'existent jamais chez les Radiolites proprement dites, à l'aide de ce caractère on pourra toujours en distinguer les Biradiolites...." (D'Orbigny 1850) (16)

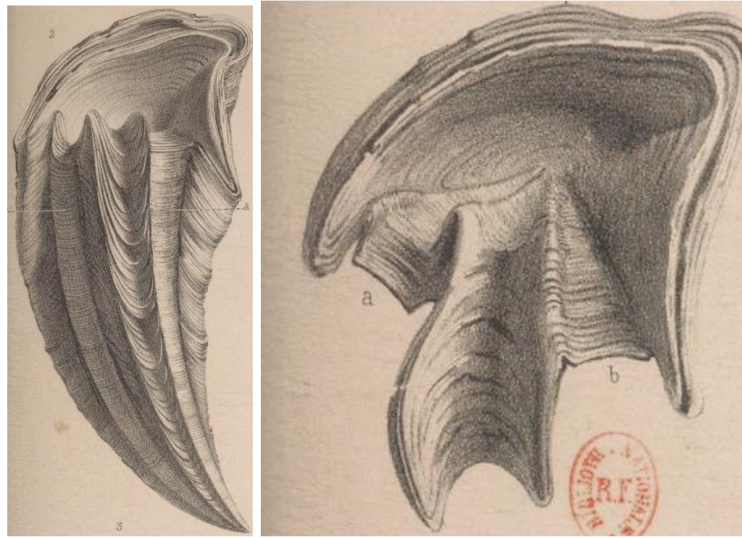
"Valve inférieure de forme conique très irrégulière, plus ou moins allongée, droite ou arquée.

Lames externes peu épaisses, à structure celluleuse peu accentuée, généralement lisses, souvent ornées de côtes longitudinales sur la région cardinale et présentant toujours sur la région opposée deux bandes lisses, l'antérieure le plus souvent plus large que la postérieure.

Ces bandes, ordinairement planes ou légèrement déprimées en leur milieu, sont séparées et limitées par des côtes ou par des plis plus ou moins saillants et infléchis vers le bas de la coquille.

Valve supérieure operculiforme, généralement plane ou légèrement concave, quelquefois convexe, présentant les mêmes côtes, plis et bandes que la valve inférieure...." (Toucas 1909) (17)

"La valve inférieure est de forme conique à cylindrique avec des plis bien marqués au bord de la coque. Il a deux structures radiales sous la forme de bandes plates, lisses et légèrement saillantes qui correspondent aux plis aplatis des plaques de croissance. La bande postérieure (BP) est plus étroite que la bande ventrale (BV). L'espace entre les deux structures peut être formé par un ou plusieurs plis vers le bas des plaques de croissance égaux à ceux de la périphérie de la coquille.... La valve supérieure est concave à convexe. Son ornementation correspond à celle de la valve inférieure" (Lucena 2014) (18)

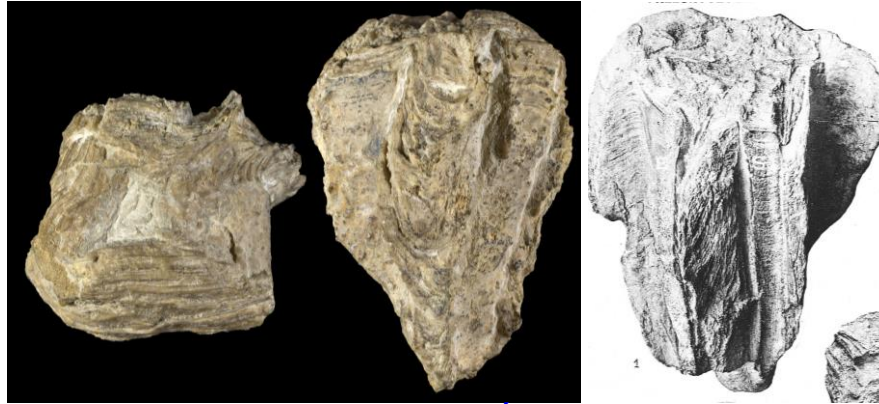


***Biradiolites canaliculatus*, valve inférieure et supérieure (Dessin de Delarue pour d'Orbigny)**

(16) "Description zoologique et géologique de tous les animaux mollusques et rayonnés" – p. 230

(17) "Étude sur la classification et l'évolution des radiolitidés" – p. 98

(18) "Revision de la fauna de rudistas de les Collades de Basturs (Lleida, Pirineos Centro-Meridionales)" – p. 155



**Biradiolites canaliculatus** : à gauche photo MNHN, à droite photo de Toucas ("*Étude sur la classification et l'évolution des radiolitidés*" – *Planche XXIII*)

➤ **Bournonia**

Espèce type : *Sphaerulites bournoni* (Des Moulins 1826)



*Bournonia bournoni* (*Sphaerulites bournoni*) sous le nom de *Radiolites hoeninghaussii* (Dessin de Delarue pour d'Orbigny)

➤ **Bystrickya**

Espèce type : *Bystrickya andrusovi* (Lupu 1976)

➤ **Chiapasella**

Espèce type : *Coralliochama radiolitiformis* (Trechmann 1924)

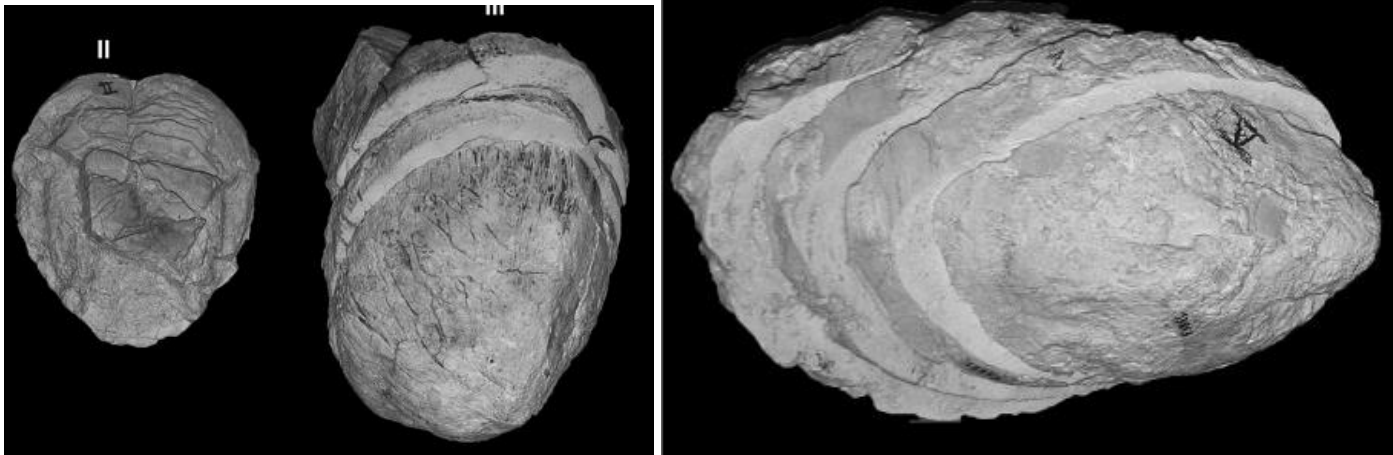


*Chiapasella radiolitiformis* (Photo tirée de "[Campanian and Maastrichtian rudists of Central and western Jamaica](#)" Simon F. Mitchell, Gavin Gunter and Jason Fisher – 2011)



➤ **Colveraia**

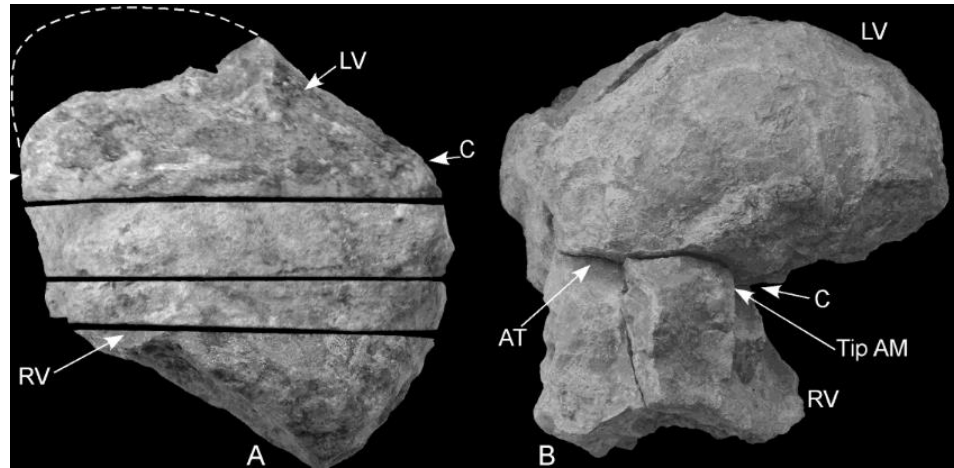
Espèce type : *Colveraia variabilis* (Klinghardt 1921)



*Colveraia variabilis* (Photo tirée de "*Amended diagnosis of Colveraia variabilis* Klinghardt, 1921 (*Bivalvia*) from Friuli (NE Italy) and redescription of *Colveraia darendeensis* Karacabey, 1974 from Turkey: Taxonomy, comparisons and biogeography" Alceo Tarlaoa, Sacit Ozerb, Giorgio Tunisa,, Maurizio Tentor – 2017

➤ **Contraspira**

Espèce type : *Contraspira khanae* (Mitchell 2005)



*Contraspira khanae* (Photo Mitchell tirée de "*A new rudist from the Santonian of Jamaica*" - 2009

➤ **Darendeella**

Espèce type : *Darendeella anatolica* (Karacabey-Oztemur 1976)

Photos de qualité médiocre de *Darendeella* dans "*Un nouveau genre de Radiolitidae : Darendeella*" Karacabey-Oztemur

➤ **Distefanella**

Espèce type : *Distefanella salmojrighii* (Parona 1911)

Reproductions page suivante



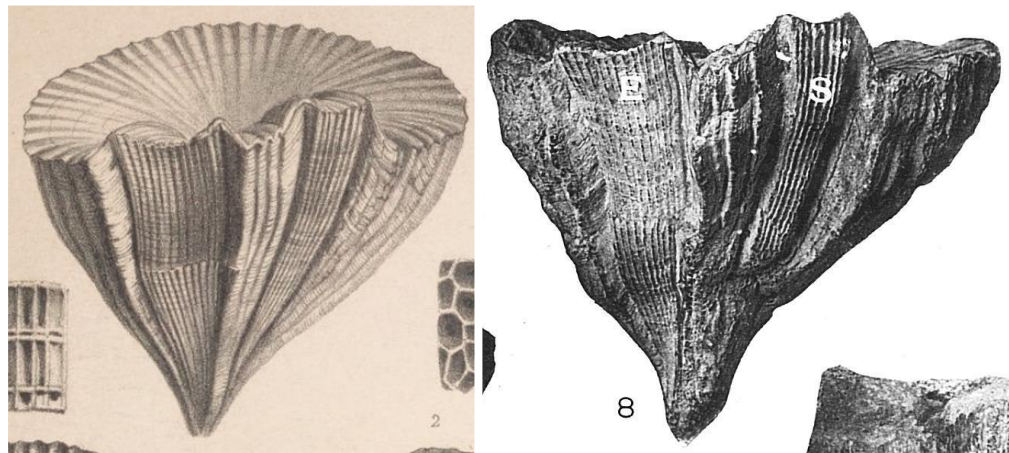
*Distefanella lombricalis* (Photo MNHN à gauche et à droite photo tirée de "*Distefanella* Parona, 1901 a radiolitid rudist from Late Cretaceous platform margin in central-eastern Mediterranean Tethys" Riccardo Cestari Jose Maria Pons Enric Vicens<sup>b</sup> Piero Di Michele - 2018

➤ **Dubertretia**

Espèce type : *Dubertretia kelleri* (Cox 1965)

➤ **Durania**

Espèce type : *Hippurites cornupastoris* (Des Moulins 1826)



**Durania cornupastoris** : à gauche sous le nom **Hippurites cornupastoris** (Dessin de Delarue pour d'Orbigny), à droite sous le nom de **Sauvagesia cornupastoris** (Photo de Toucas dans "*Résumé et considérations stratigraphiques sur la classification et l'évolution des Radiolitidés*" Planche XVIII – 1909)

➤ **Eoradiolites**

Espèce type : *Radiolites davidsoni* (Hill 1893)

Description sommaire

Valve inférieure, généralement assez allongée, à section plus ou moins polygonale, droite ou légèrement arquée.

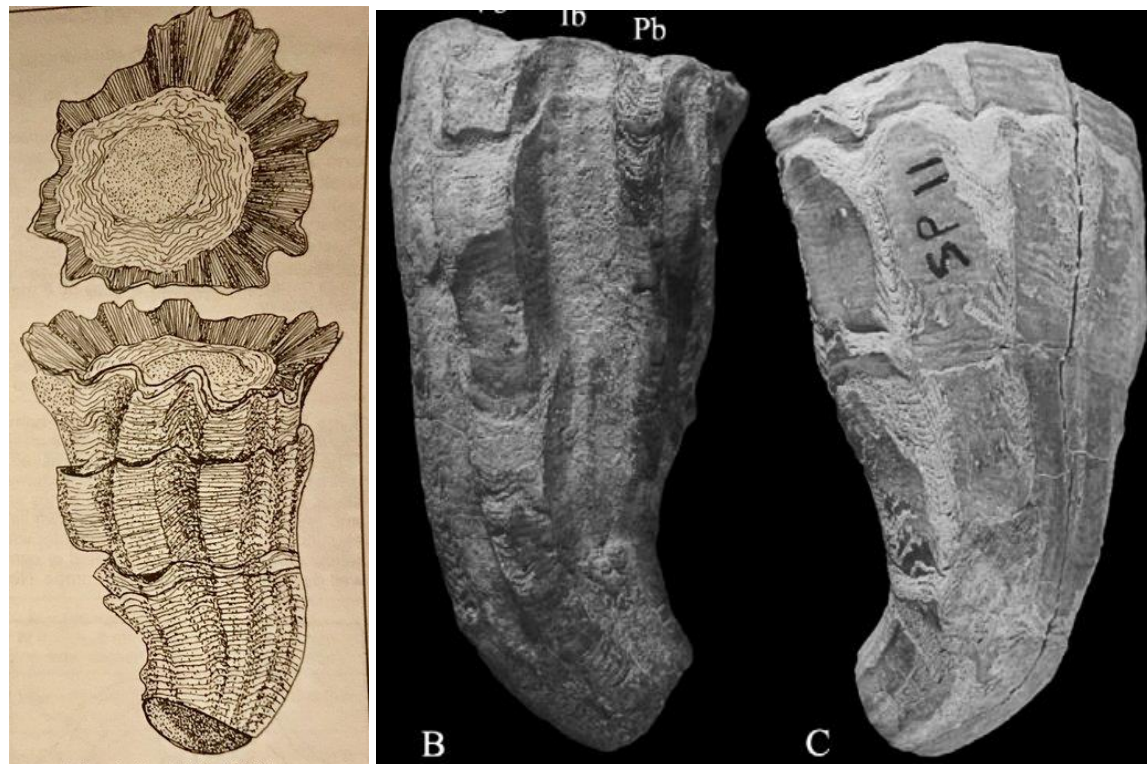
Lames externes, peu épaisses, lisses sur tout le pourtour, souvent ornées de quelques côtes longitudinales espacées et coupées par des stries ou lignes d'accroissement, pourvues, du côté opposé à la région cardinale, de deux sillons longitudinaux plus ou moins larges, excavés et arrondis, séparés et limités par des plis ou bourrelets plus ou moins saillants.

Valve supérieure operculiforme, le plus souvent très concave, rarement plane, jamais convexe, présentant des stries concentriques et des ondulations correspondant aux sillons et aux plis de la valve inférieure. (A. Toucas 1907) (19)

(19) "Études sur la classification et l'évolution des Radiolitidés"



Coquille de taille moyenne. Valve inférieure mince, lisse, généralement droite, rarement légèrement incurvée, avec contour sub-orbiculaire. L'Interbande (I) plus large que pb et ab. Des lignes de croissance concentriques ornent la surface de la valve. La structure de la valve inférieure est composée de deux couches, la couche intérieure mince et la couche extérieure plus épaisse. La couche externe avec les lamelles est généralement absente, de sorte que la valve semble lisse et sur les bandes radiales n'apparaissent pas de crêtes saillantes. La valve supérieure est operculiforme, convexe. La structure de la couche externe de la coquille présente des cellules rectangulaires allongées dans la section transversale. (Zakhera 2010) (20)



À gauche : *Eoradiolites davidsoni* (Dessin de Adkins, W.S. dans "New rudistids from the Texas and Mexican Cretaceous" 1930), à droite *Eoradiolites liratus* (Magdy M. El-Hedeny\*, Ahmed M. El-Sabbagh "Eoradiolites *liratus* (*Bivalvia*, *Radiolitidae*) from the Upper Cenomanian Galala Formation at Saint Paul, Eastern Desert (Egypt)" 2005)

➤ **Tekirdagensis**

Espèce type : *Tekirdagensis antei* (Laviano et Skelton 1992)

➤ **Fossulites**

Espèce type : *Medeella undaesaltus* (Astre 1954)

➤ **Fundinia**

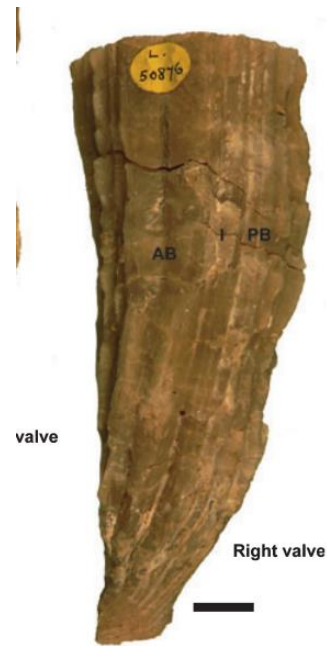
Espèce type : *Fundinia biscopulata* ([Sladic-Trifunovic & Pejovic 1977](#))

➤ **Glabrobournonia**

Espèce type : *Glabrobournonia arabica* (Morris et Skelton 1995)

➤ **Gorjanovicia**

Espèce type : *Gorjanovicia costata* (Polsak 1967)



*Gorjanovicia costata* (Skelton et Masse "[The rudist bivalve genus \*Gorjanovicia\* a revision of species based on quantitative analysis of morphological characters](#)" 2011)

➤ **Hacobjanella**

Espèce type : *Hacobjanella armenica* (Atabekjan 1976)

➤ **Joufia**

Espèce type : *Joufia reticulata* (Boehm 1897)

➤ **Katzeria**

Espèce type : *Katzeria hercegovinaensis* (Sliskovic 1966)

➤ **Kurtinia**

Espèce type : *Kurtinia hemispherica* ([Karacabey-Öztemur 1980](#))



**Kurtinia hemispherica** (Photo tirée de "*Two new genera of radiolitidae (Balabania n. gen., Kurtinia n. gen.) from Turkey*" [Karacabey-Öztemur 1980](#))

(20) "Cenomanian-Turonian rudists from Western Sinai, Egypt: Systematic paleontology and paleoecology"

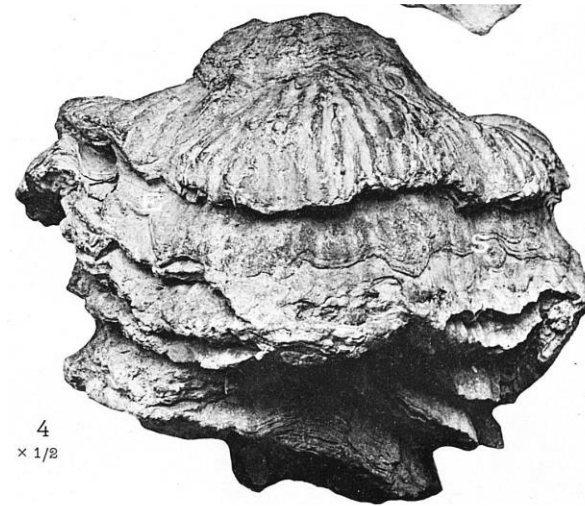


➤ **Lapeirousella**

Espèce type : *Lapeirousella orientalis* (Milovanovic 1938)

➤ **Lapeirousia**

Espèce type : *Sphaerulites jouanneti* (Des Moulins 1826)



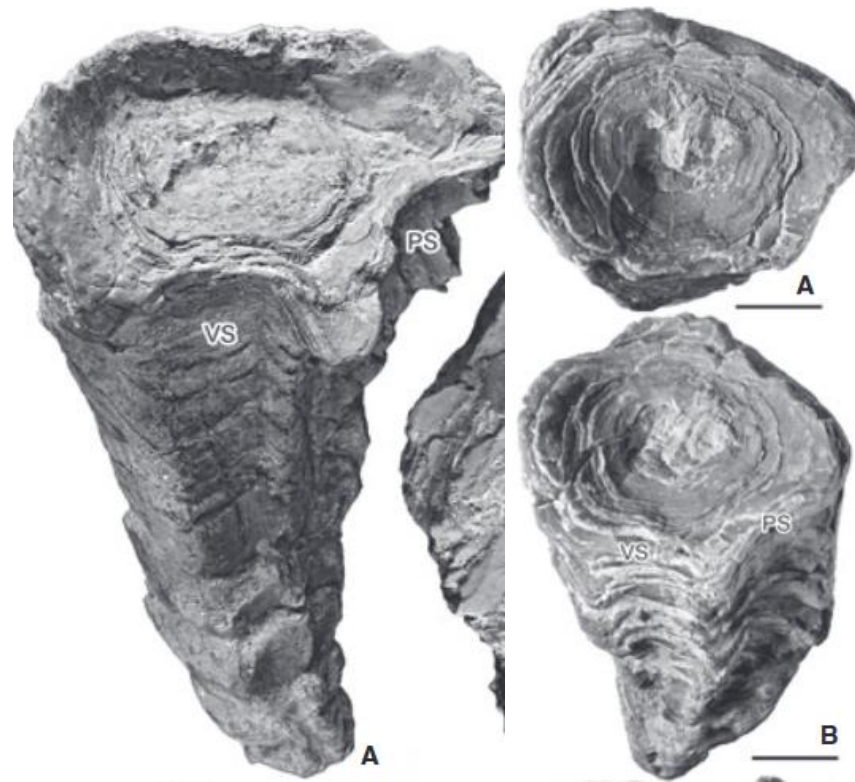
**Lapeirousia jouanneti** : à gauche sous le nom de *Radiolites jouanneti* chez D'orbigny (Dessin de Delarue) et à droite sous le nom de *Sphaerulites jouanneti* chez Toucas (photo de l'auteur)

➤ **Macgillavryia**

Espèce type : *Macgillavryia nicholasi* (Whitfield 1897)

➤ **Maghrebites**

Espèce type : *Maghrebites biskraensis* (Coquand 1880)



Maghrebites *biskraensis* (Photo tirée de J. M. Pons, E. Vicens, F. Chikhi-Aouimeur et H. Abdallah "*Taxonomical and biostratigraphical significance of the north african Radioliid rudist bivalve Praeradiolites biskraensis (Coquand, 1880)*" 2012 – fig. 5 et 6)

➤ **Medeella**

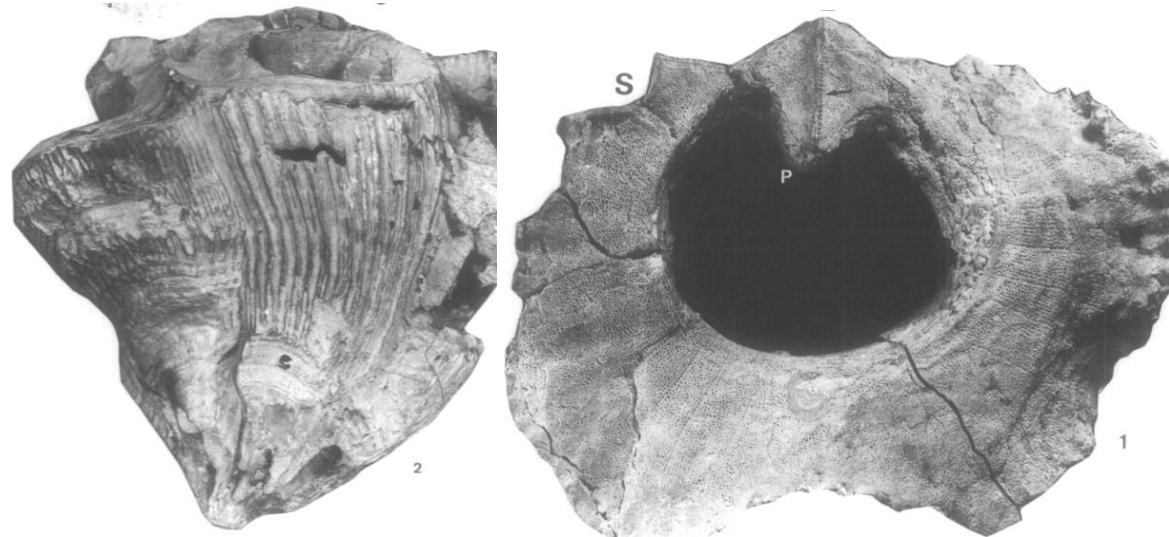
Espèce type : *Radiolites zignana* (Pirona 1869)

➤ **Milovanovicia**

Espèce type : *Milovanovicia heraki* (Polsak 1967)

➤ **Monopilarites**

Espèce type : *Monopilarites duqmensis* (Philip et Platel 1998)



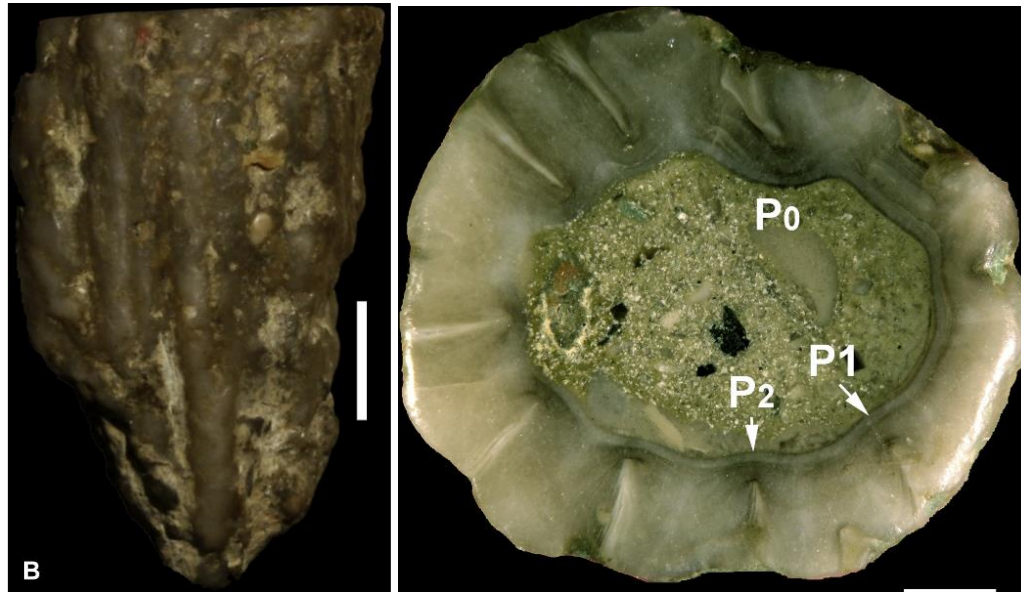
*Monopilarites duqmensis* (Photo tirée de J. Philip et JP. Platel " *Monopilarites, un nouveau genre de rudiste du campanien supérieur du massif du Haushi-Huqf (Sultanat d'Oman)*" 1998 – fig.3

➤ **Neoradiolites**

Espèce type : *Neoradiolites serbicus* (Milovanovic 1935)

➤ **Orestia**

Espèce type : *Orestia oresti* (Lupu 1972)



**Orestia (révisée Orestella) oresti** (Photo tirée de Sacit Ozer, Liana Sasaran "*Revision of the rudist genus Orestella Lupu, 1982 (Bivalvia, Order Hippuritida) from the Upper Cretaceous of Romania*" – 2014

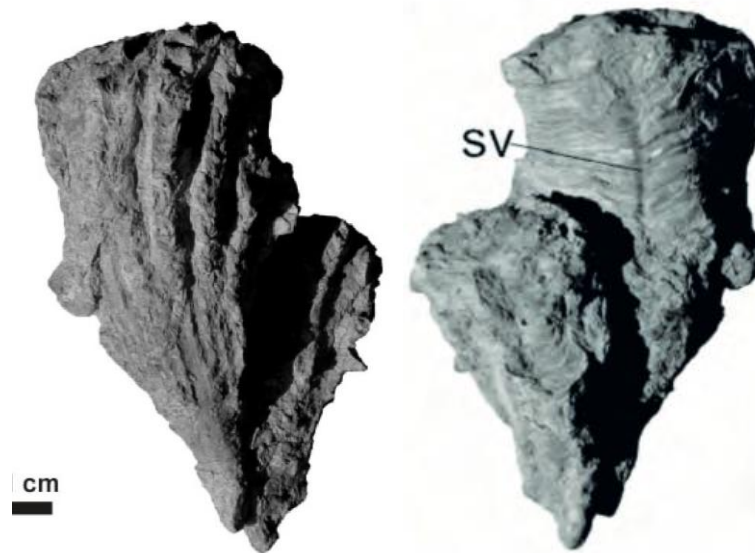


➤ **Osculigera**

Espèce type : *Osculigera cleggi* (Kühn 1933)

➤ **Parabournonia**

Espèce type : *Parabournonia hispida* (Douvillé 1927)



*Parabournonia cancellata* du Maastrichtien supérieur de Jamaïque (Photos tirées de Tratto da Simone et al., 2003)

➤ **Paronaites**

Espèce type : *Paronaites zuffardii* (Pons 2011)



*Paronites zuffardii* (Photo tirée de D. Arbull et N. Pugliese "*Le rudiste: Morphologia, sistematica e paleogeographia nell'ambito tetideo*" – 2019)

➤ **Paronella**

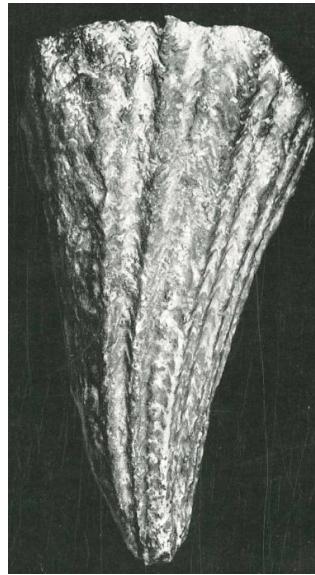
Espèce type : *Paronella ostunensis* (Laviano 1989)

➤ **Potosites**

Espèce type : *Potosites tristantorresi* (Vicens, Perez, Oviedo et Alencaster 2010)

➤ **Petkovicia**

Espèce type : *Petkovicia prima* (Kühn et Pejovic 1959)



*Petkovicia prima* (Photo tirée de Kühn et Pejovic "*Zwei neue Rudisten aus Westserbien*" 1959)

➤ **Polsakia**

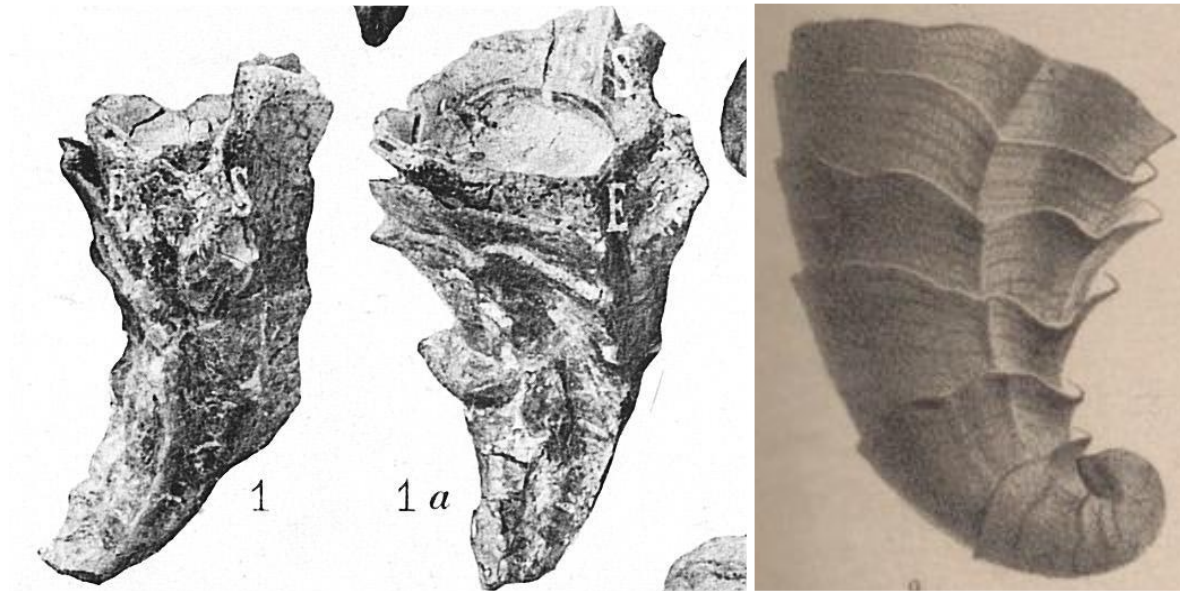
Espèce type : *Polsakia elongata* (Sliskovic 1982)

➤ **Praelapeirousia**

Espèce type : *Praelapeirousia Kossmati* (Wiontzek 1934)

➤ **Praeradiolites**

Espèce type : *Radiolites fleuriaui* (D'Orbigny 1842)



***Praeradiolites fleuriauxi* (à gauche photo de Toucas, à droite dessin de Delarue pour d'Orbigny)**



➤ **Pseudopolyconites**

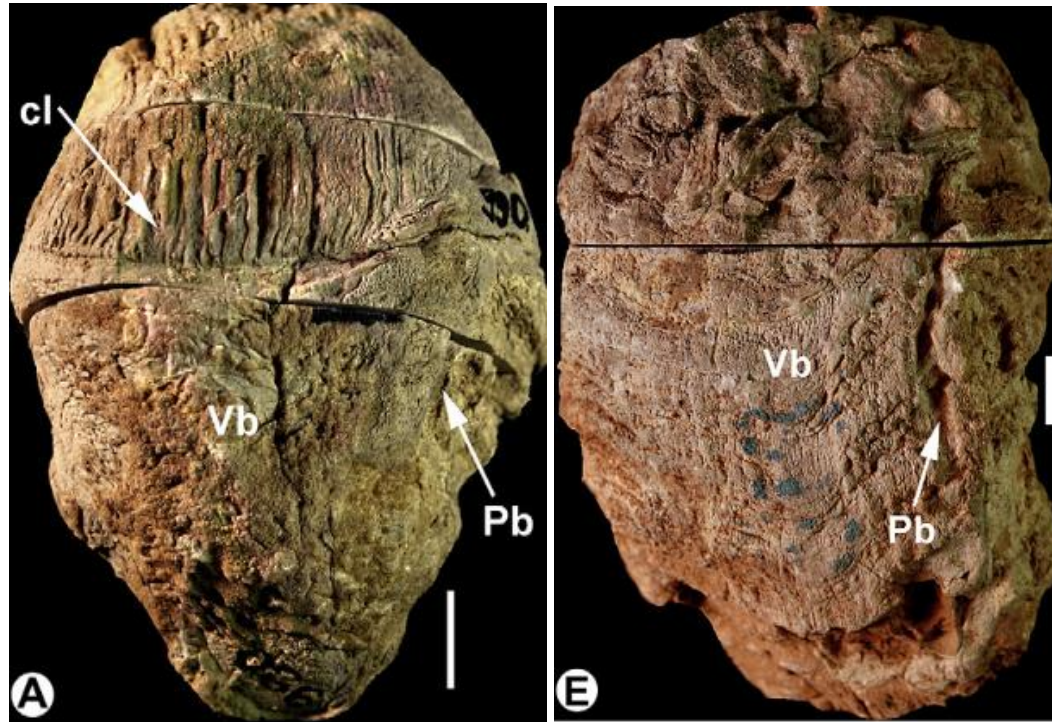
Espèce type : *Pseudopolyconites serbicus* (Milovanovic 1935) ?



*Pseudopolyconites serbicus* (Photo tirée de Tunis, Ozer, Sasaran et Tarlao "*The state of the knowledge of the genus Pseudopolyconites*" 2013)

➤ **Pseudosabinia**

Espèce type : *Sabinia klinghardti* (Böhm 1927)



***Pseudosabina klinghardti*** (Photo tirée de Sasaran et Özer "*Description of *Pseudosabina klinghardti* and some species of *Pseudopolyconites* (rudist bivalves) from the Late Cretaceous shallow-marine deposits from the Roşia Basin, Apuseni Mountains, Romania: Systematic palaeontology, biostratigraphy, and palaeobiogeography*" 2013

➤ **Radiolitella**

Espèce type : *Chama forojuliensis* (Pirone 1869)



*Radiolitella pulchellus* (à gauche photo tirée de Vicens, troya et Lucena "[Luis Mariano Vidal \(1842-1922\) rudist taxa revisited](#)" 2014, à droite photo The fossil forum)

➤ **Robertella**

Espèce type : *Mouretia arnaudi* (Douvillé 1902)

➤ **Rosellia**

Espèce type : *Rosellia xavieri* (Pons 1977)

➤ **Sauvagesia**

Espèce type : *Sphaerulites sharpei* (Bayle 1857)



Sauvagesia sharpei (à gauche photo tirée de Sacit Özer et Fayez Y. Ahmad "*Caprinula and Sauvagesia rudist faunas (Bivalvia) from the Cenomanian of NW Jordan. Stratigraphy and taxonomy*" 2015, à droite photo tirée d'A. Toucas "*Études sur Classification et évolution des Radiolitidés*" Planche XVII – 1907



➤ **Sphaerulites**

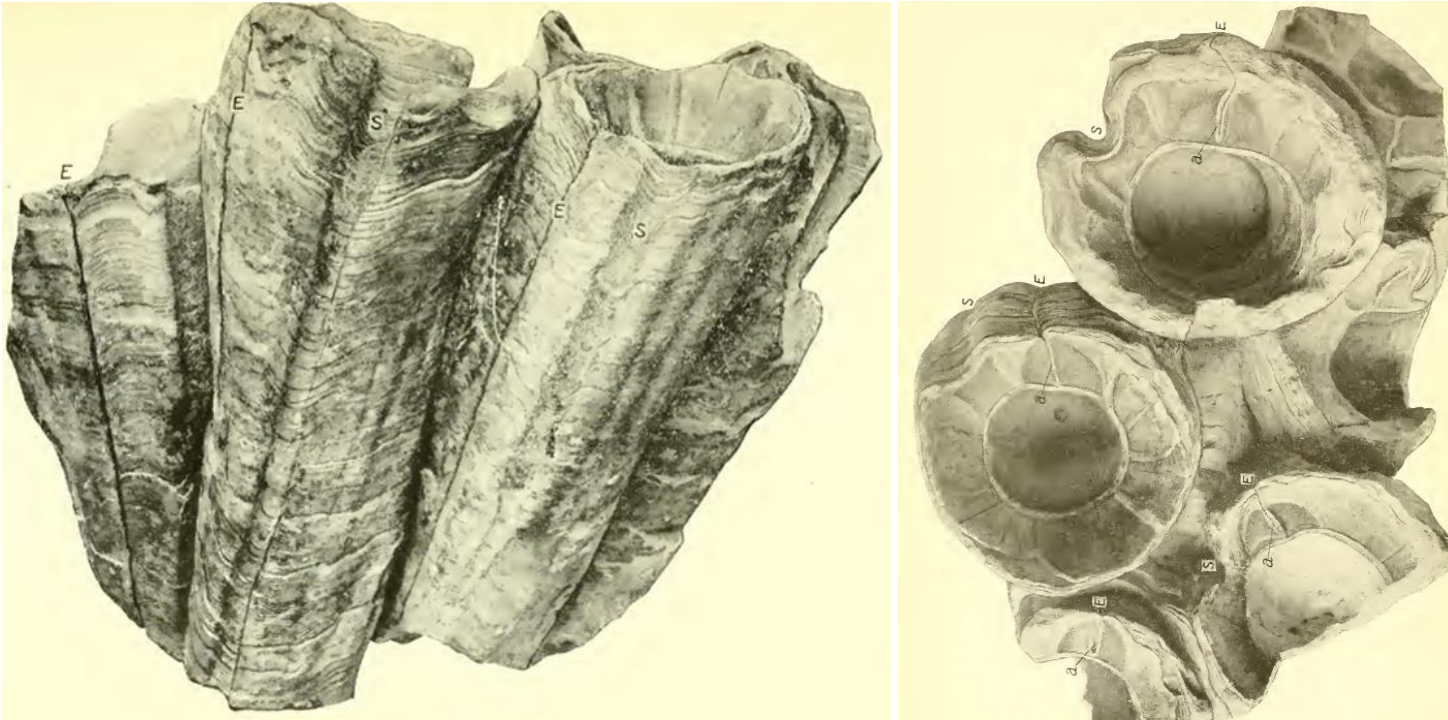
Espèce type : *Sphaerulites foliaceus* (Lamarck 1815)



*Sphaerulites foliaceus* (à gauche photo tirée de A. Toucas " *Études sur Classification et évolution des Radiolitidés*", à droite photo " *Fossiles de Charente-Maritime et autres origines*" collection JP. Archambeau N°532

➤ **Tampsia**

Espèce type : *Tampsia bishopi* (Stephenson 1938)

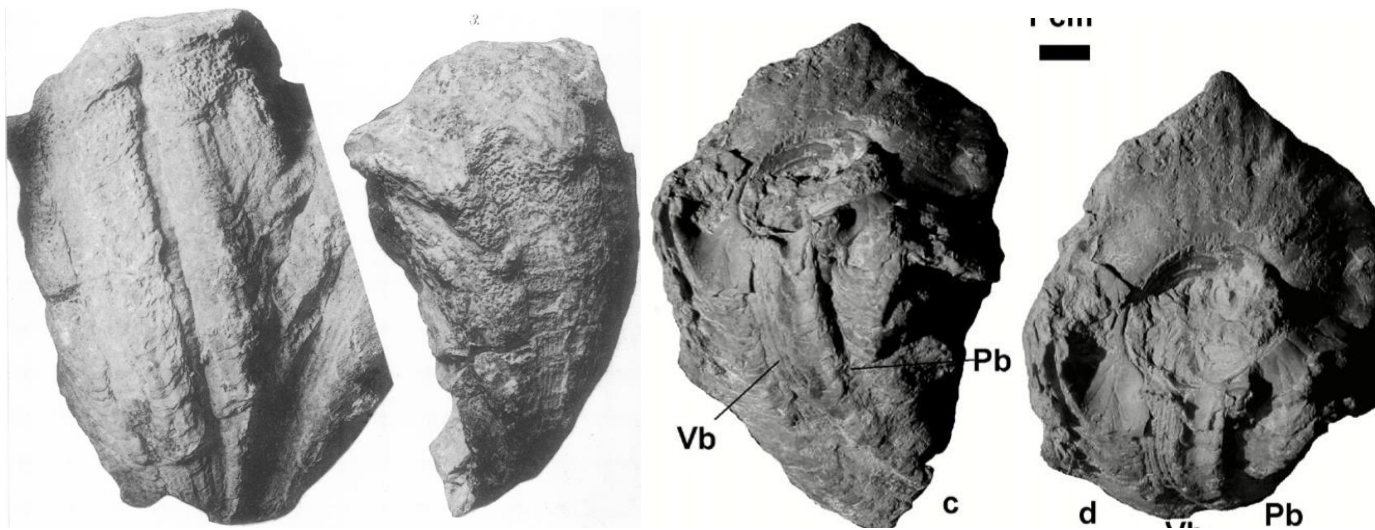


*Tampsia bishopi* (Photos tirées de L. W. Stephensen "*Some upper Cretaceous shells of the rudistid group from Tamaulipas, Mexico*" 1920. Planches 1 et 2)

➤ **Thyrastylon**

Espèce type : *Radiolites adhaerens* (Whitfield 1897)

Présentation page suivante



Tyrastylon *adhaerens* (à gauche photo tirée de R. P. Whitfield "*Descriptions of species of rudistae from the Cretaceous rocks of Jamaica, W.I., Collected and presented by MR.F.C.Nicholas*" – 1897, à droite photo tirée de S. F. Mitchell "*Morphology, Microstructure and Stratigraphy of Some Late Cretaceous Radiolitid Rudists from Jamaica*" – 2003

## ➤ Vautrinia

Espèce type : *Lapeirousia syriaca* (Vautrin 1933)

### Remarque sur les genres, douteux ou appelés différemment de la famille Radiolitidae

Genres concernés:

Horehronia (Andrusov 1976) ??

Jerinella (Pejovic 1988) ??

Laskarevia (Milovanovic 1984) ??

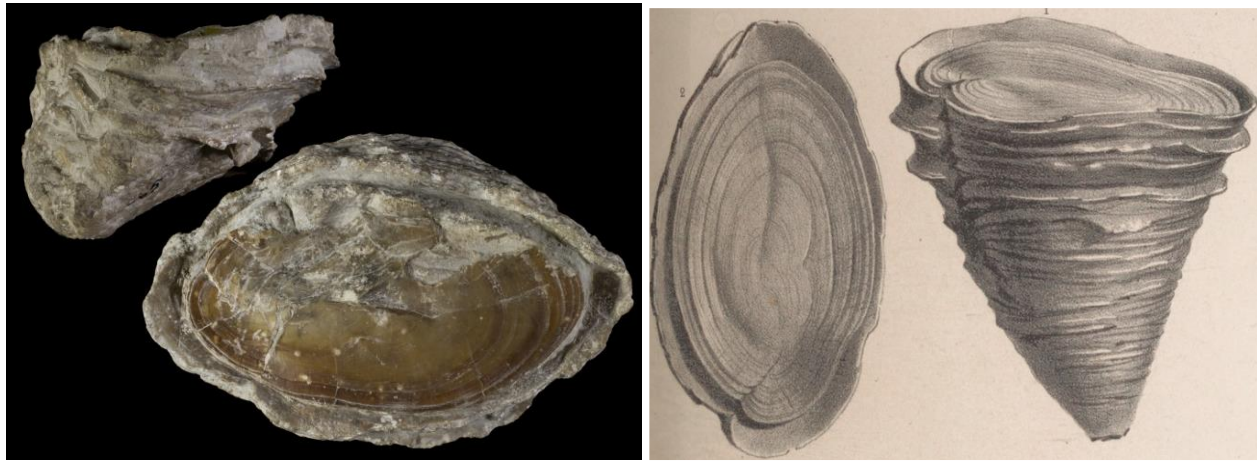
Selon Skelton (*Rudist classification for the revised Bivalvia volumes of the 'Treatise on Invertebrate Paleontology'*)

"Les taxons publiés dont le statut reste discutable (par exemple, peut-être diagnostiqués sur des preuves insuffisantes, et/ou des candidats potentiels à la synonymie avec d'autres genres) sont indiqués par des doubles points d'interrogation ("??")".

## Famille Polyconitidae

➤ **Polyconites**

Espèce type : *Polyconites operculatus* (Douvillé 1887)



*Polyconites operculatus* (à gauche photo MNHN, à droite dessin de Delarue pour d'Orbigny "*Paléontologie française : description zoologique et géologique de tous les animaux mollusques et rayonnés fossiles de la France*" Planche 547

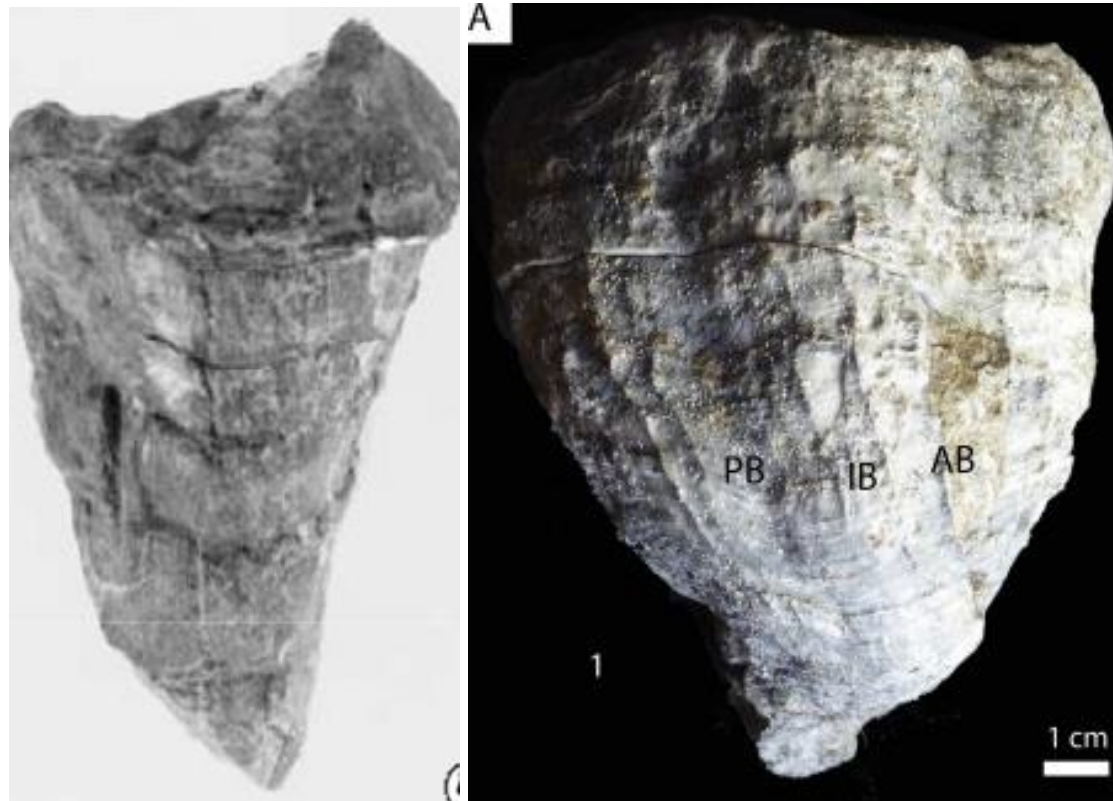


➤ **Douvilleelia**

Espèce type : *Douvilleelia skeltoni* (Alencaster & Pantoja 1998)

➤ **Horiopleura**

Espèce type : *Horiopleura lamberti* (Douvillé 1889)



*Horiopleura lamberti* (à gauche photo tirée de Rajeev Upadhyay "*Palaeogeographic significance of 'Yasin-type' rudist and orbitolinid fauna of the Shyok Suture Zone, Saltoro Hills, northern Ladakh, India*" 2014, à droite photo tirée de JP. Masse "*Taxonomy and stratigraphy of late Barremian–Albian species of Horiopleura Douvillé (Hippuritida, Polyconitidae) of the Mediterranean and southwestern Asian regions*" 2017)

➤ **Jersesia**

Espèce type : *Jersesia encina* (Alencaster 1986)

➤ Praecaprotina

Espèce type : *Horiopleura yaegashi* ([Yehara 1920](#))

➤ **Tepeyacia**

Espèce type : *Tepeyacia corrugata* (palmer 1928)

## **Famille Plagioptychidae**

Plagioptychus

Coralliochama

Mitrocaprina

Paracaprinula

➤ **Plagioptychus**

Espèce type : *Plagioptychus paradoxus* (Matheron 1842)

## Description sommaire

"Coquille fixée, testacée, très épaisse, de contexture lamelleuse à la valve inférieure, et fibreuse à la valve supérieure, très inéquivalve. Valve inférieure conique ou oblique, plus ou moins longue, fixée aux corps sous-marins par son crochet à l'extrémité du cône, et s'élargissant ensuite en cornet ; marquée intérieurement d'un sillon longitudinal ; ses bords supérieurs sont taillés en biseau et marqués d'impressions rayonnantes laissées par le bord du manteau. Valve supérieure très grande, convexe, à crochet latéral, quelquefois contournée en spirale, oblique, formée de trois à quatre tours, lisse en dehors..." (A. d'Orbigny 1847) (21)

Coquille irrégulière inéquivalve celluleuse. Valve inférieure conique ou contournée en spirale.

Valve supérieure cordiforme présentant, sur une partie de sa largeur, sous le bord cardinal, une surface en saillie munie, à son extrémité, d'une forte dent cardinale séparée du crochet par un sillon transversal, qui est rejeté sur l'autre valve. (P. Matheron 1842) (22)

Coquille très inégale. La valve inférieure est conique ou gyropleuriforme. elle présente deux bandes radiales dans la couche externe visibles par la déviation des lignes de croissance. La valve supérieure est cordiforme et est généralement plus bombés que la valve inférieure La couche externe est composé de calcite compacte et est épaisse dans la valve inférieure et mince dans la valve supérieure. (G. Lucena 2014) (23)



**Plagiptychus paradoxus (Photo FFAMP – Collection Macé-Bordy)**

- (21) "Paléontologie française : description zoologique et géologique de tous les animaux mollusques et rayonnés fossiles de la France"
- (22) "Catalogue méthodique et descriptif des corps organisés fossiles du Département des Bouches-du-Rhône et lieux circonvoisins"
- (23) "Revision de la fauna de rudistas de les Collades de Basturs (lleida, Pirineos centro-meridionales)"



➤ **Coralliochama**

Espèce type : *Coralliochama orcutti* (White 1885)



*Coralliochama orcutti* (à gauche Photo extraite de White "*On new cretaceous fossils from California*" – 1885 – Planche II, à droite [Paleo & Geo topics: Comments by R. L. Squires](#) – 2014)

➤ **Mitrocaprina**

Espèce type : *Coralliochama bayani* (Douvillé 1888)

➤ **Paracaprinula**

Espèce type : *Paracaprinula syriaca* (Piveteau 1939)

**Famille Hippuritidae**

Hippurites  
Barrettia  
Hippuritella  
Laluzia  
Parastroma  
Pironaea  
Praebarretia  
Praetorreites  
Pseudovaccinites  
Torreites  
Vaccinites  
Whitfieldiella  
Yvaniella

## ➤ Hippurites

Espèce type : *Hippurites bioculatus* (Lamarck 1801)

### Description sommaire

"Valve inférieure conique, droite ou arquée, fixée aux corps sous-marins par son crochet à l'extrémité du cône, et de là s'élargissant plus ou moins en cornet vertical, marquée extérieurement de deux sillons longitudinaux et souvent d'une troisième dépression ; ses bords supérieurs sont épaissis, et marqués de ramifications.

Valve supérieure operculiforme, plane, ou légèrement convexe, à sommet subcentral, perforée sur toute sa surface extérieure de petits trous, qui communiquent avec des canaux creux, ramifiés, qui partent du bord et convergent vers le centre ; ses bords sont épaissis, taillés en biseau et perforés par les ouvertures d'autant plus larges des canaux, qu'elles sont près du bord interne." (A. d'Orbigny 1847) (24)

On sait que les Hippurites sont des coquilles bivalves dans lesquelles la valve inférieure (valve droite) est conique ou cylindro-conique et fixée par son sommet; la valve supérieure est circulaire operculiforme, le plus souvent plane, quelquefois légèrement concave, plus rarement convexe. (H. Douvillé 1890) (25)

"...Les 3 autres caractères externes, provenant de la forme générale de la coquille, de l'ornementation de la valve supérieure plus ou moins pustuleuse et de la valve inférieure plus ou moins costulée, sont en général tellement variables dans les mêmes espèces qu'ils ne peuvent suffire à les distinguer. Tout au plus, si ces formes pustuleuses et à valve inférieure fortement costulée, peuvent être considérées comme des variétés à ornementation plus accentuée."

(A. Toucas 1904) (26)



***Hippurites bioculatus* (à gauche dessin de Delarue pour d'Orbigny, à droite photo MNHN)**

➤ **Barrettia**

Espèce type : *Barrettia monolifera* (Woodward 1862)

➤ **Hippurtitella**

Espèce type : *Hippurites maestrei* (Vidal 1878)

Présentation page suivante

(24) "Paléontologie française : description zoologique et géologique de tous les animaux mollusques et rayonnés fossiles de la France"

(25) "Études sur les rudistes, révision des principales espèces d'Hippurites"

(26) "Études sur la classification et l'évolution des Hippurites, deuxième partie"





*Hippuritella maestri* (sous la dénomination *Hippurites bayani* photo tirée de H. Douvillé "*Études sur les rudistes, révision des principales espèces d'Hippurites*" 1890 – Planche VII)

➤ **Laluzia**

Espèce type : *Laluzia armini* (Goetz and Mitchell 2009)



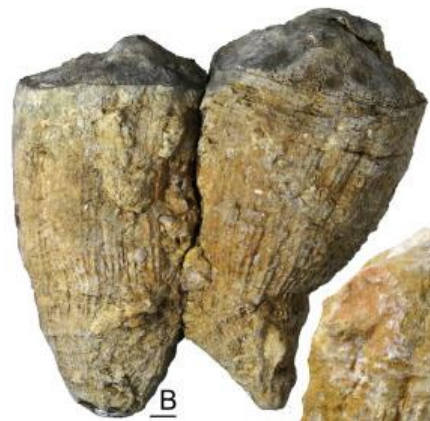
*Laluzia armini* (Photo tirée de Goetz and Mitchell "*The Laluzia armini (gen. et spec. nov.) ecosystem: understanding a deeper-water rudist lithosome from the Early Maastrichtian of Mexico*")

➤ **Parastroma**

Espèce type : *Parastroma sanchezi* (Douvillé 1926)

➤ **Pironaea**

Espèce type : *Hippurites polystyla* (Pirone 1868)



*Pironaea milovanovici* (Photo tirée de Vicens et Pons "*The rudist bivalve Pironaea milovanovici Kühn, 1935, a multiple-fold Hippuritidae, from south-eastern Spain. Taxonomic implications. Pore and canal system constructional morphology*" 2016

➤ **Præbarrettia**

Espèce type : *Barrettia sparcilirata* (Whitfield 1897)

➤ **Praetorreites**

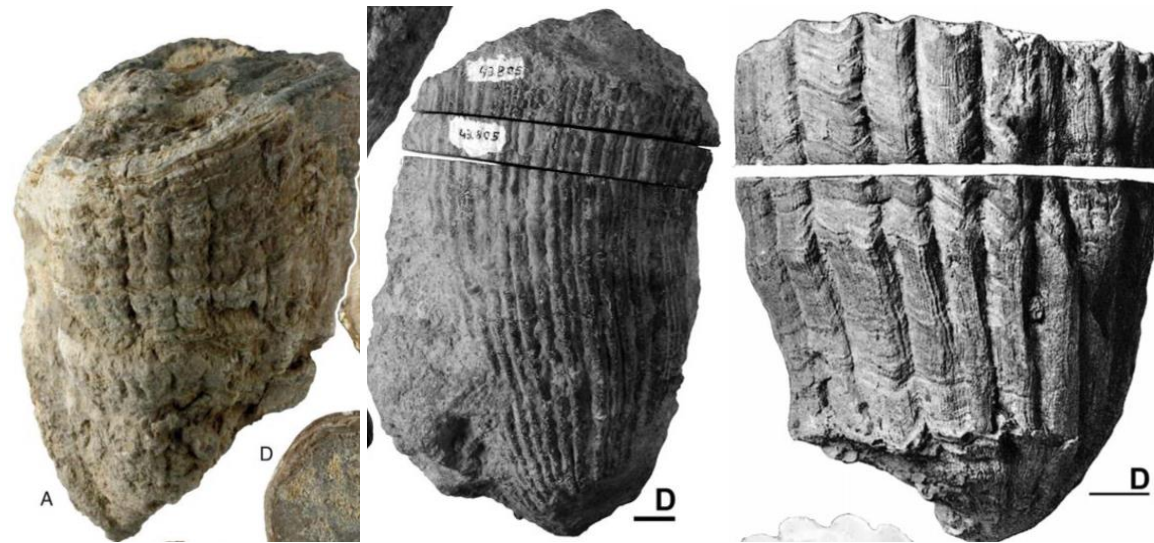
Espèce type : *Praetorreites omanensis* (Philip & Platel 1994)

➤ **Pseudovaccinites**

Espèce type : *Pseudovaccinites aquili* (Sénesse 1947)\* ou *Vaccinites latus* var. *major* (Toucas 1904)\*\*

\* D'après Steuber (2003)

\*\* D'après Troya (2015)



*Pseudovaccinites beaussetensis* (à gauche Photo tirée de Troya, Lucena et al. "*Catálogo de los bivalvos rudistas del Santoniense inferior de la Formación La Cadière d'Azur (cuena de Le Beausset, Sudeste de Francia) del Museu de "Ciències Naturals de Barcelona"* 2019, au centre et à droite *Pseudovaccinites giganteus* et *Pseudovaccinites marticensis* photos tirées de L. Troya-Garcia "*Rudistas del Cenomaniense-Coniaciense del Prineo Meridional-Central paleontologia y Biostratigrphia*"

2015

➤ **Torreites**

Espèce type : *Hippurites sanchezi* (Douvillé 1927)



Torreites *grubici* (Photo tirée de J. M. Philip "*New species of the genus Torreites from the Camnianian of the Haushi-Huaf, Sultanate of Oman*" 1998

#### ➤ **Vaccinites**

Espèce type : Hippurites *cornuvaccinum* (Bronn 1831)

#### Description sommaire

"Coquille allongée, cylindrique, ronde ou ovale, généralement isolée. Valve inférieure conique, très élargie dans le jeune âge, cylindrique ensuite ; le plus souvent régulière, droite ou arquée ; ornée partout de stries ou mieux de côtes longitudinales inégales, souvent très variables en grosseur, interrompues ou coupées par des lignes transverses d'accroissement.

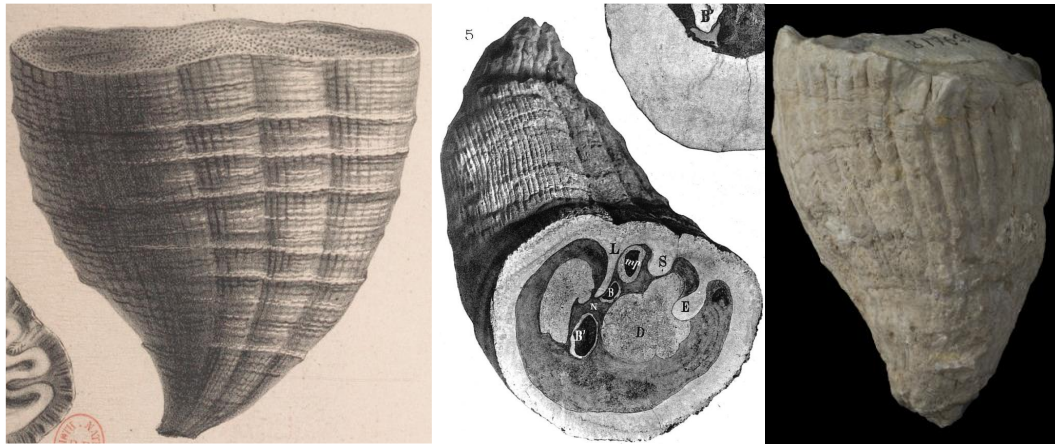
Les deux sillons latéraux très rapprochés l'un de l'autre, pourvus dans leur intervalle de cinq à six côtes. Un troisième sillon également espacé des deux premiers.

Labre très-épais, pourvu de sillons radiés, très prononcés.

Valve supérieure plane ou légèrement convexe, sans oscule, à sommet subcentral, d'où partent dessillons qui se bifurquent une ou deux fois avant d'atteindre le bord, séparés par des collines peu saillantes égales en largeur..." (D'Orbigny 1847) (27).

"Adapté de Dechaseaux et Coogan (1969, p. 803). La valve inférieure est conique et longue. L'arête ligamentaire est lamellaire et occupe 0,25 du rayon de la coquille. L'angle entre l'arête ligamentaire et l'appareil cardinal est d'environ 45°. Les piliers P1 et P2 généralement tronqués sont longs et ont tendance à s'approcher. La marge interne de la couche externe a tendance à onduler. La valve supérieure a des pores réticulés ou sous-croisés." (Lucena 2014) (28).





*Vaccinites cornuvaccinum* (sous le nom d'*Hippurites cornuvaccinum*, à gauche dessin de Delarue pour d'Orbigny, au centre photo de Douvillé, à droite, photo MNHN)

➤ **Yvaniella**

Espèce type : *Yvania maestrichtiensis* (Milovanovic 1936)



*Yvania maestrichtiensis* (Photo tirée de B. Milvanovic "*Yvania maestrichtiensis n. sp. et son importance pour la question de la formation brusque des formes nouvelles*" 1936)

(27) "Paléontologie française : description zoologique et géologique de tous les animaux mollusques et rayonnés fossiles de la France" Planches 526,527

(28) "Revision de la fauna de rudistas de les Collades de Basturs (lleida, Pirineos centro-meridionales)"

## Remarque sur les genres, douteux ou appelés différemment de la famille Hippuritidae

Selon Skelton (*Rudist classification for the revised Bivalvia volumes of the 'Treatise on Invertebrate Paleontology'*)

"Les taxons publiés dont le statut reste discutable (par exemple, peut-être diagnostiqués sur des preuves insuffisantes, et / ou des candidats potentiels à la synonymie avec d'autres genres) sont indiqués par des doubles points d'interrogation ("??")."

Gloria (Grubic) ??

Tetracionites (Astre) ??

Whitfieldiella (Mitchell)



Whitfieldiella (Seule photo disponible (valve supérieure) tirée de S. Mitchell "*American rudist zones for the Turonian to Maastrichtian time interval*" 2011)

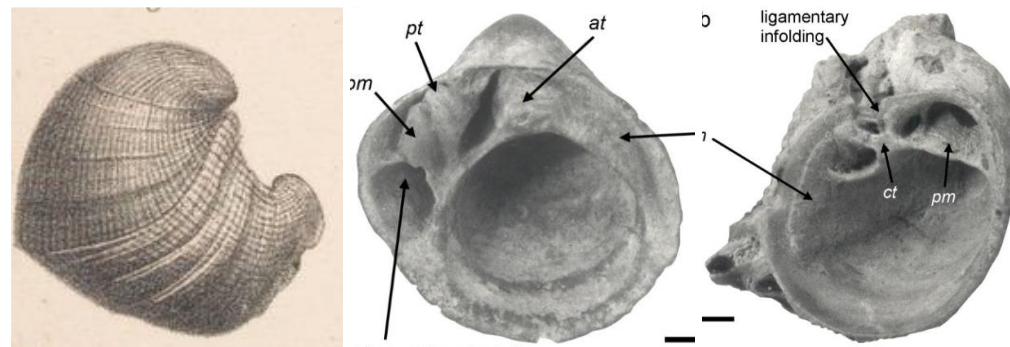
## **Famille Caprotinidae**

Caprotina

Chaperia

### ➤ **Caprotina**

Espèce type : *Caprina striata* 'D'Orbigny 1840)



Caprotina *striata* (à gauche sous le nom de *Caprina striata*, dessin de Delarue pour d'Orbigny, à droite, valves gauche et droite photo tirée de Skelton "*Rudist classification for the revised Bivalvia volumes of the 'Treatise on Invertebrate Paleontology'*" 2013

➤ **Chaperia**

Espèce type : *Caprina costata* (D'Orbigny 1840)



*Chaperia costata* sous le nom de *Caprina costata* (Photo MNHN)

**Famille Caprinulidae**

Stellaea  
Neocaprina  
Caprinula

➤ **Stellaea** (di Stefano 1889)

➤ **Neocaprina**

Espèce type : *Neocaprina nanosi* (Plenigar 1961)

➤ **Caprinula**

Espèce type : *Caprina boissyi* (D'Orbigny 1840)



*Caprinula boissyi* (à gauche, dessin de Delarue pour d'Orbigny planche 540, à droite photo MNHN)

### Famille Trechmannellidae

Dictyoptychus  
Eodictyoptychus  
Semailia

#### ➤ Dictyoptychus

Espèce type : *Polyptychus morgani* (Douvillé 1904)

#### ➤ Eodictyoptychus

Espèce type : *Eodictyoptychus arumaensis* (Skelton et El-Asaad 1992)



Représentations page suivante

a]



*Eodictyoptychus arumaensis* (Photos tirées de J. M. Philip et al. "*Sequence stratigraphy, biostratigraphy and paleontology of the Maastrichtian-Paleocene Aruma Formation in outcrop in Saudi Arabia*" 2002)

➤ **Semailia**

Espèce type : *Semailia smithi* (Morris et Skelton 1995)

**Famille Caprinidae**

Caprina  
Offneria  
Orthoptychus  
Pachytraga  
Praecaprina  
Pseudocaprina  
Schiosia  
Sphaerucaprina

➤ **Caprina**

Espèce type : *Caprina adversa* (D'Orbigny 1822)



*Caprina adversa* (Dessins de Delarue pour d'Orbigny "*Paléontologie française : description zoologique et géologique de tous les animaux mollusques et rayonnés fossiles de la France*" Planches 536/537 1851)



*Caprina adversa* (à gauche photo MNHN, à droite photo Fossiles de Charente-Maritime et autres origines)

➤ **Offneria**

Espèce type : *Offneria rhodanica* (Paquier 1905)



*Offneria rhodanica* (Photo tirée de V. Paquier "*Les rudistes urgoniens*" Planche IX fig.6 1903)

➤ **Orthoptychus**

Espèce type : *Orthoptychus striatus* (Futterer 1892)

➤ **Pachytraga**



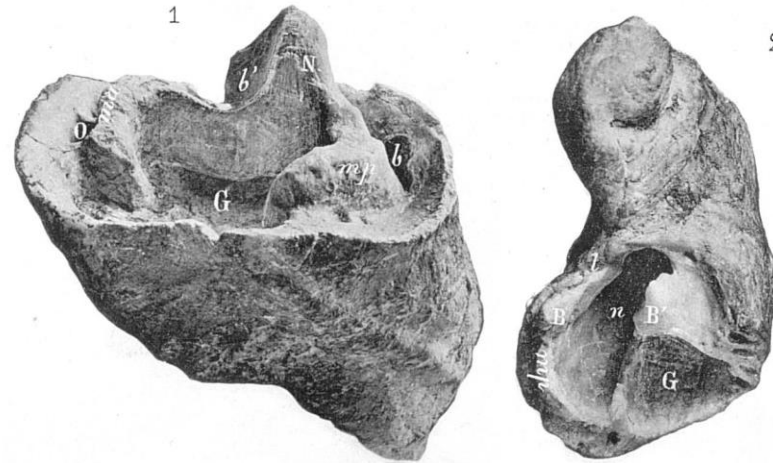
Espèce type : *Sphaerulites paradoxa* (Pictet et Campiche 1867-1870)



***Pachytraga paradoxa*** (Photo tirée de "[A walking guide to Chartreuse](#)")

➤ **Praeaprina**

Espèce type : *Praeaprina varians* (Paquier 1905)



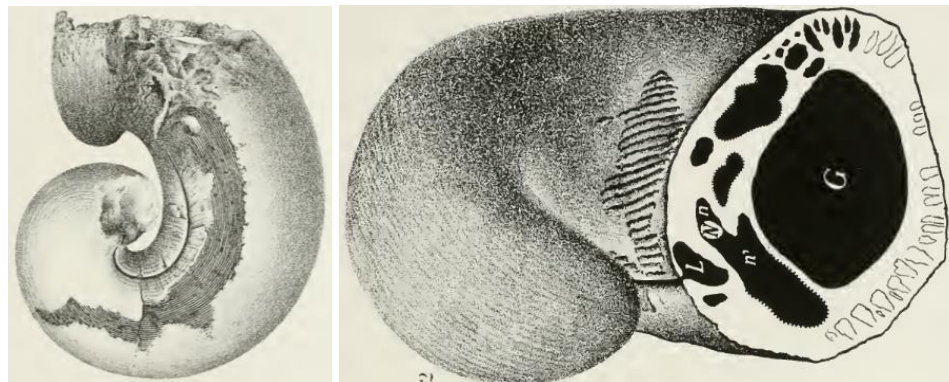
***Praeaprina varians*** (Photos tirées de V. Paquier "*Les rudistes urgoniens*" Planche IX fig 1 et 2 1903)

➤ Pseudocaprina

Espèce type : *Pseudocaprina andersoni* (Harris et Hodson 1922)

➤ **Schiosia**

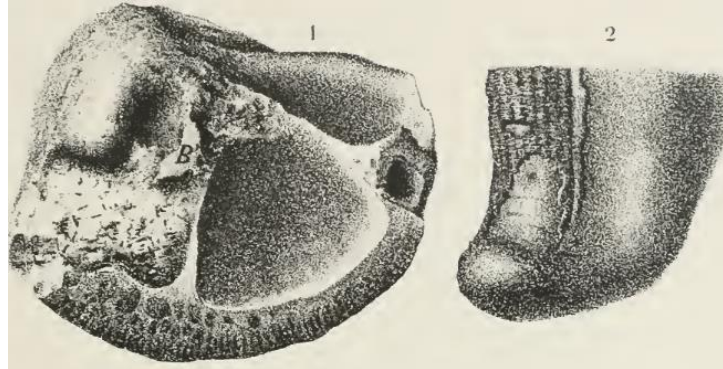
Espèce type : *Shiosia schiosensis* (Boehm 1892)



Schiosia *Schiosensis* (Dessin tirée de G. Boehm "*Ein Beitrag zur Kenntniss der Kreide in den Venetianer Alpen*" 1892 Planche VII et VIII)

➤ **Sphaerucaprina**

➤ Espèce type : *Sphaerucaprina woodwardi* (Gemmellaro 1865)



*Sphaerucaprina woodwardi*, sous le nom de *Sphaerucaprina forojuliensis* (Dessin tiré de Boehm "*Ein Beitrag zur Kenntniss der Kreide in den Venetianer Alpen*" Planche VI – 1892)

## Famille Caprinuloideidae

Caprinuloidea  
Amphitriscoelus  
Coalcomana  
Conchemipora  
Guzzyella  
Huetamia  
Immanitas  
Jalpania  
Klimbleia  
Mexicaprina  
Muellarrieda  
Neokimbleia  
Oedomyophorus  
Pantojalaria  
Planocaprina  
Retha  
Texicaprina  
Youngicaprina

### ➤ Caprinuloidea

Espèce type : *Caprinuloidea perfecta* (Palme 1928)



*Caprinuloidea perfecta* (Photo [Jackson School Museum of Earth History](#))

➤ **Amphitriscoelus**

Espèce type : *Amphitriscoelus waringi* (Harris et Hodson 1922)

➤ **Coalcomana**

Espèce type : *Caprina ramosa* (Boehm 1898)

➤ **Conchemipora**

Espèce type : *Conchemipora skeltoni* (Chartrousse et Masse 1998)

➤ **Guzzyella**

Espèce type : *Guzzyella bisulcata* (Alencaster 1999)

Représentation page suivante





*Guzzyella bisulcata* (Photo tirée de G. Alencaster "*Universidad Nacional Autónoma de México, Institute of Geology, Museum of Paleontology (Mexico City): 4590 - 'El Abra Formation', Albian middle - upper, El Madroño/Laguna Colorada*" Figure 2 – 1999

➤ **Huetamia**

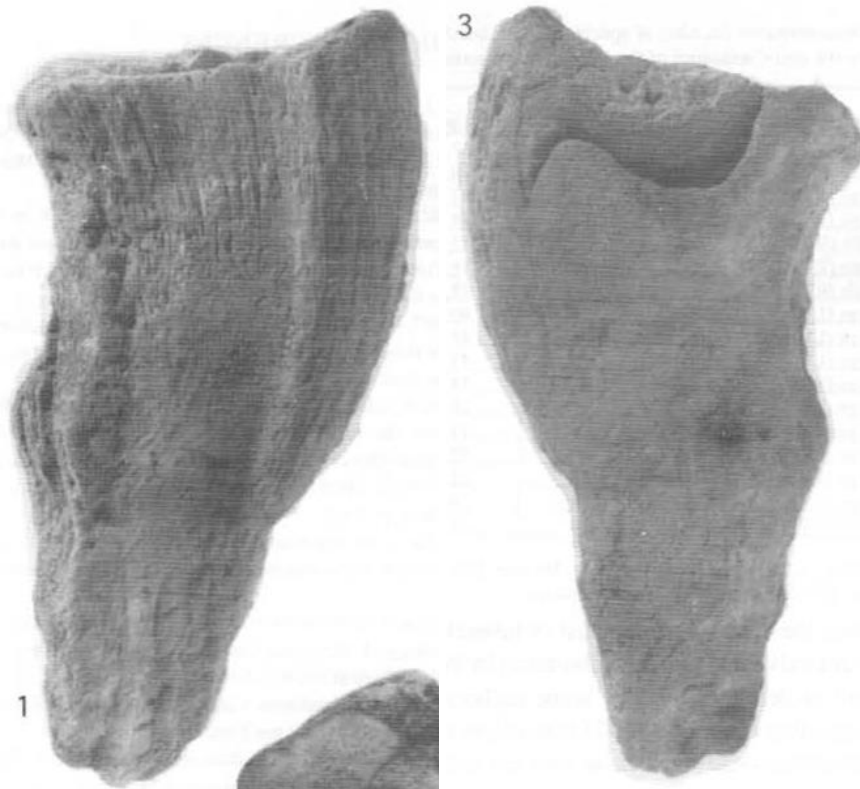
Espèce type : *Huetamia buitronae* (Alencaster et Pantoja Alor1998)

➤ **Immanitas**

Espèce type : *Immanitas anahuacensis* (Palmer 1928)

➤ **Jalpania**

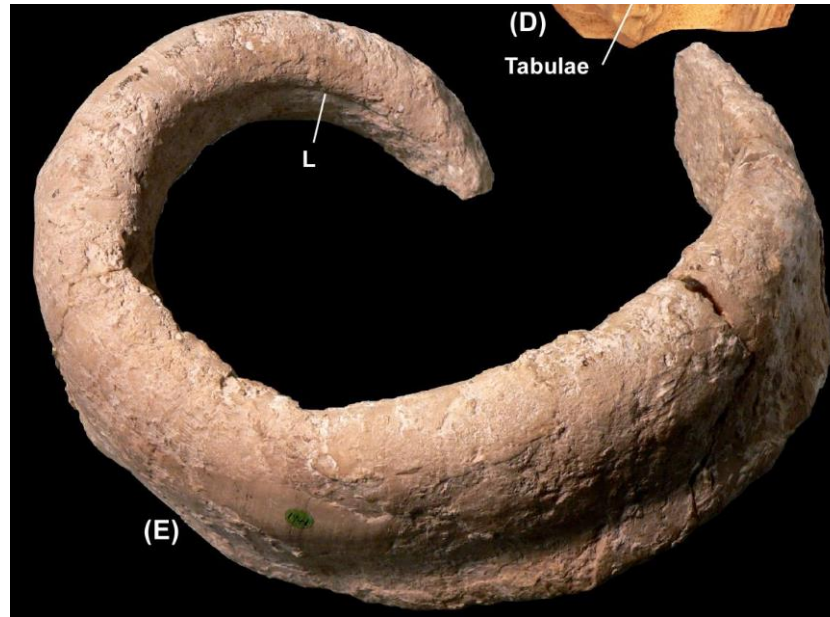
Espèce type : *Jalpania queretana* (Alencaster et Aguilar-Perez 1996)



**Jalpania queratana** (Photos tirées de Alencaster et Aguilar-Perez "*Jalpania queratana, a new rudist (Bivalvia-Hippuritacea) from the mid-Cretaceous of central Mexico*" -  
1996

➤ **Kimbleia**

Espèce type : *Kimbleia capacis* (Coogan 1973)



*Kimbleia albrittoni* (Photo tirée de S. F. Mitchell "A revision of selected Lower Cretaceous American caprinoid rudists: implications for phylogeny and biostratigraphy"

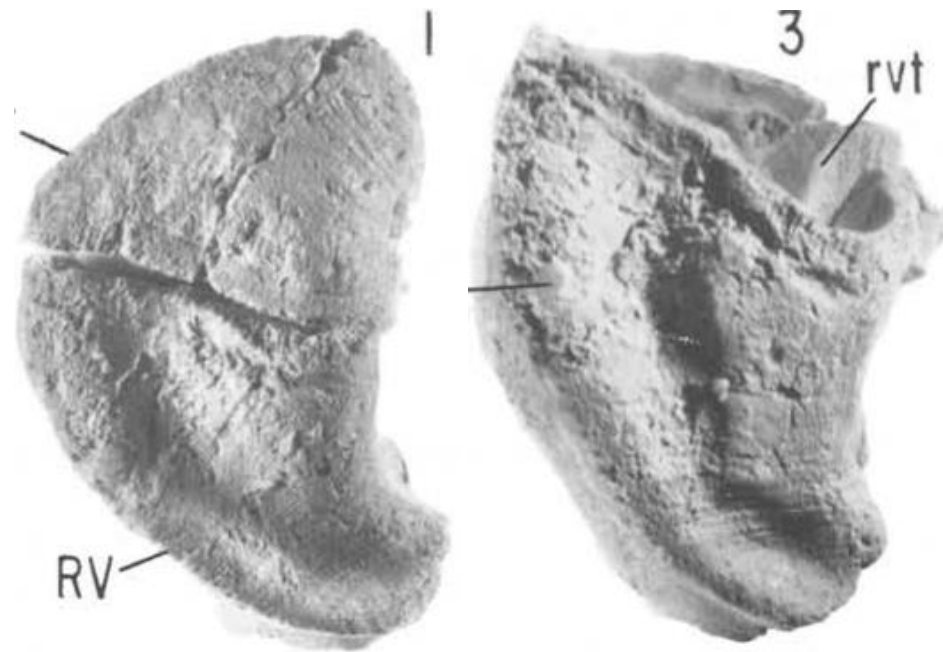
Fig.5 – 2013

➤ **Mexicaprina**

Espèce type : *Mexiaprina cornuta* (Coogan 1973)

➤ **Muellerrieda**

Espèce type : *Muellerrieda boesei* (Alencaster 1999)



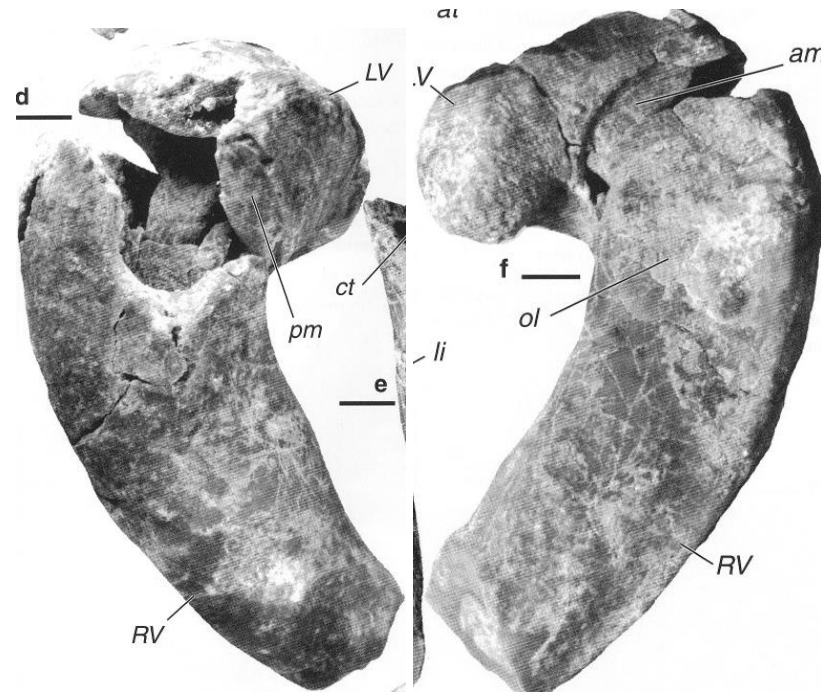
**Muellerrieda boesi** (Photos tirées de G. Alencaster "*New caprinid rudist genera Guzyella and Muellerriedia (Bivalvia-Hippuritacea) from the Albian (Cretaceous) of central Mexico*" Fig.10 - 1998

➤ **Neokimbleia**

Espèce type : *Neokimbleia acutus* (Mitchell 2013)

➤ **Oedomyophorus**

Espèce type : *Oedomyophorus shaybahensis* (Skelton 2004)



*Oedomyophorus shaybahensis* (Photos tirées de P. W. Skelton " *Oedomyophorus shaybahensis, a new genus and species of caprinid (?) rudist from the lower aptian Shu'aiba formation of Eastern Saudi Arabia*" Pl. I – 2004

➤ **Pantojalaria**

Espèce type : *Pantojalaria sphaerica* (Alencaster et Pantoja Alor 1999)

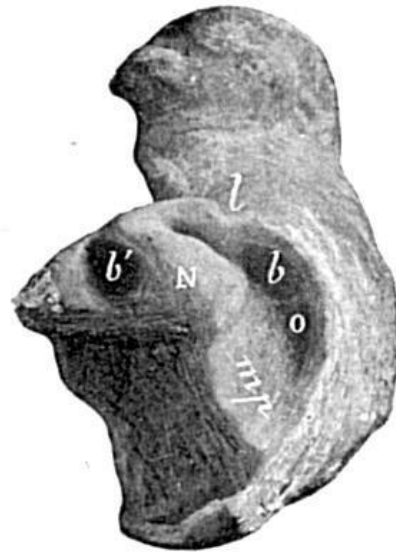
➤ **Planocaprina**

Espèce type : *Planocaprina trapezoides* (Palmer 1928)

➤ **Retha**

Espèce type : *Ethra muniere* (Matheron 1878-1881)

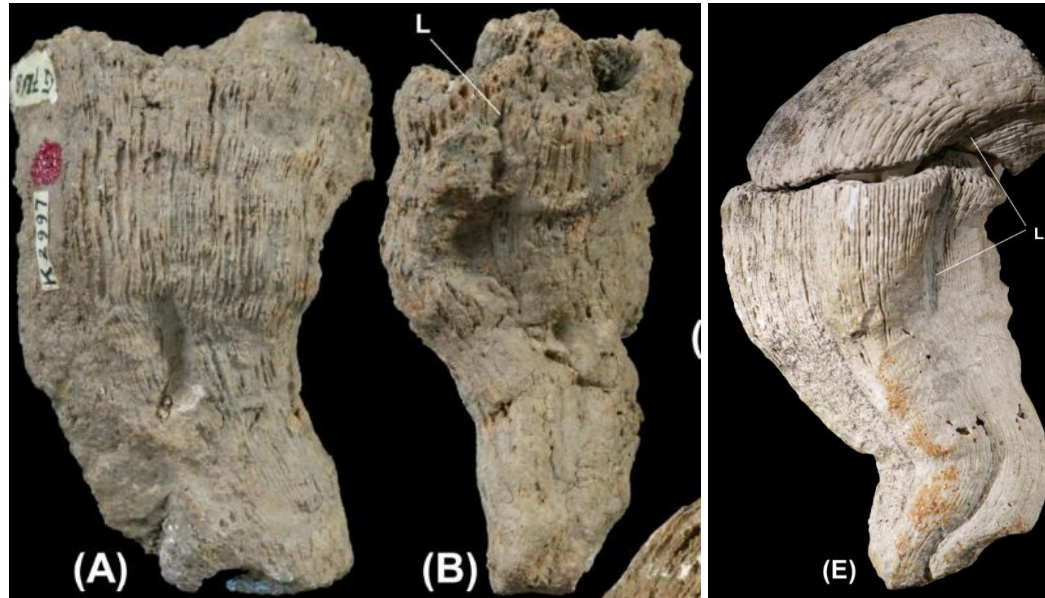




**Ethra munieri** (Photo tirée de Paquier "*Les rudistes urgoniens*" 1903)

➤ **Texicaprina**

Espèce type : *Sabinia vivari* (Palmer 1928)



*Texicaprina kugleri* (à gauche Photo tirée de Mitchell "*A revision of selected Lower Cretaceous American caprinoid rudists: implications for phylogeny and biostratigraphy*" 2013 – Fig.7, à droite Photo tirée du même auteur et du même ouvrage sous le nom *Texicaprina acuminata*)

➤ **Youngicaprina**

Espèce type : *Youngicaprina gloria* (Mitchell 2013)



*Youngicaprina gloria* (à gauche photo tirée de Mitchell "*A revision of selected Lower Cretaceous American caprinoid rudists: implications for phylogeny and biostratigraphy*" 2013 – Fig.9) *Youngicaprina sangabrieli* (à droite Photo du même auteur issue du même ouvrage – Fig.10)

**Famille Ichthyosarcolitidae**

Ichthyosarcolites  
Curtocaprina

➤ **Ichthyosarcolithes**

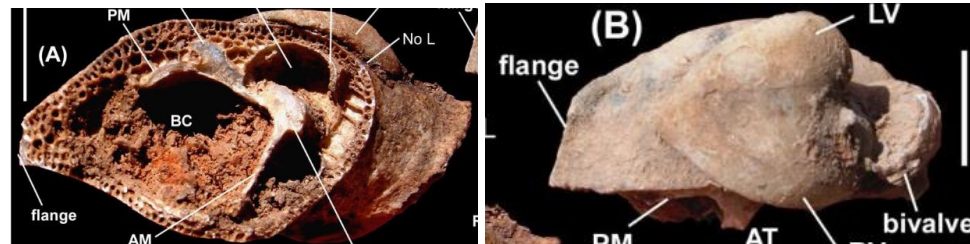
Espèce type : *Ichthyosarcolithes triangularis* (Desmarest 1817)



*Ichthyosarcolithes triangularis* photo tirée de Demnard "*Les rudistes*" – 2019

➤ **Curtocaprina**

Espèce type : *Curtocaprina clabaughikinsorum* (Mitchell 2013)



*Curtocaprina clabaughikinsorum* (Valves droite et gauche, photos tirées de Mitchell "*A new rudist bivalve Curtocaprina clabaughikinsorum gen. et sp. nov. from the Middle Albian of Texas and its bearing on the origin of the Ichthyosarcolitidae Douvillé*" – 2013

**Famille Antillocaprinidae**

- Antillocaprina
- Antillosarcolithes
- Parantillosarcolithes
- Parasarcolithes
- Titanosarcolithes

➤ **Antilocaprina**

Espèce type : *Caprinella occidentalis* (Whitfield 1897)



*Caprinella occidentalis* (Photo tirée de Whitfield "*Descriptions of species of rudistae from the cretaceous rocks of Jamaica*" Planche XVI – 1897)

➤ **Antillosarcolites**

Espèce type : *Antillosarcolites macgillavryi* (Chubb 1967)

➤ **Parantillosarcolites**

Espèce type : *Parantillosarcolites lenticularis* (Mitchell 2010)

➤ **Parasarcolites**

Espèce type : *Parasarcolites akinsoni* (Mitchell et Gunter 2006)





**Parasarcolites atkinsoni** (Photo tirée de Mitchell et Gunter "*New tube-bearing Antilocaprinid rudist bivalves From the Maastrichtian of Jamaica*" Planche 2 – 2006)

➤ **Titanosarcolites**

Espèce type : *Caprinula giganteus* (Whitfield 1897)



*Titanosarcollites giganteus* (Photo tirée de "[Fossil displayed at the University of West Indies Mona Campus, Geology Museum, Jamaica](#)")

## **BIBLIOGRAPHIE**

- Abbé Sauvage "Mémoire contenant des observations de lithologie, pour servir à l'histoire naturelle du Languedoc et à la théorie de la Terre" 1746
- Accordi G. et al. "Relationships among tectonic setting, substratum and benthonic communities in the Upper Cretaceous of northeastern Matese ( Molise, Italy)" 1982
- Adkins W. S. "Handbook of Texas Cretaceous Fossils" 1912
- Alegret L. et Aurell M. "Contribucion a la taxonomia y bioestratigrafia de los rudistas del cretàico superior en el prepirineo Aragonès" 1998
- Alencaster G. "Una nueva especie de Toucasia en le Cretacico medio de los estados de Oaxaca y Puebla" 1973
- Alencaster G. "New caprinid rudist genera *Guzzyella* and *Muellerriedia* (Bivalvia Hippuritacea) from the Albian (Cretaceous) of central Mexico" 1998
- Alencaster G. et Aguilar-Perez J. "*Jalpania queretana* a new rudist from the mid-Cretaceous of central Mexico" 1995
- Ambrosetti P. "Sulla presenza di una forma evoluta di Hippurites nel Cretaceo superiore de Lazio meridionale" 1963
- Andersen E. "The Cretaceous Period" 2008
- Andrusov D. "Neue Rudistenfaunen aus den Westkarpaten und vom Ochridsee" 1976
- Antonini A. "Sur l'évolution et la classification des Hippurites de la Provence" 1938
- Astre G. "Une Mitrocaprine d'Istrie" 1969
- Astre G. "Faunes fossiles des gisements à radiolitidés dans les Corbières méridionales" 1957
- Astre G. "Les faunes des pachydontes de la province catalane entre Sègre et Fraser" 1932
- Astre G. "Les hippurites et leur mode d'association" 1968
- Ayoub-Hannaa W. and Fürsich F. T. "*Apricardia noncarinata* n. sp. (Bivalvia, Requiieniidae) from the Cenomanian (Upper Cretaceous) of central-east Sinai, Egypt" 2012
- Bandel K. & Mustafa H. "Constructional morphology of some Upper Cretaceous rudists of the Ajlun (Jordan)" 1996
- Baron-Szabo R. C. "Taxonomie und Ontogenie von scleractinen Korallen der ostalpinen Oberkreide (Hochmoos-und Grabenbachschichten, Gosau-Gruppe, Santon)" 2003
- Bauman C. F. "Dos radiolitidos nuevos de la región de Cuernavaca, Morelos" 1958
- Bayle E. "Nouvelles observations sur quelques espèces de rudistes" 1857
- Bein A. "Rudistid fringing reefs of Cretaceous Shallow Carbonate Platform of Israel" 1976

- Benyoucef M. et al. "La plateforme préafricaine (Cénomaniens supérieur - Turonien inférieur) dans la région de Béchar (Algérie) : stratigraphie, paléoenvironnements et signification paléobiogéographique" 2012
- Berthou P. Y. Lauerjat J. "Essai de synthèse paléogéographique et paléobiostratigraphique du bassin occidental portugais au cours du crétacé supérieur" 1979
- Bilotte M. "La faune de rudistes du gisement de Paillon (Petites Pyrénées de la Haute-Garonne, France)" 2012
- Bilotte M. "Révision de *Caprina incerta* Leymerie, 1878, rudiste du Crétacé supérieur pyrénéen et attribution au nouveau genre *Pseudocaprinula*" 2015
- Bilotte M. "La montagne des cornes" 2009
- Boehm G. "Ein Beitrag zur Kenntniss der Kreide in den Venetianer Alpen" 1892
- Bonin A. "Relations entre les variations climatiques, les perturbations du cycle du carbone et les crises de la production carbonatée : Application au Crétacé inférieur" 2011
- Brigaud B., Rabourg T., Noret A. "The Mid-Cenomanian event in shallow marine environments : influence on carbonate producers and depositional sequences (northern Aquitaine Basin, France)" 2015
- Buffetaut E. et Le Loeuff J. "Les mondes disparus, atlas de la dérive des continents" 1998
- Caffau M. "Bournonia excavata (D'Orbigny) from the Campanian-Maastrichtian of Stranice (north-east of Slovenia)" 2002
- Caffau M. et al. "The development of the mollusc fauna in the Cenomanian of the stratigraphie sequence of Visogliano (Karst of Trieste, Italy)" 1995
- Casadio S. et al. "Camptonectes and Plicatula (Bivalvia, Pteriomorphia) from the Upper Maastrichtian of northern Patagonia: Palaeobiogeographic implications" 2005
- Cestari R., Sartorio D. "Rudists and facies of the periadriatic domain" 1995
- Cestari R. "Los rudistas (bivalvia, Hippuritoidea) en el Apenino centro-meridional (Italia) : analisis de las asociaciones de radiolitidos en contexto de plataforma calcarea en el *super-greenhouse climate* del Cretacico superior" 2008
- Chaix C., Saint-Martin J. P et Moissette P. "Réflexions sur les biocénoses et paléobiocénoses en milieu récifal" 1986
- Chaix X., Plicot J. "Les gastéropodes du Santonien supérieur (Crétacé supérieur)des Corbières méridionales, aux environs de Sougraigne (Aude, France) Deuxième étude" 2020
- Charvet, J., Decrouez D., Polsak A. "Le Crétacé du Foniakos (Argolide, Grèce): examen paléontologique, répercussions stratigraphiques, paléogéographiques et tectoniques" 1976
- Chikhi-Aouimeur F. "Les rudistes de la formation carbonatée bréchique du Santonien de kenchela (Algérie) 1992
- Chikhi-Aouimeur F. "*Caprinula* aff. *cedrorum* (Blanckenhorn, 1890) from the upper Cenomanian of western Algeria" 1995
- Chubb L. J. "A Revision of Whitfield's Type Specimens of the Rudist Mollusks from the Cretaceous of Jamaica, British West Indies" 1955
- Consuegra R. R. "Rudistas de Cuba: estratigrafia, tafonomia, paleoecologia y paleobiogeografia" 2005

- Coquand H. "Études supplémentaires sur la paléontologie algérienne" 1886
- Damman A. J. "Comparison of the Cretaceous (Albian) Edwards Limestone Bioherms of Central Texas with the Holocene Coral Reefs of Bermuda" 2011
- Darlu P. & Tassy P. "La reconstruction phylogénétique Concepts et méthodes" 2004
- Dechaseaux C. "Megalodon, Protodicerias, Dicerias, Pachyerisma, Pterocardium et l'origine des Dicerias" 1939
- Delfaud J. "Considérations sur la zonation climatique des plates-formes du Jurassique autour de la Mésogée" 1982
- Deshayes JP. "Traité élémentaire de conchyliologie" 1839/1853
- Desmarests M. A. G. "Mémoire sur deux genres de coquilles fossiles cloisonnées et à siphon" Journal de physique, de chimie, d'histoire naturelle et des arts, p.50 1817
- Demnard F. "Les rudistes" 2019
- Denayer J. "Évolution et écologie des constructeurs de récifs" Paléontologie des invertébrés, notes de travaux pratiques 2012
- Dercourt, J., Ricou, L. E., and Vrielynck, B. "Atlas Tethys paleoenvironmental maps" 1992
- Dhondt A. V. et Dieni I. "Non rudistid bivalves from Cretaceous rudists formation" 1992
- Djaouza A. A. "Les roches carbonatées" 2019
- Douglas et al. "Photosymbiosis in Clinocardium nuttalli: Implications for Tests of Photosymbiosis in Fossil Molluscs" 1992
- Douvillé H. "Notice sur les travaux scientifiques" p.43 1903
- Douvillé H. "Études sur les rudistes de Sicile, d'Algérie, d'Égypte, du Liban et de la Perse" 1910
- Douvillé H. "Le Barrémien de Brouzet, 3<sup>ème</sup> partie, les rudistes" 1918
- Douvillé H. "Mollusques fossiles" Mission scientifique en Perse, tome troisième, partie IV paléontologie 1904
- Douvillé H. "Études sur les rudistes, révision des principales espèces d'Hippurites" 1890
- Douvillé H. "Nouvelles études sur les Hippurites à pores réticulés" Planches 1890
- Douvillé H. "Sur quelques rudistes du Liban et sur l'évolution des Biradiolinités" 1913
- Durand-Delga M. et Philip J. "Le rôle précurseur de Philippe Picot de Lapeyrouse, naturaliste toulousain du Siècle des lumières, dans la paléontologie des rudistes" 2002
- Edwards H. M. "Histoire naturelle des Coralliaires ou polypes proprement dits" 1860
- Einsele G. "Sedimentary Basins" 2000



- El-Hadj Y. B. "Les plates-formes carbonatées" 2019
- El-Hedeny M. M. et El-Sabbagh A. M. "Eoradiolites liratus (Bivalvia, Radiolitidae) from the Upper Cenomanian Galala Formation at Saint Paul, Eastern Desert (Egypt)" 2004
- Erentöz L. "Note sur la répartition stratigraphique des quelques Hippurites provenant du Sud-Est de la Turquie" 1949
- Exchwald E. "Paléontologie de la Russie" 1860
- Favre A. "Observations sur les Dicerias" 1843
- Fisher P. "Manuel de conchyliologie et de paléontologie conchyliologique ou histoire naturelle des mollusques vivants et fossiles" 1887
- Föllmi K. B. "Early Cretaceous life, climate and anoxia" 2012
- Gall J-C. "Environnements sédimentaires anciens et milieux de vie. Introduction à la paléoécologie" 1976
- Garcia A. O. "Rudistas del cretácico superior del centro al sureste de Mexico (Recuento sistemático de rudistas americanos)" 2005
- Gras A. "Catalogue des corps organisés fossiles qui se rencontrent dans le département de l'Isère" 1852
- Gil J., Pons J. M. et Segura M. "Redescription de Bournonia gardonica (Toucas 1907) (Radiolitidae, bivalvia) y análisis de las facies en que aparece (Coniaciense, sistema central, España)" 2002
- Gili E. et Götz S. "Paleoecology of Rudists" Part N, Revised, Volume 1, Chapter 26B: Treatise on line number 103 2018
- Gili E., Masse JP. et P. W. Skelton "Rudists as gregarious sediment-dwellers, not reef-builders, on Cretaceous carbonate platforms" 1995
- Goldfuss A. "Abbildungen und Beschreibungen der Petrefacten Deutschlands und der angränzenden Länder" 1833
- Gréselle B. "Impact des variations paléoclimatiques sur la sédimentation carbonatée au Valanginien" 2008
- Grosheny D. "Evolution des milieux de dépôts de faciès à rudistes du Santonien de la région de la Cadière (Sud-Est de la France) : résultats préliminaires" 1983
- Guernet C. Villier L. "Les ostracodes de la collection de P. Margerie et l'âge des couches à Laffittéines du Mont Aimé (bassin de Paris, France)" 2017
- Gümbel C. W. "Die Dachsteinbivalve (Megalodon triquetra) und ihre alpinen Verwandten. (Ein Beitrag zur Kenntniss der Fauna der Alpen.)" 1861
- Hansen T. A. et Koch C. F. "Cretaceous Period, geochronology" 2008
- Hennuy J. "Sédimentation carbonatée et silicoclastique sous contrôle tectonique, le bassin sud provençal et sa plate-forme carbonatée du Turonien moyen au Coniacien moyen. Évolution séquentielle, diagénétique, paléogéographique" 2003

- Henson, F. R. S. "Cretaceous and Tertiary reef formations and associated sediments in the Middle East" 1950
- Hoernes R. "Elemente der Paleontologie" 1884
- Hombres-Firmas "Recueil de mémoires et d'observations, de physique, de météorologie, d'agriculture et d'histoire naturelle" 1838
- Hunter W. R. et Grant D. C. "Mechanics of the ligament in the bivalve *Spisula solidissima* in relation to mode of life" 1962
- Jacob D. E., Soldati A., wirth R. "Nanostructure, composition and mechanisms of bivalve shell growth" 2008
- Jolet P. "La plate-forme carbonatée du Turonien inférieur à moyen de Provence (S.E. France) : mise en évidence d'une tectonique active en distension" 1997
- Jorgensen, C. B. "Biology of Suspension Feeding" 1966
- Karacabey N. "Quelques espèces de *Vaccinites* et de *Pironea* de l'Anatolie orientale" 1970
- Karacabey N. "Un nouveau genre de radiolitidae : *Darendeella* N. Gen." 1976
- Karacabey N. " Quelques rudistes provenant de la région de Divrigi (Turquie orientale)" 1972
- Karacabey N. "Two new genera of Radiolitidae (*Balabania* n. gen., *Kurtinia* n. gen.) from Turkey" 1980
- Karczewski L. "Upper Jurassic rudistae of the margin of the holy cross mountains, Poland" 1969
- Kauffam E. G. et Johnson C. C. "The morphological and ecological evolution of Middle and Upper Cretaceous reef-building rudistids" 1988
- Kennedy W. J., Taylor J. D., Hall A. "Environmental and Biological Controls on Bivalve Shell Mineralogy" 1969
- Kiessling W. "Patterns of Phanerozoic reef crises" 2002
- Koci T., Morel N., Jäger M. "Les sabellidés et serpulidés du Cénomani en Sarthe" 2016
- Kühn O. und D. Pejovic D. "Zwei neue Rudisten aus Westserbien" 1959
- Lamarck J-B. "Histoire naturelle des animaux sans vertèbres" 1819
- Lamarck J-B. "Sur la Dicerate, nouveau genre de coquillage bivalve" Annales du Museum d'histoire naturelle 1805
- Langlois C. "Bivalves : Rudistes" 2006
- Lennis J. "Synopsis der drei naturreiche" 1883
- Louail J., Azema C., Viaud J.M. "La transgression sénonienne en Vendée" 1983

- Lupu D. "Bemerkungen Lattenberges (Gosaubecken von Reichenhall, Oberbayern)" 1972
- Macé-Bordy J. "Les rudistes du Santonien inférieur de La Cadière d'Azur (Var)" 1999
- Macé-Bordy J. "Les rudistes du Crétacé supérieur" 2000
- Madrange M-C. "Rudistes des lagons charentais" 2007
- Mainelli M. "The rudist *Mathesia tertii colloquii rudistarum* N. GEN., N. SP. in the upper aptian of serra Sbragavitelli, Matese, south Apennines, Italy" 1995
- Malchus N. "The meaning of inversion in Chamids and Rudists reviewed and an unbiased theoretical approach to late Jurassic-early cretaceous rudist phylogeny" 1995
- Martin-Chivelet J., Philip J., Tronchetti G. "Les Formations à Rudistes du Crétacé supérieur (Cénomaniens moyen - Sénonien inférieur) du Domaine Prébétique (Sierra du Cuchillo, Région de Yecla, Espagne)" 1990
- Masse J-P. "Les rudistes de l'Aptien inférieur d'Italie continentale : aspects systématiques, stratigraphiques et paléobiogéographiques" 1992
- Masse J-P. "Les rudistes (Hippuritacea) du Crétacé inférieur, approche paléoécologique" 1979
- Masse J-P. et Chikhi-Aouimeur F. "La plate-forme carbonatée de l'Ouenza (Sud Constantinois, Algérie). Organisation et dynamique durant l'Aptien supérieur" 1982
- Masse J-P. et Termier G. "Les Spongiaires du Crétacé inférieur (Hauteriviens-Aptien inférieur) de Provence (Sud-Est de la France)" 1992
- Masse J-P. "Lower cretaceous rudist biostratigraphy of southern France – A reference for Mesogean correlations" 1995
- Masse J-P., Marsoud S., Fenerci-Masse M., Granier B. et Azar D. "Earliest Aptian Caprinidae (Bivalvia, Hippuritida) from Lebanon" 2015
- Masse J-P., Camille F., Tendil A. J-B. et Fenerci-Masse M. "Evidence for three successive upper Barremian lower Aptian rudist faunas in the Urgonian-type deposits of southeastern France and their stratigraphic value" 2020
- Masse J-P., Fenerci-Masse M, Vilas L., Arias C. "Late Aptian-Albian primitive Radiolitidae (bivalves, hippuritoidea) from Spain and SW France" 2007
- Masse J-P., ., Fenerci-Masse M. And Özer S. "Late Aptian rudist faunas from the Zonguldak region, western Black Sea, Turkey (taxonomy, biostratigraphy, palaeoenvironment and palaeobiogeography)" 2002
- Masse J-P. et Chartrousse A. "Les Caprina (rudistes) de l'Aptien inférieur d'Europe occidentale : systématique, biostratigraphie et paléobiogéographie" 1996
- Masse J-P. "L'évolution des Requiiniidae (rudistes) du Crétacé inférieur : caractères, signification fonctionnelle adaptative et relations avec les modifications des paléoenvironnements" 1994
- Masse J-P. and Fenerci-Masse M. "*Homopleura* new genus (Hippuritida, Monopleuridae) and the origin of the Polyconitidae" 2019
- Masse J-P. "Cretaceous coral-rudist buildups of France" 1981
- Masse J-P. "Les constructions à Madrépores des calcaires urgoniens (Barrême-Bédoulien) de Provence (S.E. de la France)" 1977
- Matheron P. "Catalogue méthodique et descriptif des corps organisés fossiles du Département des Bouches-du-Rhône et lieux circonvoisins" 1842
- Mathieu R., Bellier J-P.& Granier B. "Manuel de Micropaléontologie" 2011
- Mercadier C. G. L. "Paléoenvironnements et sédimentologie des formations récifales à Rudistes du Sénonien inférieur de Sainte-Anne d'Evenos, Massif du Gros-Cerveau (Var-S.E. France) 1985

- Michelin H. "Description par localités et terrains des polypiers fossiles de France et pays environnants" 1840-1847, texte et planches (en 2 ouvrages)
- Mitchell S. F. "Field guide to the geological evolution of the Maastrichtian rocks of the Central Inlier, Jamaica" 2002
- Mitchell S. F. "Timing and implications of Late Cretaceous tectonic and sedimentary events in Jamaica" 2006
- Mitchell S. F. "Revision of three large species of *Barrettia* from Jamaica" 2010
- Mitchell S. F. "A revision of selected Lower Cretaceous American caprinoid rudists: implications for phylogeny and biostratigraphy" 2013
- Mitchell S. F. "A new rudist bivalve *Curtocaprina clabaughikinsorum* gen. et nov. sp. from the Middle Albian of Texas and its bearing on the origin of the *Ichthyosarcolitidae* Douvillé" 2013
- Mitchell S. F. "Exceptionally well-preserved silicified hippuritid rudist bivalves from the lower Maastrichtian of Puerto Rico" 2018
- Mitchell S. F. "Morphology, Microstructure and Stratigraphy of Some Late Cretaceous Radiolitid Rudists from Jamaica" 2003
- Moreno E. A. R. "Bioestratigrafía de rudistas (*Bivalvia* – *Hippuritida*) de la parte basal de la Formación Cupido, en Nuevo León, México" 2017
- Moret L. "*Durania delphinensis*, nouvelle espèce du Vracontien de la Fauge, près Grenoble, et révision du genre *Durania* Douvillé" 1925
- Moro A. "A Proposal for Taxonomic Re-Evaluation of *Vaccinites* Species from the Santonian Limestones of Southern Istria (Croatia)" 2004
- Moro A., Cosovic V. "The rudists of southern Istria, an example of environmentally induced succession within santonian limestones" 1999
- Moussavian, E. "On Cretaceous bioconstructions: Composition and evolutionary trends of crust-building associations: Facies" 1992
- Newel N. D. "Classification of the bivalvia" 1965
- Orbigny A. "Description zoologique et géologique de tous les animaux mollusques et rayonnés, fossiles de France tome troisième, terrains crétacés" 1843
- Orbigny A. "Description zoologique et géologique de tous les animaux mollusques et rayonnés, fossiles de France tome troisième contenant les mollusques, terrains crétacés Atlas" 1843-1847
- Orbigny A. "Description zoologique et géologique de tous les animaux mollusques et rayonnés, fossiles de France, 2<sup>ème</sup> partie, terrains jurassiques" 1841
- Orbigny A. "Description zoologique et géologique de tous les animaux mollusques et rayonnés, fossiles de France tome quatrième contenant les brachiopodes, terrains crétacés Atlas" 1851
- Orbigny A. "Description zoologique et géologique de tous les animaux mollusques et rayonnés, fossiles de France tome quatrième, terrains crétacés " 1847
- Özer S. "Description de quelques Rudistes à canaux dans le Cénomanién de Turquie" 1988
- Özer S. "Deux nouvelles espèces de rudiste à canaux (*Dictyoptychidae*) du sud-est de la Turquie" 2003
- Özer S. "*Dictyoptychus* douvillé: Taxonomic revision, phylogeny and biogeography" 2010
- Özer S. "The state of the knowledge of the genus *Pseudopolyconites*" 2013
- Özer S. et Ahmad F. "*Caprinula* and *Sauvagesia* rudist faunas (*Bivalvia*) from the Cenomanian of NW Jordan. Stratigraphy and taxonomy" 2015
- Palmer R. H. "The rudistids of southern Mexico" 1928
- Paquier V. "Sur quelques rudistes nouveaux de l'Urgonien" 1896
- Paquier V. "Les rudistes urgoniens" 1903

- Paquier V. "Sur quelques Diceratinés nouveaux du Tithonique" 1897
- Paradisi A. et Sirna G. "Osservazioni geologiche e paleontologiche sulla struttura compresa tra la Vallelonga e la valle del Sangro (Marsica occidentale)" 1965
- Parona C. F. "Ricerche sulle rudiste e su altri fossili del cretacico superiore del carso Goriziano e dell'Istria" 1926
- Pascual O. et al. "Rudist horizons in the Montsec (south central Pyrenees)" 1989
- Pascual-Cebrian E., Bover-Arnal T., Götz S., Skelton P. W. "Calcite/aragonite ratio fluctuations in Aptian rudist bivalves: Correlation with changing temperatures" 2016
- Pchelintcev, V.F. "Rudists from the Mesozoic of the Crimea Mountains" 1959
- Peron A. "Essai d'une description géologique de l'Algérie" 1883
- Pervinquière L. "Études de paléontologie tunisienne, gastéropodes et lamellibranches des terrains crétacés" Texte 1912
- Philip J. "Faciès et variations du Sénonien dans le massif de la Sainte-Baume" 1964
- Philip J. "Les formations calcaires à rudistes du Crétacé supérieur provençal et rhodanien" 1970
- Philip J et Bilotte M. "Les Rudistes du Sénonien de la France. Précisions stratigraphiques sur le Dordonien" 1983
- Philip J et Platel J-P. "*Monopilarites*, un nouveau genre de rudiste du Campanien supérieur du Massif du Haushi-Huqf (Sultanat d'Oman)" 1998
- Philip J. "Stratigraphie et paléoécologie des formations à Rudistes du Cénomaniens : l'exemple de la Provence" 1978
- Philip J. "Les Rudistes du Crétacé Moyen de la Province Méditerranéenne Occidentale. Evolution, Paléoécologie, Paléobiogéographie" 1980
- Philip J. "Le Campanien et le Maastrichtien à rudistes et grands foraminifères de Quatretonda (Province de Valence, Espagne) : une clef pour la biozation et les corrélations stratigraphiques dans le domaine mésogéen" 1983
- Philip J. et Mermighis A. "Bioconstructions et plates-formes carbonatées à Rudistes du Crétacé supérieur des zones ophiolitiques : le Massif de l'Akros (Argolide, Grèce)" 1989
- Philip J et Platel J-P. "Nouvelles espèces de *Torreites* du Campanien du Haushi-Huqf, Sultanat d'Oman" 1998
- Philip J., Floquet M., Léonide P. et Gari J. "Sédimentation et Géodynamique du Bassin Sud-Provençal au Crétacé Supérieur" 2006
- Philip J. et al. "Sequence stratigraphy, biostratigraphy and paleontology of the Maastrichtian-Paleocene Aruma Formation in outcrop in Saudi Arabia" 2002
- Philip J. et al. "Les Formations à Rudistes du Crétacé supérieur (Cénomaniens moyen - Sénonien inférieur) du Domaine Prébétique (Sierra du Cuchillo, Région de Yecla, Espagne)" 1990
- Philip J., Jolet P. et Tronchetti G. "Stratigraphie séquentielle d'une plate-forme mixte (carbonatée siliciclastique). Le Turonien inférieur et moyen de Provence. (S.E. de la France)" 1994
- Philip J. "Paléobiogéographie des Rudistes et géodynamique des marges mésogéennes au Crétacé supérieur" 1982
- Picot de Lapeyrouse P-I. "Description de plusieurs nouvelles espèces d'Orthoceratites et d'Ostracites" 1781
- Platel J-P. "The Turonian rudist-bearing carbonate platforms of the Charentes and Périgord areas, Aquitaine basin (France)" 1998
- Plenicar M. et Sribar L. "Le récif de rudistes près de Stranice (N.O de la Yougoslavie)" 1992



- Polsak A. "Macrofaune crétacée de l'Istrie méridionale (Yougoslavie)" 1967
- Pons J-M., Vicens E. et García-Barrera P. "Campanian and Maastrichtian plagiptychid rudists (Hippuritida, Bivalvia) of the Chiapas Central Depression, southern Mexico" 2017
- Pons J-M., Vicens E., Troya L. et Lucena G. "Luis Mariano Vidal (1842-1922) rudist taxa revisited" 2014
- Pons J-M., Vicens E., Chikhi-Aouimeur F. et Abdallah H "Taxonomical and biostratigraphical significance of the North African radiolitid rudist bivalve *Praeradiolites biskraensis* (Coquand, 1880)" 2012
- Pons J-M. et Sirna G. "Upper cretaceous rudists distribution in the Mediterranean Tethys : comparison between platforms from Spain and south central Italy" 1992
- Quenstedt F. A. "Handbuch der petrefaktenkunde" 1867
- Rat P. et Pascal A. "Les Plates-formes Carbonatées à Rudistes (Dites Urgoniennes) du Crétacé Inférieur et leur Environnement" 1982
- Redlich K. A. "Ueber Kreideversteinerungen aus der Umgebung von Görtz und Pingente" 1901
- Ries J. B. "Review: Geological and experimental evidence for secular variation in seawater Mg/Ca (calcite-aragonite seas) and its effects on marine biological calcification" 2010
- Riisgård H. U. et Larsen P. "Particle-capture mechanisms in suspension-feeding invertebrates" 2010
- Rineau V. "Un nouveau regard cladistique sur l'anatomie comparée, la phylogénie, la systématique et la paléoécologie des rudistes (Bivalvia, Hippuritida)" 2017
- Rineau V. "Taxonomic revision of the genus *Ichthyosarcolithes* Demarest, 1812, and description of a new canaliculate rudist from the Cenomanian of Slovenia: *Oryxia sulcata* gen. et sp. nov. (Bivalvia, Hippuritida)" 2018
- Roemer F. "Kreidebildungen von Texas und ihre organischen einschüsse" 1852
- Roman F. et Mazeran P. "Monographie paléontologique de la faune du Turonien du bassin d'Uchaux et de ses dépendances" 1920
- Sanders D. et Pons J-M. "Rudist formations in mixed siliciclastic-carbonate depositional environments, Upper Cretaceous, Austria: stratigraphy, sedimentology, and models of development" 1998
- Sanders D. "Rudist biostromes on the margin of an isolated carbonate platform : the Upper Cretaceous of Montagna della Maiella, Italy" 1996
- Sanders D. et al. "Coral-Rudist Bioconstructions in the Upper Cretaceous Haidach Section (Gosau Group; Northern Calcareous Alps, Austria)" 1997
- Sano S-I, Iba Y., Skelton P. W., Masse J-P., Aguilar Y. And Kase T. "The evolution of canaliculate rudists in the light of a new canaliculate polyconitid rudist from the Albian of the central Pacific" 2014
- Sano S-I, Iba Y., Skelton P. W. "Epidiceras (Bivalvia, Hippuritoidea) from the Tithonian-Berriasian Torinosutype Limestones of the Sakawa Area, Southwest Japan" 2010
- Santiago G. L. "Review of rudist fauna of les collades de Basturs (Lleida south central Pyrenees)" 2014

- Sass R. L. "The Chemical Composition and Mechanical Properties of the Hinge Ligament in Bivalve Molluscs" 1976
- Schlager W. "Carbonate sedimentology and sequence stratigraphy. Concepts in sedimentology and paleontology" 2005
- Schlosser M. "Die fauna des kelheimer Diceratid-Kalkes" 1881
- Schneider S. "The northernmost Jurassic rudists: A revision of the Diceratidae and Epidiceratidae (Bivalvia: Hippuritida) from the Korallenoolith Formation of northern Germany" 2015
- Schneider S. et Skupien P. "Palaeoecology of *Valletia antiqua* Favre in Joukowsky & Favre, 1913 (Bivalvia, Hippuritida, Diceratidae); with comments on the taxonomy and distribution of the genus *Valletia*" 2015
- Schneider S. "The northernmost Jurassic rudists: A revision of the Diceratidae and Epidiceratidae (Bivalvia: Hippuritida) from the Korallenoolith Formation of northern Germany" 2015
- Schneider S. "Ernstbrunn Limestone and Klentnice Beds (Kimmeridgian-Berriasian; Waschberg-Ždánice Unit; NE Austria and SE Czech Republic). State of the art and bibliography" 2013
- Scholz H. "Bioherme und Biostrome im Allgäuer Schrätkalk (Helvetikum, Unterkreide)" 1984
- Schumann D. "The Morphology and Function of the Upper Valve of *Vaccinites vesiculosus* (Woodward)" 2010
- Schumann D., Steuber T. "Rudisten: erfolgreiche Siedler und Riffbauer der Kreide-Zeit" 1997
- Scotese C. R. et Xu C. "Atlas of Phanerozoic Climatic Zones (Mollweide Projection), Volumes 1-6, PALEOMAP Project PaleoAtlas for ArcGIS, PALEOMAP Project, Evanston, IL." 2014
- Scott R. W. "Cretaceous rudists of Guatemala" 1995
- Scott R. W. "Albian caprinid rudists from Texas re-evaluated" 2002
- Scott R. W. "Ontogeny and Functional Morphology of a Lower Cretaceous Carpinid Rudist (Bivalvia, Hippuritoida)" 2010
- Scott R. W., Gili E. and Mendiola K. F. "Persistence of Coral-Rudist Reefs into the Late Cretaceous" 1990
- Scott R. W. et al. "Albian rudist biostratigraphy (Bivalvia), Comanche shelf to shelf margin, Texas" 2016
- Scott R. W. et al. "Rudists of Tibet and the Tarim Basin, China: Significance to Requieniidae Phylogeny" 2010
- Scott R. W. "Evolution of Late Jurassic and Early Cretaceous reef biotas" 1988
- Sénesse P. "Coupures successives dans la famille des Hippuritidés" 1957
- Sénesse P. "Évolution de quelques formes de la famille des Rudistes" 1954
- Sénesse P. "Sur la flore ancestrale des Hippurites et les Rudistes qui l'accompagnent dans les Corbières" 1952
- Sénesse P. "Une variété de *Vaccinites grossouvrei*, origine d'un rameau secondaire" 1952
- Sha J., Fabb S., Cestari R., Consorti L. "Stratigraphic and taxonomic considerations on the Late Cretaceous rudist fauna of Aksai Chin (Western Tibet, China) from the DE FILIPPI Collection" 2020
- Skelton P. W. "Aragonitic shell structures in the rudist *Biradiolites*, and some palaeobiological inferences" 1974

- Skelton P. W. and Smith A. B. "A preliminary phylogeny for rudist bivalves: sifting clades from grades" 2000
- Skelton P. W. "The Evolution of Functional Design in Rudists (Hippuritacea) and Its Taxonomic Implications" 1978
- Skelton P. W. "Preserved Ligament in a Radiolitid Rudist Bivalve and its Implication of Mantle Marginal Feeding in the Group" 1979
- Skelton P. W. "Synoptic guide to Kimmeridgian rudists for the Kelheim field visit" 1999
- Skelton P. W. "Functional morphology of the Hippuritidae" 2007
- Skelton P. W. Khazaei A. R., Yazdi M. "Maastrichtian Rudist Fauna from Tarbur Formation (Zagros Region, SW Iran): Preliminary Observations" 2010
- Skelton P. W. et al. "A New Species of Polyconites from the Lower Aptian of Iberia and the Early Evolution of Polyconitid Rudists" 2010
- Skelton P. W. et Gili E. "Rudists and carbonate platforms in the Aptian: a case study on biotic interactions with ocean chemistry and climate" 2012
- Skelton P. W. et Masse J-P. "Revision of the Lower Cretaceous rudist genera *Pachytraga* Paquier and *Retha* Cox (Bivalvia: Hippuritacea), and the origins of the Caprinidae" 1998
- Skelton P. W. "Rudist Formations of the Cretaceous: A Palaeoecological, Sedimentological and Stratigraphical Review" 2009
- Skelton P. W. "Morphogenetic Versus Environmental Cues for Adaptive Radiations" 1991
- Skelton P. W. "Rudist classification for the revised Bivalvia volumes of the 'Treatise on Invertebrate Paleontology'" 2013
  
- Stephenson L. W. "Some Upper Cretaceous shells of the rudistid group from Tamaulipas, Mexico" 1922
  
- Steuber T. "Cretaceous rudists of Beotia, central Greece" 1999
- Steuber T. "Turonian-Campanian Plagiptychidae (Mollusca: Hippuritoidea) of Gosau-type rudist formations of the Alps (Austria)" 2004
- Steuber T. "Isotopic and chemical intra-shell variations in low-Mg calcite of rudist bivalves (Mollusca-Hippuritacea): disequilibrium fractionations and late Cretaceous seasonality" 1999
- Steuber T. "Skeletal growth rates of Upper Cretaceous rudist bivalves: implications for carbonate production and organism-environment feedbacks" 2016
- Steuber T. et Löser H. "Species richness and abundance patterns of Tethyan Cretaceous rudist bivalves (Mollusca: Hippuritacea) in the central-eastern Mediterranean and Middle East, analysed from a palaeontological database" 2000
- Steuber T., Scott R. W., Mitchell S. F. and Skelton P. W. "Stratigraphy and diversity dynamics of Jurassic-Cretaceous Hippuritida (rudist bivalves)" 2016
  
- Stone J. R. and Telford M. "Using critical path method to analyse the radiation of rudist bivalves" 1999
  
- Stössel I. P. "Rudists and Carbonate Platform Evolution: the Late Cretaceous Maiella Carbonate Platform Margin, Abruzzi, Italy" 1968
  
- Swinburne N. H. M. "The extinction of the rudist bivalves" 1990
  
- Tanguy J. "La biodiversité et les liens de parenté" 2015
  
- Tarlao A. "Le rudiste : morfologia, sistematica e paleogeografia nell'ambito Tetideo" 2019
  
- Taylor J. D., Kennedy W. J. and Hall A. "The shell structure and mineralogy of the bivalvia" 1969
- Taylor J. D., McKinney F. K. "The premier North American Maastrichtian bryozoan fauna: Coon Creek, Tennessee" 2016
  
- Teichert S. et al. "A possible link between coral reef success, crustose coralline algae and the evolution of herbivory" 2020

- Théobald N. et Gama A. "Éléments de paléobiologie" 1969
- Tomas S. et al. "Late Hauterivian coralline algae (Rhodophyta, Corallinales) from the Iberian Chain (E Spain). Taxonomy and the evolution of multispore reproductive structures" 2006
- Toucas A. "Études sur la classification et l'évolution des Hippurites" 1903
- Toucas A. "Études sur la classification et l'évolution des Radiolitidés" 1907 (texte et planches en 2 ouvrages)
- Toucas A. "Mémoire sur les terrains crétacés des environs du Beausset (Var)" 1873
- Toucas A. "Révision de la craie à Hippurites" Bulletin de la société géologique de France 1896
- Troya Garcia L. "Rudistas (Hippuritida bivalvia) del Cenomaniense-Coniacense (Cretacico superior) del Pirineo meridional-central paleontologia y bioestratigrafía" 2015
- Troya L., Lucena G. et al. "Catálogo de los bivalvos rudistas del Santoniense inferior de la Formación La Cadière d'Azur (cuena de Le Beausset, Sudeste de Francia) del Museu de Ciències Naturals de Barcelona" 2018
- Troya L., Lucena G. et al. "Rudists from the Moulin de la Roque section and other Santonian outcrops of La Cadière d'Azur formation (le Beausset basin, SE France) housed in the MCNB paleontological collections" 2018
- Trueman E. R. "The Structure, Development, and Operation of the Hinge Ligament of *Ostrea edulis*" 1951
- Tsan-hsun Y. "Étude de la faune du Tithonique coralligène du Gard et de l'Hérault" 1931
- Tucker M. E. et Wright V. P. "Carbonate Sedimentology" 1990
- Tunis G., Ozer S., Sasaran L. et Tarlao A. "The state of the knowledge of the genus Pseudopolyconites" 2013
- Vennin E., Barrier P., Molina E. Soudet H. "Distribution des bioconstructions et des bio-accumulations en réponse aux variations de l'accommodation stratigraphique a partir de l'exemple de la formation Simsima d'âge maastrichtien du Jabal Rawdah (Ornan)" 2000
- Vicens E. et al. "A New Early Campanian Rudist Fauna from San Luis Potosi in Mexico and Its Taxonomic and Stratigraphic Significance" 2010
- Videt B. "Dynamique des paléoenvironnements à huîtres du Crétacé Supérieur nord-aquitain (SO France) et du Mio-Pliocène andalou (SE Espagne) : biodiversité, analyse séquentielle, biogéochimie" 2004
- Voigt S. Hay W. W. "Biogeographic distribution of late Early to Late Cretaceous rudist-reefs in the Mediterranean as climate indicators" 1999
- White C. A. "New cretaceous fossils from California" 1885
- Whitfield R. P. "Descriptions of species of Rudistae from the Cretaceous rocks of Jamaica, W.I., collected and presented by Mr. F.C. Nicholas" 1897
- Wilson J. L. "Carbonate Facies in Geologic History" 1975

- Yanin B. T. "Les rudistes du Jurassique et du Crétacé (Stratigraphie et géographie)" 1989 (en langue russe)
- Yonge M. "Form, habit and evolution in the chamidae (bivalvia) with reference to conditions in the rudists (hippuritacea)" 1967
- Zittel K. A. "Grundzüge Der Paläontologie (Paläozoologie)" 1903
- Zittel K. A. "Die Bivalven der Gosaugebilde in den nordöstlichen Alpen: Beitrag zur Charakteristik der Kreideformation in Österreich" 1864
- Eighth International Congress on rudists "*cretaceous rudists and carbonate platforms*" 2008
- Ninth International Congress on Rudist Bivalves " *Rudist bivalves in Jamaica: from Barrett and Sawkins to Chubb, by Simon F. Mitchell and Sherene James-Williamson, Lower Cretaceous rudists of the Benbow Inlier, central-north Jamaica by Simon F. Mitchell and Rupert Green, Campanian and Maastrichtian rudists of Central and western Jamaica, by Simon F. Mitchell, Gavin Gunter and Jason Fisher*" 2011

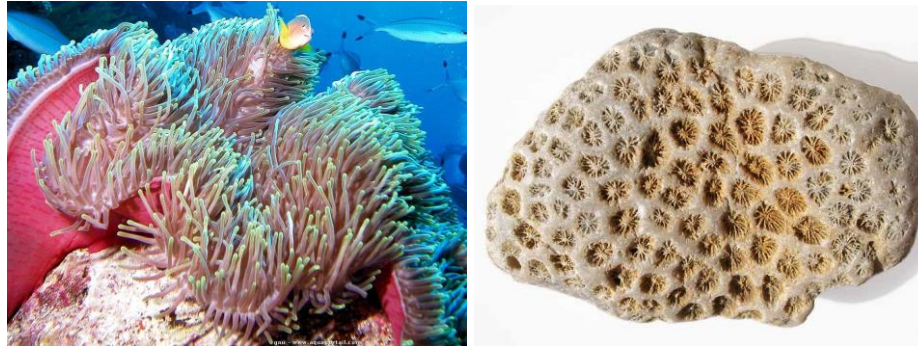


## LEXIQUE ILLUSTRÉ

### A

#### Anthozoaires

Ils font partie de la classe des Cnidaires (qui regroupe les animaux aquatiques possédant une symétrie radiale et des nématocystes ⇒ cellules capables de lancer un harpon urticant pour attraper des proies). Les anémones de mer et les coraux font partie des anthozoaires.



L'anthzoaire, anémone de mer géante (Photo Aquaportail <https://www.aquaportail.com/definition-4270-anemone-de-mer>) et corail fossile du Jurassique (Photo [fossilesboulonnais.free.fr](https://fossilesboulonnais.free.fr))

#### Apex

Correspond à la partie sommitale des coquilles des mollusques. Chez les rudistes et principalement les Hippuritidae, l'apex est la partie la plus pointue de la valve inférieure qui fixe l'animal au substrat.



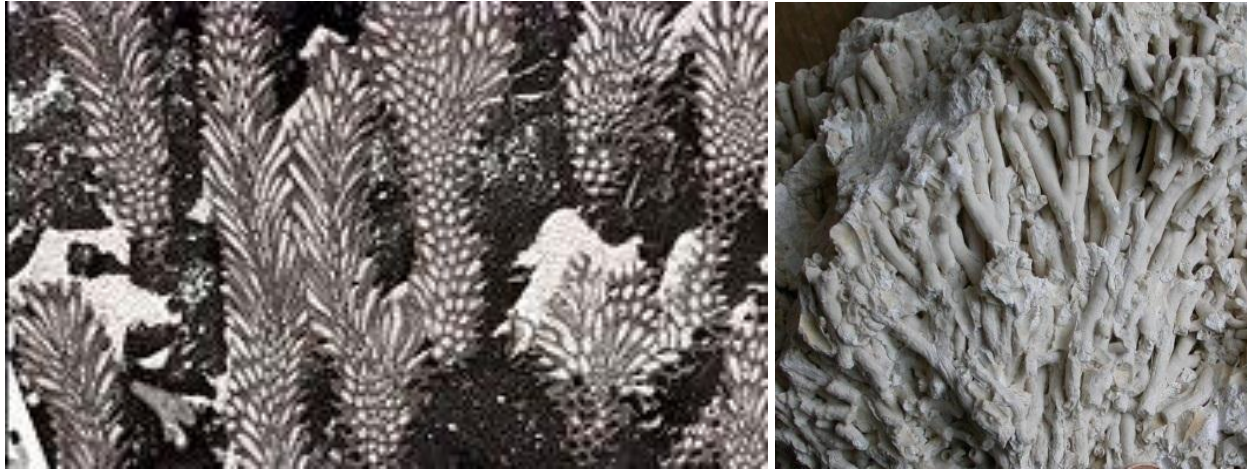
### Autochtone

Un animal autochtone est un animal qui est issu du sol même où il habite.

### **B**

### Bafflestone

Les organismes constructeurs brisent l'énergie du milieu de dépôt ce qui conduit à la sédimentation entre ces organismes de grains plus fins qu'attendus dans cet environnement de forte énergie.



Faciès de type Bafflestone, (à gauche schéma *Axel Munnecke, Geozentrum Nordbayern*), à droite photo extraite de B. W. Lauridsen et al. "*Cold-water Carbonates at high palaeolatitudes from the Palaeozoic to the Recent - Combining outcrops studies with cores studies and geophysical imaging. Field Seminar Guidebook*" 2014)

### Benthique

Adjectif dérivé du mot Benthos, terme qui qualifie les organismes qui vivent au fond de l'eau.



Organismes benthiques : Ophiures actuelles (Photo © 2005 École des Quatre Moulins, Brest) et Ophiures fossiles du Jurassique de Solnhofen (Photo tirée du site [vertebresfossiles.free.fr](http://vertebresfossiles.free.fr))

### Biocénose

La biocénose, aussi appelée communauté, correspond à l'ensemble des êtres vivants (animaux, végétaux, champignons, bactéries, etc.) établis dans un même milieu, ou biotope. Ensemble, la biocénose et le biotope forment un écosystème. (Futura planète). Quand cette communauté est fossile, on parle de paléobiocénose.



**Biocénose actuelle (Photo [IZOOM.ME](https://www.izoom.me))**



## **Bioclastique**

Ce qui est bioclastique désigne un sédiment qui contient des résidus, voir quelques organismes fossiles entiers noyés au milieu de débris, que ces éléments aient été transportés ou non. On parle alors de roche bioclastique ou biodétritique dans le cas d'agglomérats (Aquaportail).



**Calcaires bioclastiques , Lumachelle à gauche (photo Aquaportail) et calcaire coquiller à droite (photo Wikipédia)**

## **Biogénétique**

Qui engendre la vie ou la favorise.

## **Biosynthèse (Biosynthétisé)**

La biosynthèse consiste en une formation et production d'un corps composé chimique par un organisme vivant, généralement par catalyse d'une enzyme (Aquaportail)

## **Biotope**

Un biotope correspond à un milieu de vie délimité géographiquement dans lequel les conditions écologiques (température, humidité, etc.) sont homogènes, bien définies, et suffisent à l'épanouissement des êtres vivants qui y résident (appelés biocénose), avec lesquels ils forment un écosystème (Futura planète).

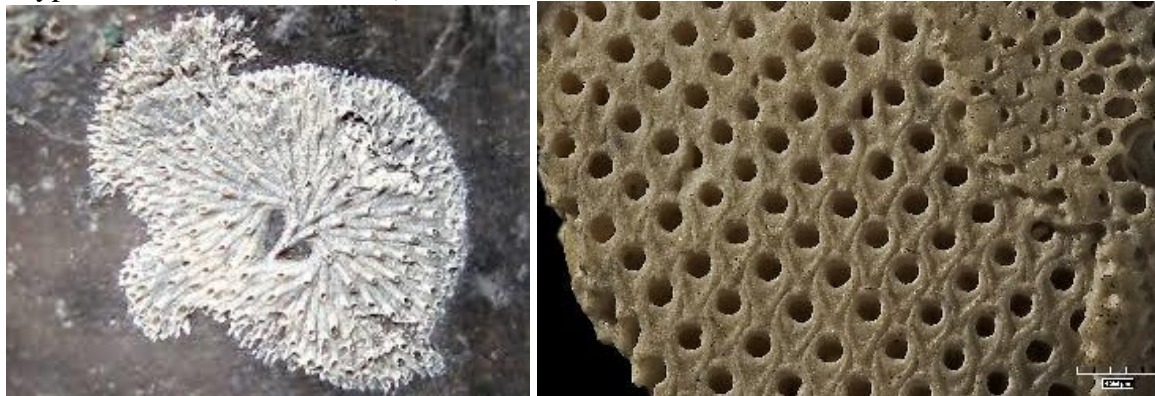




**Biotope actuel à Posidonies en Méditerranée (Photo © P. Lelong) et reconstitution d'un biotope du Précambrien terminal (dessin extrait de Vannier J. "*Les premiers écosystèmes complexes*" 2019)**

### Bryozoaire

Les bryozoaires forment des colonies ressemblant à des algues. Les organismes qui composent ces colonies sont constructeurs; la prolifération régulière des individus zoés (zoécies) forme une colonie (zoarium) de forme variable (cylindrique, branchue, lamellaire). On compte 25 000 espèces fossiles (Les sous-groupes Trepostomes, Cyclostomes, Cryptostomes et Cheilostomes).



**Genre Rosacilla bryozoaire du Jurassique à gauche (Photo Fossiles du Boulonnais) et genre Eschara bryozoaire du Santonien (Photo MNHN)**

### Byssus

Le byssus (du grec *bussons*, "lin fin") est l'ensemble de filaments qui permet à certains mollusques bivalves comme la moule de se fixer à un support. Ces fibres à base de protéines sont synthétisées par la glande byssogène (ou glande du byssus).



Mise en évidence du byssus (filaments jaunes sur la photo) de la moule (© F. André)

C

### Calcisponge

Les Calcisponges, littéralement "éponges calcaires", sont exclusivement marines des eaux peu profondes et sont fixées sur un substrat dur. Leur taille varie généralement entre 10 et 15 centimètres. Leur squelette est constitué de spicules calcaires ou d'une masse calcaire continue. Ces invertébrés ont contribué de façon importante à la formation de récifs à la fin du Crétacé.



Empilement de calcisponges du genre *Stomatopora* globuleux dans le Silurien du Gotland (Photo © P. A. Bourque, université de Laval) et calcisponge de l'espèce *Actinostroma kiliani* du Crétacé (Photo écomusée Sainte-baume)



## Coalescence

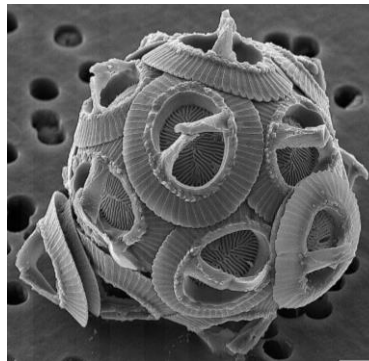
Le terme de coalescence vient du latin *coalescere* qui signifie s'unir et croître avec. Il peut s'agir de l'union de deux organismes (des rudistes par exemple) qui peuvent vivre habituellement séparés l'un de l'autre.



Biostrôme du campanien d'Oman à *Vaccinites vesiculosus* édifié par coalescence d'une multitude d'individus (Photo extraite de Schumann et Steuber "*Rudisten - Erfolgreiche Siedler und Riffbauer der Kreide-Zeit*" 1997)

## Coccolithophores

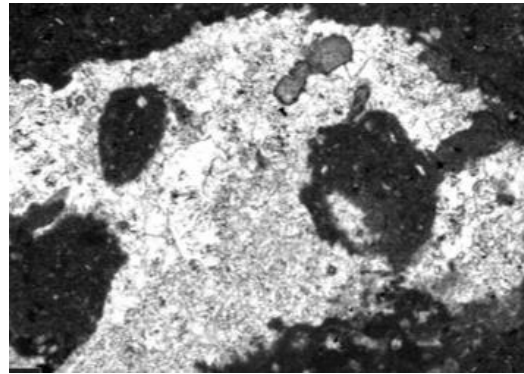
Ce sont des organismes qui vivent dans le fond des océans. Du phytoplancton (voir définition) minuscule, mais dont le rôle apparaît fondamental, tant dans la chaîne alimentaire que dans le processus de fixation du carbone. Les coccolithophores sont des micro-algues couvertes de petites écailles calcaires qui jouent un rôle central dans le cycle du carbone (voir définition) des océans.



*Gephyrocapsa oceanica*, une espèce de coccolithophore au microscope électronique. Les pièces rondes qui forment la coccosphère sont appelées coccolithes. (© Wikimedia, CC by-sa 2.5)

## Cryptalgale

Qualifie des formations élaborées par des organismes calcaires micro-incrustants tels les *Lithocodium aggregatum* et les *Bacinella irregularis*. Ces structures alternaient avec celles dominées par les rudistes.



*Lithocodium aggregatum*, élément d'une structure cryptalgale, vu au microscope (Photo extraite de Schlagintweit F. et al. "*New insights into Lithocodium aggregatum Elliott 1956 and Bacinella irregularis Radoibit 1959 (Late Jurassic-Lower Cretaceous): two ulvophycean green algae (?Order Ulotrichales) with a heteromorphic life cycle (epilithic/euendolithic)*" 2010)

### Cyanobactérie

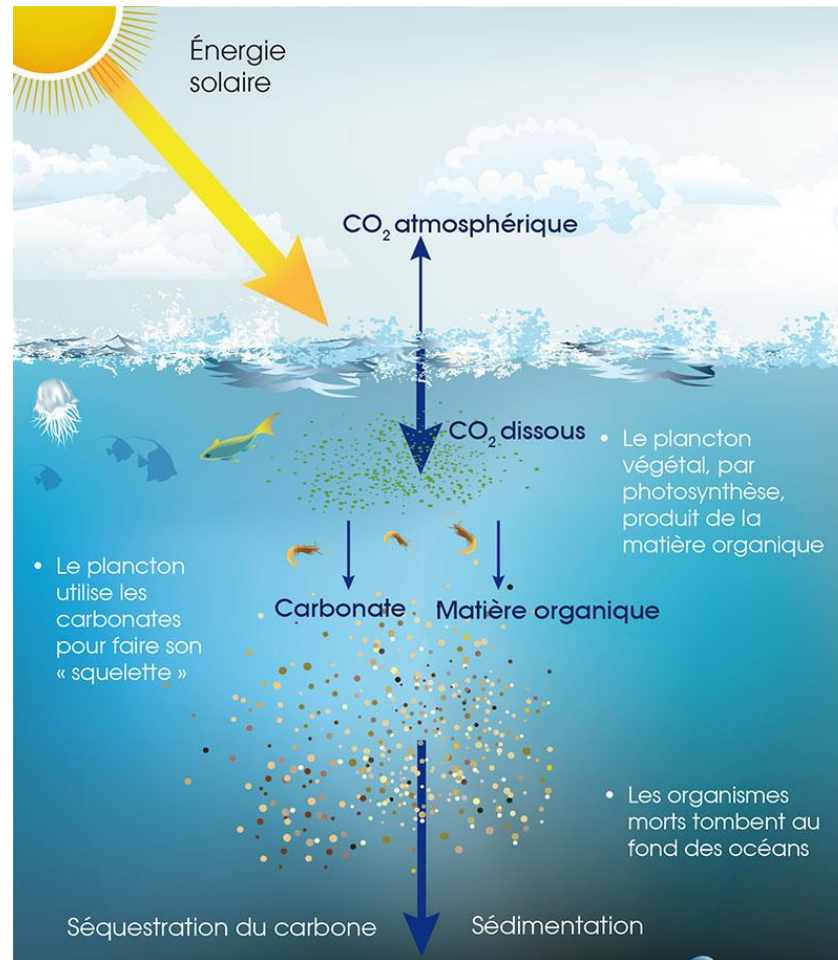
Les cyanobactéries (*Cyanobacteria*), aussi appelées cyanophycées (*Cyanophyceae*), sont une sous-classe de bactéries (procaryotes), autrefois appelées "algues bleues". Elles réalisent la photosynthèse oxygénique et peuvent donc transformer l'énergie lumineuse en énergie chimique utilisable par la cellule en fixant le dioxyde de carbone (CO<sub>2</sub>) et en libérant du dioxygène (O<sub>2</sub>). Elles ont contribué à la création du premier puits de carbone et à rendre les océans moins acides en s'organisant en colonies fixées (Stromatolithes) capables de produire du calcaire.



Stromatolithe du Précambrien (Photo Science nature) et Cyanobactérie responsable de son édification (©*pierre.Roger*)

### Cycle du carbone

Le cycle du carbone est un cycle biogéochimique qui correspond à l'ensemble des échanges de carbone sur la planète. Les principaux processus géochimiques se déroulant lors du cycle du carbone sont : La dissolution et la fixation en carbonate de calcium, la sédimentation et la fossilisation, le volcanisme, la combustion de combustibles fossiles.



L'océan et le cycle du carbone (Schéma de [www.ocean-climate.org](http://www.ocean-climate.org))



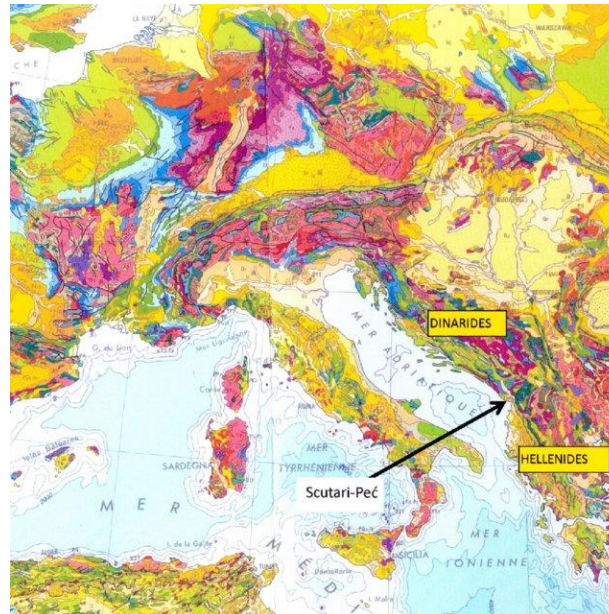
## D

### Détritivore

Littéralement : qui se nourrit de débris, de débris organiques. Un organisme détritivore, ou saprophage, a le régime alimentaire des espèces qui s'alimentent de débris organiques d'animaux et/ou de végétaux (nécromasse). Les détritivores contribuent à la décomposition des matières organiques pour d'autres organismes plus petits tels que champignons, bactéries et autres décomposeurs. Les détritivores sont une partie importante des écosystèmes car ils contribuent à la décomposition et au recyclage des nutriments (Cf. Aquaportail)

### Dinarides

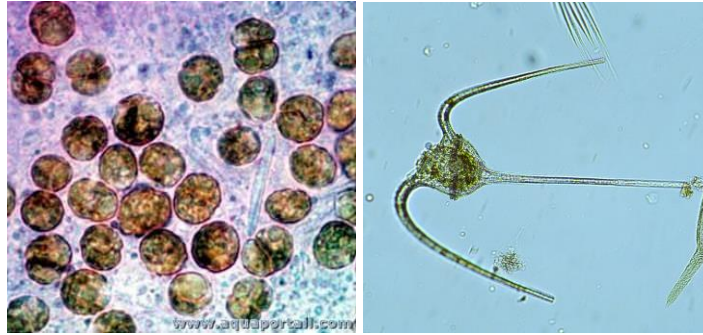
Les Dinarides, qui doivent leur nom au mont Dinara (1 830 m), en Croatie, correspondent à la partie principale de la péninsule balkanique en façade des mers Adriatique et Ionienne, c'est-à-dire à l'ancienne Yougoslavie, à l'Albanie et à la Grèce.



Localisation des Dinarides sur la carte géologique partielle de l'Europe (Carte de Charvet J. extraite de "*Le développement géotectonique des Dinarides : évolution des idées et apport des équipes françaises*" 2013)

### Dinoflagellés

Un dinoflagellé est un organisme phytoplanctonique des eaux marines ou saumâtres tempérées et chaudes. Les dinoflagellés possèdent deux flagelles, de compositions et de fonctionnalités différentes, qui assurent leurs mouvements. Certaines espèces sont symbiotiques (voir définition) avec une symbiose avec des protistes, ou des invertébrés marins: éponges, coraux, vers plats... Leurs organismes perdent alors leurs plaques de cellulose et deviennent des globules sphériques dans leurs cellules hôtes. Elles sont alors appelées zooxanthelles (voir définition), elles ont perdu leur mouvement rotatoire (Cf. Aquaportail).

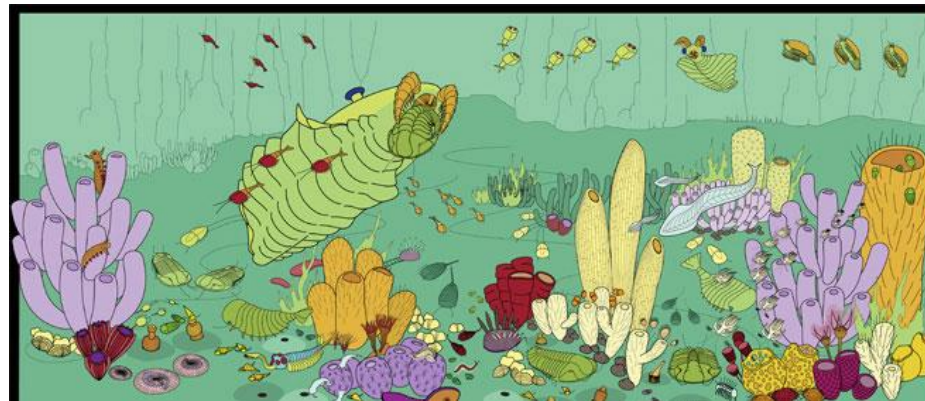


Dinoflagellés en symbiose et dinoflagellé non symbiotique avec ses flagelles vus au microscope (Photos Aquaportail et Plancton du monde)

## E

### Écosystème

Il s'agit d'un ensemble d'être vivants qui vivent au sein d'un milieu ou d'un environnement spécifique et interagissent entre eux au sein de ce milieu et avec ce milieu. L'écosystème est un milieu physiquement délimité, constitué de ses deux composantes indissociables : Le biotope et la biocénose.



Reconstitution d'un écosystème fossile du Cambrien (faune d'Édiacara) (site "The Burgess shale")

### Exosquelette

L'exosquelette, ou cuticule, est l'enveloppe dure externe d'un arthropode (crustacé, insecte, arachnide...). Il protège l'animal et sert d'accroche aux muscles, permettant les mouvements, comme le squelette interne des vertébrés (Cf. Futura planète).  
la présence d'un exosquelette implique une croissance discontinue générée lors de mues, exposant l'animal aux prédateurs lors de l'exuviation, et demande une dépense d'énergie supérieure pour synthétiser la cuticule ou la carapace (Cf. Bailenger J. "*Évolution de l'organisation animale*" 2001)



Mue d'un exoqueuelette du trilobite *Acidapsis coronata* (©Harriet Drage. Université de Lausanne)

### Extrusion

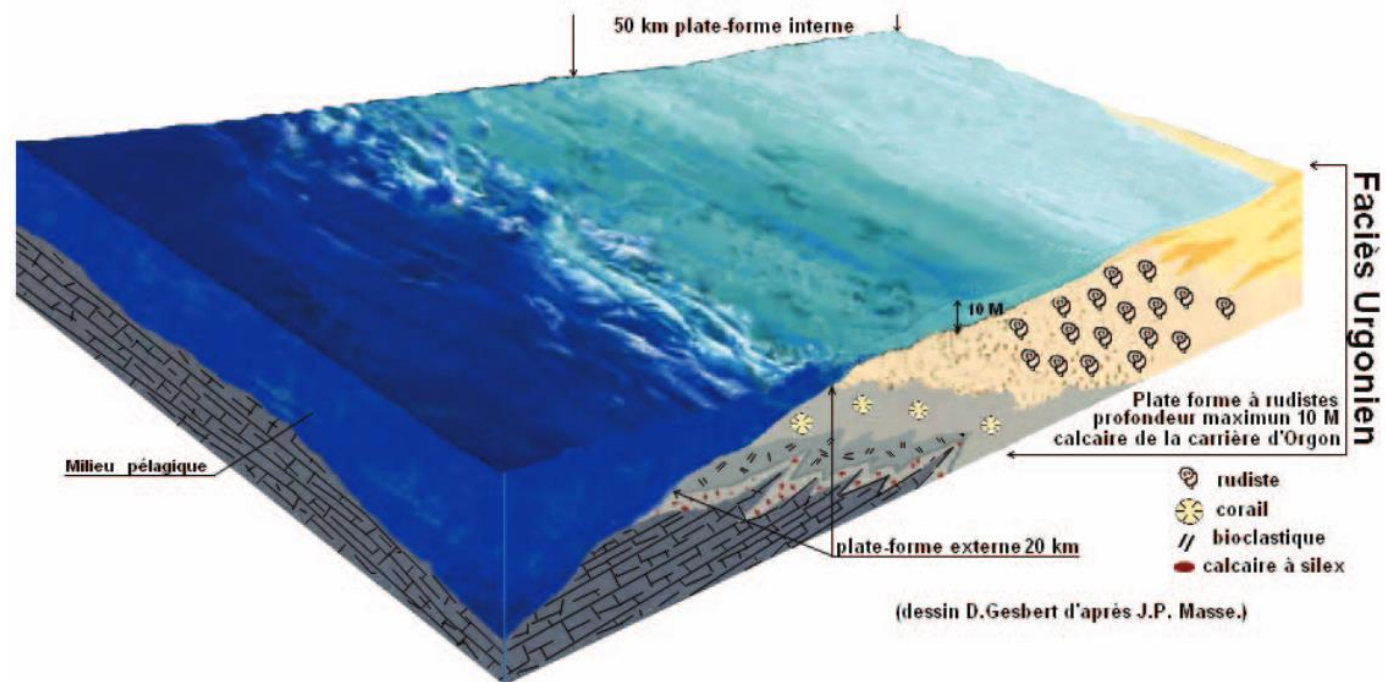
D'ordinaire ce terme est utilisé pour définir un procédé de fabrication thermodynamique. En géologie il sert à désigner les émissions de laves par écoulement, c'est-à-dire la manière pour une matière de sortir d'une structure différenciée. Le fait que l'hypothèse qu'une partie du manteau des rudistes (famille Hippuritidae) puisse sortir de la coquille de l'animal à des fins de photosynthèse correspond à cette vision de l'extrusion.

### **F**

### Faciès

L'aspect et la composition d'une roche constituent son faciès. Cette notion géologique, strictement descriptive, permet au stratigraphe de reconnaître et classer les roches sédimentaires.

Le faciès est caractérisé par les propriétés visibles sur le terrain : lithologie, faune. Cette notion est souvent étendue à l'échelle microscopique (microfaciès), voire géochimique. Grâce à la reconnaissance du faciès, le stratigraphe peut mettre en œuvre le principe de continuité qui consiste à admettre qu'une couche est de même âge en tout point (Cf. Encyclopaedia Universalis, rubrique "Stratigraphie"), on parle par exemple de "Faciès urgonien" pour désigner un faciès sédimentaire calcaire du Crétacé inférieur.



Reconstitution d'une plate-forme urgonienne avec son profil sédimentaire et la détermination du faciès urgonien (Dessin Gerbert D. d'après Masse J-P)

### Faune connexe

Il s'agit d'une faune qui a un rapport étroit avec une autre faune. La faune connexe des rudistes détermine les organismes qui sont en rapport avec les rudistes dans un biostrome (échinodermes, bivalves, spongiaires etc.)

### **H**

### Hémipélagique

Qualifie un dépôt sédimentaire marin constitué de particules détritiques fines et d'organismes pélagiques (voir définition). Le domaine hémipélagique est une zone plus profonde où se mêlent des micrites à organismes planctoniques et des silts (voir définition) bioclastiques provenant de la bordure néritique. L'action des courants y est importante : ils étalent et accumulent les matériaux carbonatés en séquences de comblement.

### **Hétérodonte**

Chez les invertébrés, hétérodonte désigne un trait caractérisé par la présence de dents de tailles différentes dans la plaque à charnière, qui fait partie des bivalves.

### **Hydrozoaire**

Classe de Cnidaires, Cœlentérés à cavité gastrique simple, et à symétrie d'ordre 4. Le cycle comprend des formes polypes (forme végétative fixée, reproduction asexuée) et des formes méduses (forme libre et nageuse, reproduction sexuée, méduse craspédote avec voile et 4 bras périphériques). On distingue l'ordre des hydriaires (hydre) et l'ordre des hydrocoraliaires (millépore). Opposé à anthozoaires et scyphozoaires. (Cf. dictionnaire des sciences animales – Cirad).





Fossiles d'hydrozoaires, des méduses du Kimméridgien (© 2016 Monique et Gérard Sirven - Université de Lyon)

## I

### Isomorphe

Qui affecte la même forme cristalline. En minéralogie On parle de minéraux isomorphes pour des minéraux qui ont la même structure cristalline, mais qui ont des compositions chimiques différentes.

## L

### Lithologie

Nature des roches formant une couche géologique. Par extension : Branche de la géologie qui étudie la composition des sédiments ou des roches, comprenant les caractéristiques physiques et chimiques, telles que la couleur, la composition minéralogique, la dureté ou la taille des grains.

### Lophophore

Un lophophore est un organe doté de tentacules ou de filaments qui collecte les aliments ou qui sert à la respiration. Ces organes hydrostatiques sont des organes coronaires (disposés en couronne) ou en forme de bras recouverts de tentacules, qui appartiennent avant tout à l'appareil nutritionnel. Ils sont également appelés tentacules. Les lophophores ne se trouvent que dans les organismes aquatiques.

## M

### Madréporaire

Terme se rapportant au madrépore, animal à squelette calcaire vivant souvent en colonies (coraux). Les madrépores forment un ordre de Cnidaires anthozoaires : les madréporaires, aujourd'hui plutôt dénommé sous le terme de scléractiniaires. Les madrépores sont soit des polypes solitaires soit des polypes coloniaux (Cf. Futura planète).



***Diplocoenia vongohensis*, un madrépore colonial du Jurassique et un madrépore colonial actuel de Nouméa (Photos MNHN et Vie sous-marine.photo)**

## Marge passive

En géologie et tectonique des plaques, la marge passive désigne une zone de transition entre une croûte continentale et une croûte océanique au sein de la même plaque. La marge passive débute au niveau du continent par un plateau continental (non abyssal) dont la largeur n'excède pas 100 km et dont la profondeur ne dépasse pas 200 m, elle se poursuit par le talus continental qui est une zone de rupture de pente qui descend sur une largeur moyenne de 45 km à une profondeur abyssale de 4000 m et se termine par le glacis continental où la pente est plus douce jusqu'aux limites des plaines de profondeurs océaniques abyssales, les plaines abyssales situées à 5000 m de profondeur. Les marges passives sont asismiques (Cf. Aquaportail).

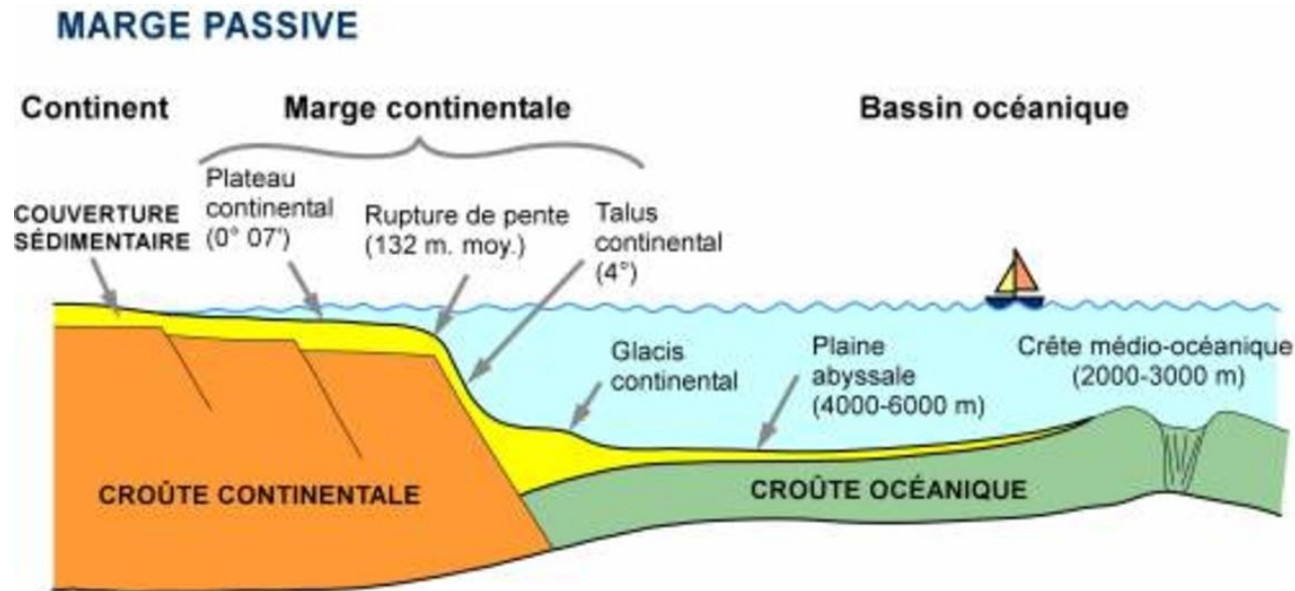


Schéma d'une marge passive (Source Planète-Terre / Pierre-André Bourque)

## Membraniporiforme

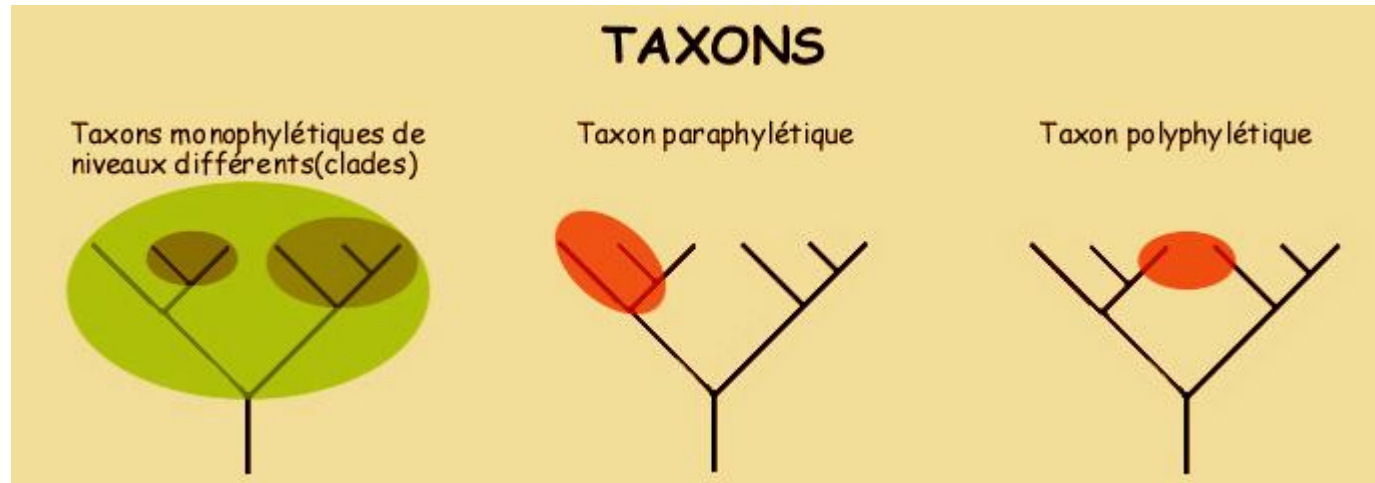
Ce terme qualifie très spécifiquement les colonies de bryozoaires encroûtants, habituellement unilamellaires, dont la partie basale est partiellement ou totalement calcifiée, et qui recouvrent aussi bien des substrats rigides que flexibles. L'exemple-type en est *Membranipora membranacea*, colonie en lame unique calcifiée qui peut se développer sur un support flexible comme les thalles de laminaires (Cf. Données d'Observations pour la Reconnaissance et l'Identification de la faune et la flore Subaquatiques).



**Membranipora membranacea, un bryzoaire encroûtant membraniporiforme (Line.17qq.com © 2010-2021)**

## Monophylétique

Se dit des groupes zoologiques ou botaniques que l'on considère comme dérivés d'une seule espèce primordiale, d'un ancêtre commun. Un groupe monophylétique désigne un ensemble de taxons (voir la définition) partageant une synapomorphie, c'est-à-dire le groupe regroupant une espèce ancestrale unique ainsi que la totalité de ses descendants.



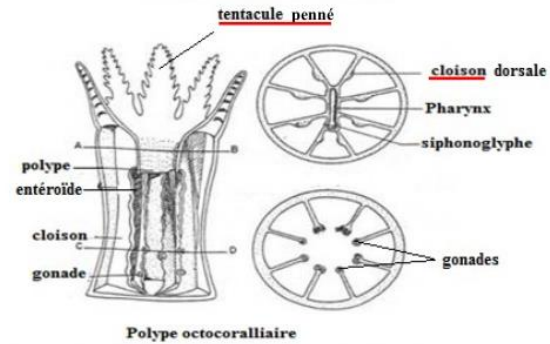
Représentation schématique des taxons monophylétiques, paraphylétiques et polyphylétiques ([davjol.free.fr](http://davjol.free.fr))

## O

### Octocoralliaire

Un octocoralliaire est un membre de l'embranchement des cnidaires et de la classe des anthozoaires Octocorallia, caractérisé par 8 tentacules pennés entourant la bouche du polype. On parle alors de *corail mou* ou alcyonaire. Les octocoralliaires sont à différencier des coraux durs et anémones de mer: les hexacoralliaires. Les octocoralliaires forment des colonies animales composées de nombreux polypes individuels (Cf. [Aquaportail](http://Aquaportail.com)).





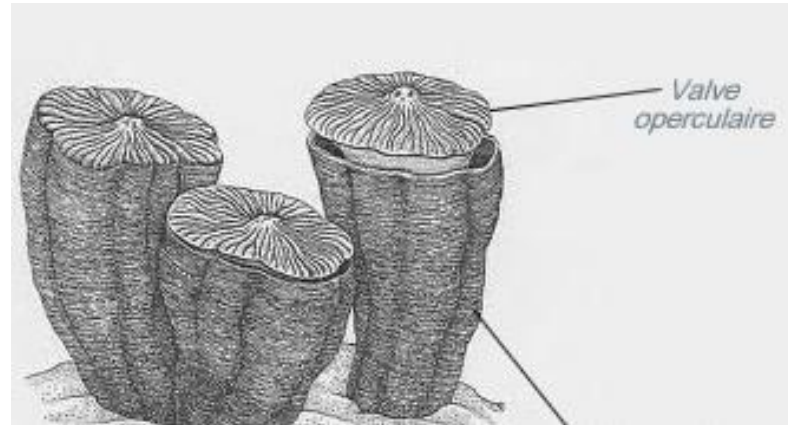
- ❑ **Symétrie double** (radiaire+bilatérale) **d'ordre 8** (8 tentacules pennés + mésentères)
- ❑ **Endosquelette de nature calcaire**



Schéma structurel d'un octocoralliaire ([slideshare.net](http://slideshare.net)) et octocoralliaire actuel du genre *Maasella* (Photo Denisio 2014)

### Operculiforme

Qui a la forme d'un opercule, c'est-à-dire la forme d'un couvercle. Chez les gastéropodes, l'opercule, ou operculum, est une membrane cornée ou calcaire attachée au pied et qui permet de refermer l'entrée de la coquille. Chez les rudistes, c'est la valve supérieure qui fait office d'opercule. L'opercule agit comme un bouchon qui obture la coquille isolant le corps mou (cas des escargots terrestres ou marins et peut-être des ammonites) des prédateurs et/ou permet la circulation de fluides (comme chez les rudistes).



Localisation de la valve supérieure operculaire chez des rudistes de la famille de Hippuritidae (Schéma Source - © 2008 Musée central d'histoire naturelle de Naples, modifié)

### Orbitoline

L'orbitoline (ou Orbitolina) est un genre de foraminifère éteint, à test agglutiné, présent au crétacé entre le barrémien et le cénomanien. La Famille des Orbitolinidae apparaît au Jurassique et persiste jusqu'au Tertiaire. C'est un organisme benthique (voir la définition).



Plaque à *Orbitolina concava* du Cénomanien (Photo collections universitaires, Flickr) et coupe transversale d'*Orbitolina* de l'Aptien d'Oman (Photo extraite de Mathieu R. et al. "Manuel de micropaléontologie" 2011)

### Orthorhombique

Une forme orthorhombique est caractérisée par une géométrie cristallographique rectangulaire et par une base en forme de losange.

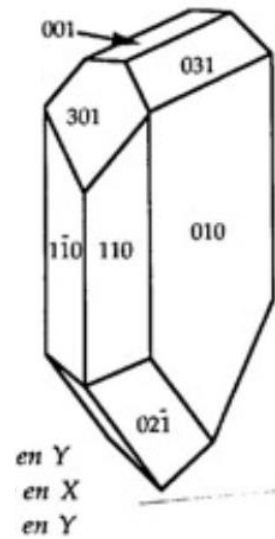
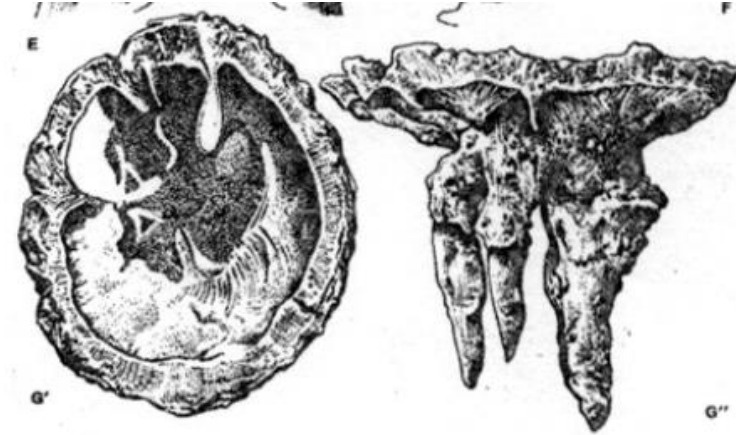


Schéma d'un cristal orthorhombique, l'Hémimorphite ([Web.ac-noumea.nc](http://Web.ac-noumea.nc)) et cristal orthorhombique de Danburite ([Le-comptoir-geologique.com](http://Le-comptoir-geologique.com))

## P

### Pachyodonte

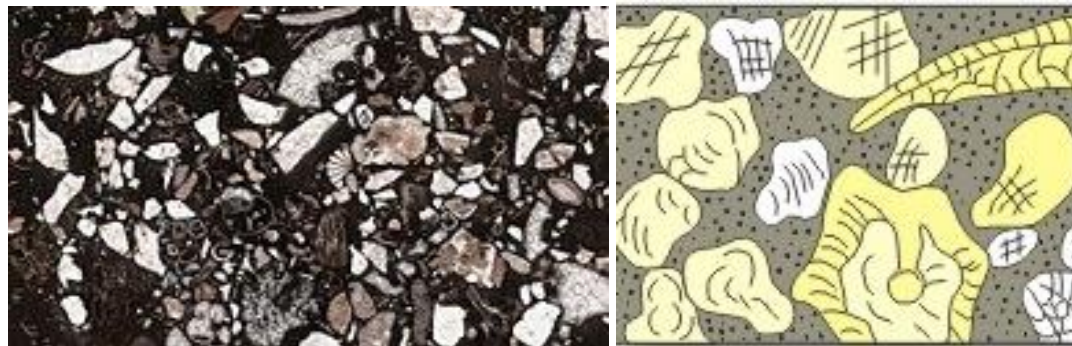
Qualifie une charnière de bivalve qui a 3 dents assez développées. Une charnière, dite pachyodonte (dent épaisse), est caractérisée par la présence de deux grandes "dents" et une fossette sur l'une des valves (la valve libre) et par deux "fossettes" et une dent sur l'autre valve (la valve fixée). Les dents d'une valve viennent s'insérer dans les fossettes correspondantes de l'autre. Ce type de charnière ne se rencontre que chez l'ordre éteint Hippuritida (Rudistes).



Charnière de type pachyodonte, valve fixe vue du dessus à gauche, valve supérieure vue de profil à droite (Dessin extrait de C. Langlois "*Bivalves : rudistes*" 2006)

### Packstone

Selon le système de classification de Dunham (Dunham, 1962), un packstone est défini comme une roche carbonatée supportée par le grain qui contient 1% ou plus de fraction de boue. Les packstones peuvent contenir des débris coquilliers d'organismes (bivalves, gastéropodes, échinodermes, foraminifères etc.).



Roche carbonatée à structure de type packstone, vue au microscope à gauche (GeoZentrum Nordbayern) et schématisation (Etrait de F. Boulvain "*Identification microscopique des principaux constituants des roches sédimentaires*" 2021).

## Paléobiote

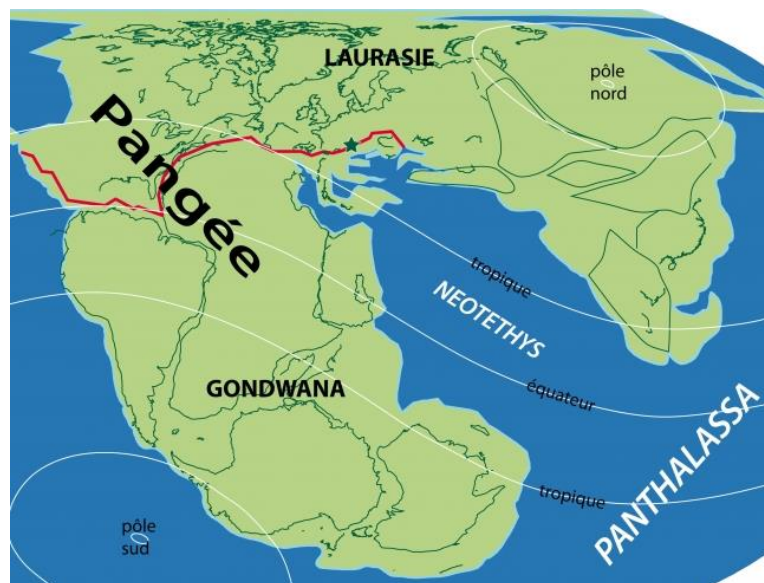
Un biote est un être vivant de l'environnement (plantes, animaux, champignons et autres). Le biote précise qu'une flore et une faune sont issues d'une région donnée, d'un habitat spécifique, terrestre ou aquatique, ou d'un biotope bien défini. Il est dit "Paléo" quand la flore ou la faune est fossile.

## Pangée

La Pangée est un unique continent qui existait à la fin du paléozoïque et qui s'est ensuite séparé il y a 200 millions d'années, en deux parties: La Laurasia au Nord et le Gondwana au Sud.

La partie Nord de la Pangée comprenait au début du Jurassique: l'Amérique du Nord, l'Europe et l'Asie formant la Laurasia; la partie sud, ou Gondwana était formée par l'Amérique du Sud, l'Afrique et la péninsule Arabique, l'Inde et l'Australie. Durant le secondaire et le tertiaire, l'Eurasie était séparée de l'Afrique par un océan, la Téthys ou Mésogée, occupant approximativement l'emplacement de la méditerranée. (Cf. Aquaportail).

Il s'est formé au Carbonifère de la collision de la Laurussia et du Protogondwana.



Le supercontinent Pangée au Jurassique inférieur, la ligne rouge représente la zone de fracture qui séparera le Gondwana de la Laurasia (Dessin Évolène Géo)

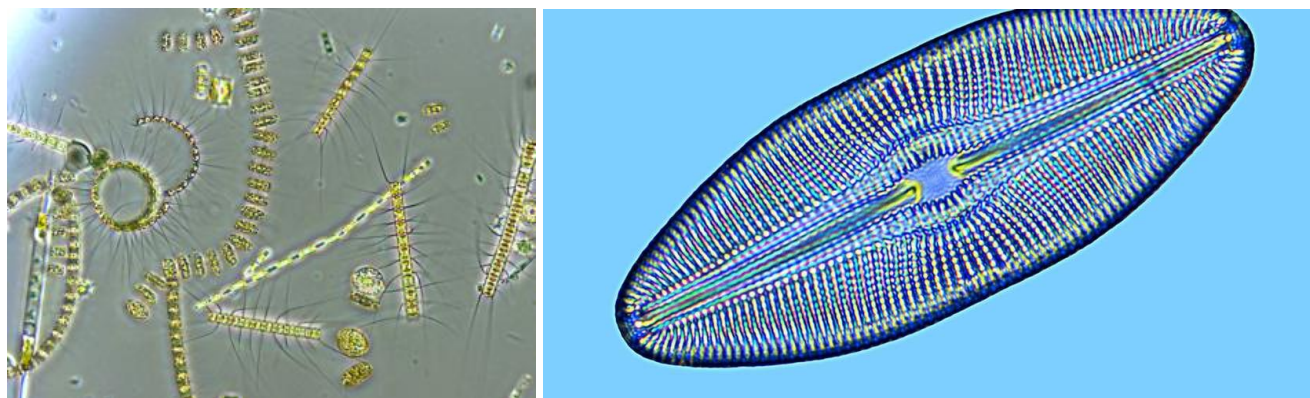
## Pélagique



Pélagique qualifie ce qui a rapport à la pleine mer, qui vit en haute mer. Qualifie ce qui concerne les milieux marins loin des côtes. Un Organisme ou une espèce pélagique, est un animal ou un végétal qui ne vit pas sur le fond mais qui nage et qui flotte en pleine mer, par opposition à Benthique (voir la définition).

### Phytoplancton

Le phytoplancton est constitué de l'ensemble des organismes unicellulaires présents dans les eaux de surface dans l'océan. Il est composé de cyanobactéries (voir définition), des bactéries douées de photosynthèse et de microalgues, principalement les diatomées, que l'on retrouve dans les eaux froides, et les dinoflagellés (voir définition), abondants dans les mers chaudes. Le développement du phytoplancton dépend en grande partie de la quantité de nutriments présents dans l'eau (phosphate, azote, fer, calcium...) mais il est aussi influencé par la salinité, la luminosité, la profondeur, de l'eau ou le vent et les saisons. (Cf. Futura Planète).



Communauté mixte de phytoplancton (NASA. Credits: University of Rhode Island/Stephanie Anderson) et diatomée principale composante du phytoplancton vue au microscope (© Crédit photo : Photo DR)

### Plancton

Le plancton identifie des organismes aquatiques, principalement microscopiques, qui vivent dans la colonne d'eau et incapables de nager contre un courant, flottants dans l'eau de mer ou l'eau douce jusqu'à 200 mètres de profondeur environ. Il est composé de zooplancton (animal) et phytoplancton (végétal). La plupart des espèces de plancton ont une taille inférieure à un millimètre; d'autres, cependant, sont plus grands, tels que les siphonophores, les cténophores et les méduses. La plupart des espèces sont transparents avec des irisations colorées. Les espèces de zooplancton de surface sont de couleur bleuâtre et les autres de couleur rougeâtre. Certains émettent une luminescence, comme le genre *Noctiluca* (Cf. Aquaportail).



Plancton vu au microscope (©Choksawatdikorn/Shutterstock) et *Noctiluca scintillans* (Photo [Wikimedia Foundation, Inc](#))

### Polymorphe

Littéralement : qui peut se présenter sous différentes formes. En minéralogie, s'applique à des minéraux de même composition chimique mais cristallisant dans des systèmes différents (ex:  $\text{CaCO}_3$  : calcite - aragonite).



Trois polymorphes du carbonate de calcium de gauche à droite : Aragonite, Calcite et Vatérite (Photos [Wikimedia Foundation, Inc](#))

### Polype

En zoologie, le terme de polype désigne une forme fixée des cnidaires, solitaire (hydre d'eau douce) ou coloniale (individus constituant les coraux). Les cnidaires sont des animaux aquatiques qui existent sous deux formes : les polypes lorsqu'ils sont fixés, et les méduses lorsqu'ils sont nageurs. Cependant, l'hydre n'existe que comme polype. De manière générale, le polype se présente sous une forme cylindrique fixée sur un substrat, avec une bouche à son sommet entourée, de tentacules (Cf. Futura santé)



Polypes actuels *Parazoanthus axinellae* (Photo [Wikimedia Foundation, Inc](#)) et association de trois polypes fossiles *Thecosmilia trichotoma* du Jurassique supérieur (photo & coll PCN)

## Protiste

Les protistes regroupent tous les organismes vivants unicellulaires caractérisés par la présence d'un ou plusieurs noyaux (eucaryotes). Ils ont des caractères de végétaux (présence de chloroplastes), ou d'animaux (se nourrissent de proies) et sont parfois à la fois végétaux et animaux. Ils forment un groupe paraphylétique (qui ne rassemble pas tous les descendants d'une espèce souche qu'il contient), et sont habituellement des protozoaires, des algues unicellulaires ou des fongiformes (moisissures visqueuses).



Protistes actuels du genre *Euglena* vus au microscope ([gnu-www.aquaportail.com](http://gnu-www.aquaportail.com)) et agglomérat de protistes *Sarcomastigophora* du Carbonifère ([Getty images](#))

## R

### Rhomboédrique

Qualifie la forme d'un rhomboèdre qui est un polyèdre (Solide limité de toutes parts par des polygones plans) à trois dimensions ressemblant au cube, excepté que ses faces ne sont pas carrées mais en forme de losanges.



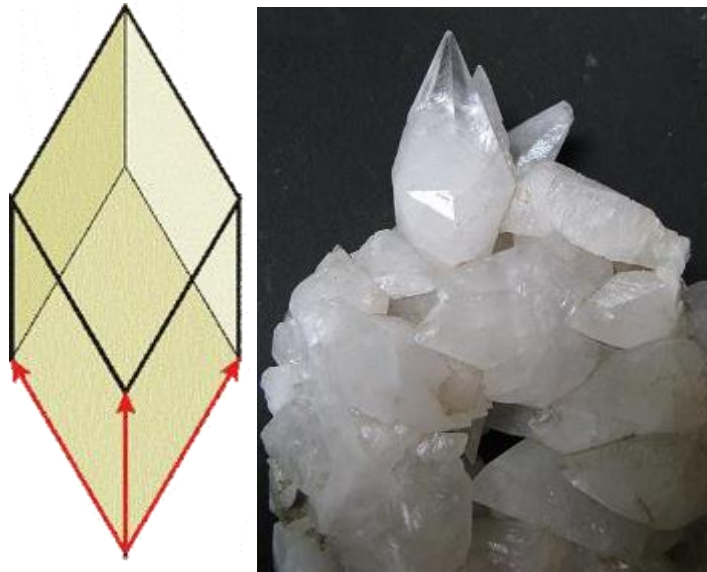


Schéma d'un cristal rhomboédrique de calcite et photo d'un scalénoèdre rhomboédrique de calcite (Geoforum)

## S

### Sessile

Un organisme sessile vit attaché, fixé directement au substrat, normalement dépourvu de pédoncule ou à pédoncule très court. L'organisme sessile est épibenthique (il vit au fond de l'eau sur le substrat).



## Silts

Le silt est un sédiment détritique meuble dont le diamètre du grain (granulométrie) est compris entre  $3,9\ \mu\text{m}$  et  $62,5\ \mu\text{m}$ . Ce sable fin, fait d'argile ou autre matériau, est transporté par l'eau courante et déposé sous forme de sédiment, en particulier dans un chenal ou un port. Cet anglicisme correspond au mot français "limon".



Silt sur les berges du Nil (© *Curriculum visions*)

## Stromatopore

Les stromatopores, forment un ordre d'invertébrés aquatiques vivant en colonie et constructeurs de récifs en particulier au Silurien et au Dévonien. Les paléontologues ont d'ailleurs longtemps cru qu'ils s'étaient éteints à la fin du Dévonien. Cependant des stromatopores fossiles ont été trouvés dans d'autres niveaux stratigraphiques allant du Cambrien à l'Oligocène. Ces invertébrés ont contribué de façon importante à la formation de récifs pendant le Paléozoïque, mais plus spécialement de l'Ordovicien au Dévonien ainsi qu'à la fin du Crétacé. (Cf. Wikipedia).

Les stromatopores, dont le nom grec signifie, lits avec des trous, sont des organismes présentant une structure feuilletée, perforée de canaux perpendiculaires. Ils produisaient un squelette externe composé de calcaire massif.

Tout comme leurs parentes, les éponges à corps mou actuelles, ils ne possèdent aucun organe. La nourriture transite par des ouvertures et des canaux vers des cellules digestives individuelles. D'autres cellules se chargent tout aussi individuellement de la distribution des nutriments (Cf. Fossilarium).

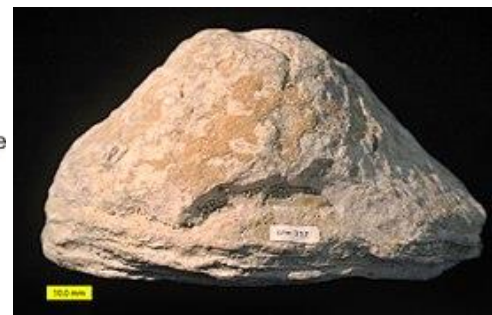
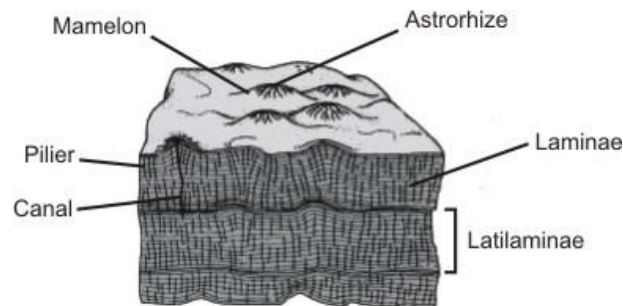


Schéma de la structure d'un stromatopore (*Coursgéologie.com*) et *Densastroma pexisumun* stromatopore du Silurien d'Estonie (© *Wikipédia*)

## Substrat

Éléments ou association d'éléments minéraux (pouvant inclure des éléments organiques), et/ou d'éléments végétaux, présentant des caractères physiques visiblement homogènes sur une certaine surface. L'accumulation d'enveloppes calcaires d'organismes morts peut entraîner, par exemple, la création d'un substrat dur sur lequel des organismes vivants peuvent se développer.



Mise en évidence d'un substrat rocheux de schistes et de grès (Photo Le Lu Stéphanie, © *Région Bretagne*)

## Symbiose

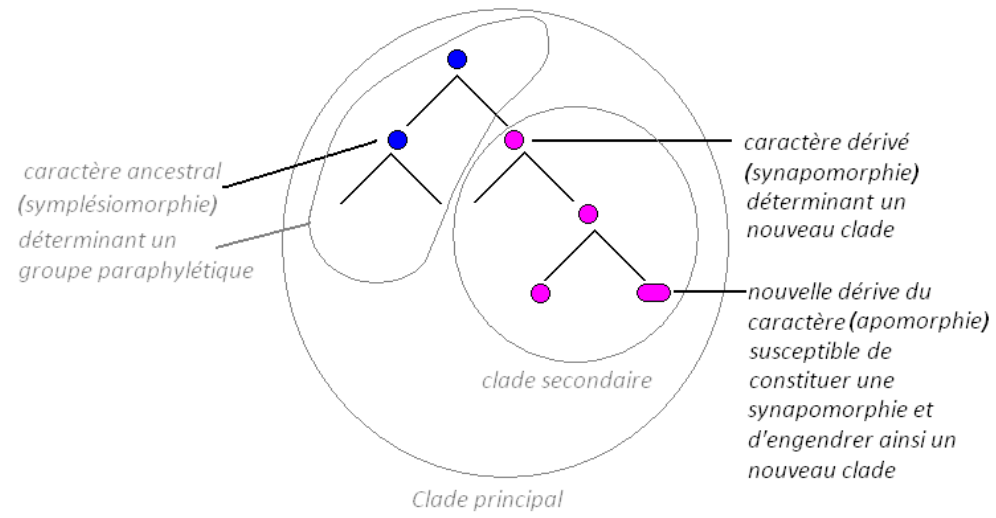
Une symbiose est une association durable de deux organismes différents ne pouvant pas vivre l'un sans l'autre. Chacune des deux espèces hétérosécifiques tire un bénéfice de cette relation. Cette interaction biologique étroite est à long terme. Les deux symbiotes, qui dépendent l'un de l'autre, peuvent être de natures très variées: animaux, végétaux, bactéries. Cependant On distingue les symbioses obligatoires (parfois appelées mutualisme), dans lesquelles l'un au moins des partenaires ne peut pas mener une existence indépendante, et les symbioses facultatives (parfois appelées coopération, voire mutualisme !!!), dans les autres cas. Il peut exister d'autres formes d'associations comme les carposes (Association dont un seul partenaire est bénéficiaire sans que l'autre soit pour autant spolié) et le symphorisme où un organisme vit durablement fixé sur un autre qui lui sert de substrat, sans qu'il y ait nécessairement transport (Cf. Bernier E. "*Les associations symbiotiques dans le milieu subaquatique*" 2001). L'espèce qui est fixée sur l'autre est qualifiée d'épibionte, cette association n'est pas sans rappeler celle des huîtres et des rudistes.



La plus célèbre des symbioses marines : Le poisson-clown et l'anémone de mer (ICI explora ©Sam Yeh / AFP via Getty Images)

## Synapomorphie

En phylogénétique, un caractère synapomorphique, ou synapomorphie, est un caractère dérivé (ou apomorphique), partagé par deux ou plusieurs taxons-frères. Le partage par au moins deux taxons (voir définition) certifie que la dérive du caractère n'est pas simplement contingente (aléatoire), mais est persistante et caractéristique de nouvelles espèces viables.



**Localisation de la synapomorphie au sein d'un clade (unité de base de la classification phylogénétique) principal et secondaire (Schéma de Sergelucas *Creative Commons Attribution*)**

# T

## Taxon

Un taxon correspond à une entité d'êtres vivants regroupés parce qu'ils possèdent des caractères en communs du fait de leur parenté, et permet ainsi de classer le vivant à travers la systématique. Ce groupe d'êtres vivants constitue une unité systématique d'un niveau hiérarchique donné (variété, espèce, genre, famille, classe, embranchement, etc.).

## Terrigène

Qui a été arraché à la terre par l'érosion ou entraîné par un cours d'eau. Qui provient de l'érosion des terres émergées, éléments d'origine continentale participant à la sédimentation marine.

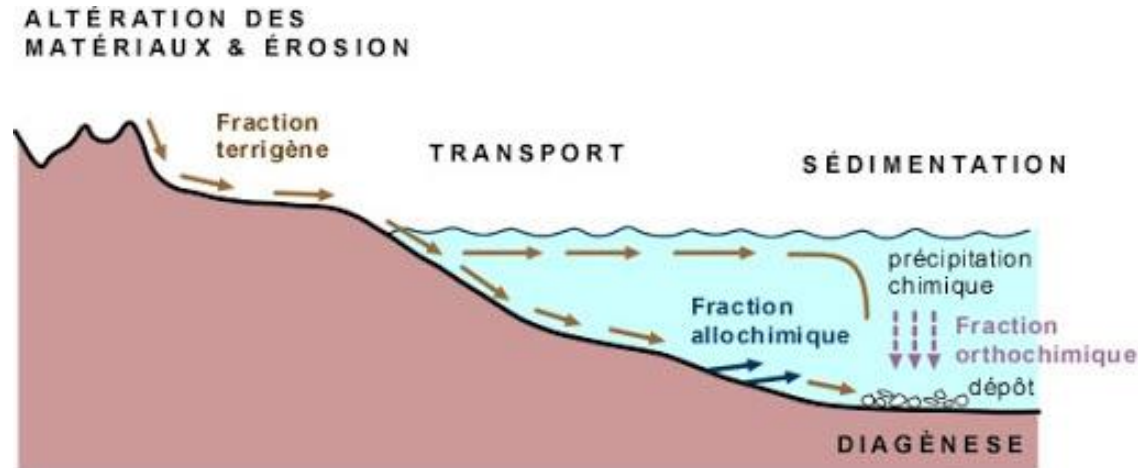


Schéma des apports terrigènes dans la sédimentation marine (Université de Laval [www2.ggl.ulaval.ca](http://www2.ggl.ulaval.ca))

## Tubicole

Se dit des animaux (vers, en particulier) qui vivent dans un tube calcaire qu'ils construisent eux-mêmes. Ces vers ont la particularité d'avoir leur corps à l'intérieur d'un tube. Fabriqué par le ver lui-même, ce tube peut être fait de calcaire, de sable agrégé, de chitine, ou d'autres matériaux accumulés par l'animal. Ce tube est fait d'un type particulier de collagène. Il est fixé au substrat, par exemple sur le sable, la vase, la roche et le corail. Les vers tubicoles possèdent généralement des filaments tentaculaires autour de leur bouche pour capturer les organismes planctoniques dont ils se nourrissent et pour respirer. Ils peuvent rétracter leurs "tentacules" à l'intérieur de leur tube s'ils se sentent menacés. Certaines espèces peuvent sortir de leur tube et se déplacer en dehors, d'autres y vivent fixés à l'intérieur et ne peuvent en sortir totalement.



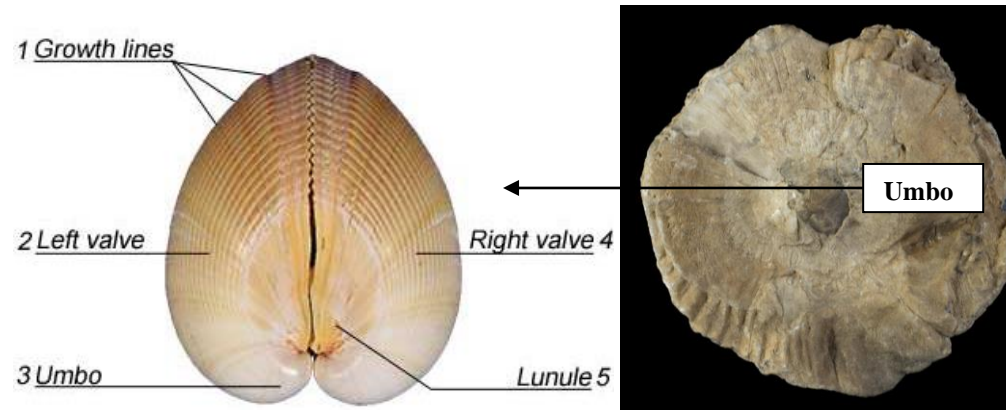


Ver tubicole actuel *Sabellaster magnifica* (Photo [marinhome](#)) et ver tubicole fossile *Cornulites serpularius* du Silurien (Geoforum "[Les fossiles dont on ne parle pas souvent](#)")

## U

### Umbo

L'umbo (pluriel umbones ou umbos, du latin *umbo*, "bosse, protubérance"), est l'extrémité saillante des valves d'un mollusque bivalve ou univalve. Cette protubérance souvent noueuse et arrondie se forme lorsque l'animal est jeune (prodissoconque), et la coquille de celui-ci s'agrandit radialement autour de cet umbo. Ce dernier est situé à proximité de la charnière. Il est généralement apparent car proéminent sur la valve. Lorsque ce n'est pas le cas, comme chez certaines moules, on le repère car il est situé au centre des lignes concentriques visibles sur la valve (Cf. Wikipedia).



Localisation de l'umbo chez un bivalve actuel (Naples seashell company © Amy Ferguson) et sur la valve supérieure du rudiste *Radiolites crassa* (Photo MNHN)

## W

### Wackestone

Un wackestone est défini comme une roche carbonatée possédant moins de 90% de boue plus de 10% de grains non jointifs.



Schéma d'une structure de type Wackestone (classification de Dunham) (Géologues prospecteurs "*Dictionnaire illustré de géologie*")

## Z

### Zooplancton

Le zooplancton est une partie du plancton (voir définition) composée d'organismes non photosynthétiques et/ou de nature animale. Il regroupe l'ensemble des animaux vivant en suspension dans l'eau. La plupart sont microscopiques et certains sont des larves d'animaux de taille plus importante. Il complète le phytoplancton (voir définition) pour former l'ensemble du plancton, lui-même complété par le neuston; d'ailleurs, le zooplancton se nourrit directement ou indirectement de phytoplancton.

Il est composé aussi bien de protozoaires, animalcules unicellulaires, mais aussi de larves de Mollusques et de Crustacés, de poissons, de divers Cnidaires (méduses) et Cténaïres ("Ceinture de Vénus").



Zooplancton vu au microscope (Photo Loir M. "[découvrir les organismes du phytoplancton et du zooplancton](#)" 2020)

### Zooxanthelles

Les zooxanthelles sont des algues symbiotiques du genre *Symbiodinium*, de couleur brunâtre, vivant à l'intérieur d'organismes non chlorophylliens, des microalgues unicellulaires ou des invertébrés sans chlorophylle.

Les zooxanthelles fournissent l'énergie à l'hôte grâce à une endosymbiose, tandis que l'hôte offre protection et un emplacement nécessaire d'une lumière appropriée pour la photosynthèse et la réception de nutriments (Cf. [Aquaportail](#)).

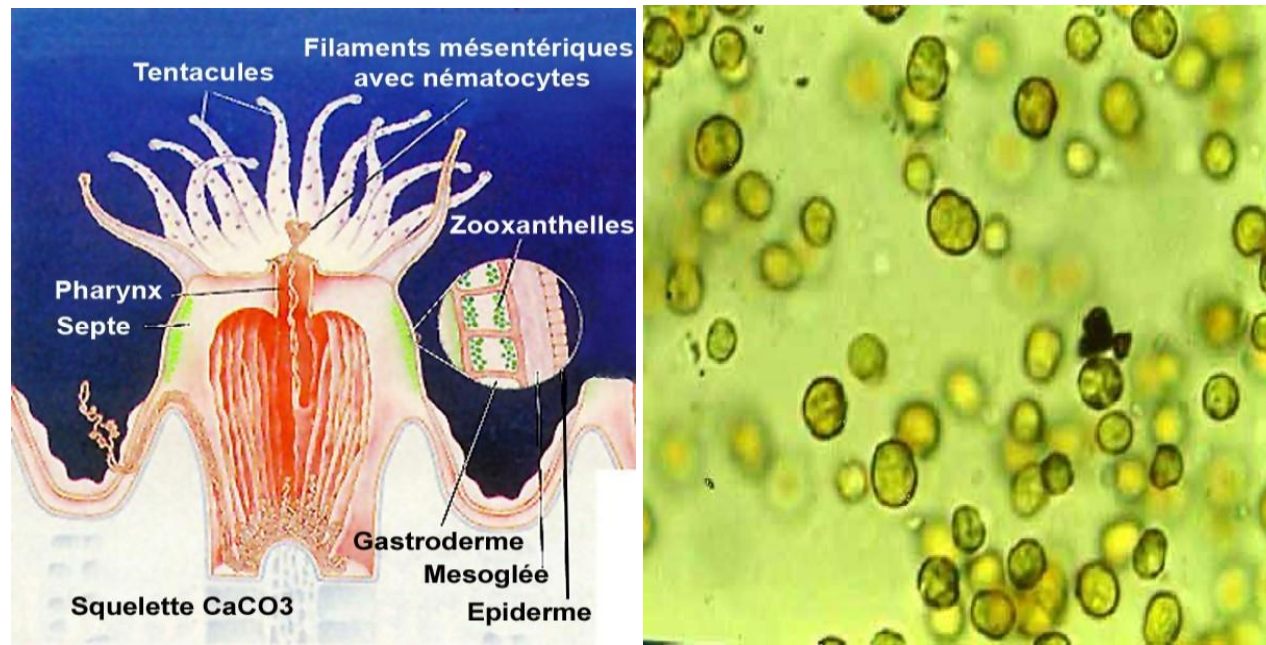


Schéma d'un polype de scléactiniaire permettant de localiser les Zooxanthelles (Coral Reefs - *Marine Biology and Oceanography*) et microscopie de Zooxanthelles (Photo : Scott R. Santos - State University of New York at Buffalo)



## **PARTIE II**

# **LES RUDISTES DU CRÉTACÉ SUPÉRIEUR DU VAR ET DE TRETTS-KIRBON**

## **SOMMAIRE**

## Préambule

Cette seconde partie comportera deux sous-parties, la première concernera une présentation des rudistes du var sous forme de fiches techniques et sera précédée d'un repérage géographique et géologique comme la deuxième sous-partie d'ailleurs qui s'attachera à exposer toujours sous forme de fiches techniques les rudistes du gisement "Colombo" à proximité du village de kirbon dans les Bouches du Rhône. Ce dernier gisement peu connu voir méconnu présente en abondance des radiolitidés et des Hippuritidés extrêmement bien conservés. J'ai pu avec l'aide de mes collègues du GIPSE en récolter un grand nombre ce qui m'a permis de disposer d'un échantillonnage très représentatif des composantes de ces vastes biostromes du Santonien, des relevés de coupe et des analyses des sols viendront compléter cette étude.

Le nom du gisement est celui de mon ami René Colombo, paléontologue amateur, qui l'a repéré lors d'une randonnée dans le secteur puis nous a permis, par son observation avisée de découvrir de remarquables spécimens sur ce qui semble être la partie supérieure d'un biostrome à rudistes partiellement démantelé, qu'il en soit chaleureusement remercié.

## SOUS-PARTIE 1 : LES RUDISTES DU CRÉTACÉ SUPÉRIEUR DU VAR

### ①. Recensement des espèces de rudistes du Crétacé supérieur varois et leur localisation dans le département

Étages	Localisation	Espèces
<b>Cénomanién</b>	Le Beausset, en bordure du synclinal	<i>Ichthyosarcolithes triangularis</i> <i>Sphaerulites foliaceus</i> <i>Eoradiolites triangularis</i>
	Danjean: Puits-d'Encastre (plateau de Signes)	<i>Ichthyosarcolithes triangularis</i>
	La Baralière-Turben (à l'ouest de Méounes)	<i>Apricardia carentonensis</i> <i>Caprina adversa</i> <i>Sauvagesia sharpei</i> <i>Sauvagesia nicaisei</i>
	Méounes - Bastide Blanche: Faverolle	<i>Apricardia laevigata</i> <i>Caprina adversa</i>
	Toulon: Sainte-Anne-d'Evenos	<i>Polyconites operculatus</i>
<b>Turonien</b>	Le Beausset-Le Castellet	<i>Hippurites canaliculatus</i>
	Le Beausset	<i>Radiolites lusitanicus</i> <i>Radiolites socialis</i>
	Beausset: Val d'Aren - Gros Cerveau	<i>Vaccinites corbaricus</i> <i>Vaccinites petrocoriensis</i>
	Beausset: Val d'Aren, Gros Cerveau - barre de la Jaume	<i>Plagioptychus arnaudi</i> <i>Vaccinites corbaricus</i> <i>Vaccinites giganteus</i> <i>Vaccinites marticensis</i> <i>Vaccinites petrocoriensis</i> <i>Vaccinites zurcheri</i>
	Beausset: vallon de Faouvi, 8km NE du Beausset	<i>Hippuritella resecta</i> <i>Hippurites requieni</i> <i>Vaccinites inferus</i> <i>Vaccinites praecorbaricus</i> <i>Vaccinites praegiganteus</i> <i>Vaccinites protis</i>

Étages	Localisation	Espèces
<b>Turonien (suite)</b>	Signes - Méounes	<i>Durania fabrei</i>
	Au nord de Toulon: Revest, entre le Caume et Fiéraquet	<i>Hippurites requieni</i> <i>Vaccinites petrocoriensis</i>
	Toulon: Revest	<i>Durania arnaudi</i>
<b>Coniacien</b>	Le Beausset	<i>Biradiolites canaliculatus</i> <i>Bournonia gardonica</i> <i>Hippuritella praetoucasi</i> <i>Hippuritella vasseuri</i> <i>Hippurites socialis</i> <i>Hippurites tenuistratus</i> <i>Praeradiolites requieni</i> <i>Radiolites praegalloprovincialis</i> <i>Radiolites sauvagesi</i> <i>Vaccinites giganteus</i> <i>Vaccinites moulinsi</i>
	Le Beausset: Val d'Aren	<i>Biradiolites canaliculatus</i> <i>Biradiolites praefissicostatus</i> <i>Hippuritella praetoucasi</i> <i>Hippuritella vasseuri</i> <i>Hippurites socialis</i> <i>Hippurites tenuistratus</i> <i>Radiolites crassa</i> <i>Radiolites sauvagesi</i> <i>Vaccinites galloprovincialis</i> <i>Vaccinites giganteus</i> <i>Vaccinites giganteus major</i> <i>Vaccinites marticensis</i> <i>Vaccinites moulinsi</i> <i>Vaccinites zurcheri</i>

Étages	Localisation	Espèces
<b>Coniacien (suite)</b>	La Cadière d'Azur	<i>Hippurites socialis</i>
	Plan d'Aups-Mazaugues	<i>Hippurites socialis</i>
<b>Santonien</b>	Le Beausset – Le Castellet	<i>Hippuritella peroni</i> <i>Hippurites sublaevis</i> <i>Praeradiolites sinuatus</i> <i>Vaccinites galloprovincialis</i>
	Le Beausset	<i>Biradiolites acuticostatus</i> <i>Biradiolites angulosissimus</i> <i>Biradiolites beaussetensis</i> <i>Biradiolites carezi</i> <i>Biradiolites fissicostatus</i> <i>Bournonia excavata</i> <i>Hippuritella toucasi</i> <i>Hippurites cristatus</i> <i>Hippurites matheroni</i> <i>Hippurites montsecanus</i> <i>Hippurites praecanaliculata</i> <i>Hippurites socialis</i> <i>Hippurites socialis irregularis</i> <i>Hippurites sublaevis</i> <i>Praeradiolites caderensis</i> <i>Praeradiolites coquandi</i> <i>Praeradiolites plicatus</i> <i>Praeradiolites sinuatus</i> <i>Praeradiolites toucasi</i> <i>Radiolites galloprovincialis</i> <i>Radiolites lamarcki</i> <i>Radiolites mammillaris</i> <i>Radiolites matheroni</i> <i>Radiolites squamosus</i> <i>Radiolites subradius</i> <i>Radiolites subsquamosus</i>



Étages	Localisation	Espèces
Santonien (suite)	Le Beausset	<i>Sphaerulites boreau</i> <i>Vaccinites beaussetensis</i> <i>Vaccinites galloprovincialis</i> <i>Biradiolites fissicostatus</i> <i>Biradiolites ibericus</i> <i>Biradiolites praeingens</i> <i>Biradiolites vittata</i> <i>Bournonia excavata</i> <i>Hippurites sublaevis</i> <i>Praeradiolites coquandi</i> <i>Praeradiolites sinuatus</i> <i>Radiolitella</i> sp. <i>Hippurites elongata</i> <i>Hippurites sublaevis</i> <i>Hippurites vermiculatus</i> <i>Plagioptychus toucasi</i> <i>Vaccinites galloprovincialis</i>
	Le Beausset – Le Moulin	<i>Vaccinites beaussetensis</i>
	Le Beausset - Rouve	<i>Hippuritella peroni</i>
	Le Beausset : Val d'Aren	<i>Hippurites sublaevis</i> <i>Vaccinites giganteus major</i>
	Brignoles	<i>Vaccinites beaussetensis</i>
	La Cadière d'Azur	<i>Bayleia subaequalis</i> <i>Biradiolites angulosissimus</i> <i>Biradiolites beaussetensis</i> <i>Biradiolites carezi</i> <i>Biradiolites osensis</i> <i>Bournonia excavata</i> <i>Hippuritella toucasi</i> <i>Hippurites cristatus</i> <i>Hippurites matheroni</i> <i>Hippurites socialis</i>

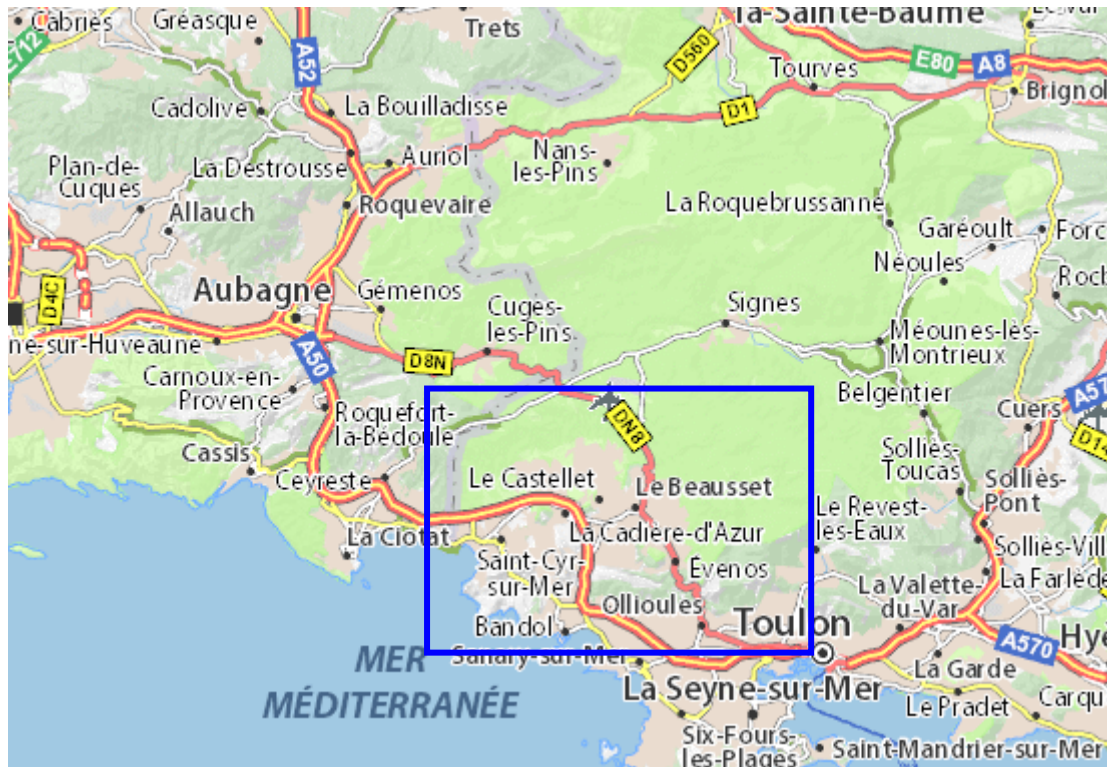
Étages	Localisation	Espèces
<b>Santonien (suite)</b>	La Cadière d'Azur (suite)	<i>Hippurites sublaevis</i> <i>Plagiptychus aguilloni</i> <i>Praeradiolites caderensis</i> <i>Requienia michelini</i> <i>Sphaerulites boreau</i> <i>Vaccinites beaussetensis</i> <i>Vaccinites galloprovincialis</i>
	La Cadière d'Azur : Le Moulin	<i>Vaccinites beaussetensis</i> <i>Vaccinites galloprovincialis</i>
	Montagne de Roussarguet (territoire d'Auriol)	<i>Vaccinites galloprovincialis</i>
	Nans-les-Pins: Castelette	<i>Hippurites socialis</i> <i>Radiolites mammillaris</i> <i>Vaccinites beaussetensis</i>
	Plan d'Aups-Mazaugues (1 <sup>ère</sup> barre à rudistes)	<i>Biradiolites fissicostatus</i> <i>Bournonia excavata</i> <i>Hippurites socialis</i> <i>Hippurites sublaevis</i> <i>Praeradiolites plicatus</i> <i>Radiolites mammillaris</i> <i>Vaccinites beaussetensis</i> <i>Vaccinites galloprovincialis</i>
	Plan d'Aups-Mazaugues (au-dessus de la 2 <sup>ème</sup> barre à rudistes)	<i>Apricardia toucasi</i> <i>Biradiolites fissicostatus</i>
	Plan d'Aups-Mazaugues (3 <sup>ème</sup> et 4 <sup>ème</sup> barres à rudistes)	<i>Bournonia excavata</i> <i>Hippurites sublaevis</i> <i>Praeradiolites plicatus</i> <i>Radiolites mammillaris</i> <i>Radiolites matheroni</i>
	Plan d'Aups-Mazaugues (5 <sup>ème</sup> barre à rudistes ?)	Les précédents + <i>Vaccinites beaussetensis</i>

Étages	Localisation	Espèces
<b>Santonien (suite)</b>	Plan d'Aups-Mazaugues, Giniez	<i>Apricardia toucasi</i> <i>Monopleura</i> sp <i>Radiolites</i> sp
	Plan d'Aups-Mazaugues NNE des ruines de Pivaut (2 <sup>ème</sup> barre à rudistes)	<i>Bournonia excavata</i> <i>Hippurites sublaevis</i> <i>Praeradiolites plicatus</i> <i>Radiolites galloprovincialis</i> <i>Radiolites mammillaris</i> <i>Radiolites matheroni</i> <i>Radiolites squamosus</i> <i>Vaccinites beaussetensis</i>
	Plan d'Aups-Mazaugues	<i>Hippurites sublaevis</i> <i>Praeradiolites plicatus</i> <i>Radiolites galloprovincialis</i> <i>Radiolites mammillaris</i> <i>Vaccinites beaussetensis</i> <i>Vaccinites galloprovincialis</i> <i>Vaccinites moulini praebeaussetensis</i> <i>Vaccinites rugosus</i>

## Visualisation des différents secteurs et leur géologie

Deux grandes entités ont été retenues : celle du Beausset et celle de Mazaugues-Plan d'Aups qui, à elles seules, couvrent la majeure partie des bioconstructions à rudistes du Var.

### Secteur du Beausset



Localisation du secteur du Beausset, extrait de la carte Michelin

Ce secteur comprend :

- Le Beausset (Rouve, Le Moulin)
- Le Castellet
- La Cadière d'Azur
- Le val d'Aren
- Gros cerveau
- Vallon de Faouvi
- Barre de la Jaume



Le val d'Aren près du Beausset (photo Keldelice.com *Copyright* (©) 2008-2010)

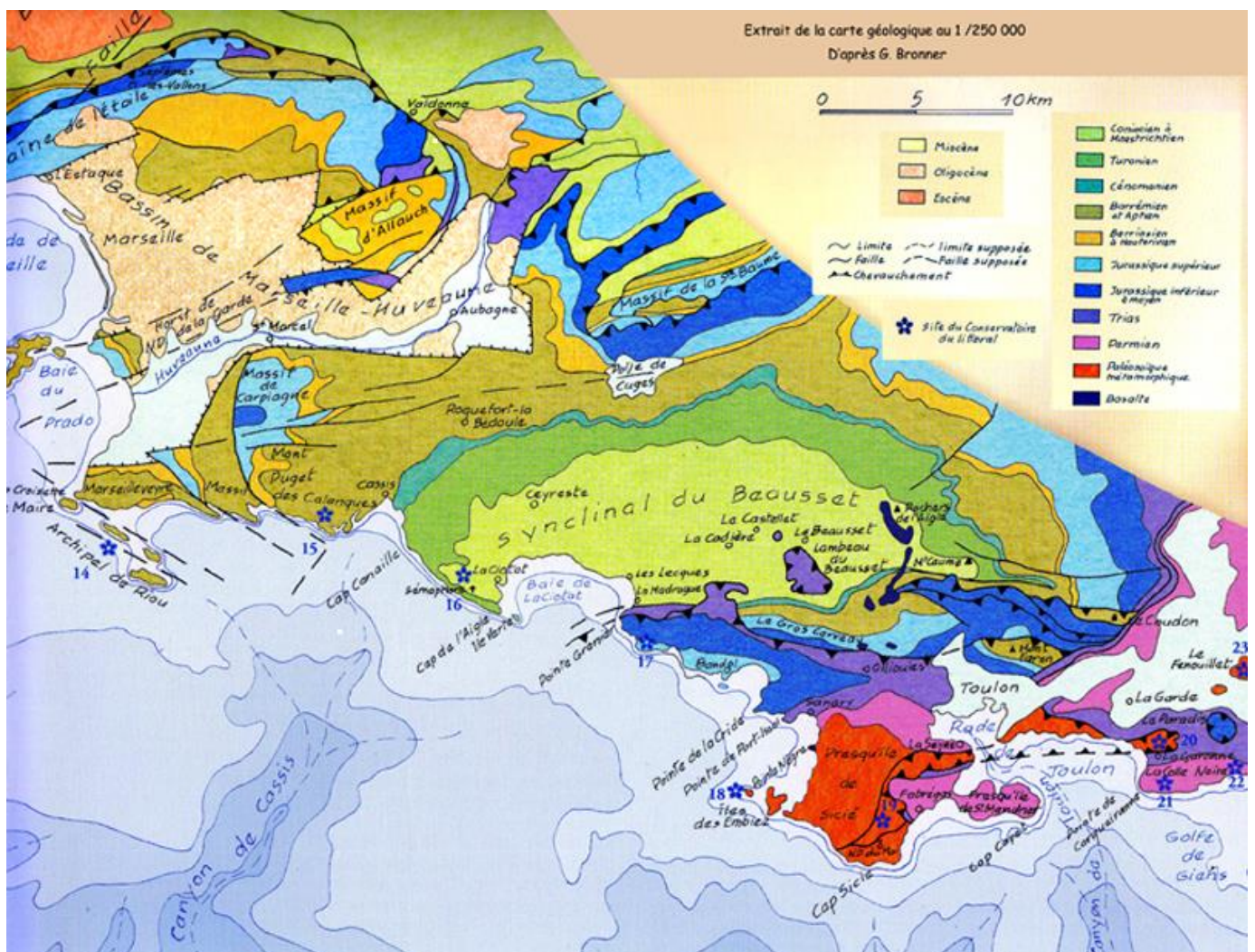




Le gros cerveau et la barre de la Jaume (Photo Mireille Grumberg)

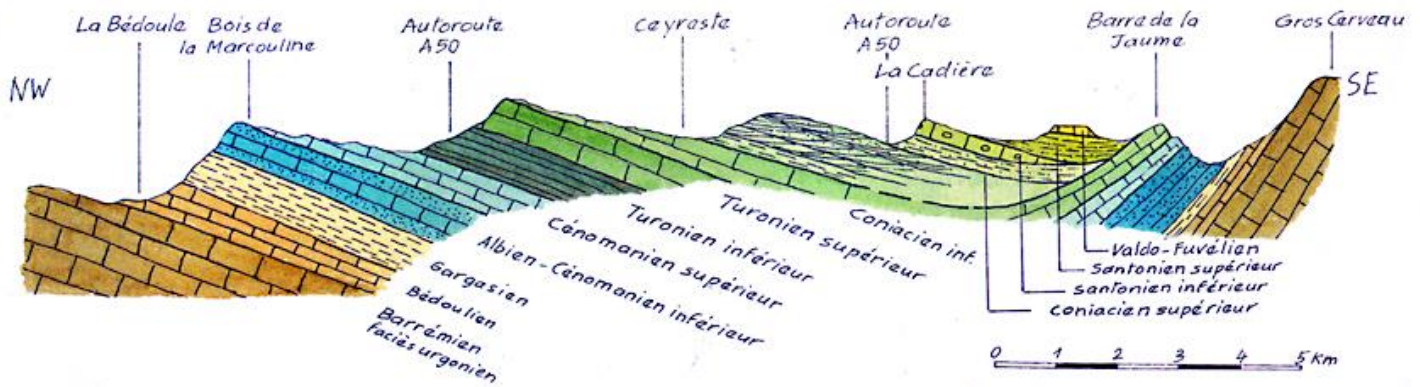
## Géologie du secteur

### Le synclinal du Beausset



Extrait de la carte géologique au 1/250 000 d'après G. Bronner "Du delta du Rhône à la rade de Toulon"

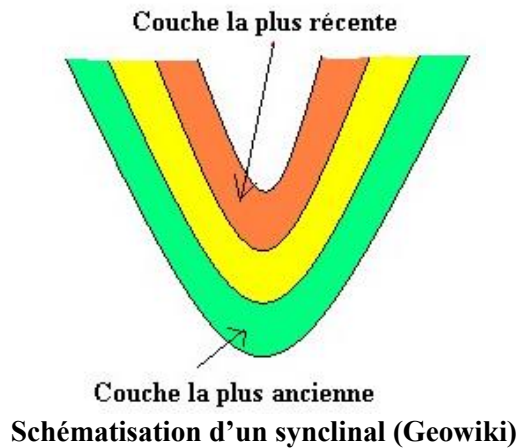




Coupe schématique à travers le synclinal du Beausset montrant la dissymétrie entre un flanc nord régulier à série complète et un flanc sud à série réduite, témoin d'un relèvement progressif du flanc sud au cours de la sédimentation (Par Geolvar d'après G. Bronner "Du delta du Rhône à la rade de Toulon" 2006)

### Qu'est-ce qu'un synclinal ?

Lorsque des couches sédimentaires de roches forment des [plis](#), la partie d'une couche plissée qui forme un creux se nomme Synclinal. La couche la plus récente est à l'intérieur du pli. La couche la plus ancienne se trouve à l'extérieur du pli. (Cf. Geowiki).



L'érosion a donné naissance, par suite de l'alternance de couches dures et de couches tendres, à plusieurs lignes de cuestas\* qui cloisonnent le synclinal : la Marcouline, Ceyreste, [la Cadière d'Azur](#), [le Castellet](#). Les couches tendres formant *le talus*, les couches dures formant une *barre* en saillie, bien visible dans le paysage.

\* La cuesta est une forme de relief dissymétrique constituée d'un côté par un talus à profil concave (le front), en pente raide et, de l'autre, par un plateau doucement incliné en sens inverse (le revers). Les cuestas se trouvent aux bordures des [bassins sédimentaires](#) peu déformés.

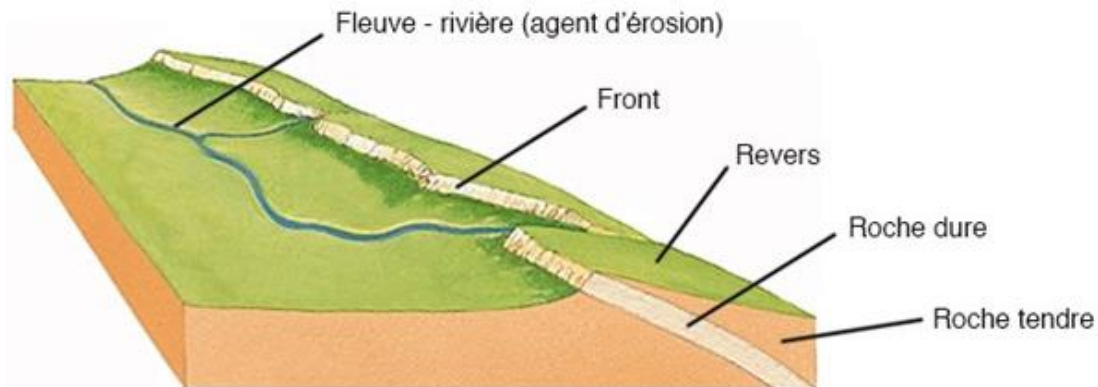


Schéma d'une Cuesta (Illustration d'après [www.larousse.fr](http://www.larousse.fr))

Après des dépôts de sédiments argilo-calcaires dans une mer assez profonde à l'Aptien, cette zone de la Provence émerge à l'Albien et les grès carbonatés riches en grains de quartz proviennent de dépôts de sables en milieu marin dans une mer peu profonde où vivaient des rudistes. Ces éléments détritiques riches en quartz arrachés au Massif corso-sarde méridional par des fleuves qui coulaient dans une direction sud-nord ont fait l'objet d'épandages sous-marins dans un large delta pendant le Cénomaniens inférieur. Un scénario identique se répète au Cénomaniens supérieur/Turonien inférieur avec dépôts de sédiments marneux puis d'éléments détritiques grossiers dans une baie peu profonde parcourue par des courants. (Cf. Geolvar).

-La dernière ligne de *cuestas* est formée par la [cuesta du Castellet](#) et celle de [la Cadière d'Azur](#) au talus marneux et à la barre calcaire riche en rudistes

Sur la bordure sud du synclinal du [Beausset](#), l'Aptien inférieur est représenté par les calcaires argileux tendres du [Val d'Aren](#), l'Albien est absent (cette lacune stratigraphique étant due à une émergence locale), le Cénomaniens inférieur ([Grès de Sainte-Anne-d'Evenos](#)) formant le talus de la *cuesta*, alors que [la barre de la Jaume](#) (Calcaires à rudistes) appartient au Coniacien; il y a donc ici une lacune du Turonien.

-Au centre du synclinal du Beausset, se trouvent les auréoles les plus jeunes, datées du [Valdo-Fuvélien de Fontanieu](#) et du Santonien supérieur formant une dépression marneuse.

## **Le secteur au Crétacé supérieur**

### **Au Cénomaniens**

Pendant le **Cénomaniens inférieur**, la série marine est réduite dans cette zone sud, à des grès et des sables siliceux à orbitolines ([sables du Val d'Aren](#)), alors qu'au nord elle est complète. Au **Cénomaniens supérieur** la présence de calcaires à Rudistes témoigne de la transgression du Golfe de Basse Provence sur le versant sud de la zone émergée. La mer est chaude, ouverte avec de vrais récifs ([biostromes](#) ou récifs lenticulaires et biohermes ou récifs en bancs continus riches en *Caprina*).

### **Au Turonien**

Alors que la sédimentation est récifale avec abondance de Rudistes des genres *Hippurites* et *Radiolites*, et que les apports terrigènes (provenant d'éléments arrachés à une terre émergée) s'accroissent, au sud, sur une zone haute, il y a une [surface de discontinuité](#) marquée par une croûte ferrugineuse de quelques cm d'épaisseur au [Gros Cerveau](#).

### **Au Coniacien**

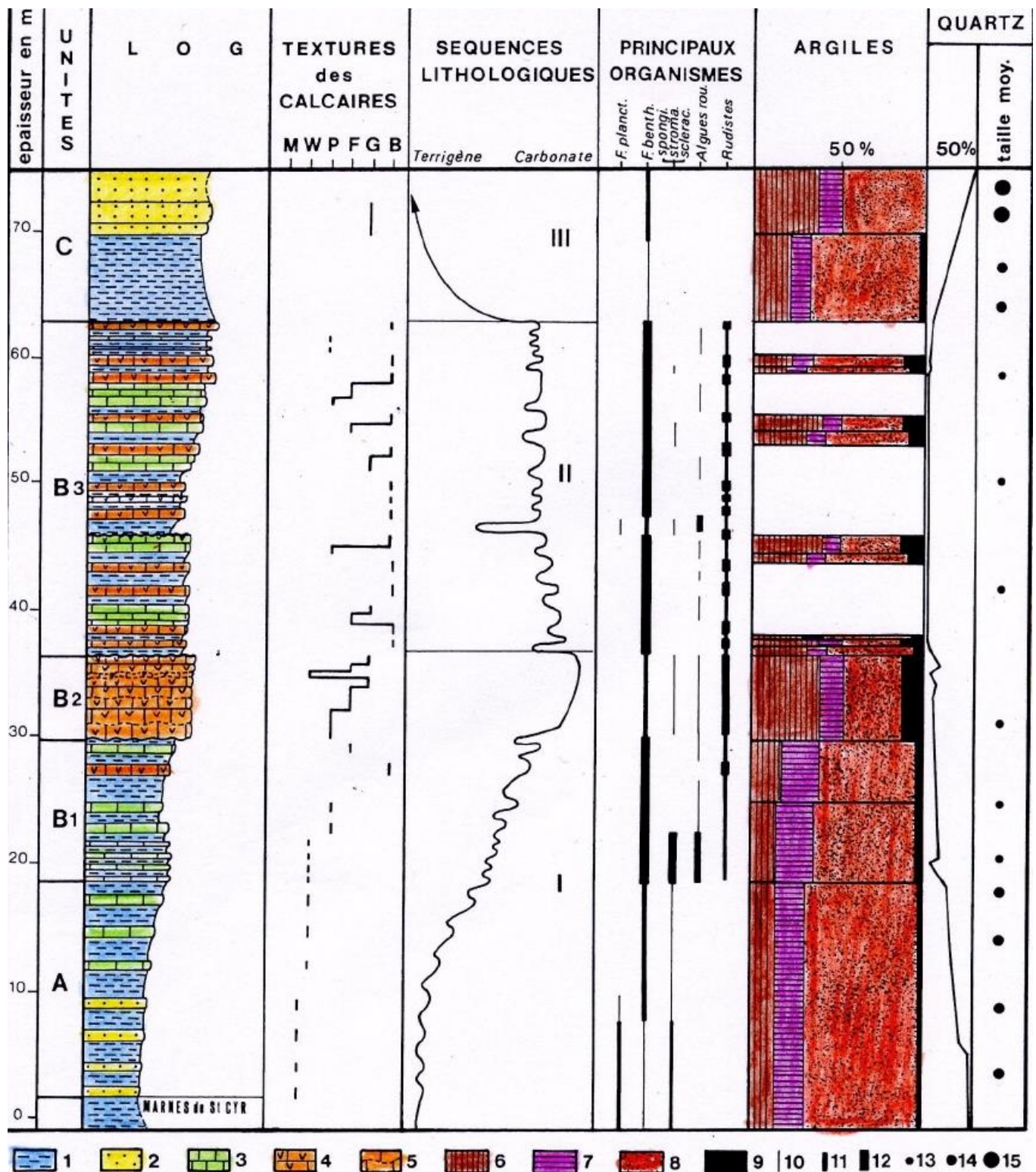
Des mouvements tectoniques font rejouer les rides albiennes et les variations de profondeur du golfe, permettent l'installation de récifs à Rudistes (*Hippurites* et *Radiolites*) en bancs ([Barre de la Jaume](#)) ou sous forme d'amas lenticulaires au dessus des rides (Lorsqu'il était situé dans ces zones de contact, le minerai se présentait soit sous forme d'amas lenticulaires, soit en bandes).

### **Au Santonien**

La sédimentation marine subrécifale deltaïque terrigène domine et le sillon sud provençal se comble progressivement par des apports détritiques provenant du massif méridional alors que les barres récifales se découvrent. La fin du Santonien et le Campanien (Calcaires marneux à débris de Mollusques et passées de lignite de [Fontanieu](#) (Valdo-Fuvélien) témoignent d'un passage progressif d'une sédimentation marine, à une sédimentation fluvio-lacustre puis à une sédimentation continentale. La régression de la mer est généralisée et le Golfe de basse Provence se comble. Ainsi un épisode sédimentaire est-il encadré d'une transgression et d'une régression, l'ensemble formant un cycle sédimentaire (En [géologie](#) un cycle sédimentaire désigne la période comprise entre une [transgression marine](#) et la [régression marine](#) qui la suit).

## **La coupe de la barre à rudistes de la Cadière d'Azur**

Voir page suivante



- 1 = Marnes
- 2 = Grès et sables
- 3 = Calcaires
- 4 = Bioconstructions à rudistes
- 5 = Joints détritiques, minéraux argileux
- 6 = Illite (Minéral argileux de structure et de composition proches de celles des micas)
- 7 = Interstrates
- 8 = Smectites (Argile avec une structure en feuillet)
- 9 = Kaolinite (Silicate d'alumine hydraté que l'on trouve dans les roches argileuses ou magmatiques, composant du kaolin)
- 10 = Rare, 11 = Assez abondant, 12 = Très abondant, 13 = Taille moyenne < 0,3mm, 14 = Taille entre 0,1 et 0,5mm, 15 = Taille > 0,5mm

Coupe synthétique de la barre à rudistes de la Cadière d'Azur (Tirée de Grosheny et Philip "*Dynamique biosédimentaire des bancs à rudistes dans un environnement péri-deltaïque : la formation de la Cadière d'Azur*" 1989)



## Secteur Plan d'Aups-Mazaugues



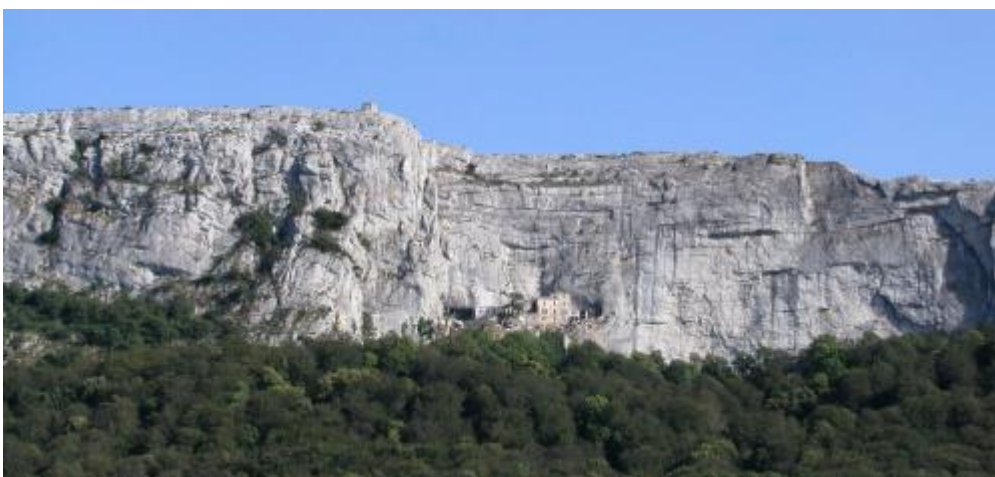
Localisation géographique du secteur Mazaugues-Plan d'Aups (extrait de [la-bastide-de-la-provence-verte.com](http://la-bastide-de-la-provence-verte.com))

Ce secteur comprend :

- Giniez (ferme près de Plan d'Aups)
- Ruines de Pivaut
- Plateau de Mazaugues
- Plan d'Aups
- Nans-les-Pins



Vue générale du plateau de Mazaugues ([Le blog de Bertrand de l'esp](#))



Le massif de la Sainte-Baume vu du Plan d'Aups (Photo Provence verte et Verdon, tourisme)

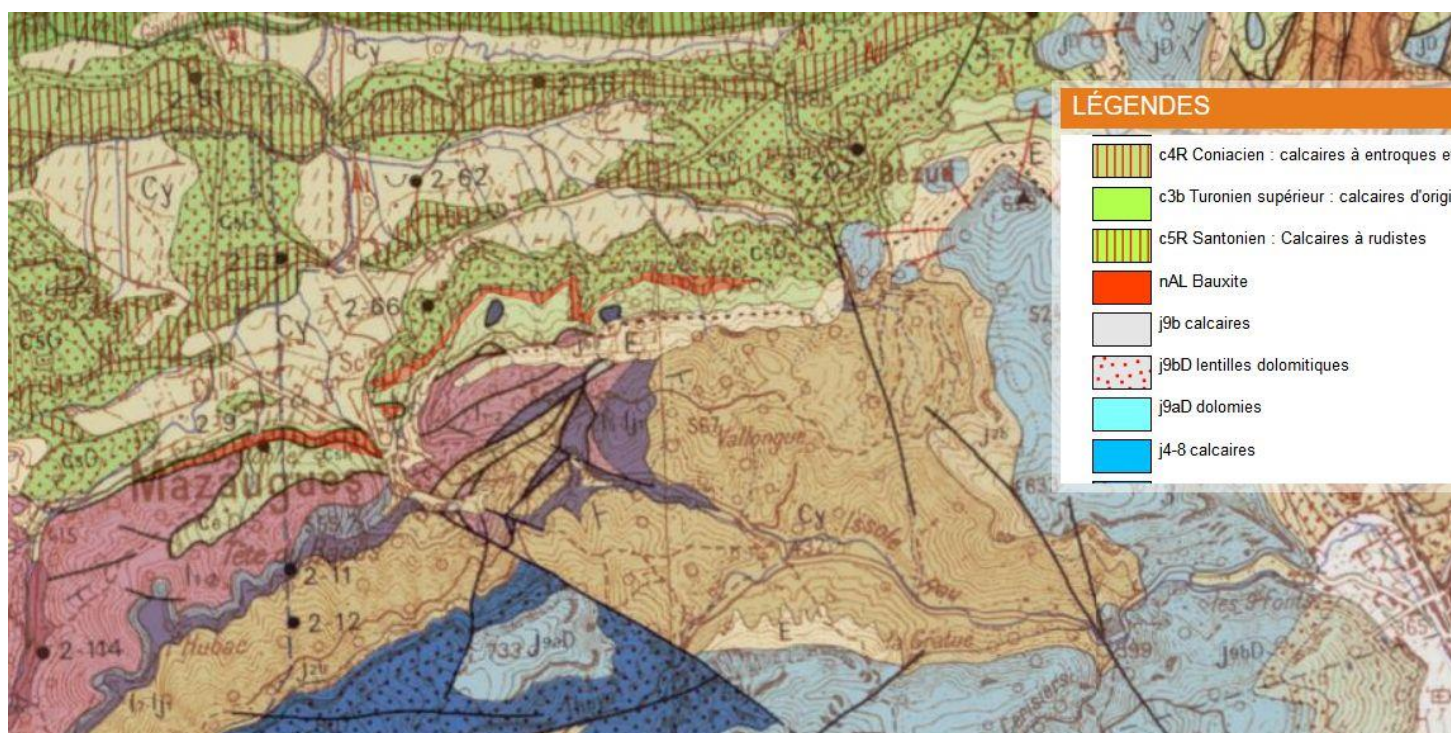




Vue générale du secteur de Nans les pins (Photo [VisitVar.fr](http://VisitVar.fr))

## Géologie du secteur

### Secteur principal : Mazaugues-Plan d'Aups



Carte géologique du sous-secteur de Mazaugues (BRGM : Infoterre)

Le plateau de Mazaugues est intéressant tant au niveau géologique qu'au niveau paléontologique principalement pour l'étage Santonien particulièrement riche en rudistes. Par contre les études portant sur ce secteur sont plutôt pauvres, l'essentiel concernant les gisements de Bauxite (au début du XX<sup>ème</sup> siècle les plus importants de France) qui rendirent célèbre Mazaugues (Dans la première moitié du XX<sup>ème</sup> siècle, la production varoise permet à la France d'être le premier producteur mondial).

Concernant les rudistes, on trouve une première occurrence chez Matheron en 1842 à propos d'espèces d'hippurites puis de manière laconique chez Douvillé en 1890 dans sa révision des principales espèces d'Hippurites où il souligne l'abondance d'*Hippurites corbaricus* dans le secteur de Mazaugues sans pour autant en produire ni le moindre dessin ni la moindre photo.

Toucas semble s'être intéressé de loin à Mazaugues, dans son ouvrage sur "Étude sur la classification et l'évolution des Hippurites" en 1903, ses mentions concernent principalement des spécimens de l'école des mines et de la Sorbonne provenant de ce secteur bien que tous les doutes soient permis quant à la validité de leur origine. En 1907, dans son "Étude sur la classification et l'évolution des radiolitidés", le site de Mazaugues n'est cité que 3 fois en 119 pages ce qui peut donner à penser que ce grand spécialiste n'a guère arpenté ce secteur.

Les premières considérations géologiques et leurs implications sur la détermination des zones à rudistes (Biostromes in situ ou démantelés) paraissent venir de Léon Lutaud professeur de géographie physique à la faculté des sciences de Paris dont la thèse "Étude tectonique et morphologique de la Provence cristalline" parue en 1925 fit, en son temps,



autorité. Cette même année il présenta une note sur "Le plateau crétacé de Mazaugues" reprise d'une précédente (1914) exposée lors d'une séance de la Société Géologique de France.

C'est Léon Lutaud qui décrit (le premier ?) le complexe des 5 barres à rudistes du plateau de Mazaugues " Cette faune de Rudistes est nettement caractéristique de l'étage santonien. Les coupes que j'ai relevées dans le Sénonien de Mazaugues m'ont permis de mettre en évidence l'existence de cinq niveaux calcaires à Rudistes, représentant cinq épisodes bien caractérisés dans la sédimentation ; quoique les couches à Rudistes soient de puissance très variable dans cette série, et se montrent notamment réduites à des bancs très peu épais à la partie supérieure, j'accorderai à chacune la valeur d'une unité indépendante, fournissant un point de repère commode pour l'étude tectonique du Sénonien de Mazaugues" (Le plateau crétacé de Mazaugues p 812). L'auteur rattache l'ensemble des 5 barres à l'étage Santonien.

L. Lutaud met également en évidence les séries renversées qui caractérisent le secteur de Mazaugues et donnent de précieuses indications stratigraphiques " Mais ce qui reste certain, c'est que le Sénonien, à l'E de Mazaugues, comme l'W, s'enfonce partout sous des terrains jurassiques charriés".

En 1971, J. Philip dans sa thèse "Les formations calcaires à rudistes du Crétacé supérieur provençal et rhodanien" reprend les observations et analyses de Lutaud en reparlant des barres à rudistes et en attribuant la première barre au Coniacien et non au Santonien comme il était généralement admis jusque là. Pour J. Philip, il n'existe, en fait, que 4 barres à rudistes, une hypothétique 5<sup>ème</sup>, recouverte par du Lias ne serait pas une récurrence mais "comme une écaille poussée au front du chevauchement".

La première barre localisée au Caire de Sarrasin (3kms au nord de Mazaugues) :

Après les micrites bleutées (La micrite est une boue de calcite dont les éléments ont une taille comprise entre 1 et 4 mm, sa présence traduit un milieu de dépôt très calme) légèrement gréseuses et sur une faible épaisseur (≈1m) apparaissent les calcaires bioclastiques (Un calcaire bioclastique est une roche sédimentaire formée, pour une bonne part, de débris d'organismes) et micrites d'une dizaine de mètres riches en foraminifères. Au-dessus on trouve les biostromes à Rudistes (Vaccinites, Hippurites, Radiolites, Biradiolites), Bryozoaires et Nérinées en alternance avec des micrites et des calcarénites (Roches sédimentaires résultant de la cimentation d'un sable calcaire par du carbonate de calcium) riches en foraminifères. J. Philip estime que cette couche s'étage sur une hauteur de 15m soit pour la première barre une hauteur totale d'environ 28m (La coupe de Lutaud N/S jusqu'au village de Mazaugues s'étage sur 50m).

⇒ Entre la première et la deuxième barre une zone tampon de grès arkosiques (Grès composés d'au moins 25% de feldspath) se développe sur une dizaine de mètres. Cette couche intermédiaire se situe au vallon de l'épine (au S/W du Caire de sarrasin).

La deuxième barre à rudiste, barre de la Crau de Piourian (au S/E du Caire de sarrasin) :

Biostromes et brèches à rudistes sur 4m d'épaisseur suivis d'une intercalation marno-ligniteuse de 20cms puis de nouveaux biostromes à rudistes accompagnés de micrites grises à Foraminifères.

⇒ Entre la deuxième et la troisième barre on retrouve une nouvelle zone tampon de grès arkosiques et d'argiles bariolés (à inclusion de minéraux aux couleurs variées) de la Bastide du plan sur 15m d'épaisseur et se terminant au Grand-jas par des grès coquilliers.

La troisième barre à rudistes, barre du Grand-Jas (à proximité de Mazaugues au N/E) :

Calcaires sableux et biostromes à rudistes surmontés de calcaires sableux à Miliolites (foraminifères à test calcaire) et marnes à procladocora (Anthozaire), l'ensemble sur 4m d'épaisseur, puis sur 15m biostromes à rudistes et grès grossiers en alternance.

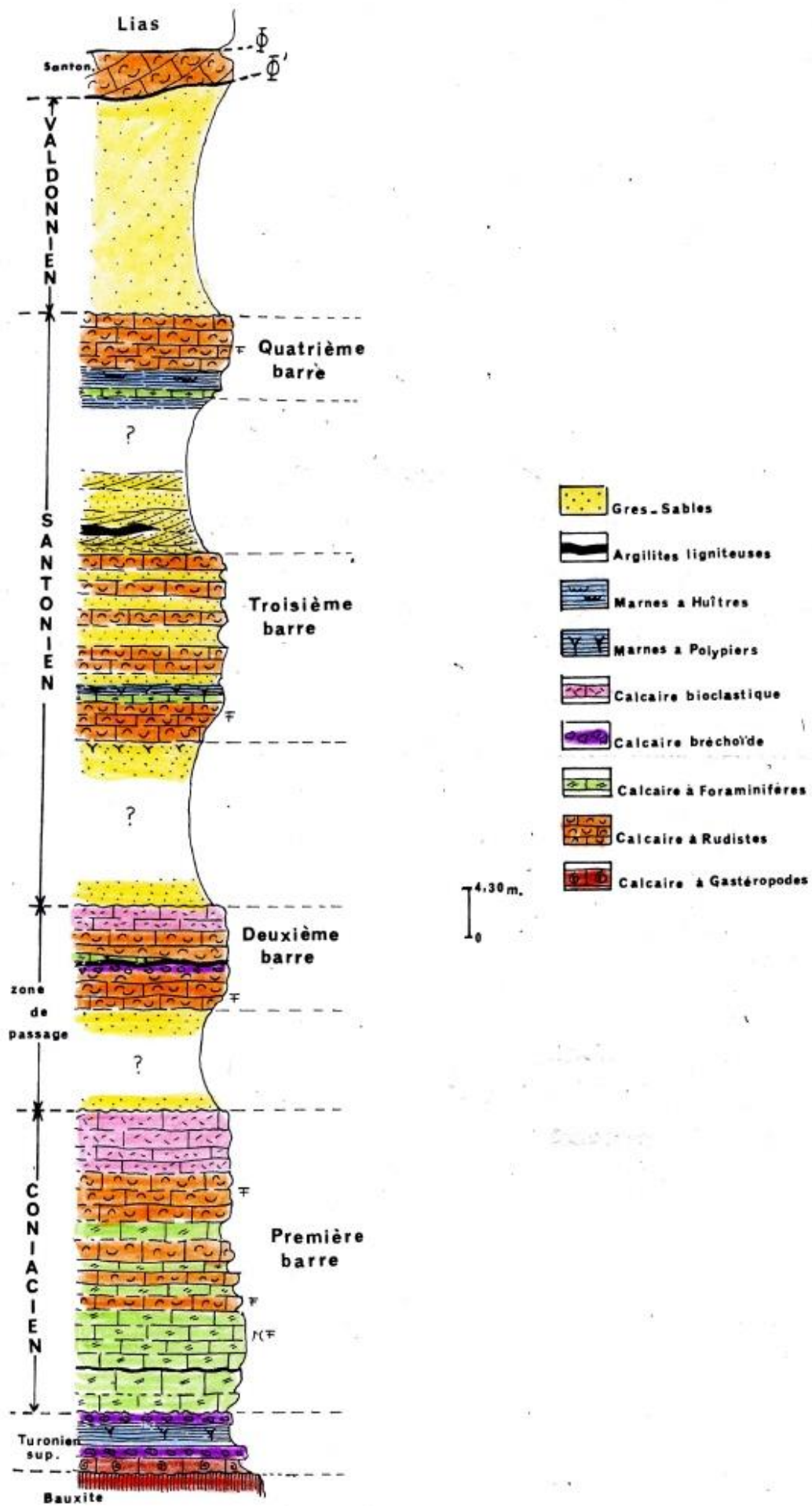
⇒ Entre la troisième et la quatrième barre, nouvelle zone tampon sur 15m d'épaisseur constituée de grès ferrugineux grossiers avec intercalations ligniteuses puis argiles sableuses et marnes grises.

La quatrième barre à rudistes, au nord du vallon des Combes (à l'est de Mazaugues) :

Calcaires sableux gris à foraminifères et miches de calcaire argileux sur 2m d'épaisseur puis des biostromes à rudistes en alternance avec des calcaires argilo-gréseux sur 5m.

⇒ Après la quatrième barre on rencontre une zone d'une vingtaine de mètres d'épaisseur constituée de grès et de sables avec intercalations argilo-ligniteuses noirâtres.

**La coupe de la page suivante illustre ce qui vient d'être dit précédemment.**



Coupe du crétacé supérieur de Mazaugues (J. Philip "Les formations calcaires à rudistes du Crétacé supérieur provençal et rhodanien" 1970)

**Remarque** : Certaines zones rattachées aux deux grands secteurs restent anecdotiques et les découvertes y sont rares et fragmentaires, ils n'ont donc pas fait l'objet d'une présentation géologique détaillée, par contre les spécimens trouvés dans ces secteurs seront également étudiés dans cet ouvrage. Ainsi :

- Danjean: Puits-d'Encastre (plateau de Signes)
- La Baralière-Turben (à l'ouest de Méounes)
- Méounes - Bastide Blanche: Faverolle
- Signes - Méounes
- Toulon: Sainte-Anne-d'Evenos
- Au nord de Toulon: Revest, entre le Caume et Fiéraquet
- Toulon: Revest
- Brignoles
- Montagne de Roussarguet (territoire d'Auriol)
- Nans-les-Pins: Castelette

**Avant propos**

Dans les pages qui suivent, le lecteur va rencontrer un certain nombre de termes liés soit à la structure externe soit à la structure interne des rudistes décrits aussi je l'invite à se reporter au chapitre III du présent ouvrage "Morphologie et organisation interne des principales familles de rudistes, de leurs genres et espèces afférentes".

**② Fichier des familles de rudistes varois du Crétacé et leurs espèces afférentes**

**Famille Ichthyosarcolitidae**

**Famille Requieniidae**

**Famille Caprinidae**

**Famille Polyconitidae**

**Famille Plagioptychidae**

**Famille Monopleuratidae**

**Famille Radiolitidae**

**Famille Hippuritidae**

## **FICHE N°1** Famille des Ichthyosarcolitidae

Genre : Ichthyosarcolites

Espèce : Ichthyosarcolites *triangularis*

### **Classification**

Embranchement:	Mollusque
Classe :	Bivalve
Ordre :	Hippuritida
Famille :	Ichthyosarcolitidae
Genre :	Ichthyosarcolites (Desmarest, 1817)
Espèce :	Ichthyosarcolites <i>triangularis</i> (Desmarest, 1817)

### **Position stratigraphique**

Cénomaniens (-100,5 ⇨ -93,9 Ma) moyen et supérieur

### **Gisement**

Le Beausset en bordure du synclinal  
Danjean, Puits-d'Encastre (Plateau de Signes)

### **Descriptions**

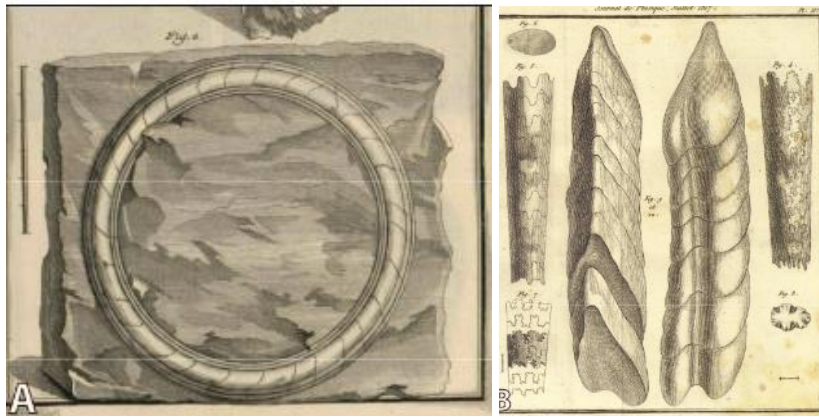
Il semblerait que le premier à s'être intéressé à ce curieux rudiste fut Jean-Étienne Guettard, botaniste, minéralogiste, géologue, paléontologue et médecin du duc d'Orléans à la fin du 18<sup>ème</sup> siècle. Ce savant, très polyvalent, avait identifié le fossile comme un corps marin baptisé Crucroïdes ayant la forme "d'un cercle pierreux". Par contre la première description d'Ichthyosarcolites est due à Anselme Gaëtan Desmarest zoologiste de son état qui, en 1817, dans le tome LXXXV du journal de Physique, de Chimie, d'Histoire Naturelle et des Arts rédige un mémoire "Sur deux genres de coquilles fossiles cloisonnées et à siphon". Voilà ce qu'il écrit à propos de ce rudiste dans le deuxième paragraphe "De l'Ichthyosarcolite".

"Je regarde ce fossile qui forme le type de ce nouveau genre, comme devant faire le passage des Hippurites de M. de Lamarck, confondues avec les Orthoceratites par M. Picot-la-Peyrouse, à ces mêmes Orthoceratites (l'auteur reproche à Picot-la-Peyrouse une erreur que lui commet également en pensant qu'un mollusque céphalopode descendrait d'un rudiste)."

" Coquille droite et épaisse, presque triangulaire, munie intérieurement de cloisons obliques en forme de demi-cônes ou cornets, et d'un sinus ou siphon longitudinal et latéral. Pensant néanmoins que cette forme triangulaire peut n'appartenir qu'à l'espèce unique que je connais, et que les véritables caractères génériques consistent dans la disposition des loges en cornets, et dans la présence d'un seul siphon longitudinal, je crois devoir adopter pour nom scientifique du fossile que je décris pour la première fois, celui d'*Ichthyosarcolites triangulaire* (Ichthyosarcolites *triangularis*) ; sa nature est calcaire ; son gisement est inconnu."

Il est bon de préciser que l'auteur semble n'avoir eu à sa disposition que des éléments fragmentaires du fossile ne lui permettant pas d'en avoir une vision globale de la coquille qu'il voit droite alors qu'elle est circulaire d'où, en partie, sa confusion avec les Orthocères. L'auteur ne semble pas avoir connu ni le dessin ni la description sommaire de J. É. Guettard ce qui pourtant lui aurait évité cette interprétation erronée.

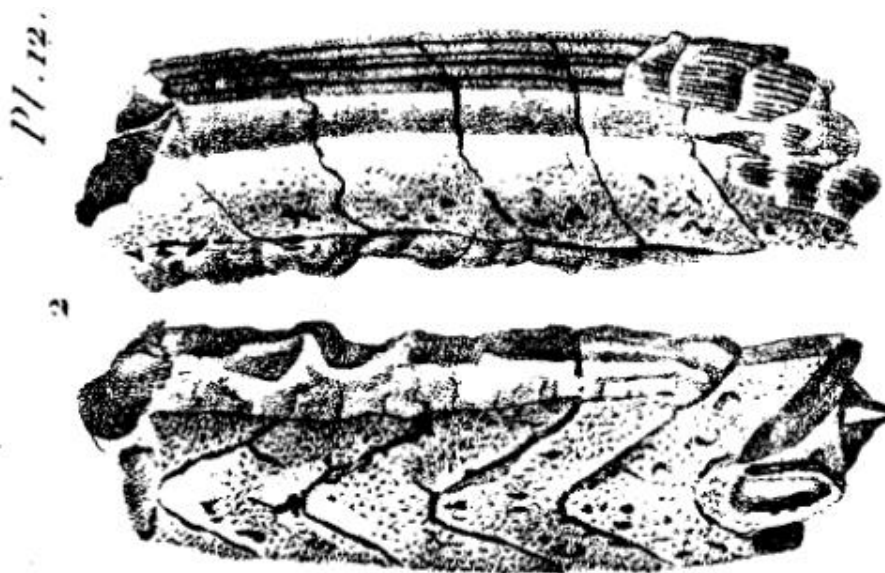




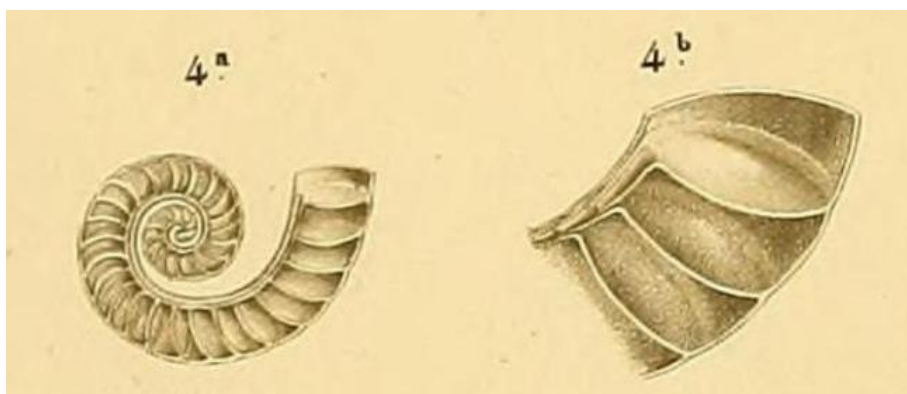
À gauche Crucroides dessin de Guettard, à droite dessin du moule interne d'Ichthyosarcollites d'après Desmarest

Ducrotay de Blainville dans son "Manuel de Malachologie et de Conchyliologie" (1825) classe Ichthyosarcollites *triangularis* dans une famille du nom de Lituacés, famille comprenant les spirules (Petits céphalopodes à coquille enroulée), les Lituoles (Coquilles multiloculaires, partiellement en spirales, discoïdes, à tours contigus le dernier se terminant en ligne droite, loges irrégulières, cloisons transversales simples et sans siphon. Cf Lamarck) et les Lituites (Assez semblables aux spirules Cf Denis de Montfort).

Du fossile, il donne la description suivante "Coquille enroulée circulairement, comprimée ou à coupe ovale, à cloisons simples, obliques, en forme de deux cônes ou cornets, laissant un moule composé d'articulations inégales, ovales, aplaties, imbriquées comme les muscles épais et triangulaires du corps des poissons ; siphon marginal indiqué par un sinus latéral du moule". On voit que l'auteur s'inspire directement de Desmarest, à cette différence qu'il a du avoir sous les yeux un exemplaire complet du rudiste puisqu'il parle d'une coquille enroulée circulaire.



Dessin de Ducrotay de Blainville, reprise guère plus différente de celui de Desmarest



Dessin d'une coquille de Spirule vue en coupe (Dessin de F. Peron "*Voyage de découvertes aux Terres Australes, exécuté par ordre de sa Majesté, l'Empereur et Roi, sur les corvettes le Géographe, le Naturaliste et la goëlette le Casuarina, pendant les années 1800, 1801, 1802, 1803 et 1804*". © Doris.ffessm.fr)

Avec Alcide d'Orbigny, on se rapproche du rudiste *Ichthyosarcolithes* tel que nous pouvons le trouver aujourd'hui. Dans sa "*Paléontologie française, Description zoologique et géologique de tous les animaux mollusques et rayonnés, fossiles de France*" 1847, l'auteur donne d'*Ichthyosarcolithes triangularis* (qu'il désigne sous le nom de *Caprinella triangularis*) la description suivante :

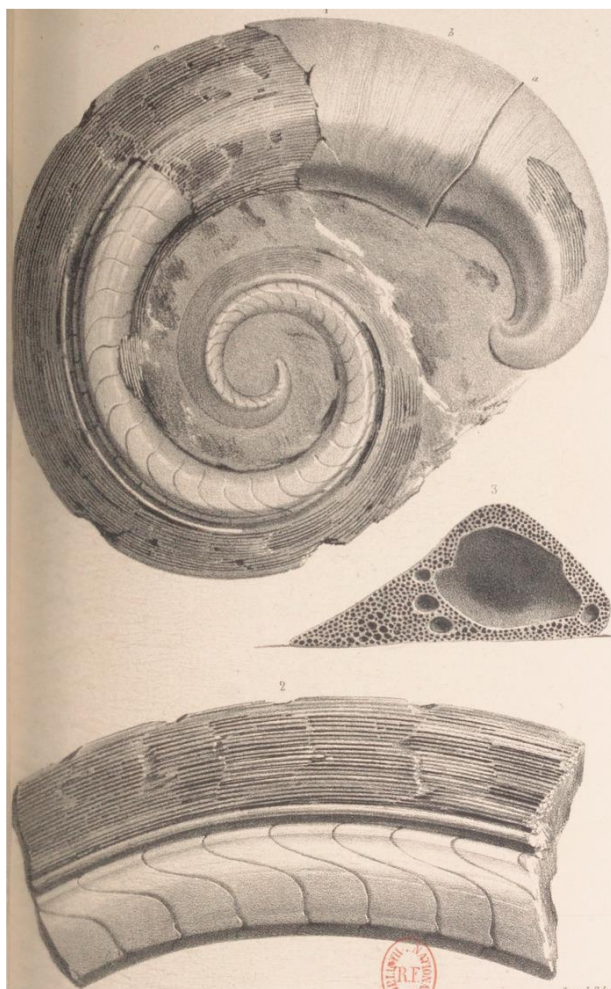
"Coquille fortement déprimée. Valve inférieure fixe, formant un ou deux tours de spires lâches, disjointes et souvent très écartées, triangulaire, et fixée par sa plus large surface, lisse en dehors et seulement marquée de quelques lignes transverses d'accroissement. Pores occupant une large surface externe, les uns capillaires égaux, et quelques autres bien plus gros latéraux. Cavité intérieure assez courte, le reste occupé par des cloisons obliques en cornets plus ou moins également espacés. Valve supérieure en capuchon oblique, un peu allongé et courbe surtout au crochet.

Il est peu de coquilles qui offrent plus d'altérations que celle-ci. En effet, longtemps on n'en connut que le moule, et un seul échantillon présentant la jonction des deux valves a été rencontré jusqu'ici. Lorsque le test existe, la coquille est entièrement lisse, la première altération montre à nu les canaux capillaires, comme des stries. Lorsque le test a disparu, ce qui arrive le plus souvent, on voit alors une surface striée extérieure formée par les restes des canaux intérieurs; et des parties plus ou moins grandes du moule interne, représentant des articulations obliques en cornet, qui ont été comparées aux loges aériennes des céphalopodes, mais qui en diffèrent complètement. C'est seulement en analysant les parties, que nous sommes arrivés à reconstruire la coquille telle qu'elle devait être".

Il y a là une réelle rupture avec les auteurs du début du 19<sup>ème</sup> siècle, l'hypothèse céphalopode est exclue, le constat de deux valves avéré, l'appartenance aux rudistes confirmée.

Alcide d'Orbigny cite dans le même ouvrage un grand nombre de gisements où a été trouvé *Ichthyosarcolithes triangularis* mais pas le Var.

On trouvera page suivante des dessins du fossile réalisés par Delarue, l'illustrateur des ouvrages de d'Alcide d'Orbigny.



"fig. 1, individu restauré sur plusieurs pièces très-importantes de notre collection, montrant les deux valves réunies; l'une petite, sur laquelle sont enlevées des parties de test pour montrer les canaux capillaires ; fig. 2, partie du moule intérieur avec l'empreinte laissée par les canaux intérieurs ; fig. 3, coupe transverse d'une valve inférieure avec son test, pour montrer la grande cavité médiane, les quelques grands canaux latéraux, et les petits canaux capillaires souvent inégaux" (Commentaire du dessin de Delarue par Alcide d'Orbigny "*Paléontologie française, Description zoologique et géologique de tous les animaux mollusques et rayonnés, fossiles de France*" Pl 542 p 192)

Valentin Rineau dans sa remarquable thèse "*Un nouveau regard cladistique sur l'anatomie comparée, la phylogénie, la systématique et la paléoécologie des rudistes (Bivalvia, Hippuritida)*" soutenue en 2017 a consacré un chapitre entier (le chapitre 3) à l'Ichthyosarcolites. De l'espèce *triangularis*, il donne la description suivante (traduit de l'anglais) :

"Espèce d'ichthyosarcolites à petite valve gauche (valve supérieure **Ndlr**) et valve droite (valve inférieure **Ndlr**) extrêmement développée. Les deux valves sont enroulées de manière lâche avec des spires non contigües. Présence d'une côte dorsale unique quelque peu triangulaire en coupe transversale.

Coquille très inéquivalve; valve gauche très petite (environ 1/10 de la longueur de valve droite) et légèrement enroulée. Valve droite tubulaire étroite, extrêmement développée et ventralement enroulée (face dorsale externe) avec des côtes non contigües.

Croissance planispirale de la coquille. Valve gauche vaguement enroulée ventralement et très petite par rapport à la valve de droite. Forme de la valve droite très variable, allant de 0,5 à 2 tours, l'espace entre deux tours allant d'une distance de 3 cm à 50 cm pour les spécimens complètement enroulés. Les deux valves sont de même diamètre. Une côte unique est présente, toujours en position dorsale, de forme triangulaire, aussi large que haute. L'extérieur de la coquille est complètement lisse ou avec apparition de petites côtes resserrées de environ 0,1 mm de hauteur et 1 mm de largeur. Coquille composée d'une couche calcitique externe de environ 0,5 mm et une couche interne d'aragonite d'une épaisseur d'environ 15 % du diamètre de la cavité du corps en section transversale. La couche aragonitique est densément perforée avec de petits canaux capillaires étroits (environ 1 mm de diamètre) ronds à légèrement ovoïdes (parfois alvéolés) sauf pour les myophores et les dents antérieures et postérieures. La face externe de la coquille aragonitique est bordée d'une seule rangée de canaux sub-rectangulaires et de cloisons de même largeur que les canaux capillaires. Les cloisons présentes sur les deux valves ont une épaisseur et une orientation de surface très variables...."

### Remarque

Le genre Ichthyosarcolites ne peut être confondu avec aucun autre rudiste, sa structure externe étant caractéristique mais seule une analyse interne permet de différencier les espèces ce qui justifie que les travaux menés sur ce rudiste à la fin du 19<sup>ème</sup> et pendant tout le 20<sup>ème</sup> siècle ont essentiellement portés sur l'étude de coupes transversales. On a pu alors constaté certaines similitudes avec des membres de la famille des Radiolitidae (cf Skelton et Smith), des Caprinuloideidae et des Antillocaprinidae (Cf Skelton 2013).

Ichthyosarcolites peut se retrouver dans divers types de sédiments, des sables carbonatés marins peu profonds et boueux. Ce genre, bien adapté à son environnement, est le premier rudiste à s'installer sur des eaux marines peu profondes avec un substrat composé de sédiments mobiles et mous.

Les Ichthyosarcolites sont des rudistes de morphotype "Recumbents" (voir paragraphe 40b du présent ouvrage), c'est-à-dire qu'ils reposent sur le substrat sans y être fixés.

Pour ma part je n'ai jamais eu la chance de trouver ce genre de rudiste. Il faut savoir qu'en général, il ne se présente que sous la forme de son moule interne dont l'état de conservation laisse souvent à désirer.

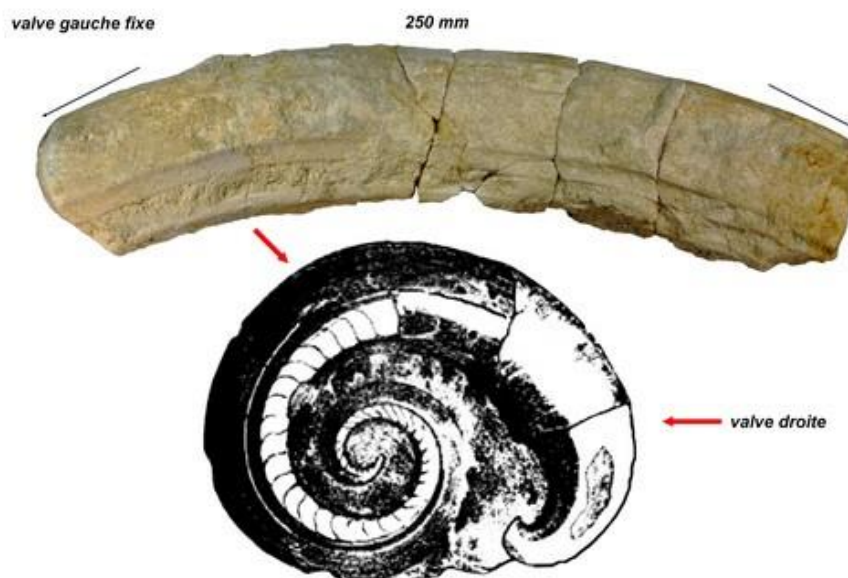
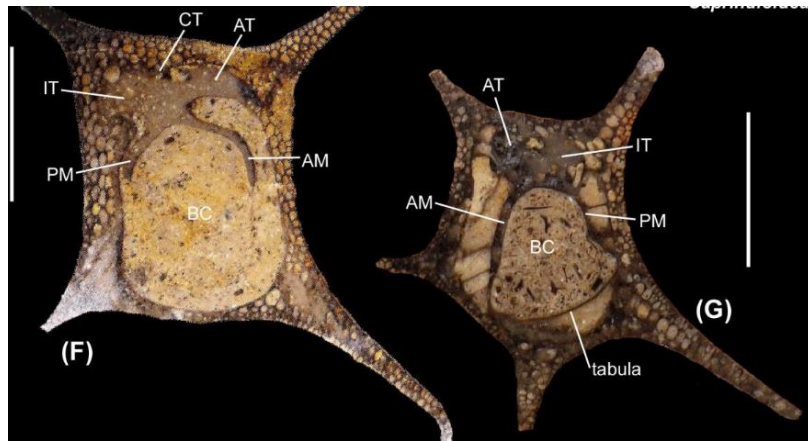


Photo et dessin : Le coin à fossiles (<https://le-coin-a-fossiles.fr/cenomanien.html>)



## Structure interne



Structure interne d'*Ichthyosarcolithes alatus*, photo de S. F. Mitchell, extraite de "*A new rudist bivalve Curtocaprina clabaughikinsorum gen. et nov. sp. From the Middle Albian of Texas and its bearing on the origin of the Ichthyosarcolithidae Douvillé*" – 2013

- CT = Dent médiane
- PT = Dent postérieure (et non IT comme sur le schéma)
- AT = Dent antérieure
- PM = Myophore postérieur
- AM = Myophore antérieure
- BC = Cavité principale
- Tabula = Cloison

## Représentations

Ce paragraphe n'a pour objectif que de familiariser le lecteur (et potentiel chercheur) sur comment se présente le fossile sur le terrain.



Valve droite enroulée presque complète, moule interne de Provence (France). (Photo fig. 3, 4 p.230 de la thèse de Valentin Rineau)



Photo CNRS-MNHN-Sorbonne Université



Photos F. Demnard



Photo Fossiles de Charente Maritime et autres régions ([blog Paleo17](#))

## Bibliographie

- Desmarest** "Mémoire sur deux genres de coquilles fossiles cloisonnées et à siphon" – 1817 p.324
- Ducrotay de Blainville** "Manuel de Malachologie et conchyliologie" – 1825 p.380
- D'Orbigny** "Quelques considérations zoologiques et géologiques sur les rudistes" – 1842 p.173/192
- D'Orbigny** "Considérations zoologiques et géologiques sur les brachiopodes" - 1847.p.241/270
- D'Orbigny** "Paléontologie française, Description zoologique et géologique de tous les animaux mollusques et rayonnés, fossiles de France" – 1850 Pl 542 p 192
- Douvillé** "Sur quelques formes peu connues de la famille des chamidés" – 1887 p.792
- Fabre** "Le Crétacé supérieur de la Basse-Provence occidentale (1:) Cénomaniens et Turonien" – 1940
- Philip** "Les zones de rudistes du Cénomaniens provençal" – 1967 p.498
- Accordi et al.** "Some affinities between the Ionian Islands and the Apulian Upper Cretaceous rudist facies" – 1989 p.165
- Skelton and Smith** "A preliminary phylogeny of rudist bivalves: sifting clades from grades" – 2000 p.111 et 123
- Rineau** "Un nouveau regard cladistique sur l'anatomie comparée, la phylogénie, la systématique et la paléocologie des rudistes (Bivalvia, Hippuritida)" – 2017 p.223 à 260



**FICHE N°2a** Famille des Requieniidae  
Sous-famille des Requieniinae

Genre : Apricardia

Espèce : Apricardia *carantonensis*

**Classification**

Embranchement: Mollusque

Classe : Bivalve

Ordre : Hippuritida

Famille : Requieniidae

Genre : Apricardia (Guéranger, 1853)

Espèce : Apricardia *carantonensis* (d'Orbigny, 1847)

**Position stratigraphique**

Cénomaniens supérieur (- 94,71/- 93,5 Ma)

**Gisement** : La Baralière-Turben (ouest de Méounes)

**Descriptions**

C'est Édouard Guéranger, naturaliste, géologue et paléontologue sarthois qui donne son nom de genre au rudiste Apricardia en 1853 dans son "*Essai d'un répertoire paléontologique du Département de la Sarthe*". Page 36 de l'ouvrage, il en donne une description sommaire, justifiant en quelques mots l'étymologie d'Apricardia.

"Le caractère principal sur lequel je me fonde pour proposer ce nouveau genre est une dent très longue, recourbée, se prolongeant au-delà du bord de la coquille, et rappelant par sa forme et par sa position la défense du Sanglier". On peut difficilement être plus laconique. En fait Guéranger se trompe dans sa traduction français-latin car le mot Apricardia composé de "aper, apri" qui signifie sanglier et du mot grec καρδιά qui signifie cœur se traduit donc par "Cœur de sanglier". Si l'auteur avait voulu être en conformité avec ses propos, il aurait dû appeler ce rudiste "Apridente" (défense de sanglier). Fermons la parenthèse, il n'en reste pas moins que sa description n'apporte pas grand-chose sur les caractéristiques du fossile. Guéranger connaissait d'Orbigny ou tout le moins correspondait avec lui comme le prouve cette phrase présente dans son introduction "... Mais je ne puis le faire sans déposer ici un témoignage de ma reconnaissance envers M. Alcide. d'Orbigny, qui, en nommant mes premiers fossiles, m'a dirigé dans la marche à suivre pour mes premières déterminations...". D'Orbigny a-t-il eu connaissance de la découverte de Guéranger (Ce dernier a mis 13 ans pour élaborer son ouvrage), s'en est-il servi pour déterminer sa propre découverte ? On l'ignore encore à ce jour.

Avec A. D'Orbigny, en 1850, on commence à avoir une idée plus précise de l'aspect de ce rudiste. Dans son ouvrage "*Paléontologie française, Description zoologique et géologique de tous les animaux mollusques et rayonnés, fossiles de France*", il écrit page 259 "Coquille oblongue, assez globuleuse, couchée sur le côté, très-inéquivalve, lisse partout. Valve inférieure la plus grande, bombée en dessus, pourvue extérieurement d'une seule carène, le crochet se retourne latéralement et forme un commencement de spirale. Valve supérieure bien plus courte, élevée, oblique, fortement carénée en dessus. Le moule intérieur montre un fort sillon en dessus de chaque valve qui représente autant de lames de l'intérieur des valves".

D'Orbigny décrit alors ce qu'il appelle dans son texte "*Requienia carantonensis*" (Le nom de l'espèce vient de l'ancien étage du carentonien, étage créé par Coquand et abandonné ultérieurement. Le mot vient des Charentes, le suffixe "-ensis" indiquant une localisation), tandis que dans la représentation qu'il en fait dans la planche 592, il le nomme "*Caprotina carantonensis*". Le texte est paru en 1847 et les planches en 1851, cet intervalle de temps explique-t-il le changement d'appellation ? L'auteur paraît hésiter entre 3 noms de genres : Requienia, Caprotina et Apricardia. Il faudra attendre près de 50 ans pour le nom de l'espèce se fixe en "*Apricardia carantonensis*" par, semble-t-il, une citation de Parona en 1901 dans son ouvrage "*Le rudiste et le camacee di S. Polo Matese raccolte da Francesco Bassani*".

En 1928, R. H. Palmer dans son ouvrage "*The rudistids of southern Mexico*" page 43 évoque *Apricardia asymmetrica*, qui présente de grandes similitudes avec *Apricardia carantonensis*, en ces termes (traduit de l'anglais) :  
"Valve inférieure (gauche), de contour circulaire; en forme de disque, plutôt plat, quelque peu carénée en périphérie, étroitement enroulé de sorte que l'ouverture franchit l'apex ou l'umbo. Coquille attachée par l'umbo enroulé de la valve gauche. Structure de coquille compacte à l'extérieur et poreuse à l'intérieur ; porosité due à la plaques horizontales et verticales comme chez les Radiolites. Ces plaques, cependant, ne sont que légèrement développées. L'espèce est très inéquivalve. Valve supérieure ne ressemble en rien à la valve inférieure. La zone plane supérieure forme un angle droit avec la partie convexe. Il existe deux couches de coque distinctes : une fine couche externe et une couche intérieure plus épaisse composée de longitudinalement de structures prismatiques. Dentition et myophores inconnus. La forme en croissant de l'ouverture des deux valves est unique. Cette espèce suggère fortement *Requienia carantonensis* d'Orb. du Cénomaniens de France bien qu'il lui manque la quille bien développée observée dans les premiers stades de cette espèce. La zone creuse du côté concave dans la valve supérieure est également manquante dans la forme européenne"

Klaus Bandel et Hakam Mustafa, en 1996 dans l'ouvrage commun "*Constructional morphology of some Upper Cretaceous rudists of the Ajlun (Jordan)*" proposent la description suivante (Traduit de l'anglais) :

"Les valves spiralées d'*Apricardia* diffèrent les unes des autres par leur taille et leur forme. La valve gauche attachée est la plus grande (diamètre maximum environ 3 cm) et forme une spire d'environ un demi-tour. La valve libre droite forme moins d'un demi-tour et est plus plate que la valve gauche (2 cm de diamètre maximum). La charnière ressemble à celle de Dicéras. Une seule dent avec un épaississement en forme de dents est présente derrière la cavité postérieure dans le bord gauche de la valve. La plaque de charnière est massive et dépasse du bord de la valve. L'insertion du muscle postérieur se situe sur la plaque qui passe sous la plate-forme cardinale".

En 2012, Wagih Ayoub-Hannaa and Franz Theodor Fürsich dans "*Apricardia noncarinata n. sp. (Bivalvia, Requieniidae) from the Cenomanian (Upper Cretaceous) of central-east Sinai, Egypt*" donnent les caractéristiques d'*Apricardia carantonensis* en le comparant à *Apricardia noncarinata* :

"La valve gauche est enroulée vers le haut en deux tours dans le sens des aiguilles d'une montre (translation haute), la droite est plus petite, moins conique et enroulée en deux spires dans le sens inverse des aiguilles d'une montre. L'ornementation se compose de fortes nervures commarginales séparées par de larges interstices, qui sont occupés par des côtes secondaires, et les carènes sont fortement développées"

## Représentations

Se reporter à la page suivante

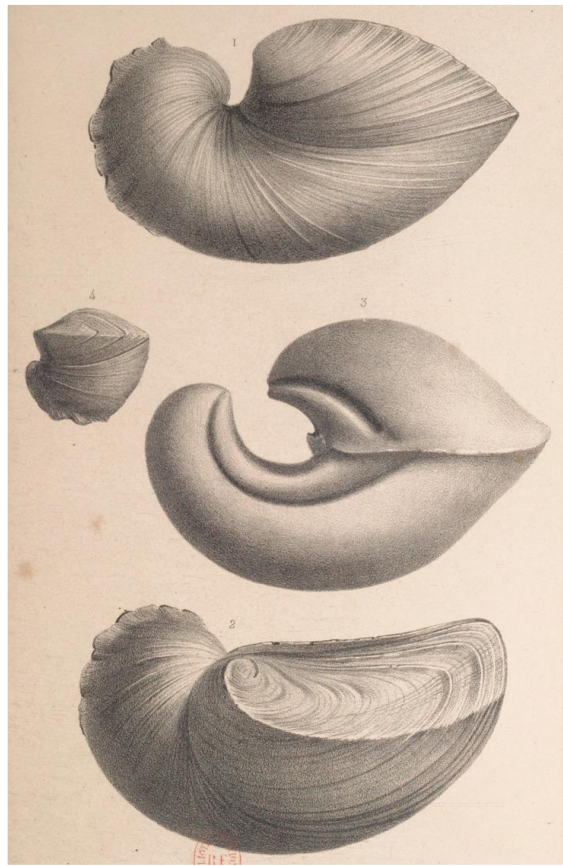


fig. 1, coquille entière de grandeur naturelle, vue de côté; fig. 2, la même, vue en dessus; fig. 3, moule intérieur, où les sillons correspondent aux lames intérieures; fig. 4, jeune individu de grandeur naturelle (Dessins extrait de "*Paléontologie française, Description zoologique et géologique de tous les animaux mollusques et rayonnés, fossiles de France*" Pl 592 p 259,260)



*Apricardia carantonensis* (Photos MNHN)

### Bibliographie

- Guéranger** "Essai d'un répertoire paléontologique du Département de la Sarthe" 1853 p.36  
**Alcide d'Orbigny** "Paléontologie française, Description zoologique et géologique de tous les animaux mollusques et rayonnés, fossiles de France " 1850 p.259/260 pl.592  
**Franchis** "Mollusci della creta media del Leccese" 1903 p.160 pl.6  
**Palmer** "The rudistids of southern Mexico" 1928 p.43  
**Philip** "Les zones de rudistes du Cénomaniens provençal" 1967 p.498  
**Klaus Bandel et Hakam Mustafa** "Constructional morphology of some Upper Cretaceous rudistids of the Ajlun (Jordan)" 1996 p.604  
**Wagih Ayoub-Hannaa and Franz Theodor Fürsich** "Apricardia noncarinata n. sp. (Bivalvia, Requieniidae) from the Cenomanian (Upper Cretaceous) of central-east Sinai, Egypt" 2012 p.78 à 80

**FICHE N°2b** Famille des Requieniidae  
Sous-famille des Requieniinae

Genre : Apricardia

Espèce : Apricardia *laevigata*

**Classification**

Embranchement: Mollusque  
Classe : Bivalve  
Ordre : Hippuritida  
Famille : Requieniidae  
Genre : Apricardia (Guéranger, 1853)  
Espèce : Apricardia *laevigata* (d'Orbigny, 1842)

**Position stratigraphique**

Cénomaniens moyen et supérieur (- 95,84/- 93,5 Ma)

**Gisement** : Méounes-Bastide blanche : Faverolle

**Descriptions**

Alcide d'Orbigny, propose en 1842 dans "Quelques considérations zoologiques et géologiques sur les rudistes" la dénomination *Caprotina laevigata* tandis qu'en 1848, Ryckholt évoque *Requienia laevigata* dans ses "Mélanges paléontologiques" dont d'ailleurs, il ne donne aucune description. D'Orbigny reprendra cette dénomination à son compte en 1850 dans "Paléontologie française, Terrains crétacés. vol. 4, Brachiopodes" page 258. Voilà ce qu'il en dit :

"Coquille ovale, fortement déprimée, et comme couchée sur le côté, très-inéquivalve, lisse partout (D'où le nom de *laevigata* qui vient du participe passé du verbe latin "levigo" = d'aspect lisse, **Ndla**).

Valve inférieure très grande, déprimée, fixe sur une plus ou moins grande partie de sa surface inférieure, lisse en dessus et marquée extérieurement en dessous d'un angle saillant, et en dessus d'un autre; entre les deux un méplat caractéristique; cette valve se contourne sur elle-même et forme jusqu'à deux tours de spire.

Valve supérieure courte, élevée, arquée, très-carénée au milieu; convexe en dessus, concave en dessous. Le moule intérieur montre qu'il y avait dans la valve inférieure deux fortes lames longitudinales à la partie supérieure, près le bord interne, et dans la valve supérieure une très-forte lame également du même côté".

Même constatation que pour l'espèce précédente concernant une variation dans l'appellation, "*Caprotina*"? "*Requienia*" ?

Une fois encore la littérature paléontologique reste peu bavarde au sujet de cette espèce, souvent citée rarement décrite.

**Représentations** (se reporter à la page suivante)





*Apricardia laevigata* (≈ *Caprotina laevigata*, *Requienia laevigata*) D'Orbigny "*Paléontologie française, Description zoologique et géologique de tous les animaux mollusques et rayonnés, fossiles de France*"



*Apricardia laevigata* (à gauche spécimen de Charente-Maritime <http://paleo17.blogspot.com/2014/06/bivalves-rudistes.html>, à droite Photo MNHN)

## Bibliographie

Ryckholt "Mélanges paléontologiques" 1848 p.178

Alcide d'Orbigny "Quelques considérations zoologiques et géologiques sur les rudistes" 1842 p.182

Alcide d'Orbigny "Paléontologie française, Description zoologique et géologique de tous les animaux mollusques et rayonnés, fossiles de France" 1850 p.258/259 pl.590

Dainelli "Appunti geologici sulla parte meridionale del Capo di Leuca" 1902 p.687

Torre "Rudiste presenoniane delle Murge Baresi" 1965 p.72

Berthou "Le Cénomaniens de l'Estrémadure portugaise" p. 35,48, 97 pl 52



**FICHE N°2c** Famille des Requieniidae  
Sous-famille des Requieniinae

Genre : Apricardia

Espèce : Apricardia *toucas*

**Classification**

Embranchement: Mollusque

Classe : Bivalve

Ordre : Hippuritida

Famille : Requieniidae

Genre : Apricardia (Guéranger, 1853)

Espèce : Apricardia *toucas* (d'Orbigny, 1850) (Philip 1964)

**Position stratigraphique**

Santonien supérieur (-84,60/-83,50 Ma)

**Gisement** :

Plan d'Aups-Mazaugues (Au-dessus de la 2<sup>ème</sup> barre à rudistes)

Plan d'Aups-Mazaugues, Giniez

**Descriptions**

Avant de s'appeler Apricardia *toucasiana*, ce rudiste reçu, par Alcide d'Orbigny, le nom de Caprotina *toucasiana* en 1850 dans son "*Podrome de paléontologie stratigraphique universelle des animaux mollusques et rayonnés*", pour le rebaptiser la même année Requienia *toucasianus* dans "*Paléontologie française, Description zoologique et géologique de tous les animaux mollusques et rayonnés, fossiles de France*" en le décrivant ainsi :

" Coquille ovale, oblongue, fortement comprimée, très inéquivalve, lisse partout avec quelques lignes d'accroissement peu prononcées. Valve inférieure bien plus grande que l'autre, déprimée, extérieurement carénée, fortement contournée en spirale en dessous. Valve supérieure plus courte, élevée, oblique et même contournée en dessous, ayant seulement un indice de carène. Le moule intérieur montre, en dessus, un fort sillon médian, à la valve supérieure, et deux rapprochés à la valve inférieure, représentant des lames inférieures de la coquille.

Voisine de forme du R. *carantonensis*, cette espèce s'en distingue par son ensemble infiniment plus déprimé, par sa valve inférieure plus contournée, pourvue de deux lames intérieures au lieu d'une; par sa valve supérieure non carénée bien plus élevée, ayant, sa lame interne plus au milieu. Ce sont deux espèces bien distinctes".

Il est difficile de statuer sur le véritable nom de cette espèce de rudiste et d'obtenir une description précise après d'Orbigny car les auteurs contemporains ne sont guère bavards sur le sujet. Il est signalé qu'en 1867-70, Pictet et Campiche évoque Requienia *lonsdalii*, en 1907 Repelin parle de Toucasia *toucasiana* et en 1932 Astre dans "*les faunes de pachyodontes de la province catalane entre sègre et fraser*" donne les explications suivantes en utilisant le nom Apricardia *toucasiana* :

"D'Orbigny avait cité cette forme comme propre au Turonien : Le Beausset (Var), Martigues (Bouches-du-Rhône), Piolin (Vaucluse). Ce Turonien de d'Orbigny correspond au Maestrichtien; car au Castellet, près du Beausset, cet Apricardia appartient aux couches à Lima galloprovincialis dite ovata, que Toucas en 1873 place dans son vingt-quatrième niveau, le plus élevé, celui à Hippurites *moulinsi*. De l'examen de nombreux matériaux de provenance diverse, cette espèce me paraît posséder une certaine extension verticale dans le Sénonien.

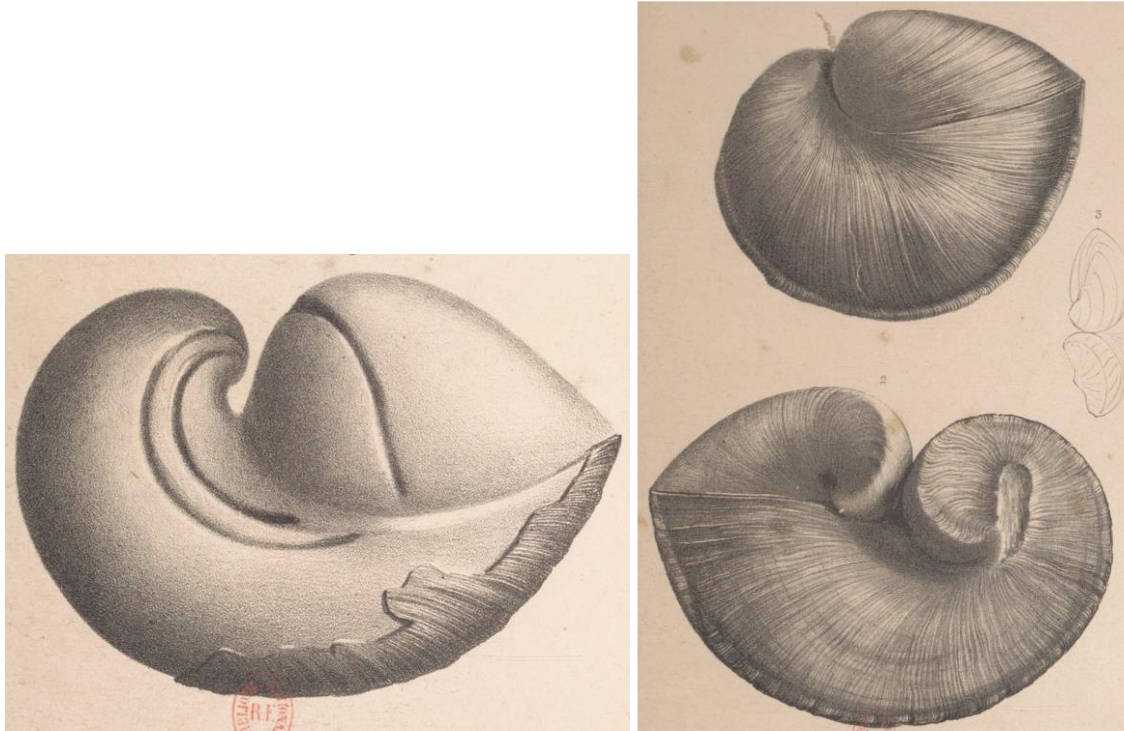
A l'E du Sègre, les exemplaires sont parfois un peu plus renflés et à valve supérieure un peu plus grande que ceux du Beausset (localité type, la première citée par d'Orbigny), mais sans atteindre le renflement et la moins grande inégalité des valves qui caractérise *Apr. archiaciana* d'Orb."

Philip en 1964, dans "Faciès et variations du Sénonien dans le massif de la Sainte-Baume", cite, en parlant de la coupe de Giniez, *Apricardia toucasi* nom qui, apparemment, reste valide à ce jour.

En 2007 dans sa "Révision des rudistes crétacés (Bivalvia) de la Paléontologie française d'Alcide d'Orbigny" Mme Macé-Bordy donne sa propre description :

"La valve gauche, fixe, lisse, carénée, ne montre pas de bandes siphonales dans la région postérieure. Elle est obliquement enroulée en sens contraire de la valve adhérente des *Exogyra*. La valve droite convexe (non plate comme chez *Requienia*, non carénée, plus petite que l'autre valve, présente un crochet contourné dans le sens inverse de celui de la valve gauche" p.169.

## Représentations



*Apricardia toucasi* (sous le nom de *caprotina toucasianus*) Explication des figures. Pl. 595 fig. 5, moule intérieur montrant des sillons à la place des lames internes des valves; pl. 596, fige 1, coquille, vue en dessus; fig 2, la même, vue en dessous (Dessins de Delarue pour d'Orbigny "*Paléontologie française, Description zoologique et géologique de tous les animaux mollusques et rayonnés, fossiles de France*" 1850

## Bibliographie

**Alcide d'Orbigny** "Paléontologie française, Description zoologique et géologique de tous les animaux mollusques et rayonnés, fossiles de France " 1850 p.261/262 pl.595 et 596

**Romanovsky** "Materials on the geology of Turkestan, vol. 2." 1884 p.98

**Repelin** "Monographie de la faune saumâtre du Campanien inférieur du Sud-Est de la France" 1907 p.59

**Astre** "les faunes de pachyodontes de la province catalane entre sègre et fraser" 1932 p.80

**Kutassy** "Fossilium Catalogus, I. Animalia, pars 68, Pachyonta mesozoica (Rudistis exclusis)" 1934 p.106/107

**Philip** "Faciès et variations du Sénonien dans le massif de la Ste-Baume" 1964 p.108

**Pons** "Estudio estratigráfico y paleontológico de los yacimientos de rudistidos del Cretácico sup. del Prepirineo de la Prov. de Lerida" 1977 p.54 pl.2

**Macé-Bordy** "Révision des rudistes crétacés (Bivalvia) de la Paléontologie française d'Alcide d'Orbigny" 2007 p.169

**FICHE N°2d** Famille des Requieniidae  
Sous-famille des Requieniinae

Genre : Apricardia

Espèce : Apricardia *archiaci*

**Classification**

Embranchement: Mollusque

Classe : Bivalve

Ordre : Hippuritida

Famille : Requieniidae

Genre : Apricardia (Guéranger, 1853)

Espèce : Apricardia *archiaci* (d'Orbigny, 1842) (Douvillé 1887)

**Position stratigraphique**

Santonien (-85,80/-83,50 Ma)

**Gisement** :

Le Beausset

**Remarque** : Steuber (2002) situe cette espèce dans le Turonien moyen et supérieur. Il ne la fait pas figurer dans le Var. D'Orbigny puis Mme Macé-Bordy et J. Philip la signalent au Beausset, l'un comme appartenant au Turonien, les autres comme appartenant à l'étage Santonien.

**Descriptions**

En 1842, c'est A. d'Orbigny qui baptise ce rudiste Caprotina *archiaciana* puis en 1850 Requienia *archiaciana* dont il donne la description suivante :

"Coquille un peu triangulaire, plus haute que large, à valves presque égales en hauteur, en largeur et surtout aussi contournées l'une que l'autre, épaisses, très arquées, carénées extérieurement. Le moule intérieur montre un seul sillon rapproché de la charnière à chaque valve, qui remplace les lames de l'intérieur. Voisine par sa forme du R. *toucasiana*, cette espèce se distingue nettement par ses deux valves presque égales, bien plus épaisses et surtout plus contournées, plus carénées, et enfin par une seule lame au lieu de deux à l'intérieur de la valve inférieure. Les premiers caractères la distinguent encore du R. *carantonensis*".

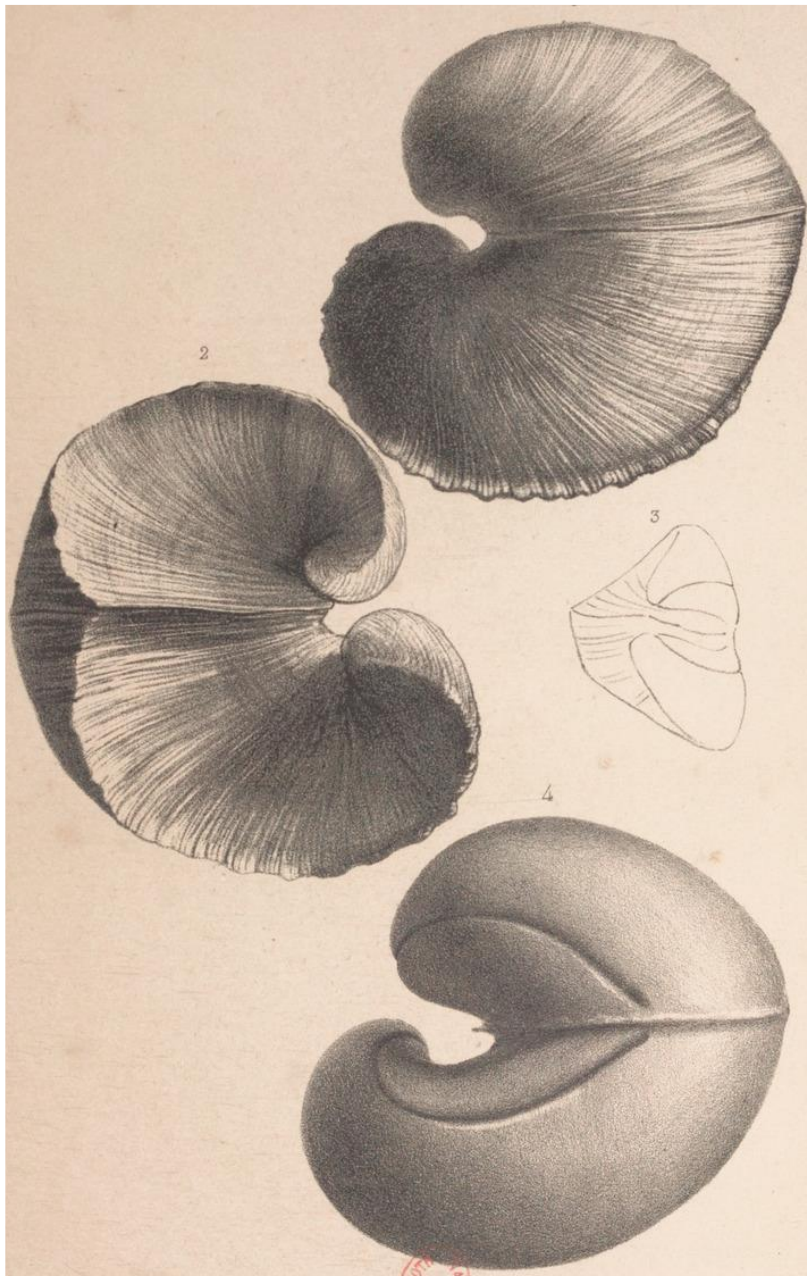
En 1887, Douvillé lui donne le nom de Apricardia *archiaci* qui reste, semble-t-il, encore en vigueur à ce jour.

En 2007 Mme Macé-Bordy en donne un bref aperçu qui n'est qu'un commentaire des dessins présentés par d'Orbigny.

**Représentations**

Voir page suivante





*Apricardia archiaci* (sous la dénomination *Caprotina archiaciana*) fig. 1, coquille de grandeur naturelle, vue en dessus; fig. 2, la même, vue en dessous; fig. 3, profil de l'épaisseur des deux valves; fig. 4, moule intérieur montrant, par des sillons, l'empreinte des lames intérieures. (Dessin de Delarue pour d'Orbigny "*Paléontologie française, Description zoologique et géologique de tous les animaux mollusques et rayonnés, fossiles de France*" 1850



*Apricardia archiaci* (Sous la dénomination *Apricardia archiaciana*), identification C. De Rueda, collection GIPSE

**FICHE N°3** Famille des Requieniidae  
Sous-famille des Requieniinae

Genre : Requienia

Espèce : Requienia *melchioni*

**Classification**

Embranchement: Mollusque  
Classe : Bivalve  
Ordre : Hippuritida  
Famille : Requieniidae  
Genre : Requienia (Matheron, 1842)  
Espèce : Requienia *melchioni* (Matheron, 1842)

**Position stratigraphique**

Santonien inférieur ? (- 85,8/- 84,8 Ma)

**Gisement**

La Cadière d'Azur

**Descriptions**

C'est en 1842 que Matheron décrit pour la première fois Requienia *melchioni* (Qu'il appelle Caprina *melchioni* en hommage à Jean-Louis Hardouin Michelin de Choisy, né le 25 mai 1786 à Versailles, mort le 9 juillet 1867 à Versailles, paléontologue et malacologiste français). Décrire, c'est beaucoup dire car l'auteur nous fait surtout part de ses doutes :

"Cette jolie coquille paraît être fort rare. Elle est très inéquivalve et présente de petites stries concentriques. Je n'ai pu voir les caractères internes. Il est donc possible que ce fossile n'appartienne pas au genre caprine.... Je l'ai trouvé à la Cadière" ("*Catalogue méthodique et descriptif des corps organisés fossiles du département des Bouches-du-Rhône et lieux circonvoisins*" p.114).

Avec d'Orbigny le nom de Requienia *melchioni* stricto sensu est utilisé mais il se borne à reprendre la description minimaliste de Matheron. On peut en conclure qu'il n'a pas jugé utile de procéder à une analyse approfondie alors que Delarue, son illustrateur, présente planche 599 de "*Paléontologie française, Description zoologique et géologique de tous les animaux mollusques et rayonnés, fossiles de France*" des dessins suffisamment parlant pour générer une description détaillée mais il est important de préciser que Delarue n'a fait que recopier les dessins de Matheron (Planche 4 figures 6,7 de l'ouvrage pré-cité). Mme Macé-Bordy dans sa "*Révision des rudistes créacés de la paléontologie française d'Alcide d'Orbigny*" en 2007 écrit p.170 " Dans son Podrome d'Orbigny signale sous le même numéro, Monopleura varians et Caprina melchioni Matheron. Dans le dernier cas les valves nous paraissent plus spiralées que dans l'autre espèce. Les figures 1 et 2 de la planche 599 de la paléontologie française montrent que cette espèce qui présente des valves arquées et pas de bandes siphonales, est une Apricardia". Cette observation va à l'encontre de celle de Steuber (Paleotax 2002) mais il est bien possible que ce dernier se soit uniquement fondé sur Matheron, d'Orbigny, Kutassy ("*Fossilium Catalogus, I. Animalia, pars 68, Pachydonia mesozoica, Rudistis exclusis*" 1934) et Fabre ("*Catalogue des types de la collection Philippe Matheron*" 1942).

Matheron dit bien avoir trouvé lui-même le spécimen dont il parle et qu'il dessine (pourquoi mentirait-il ?) à la Cadière d'Azur, comment, dès lors, ce rudiste pourrait-être, comme le dit Mme Macé-Bordy, un Apricardia puisqu'il semblerait que ce genre ne soit pas présent dans le Santonien varois.

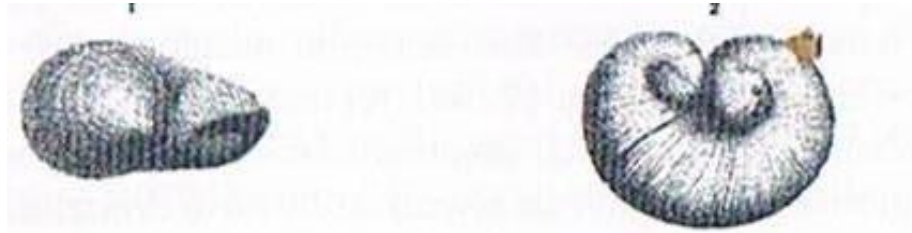


## Structure interne

Se reporter à la N°2

**Représentation** (se reporter à la page suivante)

On ne dispose que de peu de représentations, si ce n'est celle de Matheron reprise par d'Orbigny.



**Requienia michelini** (sous le nom de *Caprotina michelini*) chez Matheron



**Requienia michelini** (Sous le nom de *Caprotina michelini*) chez d'Orbigny, c'est ce qui s'appelle "un copier-coller"

Mme Macé-Bordy a rebaptisé *Requienia michelini* en *Apricardia michelini*, appellation qu'elle est la seule d'après moi à utiliser car je ne l'ai retrouvé dans aucune littérature. Si cette appellation avait été confirmée, il en resterait trace car 14 ans se sont écoulés depuis la sortie de son opusculé (2007).

## Bibliographie

**Matheron** "Catalogue méthodique et descriptif des corps organisés fossiles du Département des Bouches-du-Rhône et lieux circonvoisins".1842 p.113, pl. 4, fig. 6-7

**D'Orbigny** " Paléontologie française, Description zoologique et géologique de tous les animaux mollusques et rayonnés, fossiles de France " 1850 p. 264, pl.599, figs.1-2

**Kutassy** Fossilium Catalogus, I. Animalia, pars 68, Pachydonia mesozoica (Rudistis exclusis)" 1934 p.100

**Fabre** "Catalogue des types de la collection Philippe Matheron" 1942 p.123

**Macé-Bordy** "Révision des rudistes crétacés (Bivalvia) de la Paléontologie française d'Alcide d'Orbigny" 2007 p.170 pl.4 fig.1-2.

**FICHE N°4** Famille des Requieniidae  
Sous-famille des Requieniinae

Genre : Bayleia

Espèce : Bayleia subaequalis

**Classification**

Embranchement: Mollusque

Classe : Bivalve

Ordre : Hippuritida

Famille : Requieniidae

Genre : Bayleia (Munier-Chalmas, 1873)

Espèce : Bayleia subaequalis (D'Orbigny, 1842 sous le nom de Caprotina subaequalis. Douvillé 1911 sous le nom de Bayleia subaequalis)

**Position stratigraphique**

Santonien inférieur (- 85,8/- 84,8 Ma)

**Gisement**

La Cadière d'Azur

**Descriptions**

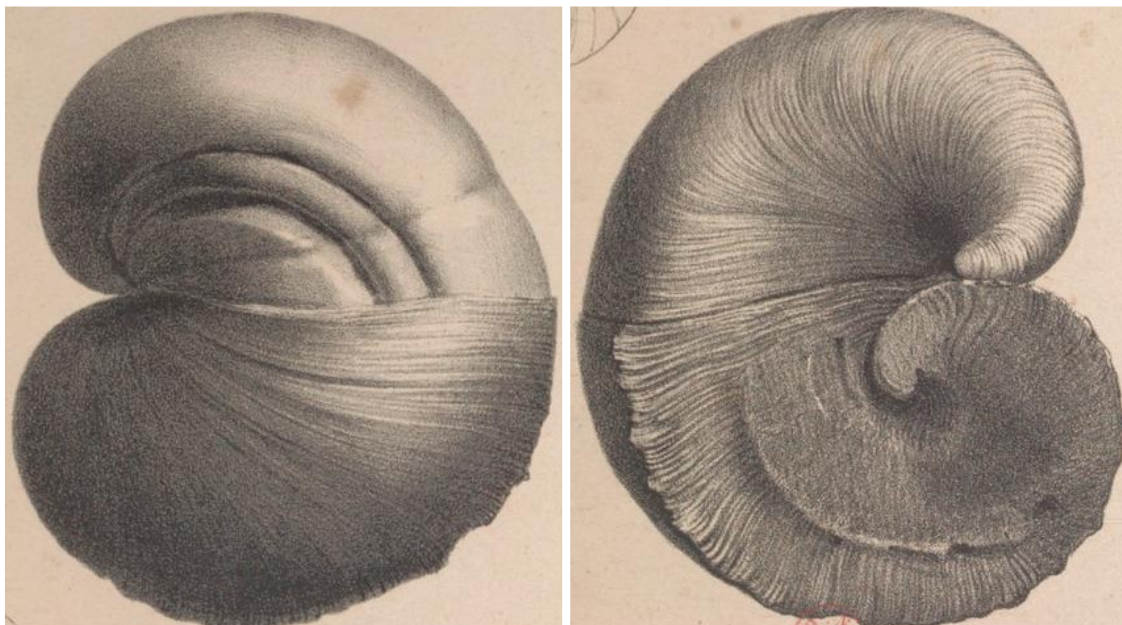
En 1842 d'**Orbigny** parle de ce rudiste sous le nom de Caprotina subaequalis (Nom de genre donné par Douvillé en hommage à Émile Bayle (1819-1895) naturaliste et paléontologue spécialiste des rudistes dont il a, le premier, mis en évidence la structure interne. Le nom de l'espèce "subaequalis" vient du préfixe "sub" qui signifie "approximativement" et de l'adjectif "aequalis" qui signifie "égal" donc Bayleia approximativement égal en allusion aux deux valves de l'espèce) puis en 1850 sous celui de Requiения subaequalis dont il donne la description suivante : "Coquille ovale, irrégulière, peu comprimée, presque équivalve, au moins pour le contournement et l'étendue des valves, entièrement lisse; valve inférieure fixe, carénée intérieurement, valve supérieure plus épaisse, non carénée, à crochet contourné. Le moule intérieur montre à la valve supérieure deux sillons rapprochés laissés par les lames intérieures de cette valve". (*Paléontologie française, Description zoologique et géologique de tous les animaux mollusques et rayonnés, fossiles de France* p.264).

**Mme Macé-Bordy**, avant de donner sa propre description évoque celle de **Douvillé** :

"La valve droite présente une dent postérieure développée qui se recourbe parallèlement au bord cardinal (comme chez Toucasia ou Apricardia. Sur cette valve droite, de part et d'autre de la lame myophore postérieure, on observe des cavités accessoires (comme dans le genre Caprotina). Bien que Bayleia soit fixé par la valve gauche (comme chez tous les Requieniidae), les caractères externes et internes montrent que cette espèce n'appartient pas au genre Requiения, comme le pensait d'Orbigny" (D'après "*Pseudotoucasia et Bayleia*" 1911 p.192).

"Les valves sont épaisses, presu'égales, enroulées, lisses. La valve droite, fixée, aplatie du côté antérieur, le crochet contourné dans le sens inverse de celui des Exogyra, montre deux carènes, une externe et une autre proche du crochet. La valve gauche, libre, non-carénée, abimée, laisse entrevoir les deux sillons du moule interne, laissés par la lame myophore postérieure sur laquelle se fixe le muscle postérieur et par le bourrelet saillant sur lequel se fixe le muscle antérieur" (Macé-Bordy "*Révision des rudistes crétacés (Bivalvia) de la Paléontologie française d'Alcide d'Orbigny*" 2007, p.172).

## Représentations



*Bayleia subaequalis* (sous le nom de *Caprotina subarqualis* fig. 1, coquille de grandeur naturelle, avec la valve supérieure à l'état de moule intérieur ; fig. 2, la même, vue en dessous, les deux valves avec le test. (Dessin de Delarue pour d'Orbigny "*Paléontologie française, Description zoologique et géologique de tous les animaux mollusques et rayonnés, fossiles de France*" 1850 p.264, pl.598



*Bayleia subaequalis* (à gauche photo MNHN, à droite identification C. De Rueda collection GIPSE)

## Bibliographie

**D'Orbigny** "Paléontologie française, Description zoologique et géologique de tous les animaux mollusques et rayonnés, fossiles de France" 1850 p.264, pl.598, figs.1-2

**Douvillé** "Pseudotoucasia et Bayleia" 1911 p.192

**Pazic** "Biostratigraphische Verhältnisse und Tektonik der Oberkreide in der weiteren Umgebung von Kosjeric" 1957 p.87, pl.18

**Macé-Bordy** "Révision des rudistes crétacés (Bivalvia) de la Paléontologie française d'Alcide d'Orbigny" 2007, p.172

**FICHE N°4** Famille des CaprinidaeGenre : CaprinaEspèce : Caprina *adversa***Classification**

Embranchement:	Mollusque
Classe :	Bivalve
Ordre :	Hippuritida
Famille :	Caprinidae
Genre :	Caprina (d'Orbigny, 1822)
Espèce :	Caprina <i>adversa</i> (d'Orbigny, 1822)

**Position stratigraphique**

Cénomaniens moyen et supérieur (- 95,84/- 93,5 Ma). Âge absolu pour Caprina *adversa* = de - **94,5 à - 93,67 Ma** (Steuber et al. 2007)

**Gisement**

La Baralière-Turben (à l'ouest de Méounes)  
 Méounes-Bastide blanche : Faverolle

**Descriptions**

Alcide d'Orbigny fut le premier à baptiser ce rudiste de Caprina *adversa* (En forme de corne de chèvre remontante issu du latin "adversus" participe d'adverto = dans le sens opposé, dans le sens de remonter un fleuve par exemple) et nul ne vint contester cette appellation toujours valide à ce jour. En 1823 dans "Notice sur quelques espèces nouvelles de mollusques fossiles, du Département de la Charente-Inférieure" il écrit pages 288 à 291 :

"Le corps de la coquille de la var. A (variante **Ndlr**) est cordiforme, ventru, strié finement et longitudinalement ; les sommets, qui depuis leur origine diminuent d'une manière assez égale, se roulent en spirale de dehors en dedans ; le crochet de la valve gauche est plus saillant, moins serré et s'écarte un peu de la coquille, il est tourné en avant, et l'on y compte trois tours de spire ; celui de la valve droite se roule sur lui-même, se touche par tous les points du pourtour, n'a que deux tours de spire, et est tourné en arrière ; la cloison presque transversale ou légèrement oblique de l'intérieur de la coquille, est double, épaisse et persistante ; il existe une marge ou petit bourrelet au limbe, de chaque valve qui, par sa réunion avec celui de la valve opposée, forme une bordure aux points de leur réunion. Entre les pointes de l'Épine et celle de St. Hilaire, de même qu'à celle de Ceudepont, île d'Aix, et à Fouras, on observe des couches de grès ferrifère souvent décomposé et friable, superposées au grès chloriteux ou à la roche silicéo-calcaire crayeuse, et situées à quelques toises au-dessus des plus hautes mers. C'est dans cette couche que l'on rencontre assez fréquemment des valves isolées, ou des portions de valve de cette singulière coquille. Un seul individu presque entier y a été recueilli ; M. Émy, colonel du génie, en est possesseur. C'est sur cette belle et précieuse coquille, et plus particulièrement sur l'empreinte qu'elle avait laissée sur le grès, que j'ai pris le croquis sur lequel mon fils a fait le dessin ci-joint, (fig. 1, 2 et 3, pl. 3) (Figures introuvables **Ndlr**), et que j'en ai tracé les caractères. Les individus de cette espèce sont presque toujours colorés par le fer en teinte ochracée, et sont le plus souvent recouverts d'orbicules calcédonieuses. Avant de connaître les deux valves de cette Coquille, et surtout avant d'avoir vu l'empreinte de l'individu dont il est ici question, je penchais à croire que ce devait être une grande gryphite de la division des Cloisonnées, dont on trouve plusieurs petites espèces avec leur valve supérieure à l'île d'Aix, à Fouras et à Angoulin. Mais ayant vu depuis plusieurs empreintes des deux espèces que je décris, et par des valves droites et gauches, qu'il est aisé de distinguer lorsqu'on les a une fois observées, il ne m'est plus resté de doutes, et j'ai cru devoir en former provisoirement un genre.



La Caprine opposée, var. B, (voyez pl. 3, fig. 4 et 5) (Figures introuvables **Ndlr**), ne diffère de la var. A qu'en ce que le premier tour de spire des crochets est beaucoup plus renflé, plus détaché et plus saillant, ce qui fait paraître le dernier tour très mince et disproportionné; la valve gauche montre quatre tours de spire et la droite trois; on ne remarque point de marge ou de bourrelet à la réunion des deux valves, et elle est en général plus grande dans toutes ses proportions. On la trouve dans la même couche de grès que la var. A et aussi au-dessous du fort de la rade, dans l'anse de la croix de l'île d'Aix, dans la roche silicéo-calcaire crayeuse".

En 1839, d'Orbigny adresse une lettre à la Revue Géologique par la Société cuvérienne pour revendiquer son droit à la découverte de *Caprina adversa* dont il résume brièvement les caractéristiques principales :

"*Caprina adversa*, d'Orbigny (Annales du Muséum)

Valve supérieure lisse, de contexture fibreuse, composée de deux à trois tours, de spire souvent très élevées; intérieur divisé en deux grandes cavités. Valve inférieure conique, lisse. Grand diamètre 60 centimètres. Craie inférieure, grès vert. D'Angoulême, de l'île d'Aix (Charente-Inférieure)".

En 1850, dans "Paléontologie française, Description zoologique et géologique de tous les animaux mollusques et rayonnés, fossiles de France" pages 182 et 183, il donne de ce rudiste la description suivante :

"Coquille très épaisse, très inéquivalve. Valve inférieure la plus petite, conique, en cornet comprimée, droit ou arqué, lisse, avec quelques lignes transverses d'accroissement; sillon latéral profond. Valve supérieure très grande, contournée en spirale, et ayant jusqu'à trois tours plus ou moins élevés, lisse, ou seulement pourvue de lignes transverses d'accroissement. Canaux du bord composés de cavités comprimées transverses ; les unes occupant toute l'épaisseur de la valve, les autres externes n'ayant que la moitié de cette épaisseur, placées en coins entre les autres ; toutes séparées par des cloisons verticales étroites. Deux principales cavités intérieures.

Cette espèce est très variable suivant l'âge, les individus, et le degré d'altération. Jeune, sa valve supérieure est courte, peu contournée; mais avec l'âge elle se contourne sur elle-même jusqu'à montrer trois tours complets de spire. Suivant les individus, cette spire est presque enroulée sur le même plan, ou élevée; suivant l'altération, elle est tellement dénaturée qu'il faut de l'habitude pour la reconnaître. Un premier degré d'altération est l'usure de la couche extérieure du test de la valve supérieure qui laisse alors apparaître les canaux intérieurs, ce qui la rend comme striée longitudinalement. Réduite à l'état de moule intérieur, elle a deux énormes crochets à la valve supérieure et un grand cône, et plusieurs petits à la valve inférieure".

En 1885, Quenstedt dans son "Handbuch der Petrefaktenkunde", reprend succinctement les observations d'Orbigny en n'apportant pas d'éclairage nouveau.

"Avec de grandes moules, comme la *Caprina adversa* Orb. Tab.536 du Turonien de Saint-Trojan près de Cognac, la structure de la coquille semble particulière : à l'intérieur, quelques pores ronds, puis des lamelles dichotomiques, entre lesquelles pénètre la craie blanche. Ces lamelles forment des stries très régulières à la surface (quand cette surface est endommagée). Notre gravure sur bois très réduite provient d'un spécimen enroulé en spirale qui fait plus de 22cms de diamètre. Il existe même des spécimens plus grands de 1 fois 1/2 de ce diamètre".

Deux ans plus tard en 1887, Fischer dans son "Manuel de Conchyliologie et de paléontologie conchyliologique" page 1056, donne de *Caprina adversa* une description très détaillée.

"Coquille très inéquivalve, très épaisse, inverse ; valve  $\alpha$  (gauche) libre, plus grande que la valve opposée, spirale, enroulée; valve  $\beta$  (droite) fixée, petite, conique; rainure ligamentaire allant du bord cardinal au sommet des deux valves; couche externe du test fibreuse, mince; couche interne remarquablement développée, porcelainée; ses feuillets parfois non adhérents et laissant entre eux des lacunes ou chambres à eau; valve gauche munie de canaux parallèles simples ; valve droite pourvue de cavités accessoires multiloculaires, visibles en arrière de l'apophyse myophore postérieure; charnière de la valve gauche portant en avant une forte dent saillante, arrondie, suivie d'une très large fossette cardinale et d'une dent postérieure marginale ; fossette cardinale presque aussi développée que la cavité umbonale, recevant la dent cardinale correspondante seulement dans sa partie supérieure ou dorsale; le reste de la fossette constitue une cavité accessoire, limitée en avant par une lame septiforme, mince, prolongée jusqu'au bord ventral de la valve, représentant morphologiquement le bord du plateau cardinal, bien visible d'ailleurs chez les *Plagiptychus*; adducteur antérieur porté sur une lame oblique qui part de la grande dent cardinale et qui forme le bord antérieur du plateau cardinal; impression de l'adducteur postérieur marginale, étroite, allongée; charnière de la valve droite formée d'une grande dent prismatique, déversée en arrière et comprise entre deux fossettes cardinales très inégales; impression de l'adducteur antérieur allongée, submarginale; impression de l'adducteur postérieur portée sur une lame myophore très étroite, dressée et dépassant le bord cardinal.

Le *C. adversa* jeune est fixé par l'extrémité de la valve (droite), mais à l'âge adulte la coquille se détache et l'on trouve de grands individus enfouis la valve spirale en bas (Saemann)".



En 1965, Paradisi et Sirna dans leur "Osservazioni geologiche e paleontologiche sulla struttura compresa tra la vallelonga e la valle del Sangro (Marsica occidentale)" apportent des informations complémentaires mais réduites. "Deux exemplaires de la valve supérieure appartenant à cette espèce ont été collectés. L'érosion a enlevé la couche externe, rendant visible les cannelures internes étroites et profondes, qui font apparaître la coquille comme striée longitudinalement. Dans la partie terminale, réduite à l'état de moule interne, les deux umbos, caractéristiques des valves supérieures, sont bien visibles, nettement séparés par un sillon médian très profond. De la taille des deux spécimens et du degré d'enroulement, on peut déduire qu'il s'agit de jeunes individus"

En 1997, Masse et Chartrousse dans "Les Caprina (Rudistes) de l'Aptien inférieur d'Europe occidentale : Systématique, Biostratigraphie et Paléobiogéographie" page 800, proposent la description suivante :

"*Caprina adversa* montre une morphologie externe caractérisée par une valve inférieure conique, étroite et plus petite que la valve supérieure qui est assez fortement enroulée.

Sur la valve supérieure la dent antérieure est forte, la dent postérieure est moins développée. La valve inférieure porte une dent unique massive peu ou prou. L'appareil myophoral se caractérise par la présence d'une lame myophorale sur le bord postérieur de la valve inférieure, qui s'insère dans la cavité myocardinale de la valve supérieure; sur le bord antérieur, l'impression myophore se limite à un plateau myophoral plus ou moins incliné par rapport au plan de la commissure. Le ligament s'invagine dans une fossette ligamentaire qui se traduit sur le bord externe de la coquille par un sillon profond bien visible.

La valve supérieure possède une série ininterrompue de canaux s'étendant de la partie antérieure vers la partie postérieure, en passant par le bord ventral. Du côté postérieur, les canaux se développent sur toute l'épaisseur de la coquille, ils flanquent donc directement la surface myophorale interne qui n'est signalée par aucun épaissement significatif. Les lames radiales séparant les canaux peuvent être simples ou bifurquées. Les canaux présentent leur partie la plus large du côté interne et sont généralement de type pyriforme.

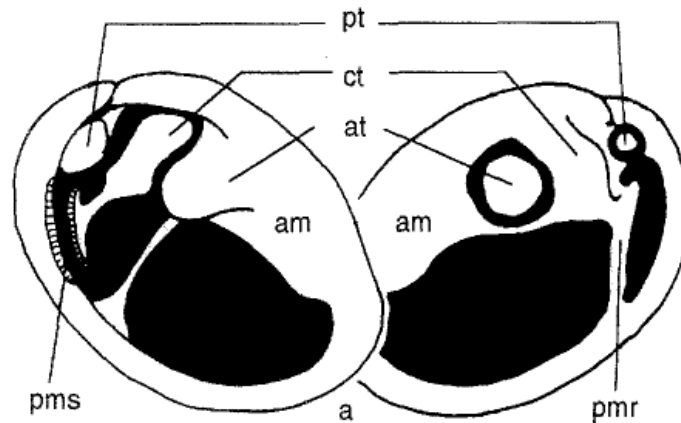
Il existe des divisions radiales des lames, qui s'effectuent le plus souvent près de la cloison transverse séparant la cavité générale de la cavité myocardinale".

Un an plus tard, en 1998, Skelton et Masse dans "Revision of the Lower Cretaceous rudist genera *Pachytraga* PAQUIER and *Retha* Cox (Bivalvia: Hippuritacea), and the origins of the Caprinidae" donnent une description interne plus complexe :

"Caprinides dans lesquels la cavité accessoire postérieure dans la valve droite est étroite et allongée dorso-ventralement; généralement subdivisée à sa base par des lames radiales. Le myophore postérieur de la valve droite présent sur le flanc postérieur de la paroi myocardique dressée, se projetant à travers le plan commissural dans la cavité accessoire postérieure (myophorale) de la valve gauche, avec la surface d'insertion des adducteurs tournée vers l'extérieur. Le myophore postérieur de la valve gauche entraîne un épaissement allongé de la paroi postérieure de la coquille, formant une crête commarginale surélevée, avec la surface d'insertion des adducteurs tournée vers l'intérieur. Canaux palléaux présents dans la valve gauche de presque toutes les espèces, mais dans la valve droite seulement pour certaines" (Traduit de l'anglais).

Il est bien évident que ces descriptions de l'intérieur du rudiste permettent seules une réelle identification de l'espèce. Cependant les caractères externes, dans le cas présent, peuvent déterminer, sans ambiguïté, le genre de rudiste auquel appartient *Caprina adversa*, sa forme étant parfaitement caractéristique.

### Aperçu de la structure interne

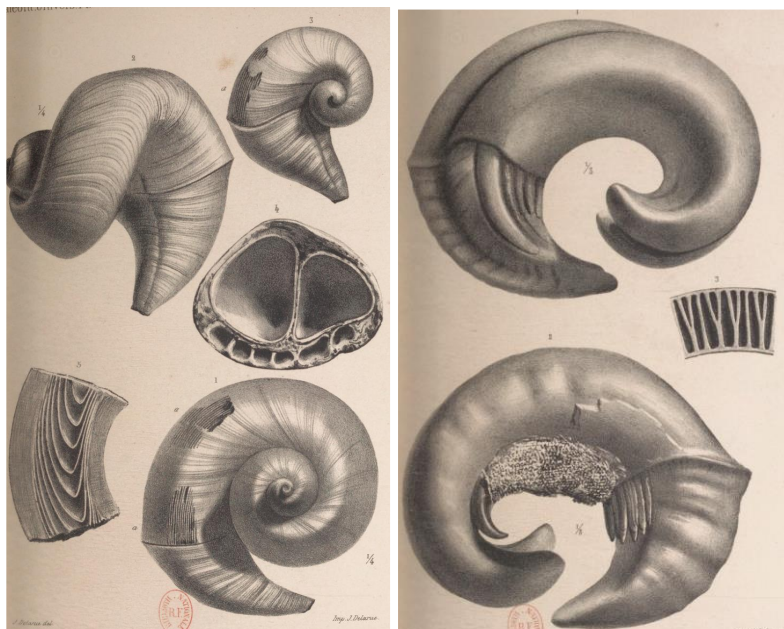


Structure interne de *Caprina adversa* schéma de Skelton et Masse extrait de "*Revision of the Lower Cretaceous rudist genera Pachytraga PAQUIER and Retha Cox (Bivalvia: Hippuritacea), and the origins of the Caprinidae*"

#### Légende du schéma

- am = Myophore antérieur
- at = Dent antérieure
- ct = Dent centrale
- pml = Myophore postérieur de la valve gauche
- pmr = Myophore postérieur de la valve droite
- pms = Myophores postérieurs des deux valves en opposition
- pt = Dent postérieure

### Représentations



Pl. 536, fig. 1, coquille avec ses deux valves, réduite au 1/9, avec des parties de test enlevées à la valve supérieure pour montrer les canaux intérieurs. fig. 2, un autre individu réduit, de la variété à spirale élevée ; fig. 3, jeune individu, réduit de moitié ; fig. 4, bords de la valve supérieure d'un individu adulte ; fig. 5, cornets en retraite, que forme l'animal dans l'intérieur de la valve supérieure à mesure qu'il s'avance vers le bord qui s'accroît.

Pl. 537, fig. 1, moule intérieur des deux valves, pour montrer les cônes arqués ou spiraux qui représentent les cavités intérieures des deux valves ; fig. 2, le même vu du côté opposé ; fig. 3, canaux intérieurs du labre de la valve supérieure, de grandeur naturelle. (Dessin de Delarue pour d'Orbigny "*Paléontologie française, Description zoologique et géologique de tous les animaux mollusques et rayonnés, fossiles de France*" 1850)

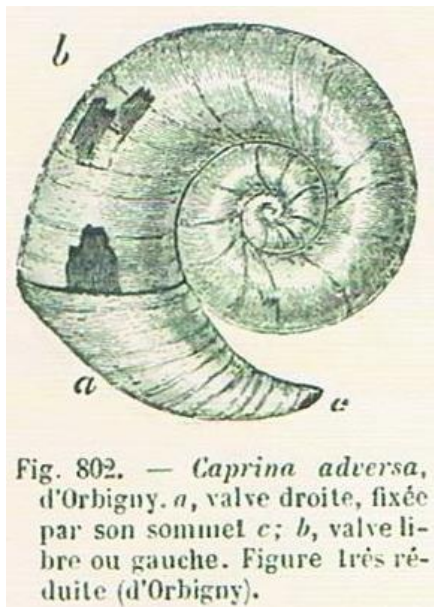


Fig. 802. — *Caprina adversa*, d'Orbigny. *a*, valve droite, fixée par son sommet *c*; *b*, valve libre ou gauche. Figure très réduite (d'Orbigny).

*Caprina adversa*, dessin de Fischer extrait de "*Manuel de Conchyliologie et de paléontologie conchyliologique*"



*Caprina adversa*, dessin de F. Priem extrait de "*La Terre avant l'apparition de l'homme*" 1893



*Caprina adversa*, photo MNHN



*Caprina adversa*, photo de Science photo library (<https://www.sciencephoto.com/media/87588/view/fossil-mollusc>)

## **Bibliographie**

**D'Orbigny** "Paléontologie française, Description zoologique et géologique de tous les animaux mollusques et rayonnés, fossiles de France" 1850 p.182, pl.536 et 537

**Quenstedt** "Handbuch der Petrefaktenkunde" 1867

**Romanovsky** "Materials on the geology of Turkestan, vol. 2" 1884

**Fischer** "Manuel de conchyliologie et de paléontologie conchyliologique ou histoire naturelle des mollusques vivants et fossiles" 1887

**Douvillé** "Sur quelques formes peu connues de la famille des chamidés" 1887

**Paradisi** et **Sirna** "Osservazioni geologiche e paleontologiche sulla struttura compresa tra la Vallelonga e la valle del Sangro (Marsica occidentale)" 1965

**Masse** et **Chartrousse** "Les Caprina (Rudistes) de l'Aptien inférieur d'Europe occidentale : Systématique, Biostratigraphie et Paléobiogéographie" 1997

**Skelton** et **Masse** "Revision of the Lower Cretaceous rudist genera *Pachytraga* PAQUIER and *Retha* Cox (Bivalvia: Hippuritacea), and the origins of the Caprinidae" 1998

**FICHE N°5** Famille des PolyconitidaeGenre : PolyconitesEspèce : Polyconites *operculatus***Classification**

Embranchement: Mollusque

Classe : Bivalve

Ordre : Hippuritida

Famille : Polyconitidae

Genre : Polyconites (Douvillé, 1887)

Espèce : Polyconites *operculatus* (Roulland 1829, Douvillé, 1887, Fischer 1887)**Position stratigraphique**

Cénomaniens inférieur (-98,9 ⇨ -95,8 Ma)

**Gisement**

Toulon : Sainte-Anne-d'Évenos

**Descriptions**

La paternité du nom de Polyconites *operculatus* reviendrait, d'après Steuber (2002) à L. Roulland. Ce dernier en 1829, dans le Bulletin d'histoire naturelle de la Société linéenne de Bordeaux du 5 mars, évoque une erreur qu'il aurait commise concernant la description d'un rudiste du genre Ichtyosarcolites qu'il a décrit le 5 août 1829 (?) dans ce même bulletin, tandis que lors de la séance du 16 mai 1831 de la société géologique de France, il fait référence à l'intervention du 5 août pour expliquer que le genre Ichtyocarcolites doit être supprimé. Cafouillis dans les dates ou décalage dans les retranscriptions, je l'ignore. Et Polyconites *operculatus* dans tout ça ? Et bien l'auteur n'en parle que dans la séance du 5 mars dans les termes suivants :

"Quant aux fossiles qui ont fait l'objet de mes premières observations, comme ils se distinguent éminemment des Sphérolites et des Hippurites par le nombre des cônes supérieurs de leur biostre (≈ qui a deux becs ? **Ndlr**), on peut douter qu'ils n'appartiennent à une nouvelle famille de rudistes ; je les désignerai, en conséquence, sous le nom de *Polyconites* et j'appellerai l'espèce que j'ai décrite *Polyconites operculée*, pour la distinguer d'une espèce beaucoup plus grande dont la valve supérieure doit être conique et plus ou moins recourbée en dedans, si j'en juge par la forme de son biostre dont je possède plusieurs exemplaires" pages 164 à 166.

L. Roulland ne dit pas pourquoi il a donné ce nom à cette espèce, donc voici l'étymologie de Polyconites *operculatus* : Le nom de genre vient du préfixe "poly" = plusieurs, multiples, accolé au nom latin "*conus*" ou du grec "*κῶνος*" = Cône. Donc, littéralement "à cônes multiples", allusion à la disposition des lamelles qui donne une impression d'emboîtement de cônes (les auteurs parlent de cornets emboîtés). Operculatus: Le nom de cette espèce vient du participe du verbe latin "operculo" = couvert, muni d'un couvercle.

Si l'on suit la logique de l'auteur, la description qu'il donne d'Ichtyosarcolites dans la séance du 5 août et qu'il reconnaît comme n'étant pas un genre, serait sans doute celle de Polyconites *operculatus* :

"Animal inconnu. Coquille excessivement inéquivalve (ce n'est qu'en raison de son adhérence, que j'ai considéré comme une coquille bivalve car sa valve supérieure m'a toujours paru être un véritable opercule), conique, plus ou moins allongée, plus ou moins recourbée ; ouverture généralement ovale, droite ou oblique ; valve inférieure pourvue extérieurement de lames imbriquées inclinées vers la bouche, et disposées circulairement, d'une manière plus ou moins égales, depuis l'ouverture jusqu'à l'autre extrémité ; la paroi intérieure, garnie de larges stries transversales, et



d'une arête longitudinale formée par les replis des bords internes, lesquels forment, à l'extérieur, un sillon plus ou moins ouvert ; valve supérieure operculaire, très mince, lisse, luisante, translucide, de couleur d'ambre, plus ou moins foncée, légèrement striée, suivant des courbes parallèles à celle de sa circonférence, fermant exactement la valve inférieure dans laquelle elle rentre plus ou moins.

Birostre présentant quatre cônes inégaux plus ou moins couchés au dessus du bourrelet, se réunissant par leur sommet en face de la carène ; le plus petit de ces cônes, placé dans la direction de cette arête, est souvent très peu apparent ou même inaperçu ; le grand cône, moins isolé dans sa cavité que celui des Sphérulites, est pourvu d'un appareil accessoire comme celui du birostre de ces dernières coquilles, mais très difficile à observer, à raison de son adhérence constante avec la carène, et des cristaux de carbonate de chaux qui remplissent le vide qui existe en dessous et sur les côtés : cet appareil m'a paru, néanmoins, composé de quatre cônes plus ou moins allongés dans la direction du grand, au sommet duquel ils se prolongent quelques fois." pages 199 et 200

En 1850, d'Orbigny dans sa "Paléontologie française, Description zoologique et géologique de tous les animaux mollusques et rayonnés, fossiles de France" en donne page 203, sous le nom de Radiolites polyconites, la description suivante :

"Coquille souvent plus haute que large, ronde ou légèrement comprimée, isolée ou groupée. Valve inférieure ovale, un peu ou très comprimée, conique, pourvue d'un fort sillon longitudinal, ornée de lames inégales courtes, transverses; libre presque libre. Valve supérieure operculiforme, lisse, plane avec quelques lignes concentriques d'accroissement. Son sommet est latéral du côté du sillon. Le moule intérieur, par suite des nombreuses cavités internes coniques des deux valves, montre un grand nombre de cônes; à la valve supérieure, ces cônes qui correspondent à autant de cavités circonscrites de cloisons, sont au nombre de cinq; toutes les pointes de ces cônes viennent se réunir au sommet de la valve. A la valve inférieure, il y a un grand cône énorme, un plus petit de côté, et cinq ou six autres latéralement à celui-ci. Par ses cavités internes et sa valve supérieure lisse, plane, cette espèce se distingue nettement des autres".

D'Orbigny semble s'être approprié la découverte de Roulland en rebaptisant le rudiste "Radiolites polyconites" tout en s'inspirant de la description qu'en avait fait cet auteur 21 ans plus tôt.

En 1871-1875 Geinitz s'aligne sur d'Orbigny en conservant la dénomination de Radiolites polyconites page 172 de son ouvrage "Das Elbthalgebirge in Sachsen, 1. Theil: Der untere Quader". Il écrit :

".....qui est pourvu d'un fort sillon longitudinal et recouvert de bandes de croissance quelque peu feuillues sur lesquelles la texture fibreuse encore visible à l'aide d'une loupe. Planche 38. Les fig. 2 et 3 représentant des carottes de pierre provenant du grès de taille inférieure d'Ober-Hasslich rejoignent la représentation de d'Orbigny, tellement qu'ils peuvent être combinés avec lui sans hésitation. Ils présentent un plus grand nombre de cônes ou de pyramides de longueur inégale, comprimés et donc anguleux, qui partent d'une surface lisse commune depuis l'extrémité inférieure pointue et correspondent aux cavités internes de cette valve" (Traduit de l'allemand)

C'est Fischer, le premier ?, en 1887, qui rendra à Roulland sa découverte en baptisant le rudiste de "Polyconites operculatus Roulland" dans son ouvrage "Manuel de conchyliologie et de paléontologie conchyliologique ou histoire naturelle des mollusques vivants et fossiles". Dans les pages 1059 et 1060, il en donne la description suivante :

"Coquille conique, très inéquivalve; valve  $\alpha$  (gauche) libre, lisse, operculiforme, montrant une inflexion cardinale; charnière portant deux fortes dents cardinales coniques, séparées par une fossette cardinale ; adducteur antérieur porté sur une apophyse myophore étroite, allongée; adducteur postérieur inséré sur une lame myophore oblique, qui se place au-dessous de la dent cardinale postérieure ; en arrière de l'adducteur postérieur existe une cavité accessoire, divisée en deux fosses par une cloison qui rappelle celle des Caprolina; cette cloison, le bord postérieur du plateau cardinal et l'apophyse myophore antérieure correspondent aux trois sillons qu'on observe ordinairement à la partie supérieure du birostre; valve  $\beta$  (droite) fixée, conique, assez allongée, droite ou légèrement arquée, munie d'une inflexion ligamentaire; charnière portant une dent médiane mince, placée entre deux fossettes cardinales; impressions des adducteurs superficielles, marginales; cette valve présente la même disposition que la valve correspondante des Monopleura et Radiolites, tandis que la valve  $\alpha$  ressemble à celle des Caprotina (Douvillé)."

La même année 1887, Douvillé (avant ou après Fischer, cela se joue à quelque mois, cependant Fischer cite Douvillé pour le genre Caprotina, on peut donc penser que ce dernier est le premier à avoir réhabilité les travaux de Roulland). Dans un mémoire du bulletin de la Société Géologique de France, pages 777 à 780, il donne du rudiste la description suivante :

"La singulière coquille qui a servi de type à ce genre, a été décrite par Roulland en 1830, dans le Bulletin de la Société Linnéenne de Bordeaux (t. 111, p. 197, séance du 1<sup>er</sup> novembre 1829)

; elle a été ensuite figurée par le même auteur, la même année, dans les Actes de la Société Linnéenne de Bordeaux (t. IV, pl. I et pl. II) sous le nom de Polyconites operculée; "Ces fossiles, dit l'auteur, se distinguent éminemment des Sphérulites et des Hippurites par le nombre des cônes supérieurs de leur birostre, et on ne peut douter qu'ils n'appartiennent à une nouvelle famille de Rudistes; je les désignerai en conséquence sous le nom de Polyconites" Charles Des Moulins ajoute, à la suite de la première communication de Roulland, que ces fossiles présentent, en effet, des caractères très singuliers, mais qu'ils ne lui paraissent pas de nature à nécessiter leur exclusion du genre Sphérulite. Ce fossile, qui n'est pas rare dans le Cénomaniens du Sud-Ouest de la France, se trouve maintenant dans toutes les collections; il se compose d'une valve inférieure conique, ornée de lignes d'accroissement et présentant un sillon ligamentaire longitudinal bien marqué. La valve supérieure est plane, circulaire, et simule un opercule; son sommet est excentrique et sert de point de départ à un sillon ligamentaire qui va rejoindre celui de la valve inférieure. Lorsque les lames externes ont disparu, on distingue sur la valve supérieure, en plus du sillon ligamentaire, trois sillons profonds et quelquefois un quatrième moins marqué, qui donnent naissance, sur le birostre, à cinq cônes obliques aplatis, qui viennent converger vers le sommet de la petite valve ; ces sillons sont souvent indiqués par des lignes de cassure sur les échantillons dans lesquelles les lames externes sont conservées. Presque toujours, les lames internes ont disparu et les birostres sont plus ou moins écrasés, de telle sorte qu'il n'avait pas été possible, jusqu'ici, d'isoler l'appareil cardinal et d'en reconnaître la composition exacte. D'Orbigny avait placé ce fossile dans son genre Radiolites sous le nom de polyconites M, Bayle avait adopté la même manière de voir, puisque son genre Sphærolites correspond aux Radiolites de d'Orbigny. C'est M. Munier-Chalmas qui a reconnu, le premier, que les singulières cloisons de la valve supérieure indiquaient une organisation bien différente de celle des vrais Radiolites; et dans l'impossibilité où il se trouvait de rapprocher cette forme des types connus, il l'avait considérée comme constituant un genre nouveau, Heterocaprina et une famille nouvelle, celle des Hétérocapriniés. M. Bayle, ayant eu à sa disposition des échantillons mieux conservés provenant de Saint-Trojan, était arrivé, avec son habileté bien connue, à préparer complètement la valve inférieure que nous avons fait figurer pl. XXXI, fig. 2. On voit qu'elle présente une extrême analogie avec la valve inférieure des Monopleura ; on y distingue les deux fossettes Z» et é séparées par une dent transverse N; les deux impressions musculaires sont superficielles, submarginales et portées par un épaississement du têt. La collection de l'Ecole des Mines renfermait, en outre, un birostre, non déformé, provenant de la même localité; en le contre-moulant, nous avons pu reconstituer, d'une manière complète, l'appareil cardinal de la valve supérieure; nous l'avons fait figurer pl. XXVIII, fig. 14. On voit immédiatement l'analogie extrême qu'il présente avec celui de Caprotina: la dent antérieure B est placée sur le bord interne du plateau cardinal; ce bord est encore plus fortement recourbé que dans les Gaprotines ; il est représenté par deux arêtes saillantes qui partent de la dent B'; la première, du côté antérieur, porte le muscle antérieur ma, étroit et allongé ; la seconde vient limiter une première cavité qui se prolonge entre les deux dents cardinales et représente la fossette n, incomplètement remplie comme précédemment par la dent N, puis se recourbe de manière à devenir presque parallèle à l'arête antérieure. La dent postérieure B est placée dans le voisinage du ligament, qui paraît ici occuper une cavité ou repli interne; en avant de cette dent, on distingue une lame couchée, qui occupe la même position que la lame myophore postérieure des Gaprotines et qui vient se placer vis-à-vis de l'impression musculaire postérieure de l'autre valve. Cette lame s'appuie du côté interne sur l'arête qui représente le bord du plateau cardinal et du côté externe sur une cloison homologue de celle qui, dans le genre précédent, sépare les deux cavités accessoires postérieures. La disposition interne de la valve supérieure de Polyconites reproduit donc, presque rigoureusement, celle qui caractérise les Caprotina ; la seule différence est dans la direction de la lame myophore postérieure, couchée dans le premier genre et dressée dans le second. Cette disposition couchée de la lame myophore postérieure dans Polyconites, entraîne la disparition, sur la valve inférieure, de la fossette myophore postérieure! Caractéristique du genre Caprotina. A l'appui de la description qui précède, nous reproduisons ci-contre une coupe effectuée dans un Polyconites à peu de distance au-dessous de la valve supérieure; il est facile d'y reconnaître les divers éléments que nous venons de signaler.

L'interprétation des birostres (fig. 7) n'offre maintenant aucune difficulté : ils ne diffèrent de celui des Caprotina (fig. 6) que par le développement différent de leurs éléments. On peut reconnaître ainsi d'abord les deux cônes accessoires postérieurs O et O' ; puis le cône principal G correspond à la cavité principale occupée par l'animal ; au-delà, un cône allongé et plus ou moins surbaissé représente la cavité principale accessoire O". Enfin on observe quelquefois, près du ligament un petit cône accessoire supplémentaire O". Si on brise la partie supérieure du cône O', les trois sillons principaux que l'on observe à la surface supérieure des birostres, en plus du sillon ligamentaire, correspondent ainsi aux arêtes qui constituent le bord du plancher cardinal et à la cloison séparative des deux cavités accessoires postérieures O et O".

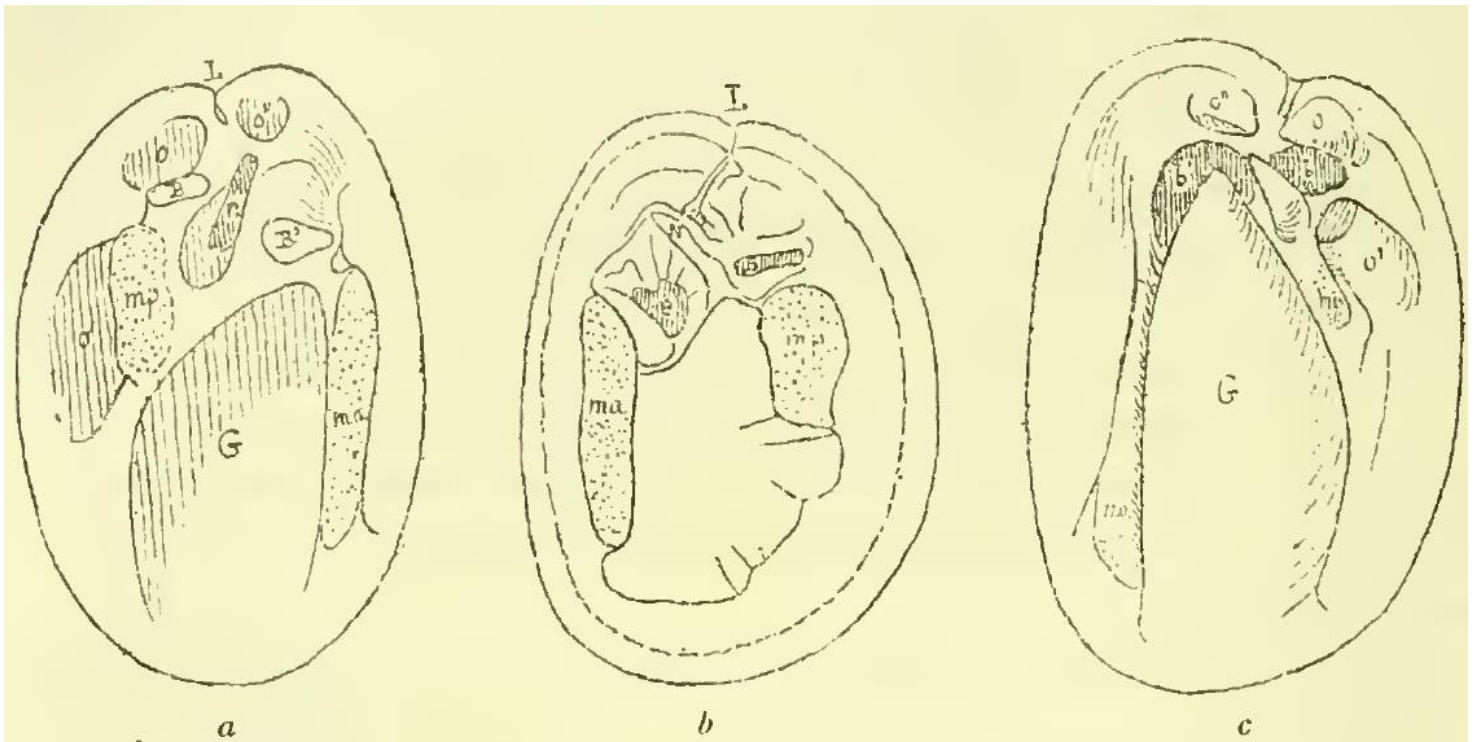
En 2007, Mme Macé-Bordy dans sa "Révision des rudistes crétacés (Bivalvia) de la Paléontologie française d'Alcide d'Orbigny" page 162 donne un bref aperçu (commentaire des dessins de Delarue et reprise d'un passage de Douvillé) :

"La valve gauche simule un opercule ; le sommet, excentrique, sert de point de départ à un sillon ligamentaire qui va rejoindre celui de la valve droite. La valve droite, fortement inclinée sur le côté, présente des lames externes légèrement saillantes et peu ondulées".

En 2010, Skelton, Gili, Bover-Arnal et Salas dans "A New Species of Polyconites from the Lower Aptian of Iberia and the Early Evolution of Polyconitid Rudists" pages 10 et 11 proposent une description particulièrement technique et détaillée :

"La valve droite varie d'une forme trapue à une forme conique asymétrique plus allongée, le flanc ventral étant relativement plus étendu que le flanc dorsal, s'accroissant chez les spécimens plus gros. La valve gauche plus ou moins operculiforme avec une région umbonale légèrement bombée, particulièrement visible dans les spécimens plus petits, bien que l'extérieur de la valve puisse être globalement plat ou même légèrement enfoncé dans les spécimens plus gros. Contour commissural variable, d'arrondi à ovale à grand axe antéro-postérieur. Commissure principalement plane, bien que les spécimens plus gros, en particulier, puissent montrer une paire de légères ondulations sur le flanc postéro-ventral correspondant aux bandes radiales observées chez de nombreux autres rudistes. Les diamètres commissuraux (antéro-postérieur et dorso-ventral) peuvent approcher 60 mm, bien que les valeurs moyennes se situent entre 30 et 40 mm. La couche externe de calcite prismatique atteint généralement jusqu'à 2 mm d'épaisseur, en particulier dans la valve droite, et rarement plus. L'intérieur de la coquille, à l'origine aragonitique mais maintenant remplacée par de la calcite sparitique claire est d'épaisseur similaire, sauf là où elle s'est développée pour former les dents et les myophores. Une section antéro-postérieure située dorsalement d'un spécimen montre une dent postérieure de la valve gauche proéminente encastrée dans l'alvéole de la valve droite. Bien que cette même section ne traverse que le bord le plus ventral de la dent antérieure de la valve gauche, le développement relatif de la dent postérieure suggère que les dents de la valve gauche sont sous-égales (avec la dent postérieure approchant la dent antérieure en taille). Les deux myophores de la valve gauche forment des contreforts proéminents tournés vers le bas dans la valve droite, le myophore postérieur se reflétant invariablement vers l'arrière autour d'une cavité ectomyophorale dans cette valve. Les myophores correspondants dans la valve droite ne sont que des épaissements de la partie interne de la coquille, leurs surfaces d'insertion descendant vers l'intérieur de la coque. Cependant, le myophore postérieur montre une variation ontogénétique apparente d'une légère inclinaison vers l'intérieur avec un épaulement intérieur distinct, chez les petits spécimens, à une inclinaison de plus en plus raide avec une marge intérieure correspondante, chez les plus gros spécimens". (Traduit de l'anglais)

### Structure interne



Structure interne de *Polyconites operculatus*, dessin de Fischer extrait de "[Manuel de conchyliologie et de paléontologie conchyliologique ou histoire naturelle des mollusques vivants et fossiles](#)" page 1060 fig 810

## Légende

a = Valve gauche

b = Valve droite

c = Birostre vu par sa face supérieure

L = Inflexion ligamentaire (≈ arête ligamentaire **Ndlr**)

B, B', N = Dents cardinales

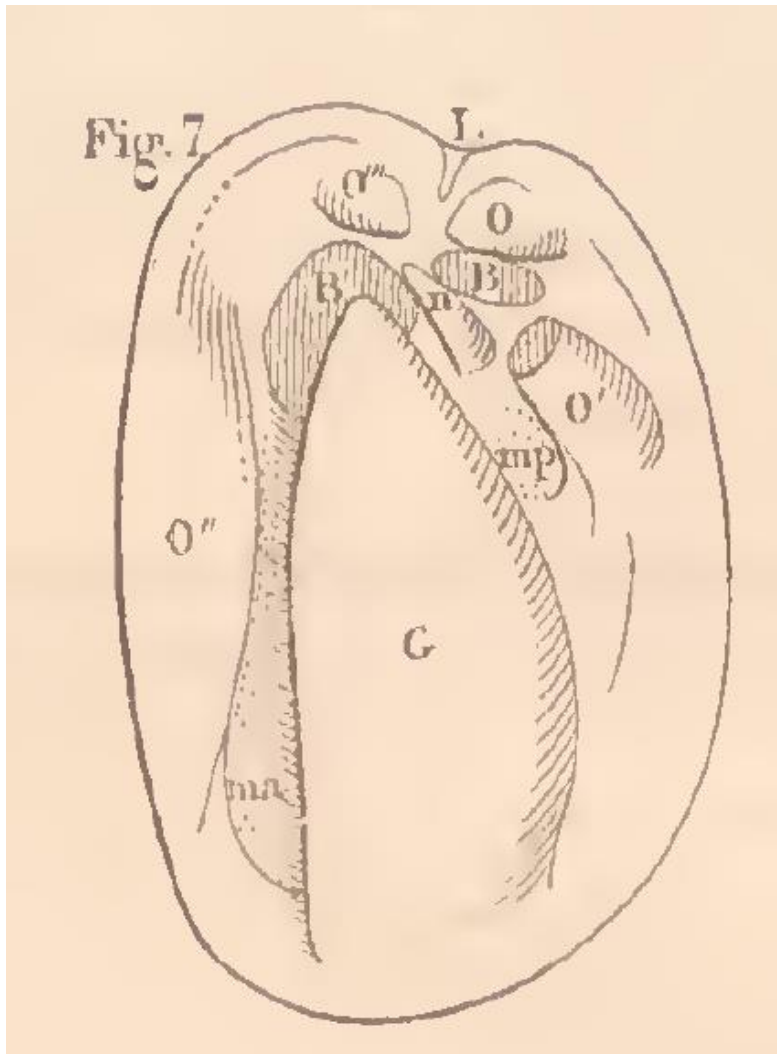
b, b', n = Fossettes cardinales

ma = Impression de l'adducteur antérieur (≈ myophore antérieur **Ndlr**)

mp = Impression de l'adducteur postérieur (≈ myophore postérieur **Ndlr**)

O, o', o'' = Cavités accessoires

G = Cavité umbonale



Structure interne de *Polyconites operculatus*, dessin de Douvillé extrait de "*Sur quelques formes peu connues de la famille des chamidés*" page 780 fig.7

## Légende

L = Sillon ligamentaire (≈ arête ligamentaire **Ndlr**)

G = Cavité principale de la valve gauche

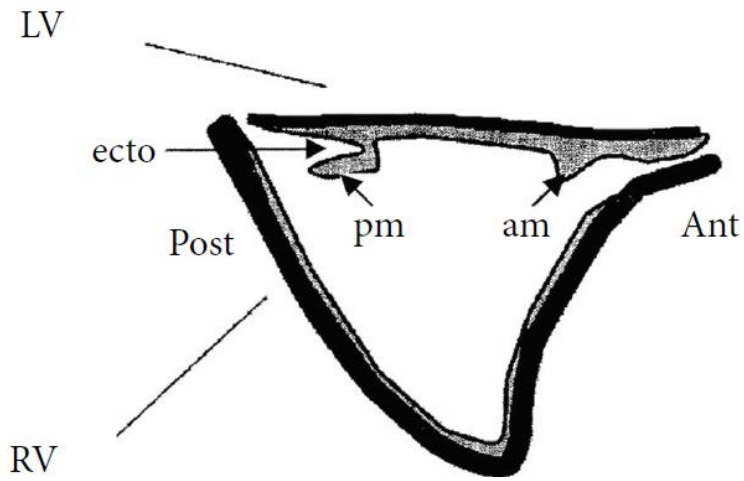
O, O' = Cavités accessoires postérieures

O'', O''' = Cavités accessoires antérieures

ma = Muscle antérieur (≈ myophore antérieur **Ndlr**)

mp = Muscle postérieur (≈ myophore postérieur **Ndlr**)

n = Fossette

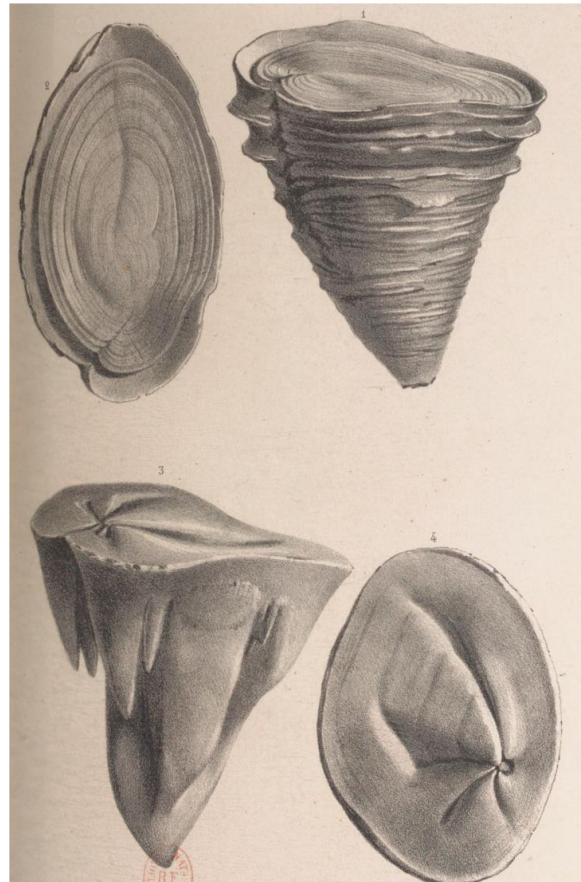


**Polyconites operculatus**, schéma de Skelton et al. extrait de "*A New Species of Polyconites from the Lower Aptian of Iberia and the Early Evolution of Polyconitid Rudists*" page 559 fig.1

Légende

- LV = Valve gauche
- RV = Valve droite
- Post = Postérieur
- Ant = Antérieur
- am = Myophore antérieur
- pm = Myophore postérieur
- ecto = Cavité myophorale externe

**Représentations**



**Polyconites operculatus** sous le nom de "*Radiolites polyconites*", dessin de Delarue pour d'Orbigny, extrait de "*Paléontologie française, Description zoologique et géologique de tous les animaux mollusques et rayonnés, fossiles de France*" Pl 547. Fig.1, Coquille réduite au tiers, vue de côté. Fig.2, Un autre échantillon, vu en dessus. Fig.3, Moule intérieur des deux valves, pour montrer les cônes qui correspondent aux cavités en cornet des deux valves. Fig.4, Moule intérieur d'une valve supérieure avec ses cônes.





*Polyconites operculatus* (Photo MNHN)



*Polyconites operculatus* valve inférieure (Photo MNHN)

## **Bibliographie**

**Roulland** "Observations sur les Ichthyosarcolites et sur les Hippurites" 1829

**d'Orbigny** "Paléontologie française, Description zoologique et géologique de tous les animaux mollusques et rayonnés, fossiles de France" 1850

**Geinitz** "Das Elbthalgebirge in Sachsen, 1. Theil: Der untere Quader" 1871-1875

**Fischer** "Manuel de conchyliologie et de paléontologie conchyliologique ou histoire naturelle des mollusques vivants et fossiles" 1887

**Douvillé** "Sur quelques formes peu connues de la famille des chamidés" 1887

**Parona** "Le rudiste et le camacee di S. Polo Matese raccolte da Francesco Bassani" 1901

**Macé-Bordy** "Révision des rudistes crétacés (Bivalvia) de la Paléontologie française d'Alcide d'Orbigny" 2007

**Skelton et al.** "A New Species of Polyconites from the Lower Aptian of Iberia and the Early Evolution of Polyconitid Rudists" 2010

**FICHE N°6a** Famille des PlagioptychidaeGenre : PlagioptychusEspèce : Plagioptychus *arnaudi***Classification**

Embranchement:	Mollusque
Classe :	Bivalve
Ordre :	Hippuritida
Famille :	Plagioptychidae
Genre :	Plagioptychus (Matheron 1842)
Espèce :	Plagioptychus <i>arnaudi</i> (Douvillé, 1888)

**Position stratigraphique**

Turonien (-93,5 ⇒ -89 Ma)

**Gisement**

Beausset : Val d'Aren, Gros Cerveau-Barre de la Jaume

**Description**

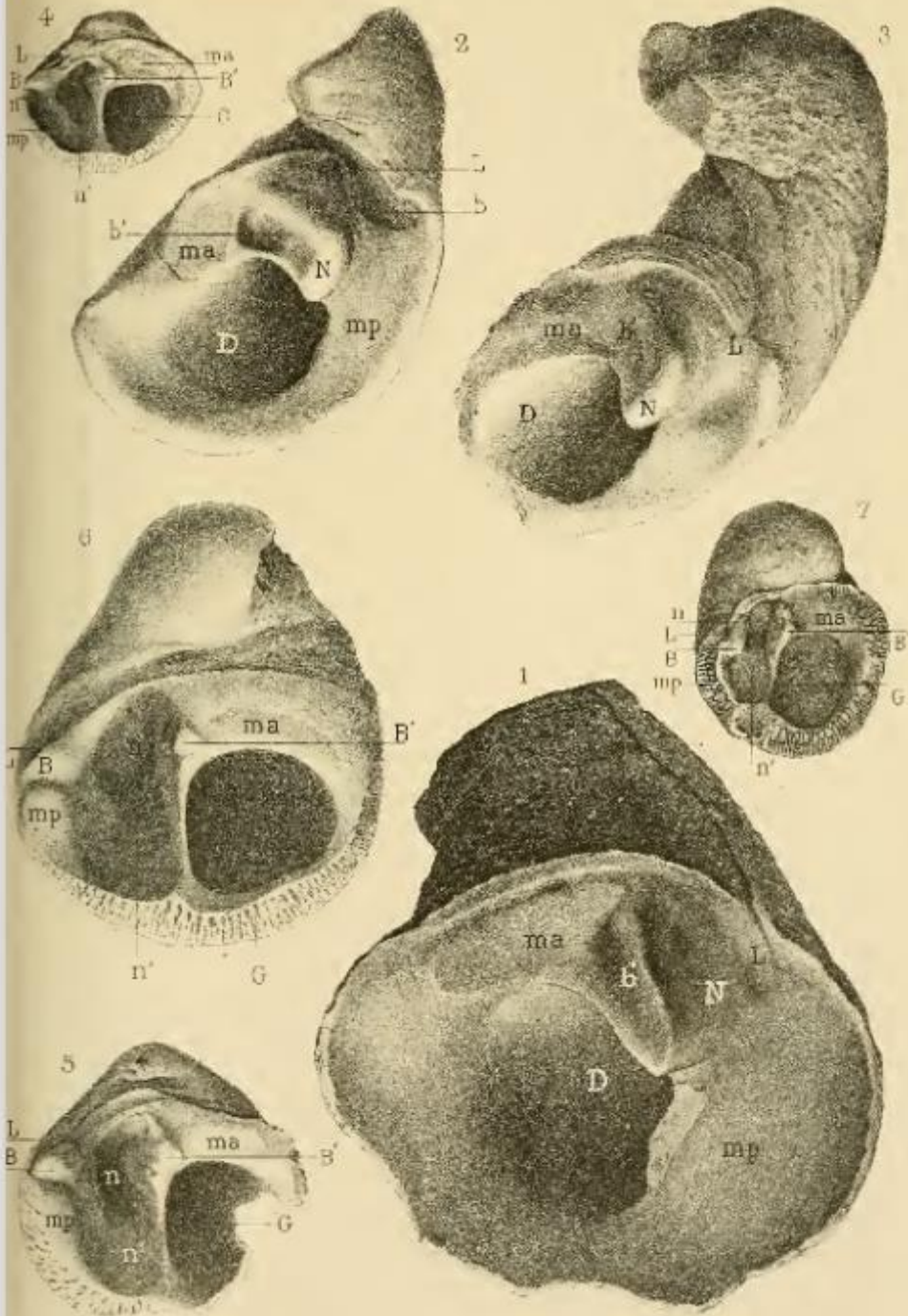
Ce genre est bien connu et a été complètement décrit et figuré par notre confrère M. Chaper (1); Zittel a parfaitement indiqué dans son *Traité de Paléontologie* la disposition si remarquable des replis des lames internes qui constituent les canaux de la valve supérieure.

Sur la valve supérieure le ligament est presque tangentiel comme dans les Dicératinés; il en résulte, comme nous l'avons vu précédemment, que la dent marginale postérieure ne peut se développer qu'à la condition de se déverser en dehors ; c'est ce que l'on observe bien nettement sur l'exemplaire figuré par M. Chaper (loc. cit. pl. XII). Cette disposition très fréquente dans les Dicératinés, est très rare au contraire dans les formes inverses.

1888. Douvillé. — Études sur les Caprines. Plagioptychus Arnaudi, n. sp. (Planche XXV, fig. 2, 3, 4, 5, 6). La valve inférieure (fig. 2, 3) reproduit comme celle de Plagioptychus *toucasi*, la forme des Gyropleura : elle est de taille plus petite et son enroulement est très variable, comme le montrent les deux spécimens figurés. La dent N est dressée et très saillante. On distingue comme toujours les deux impressions musculaires ma et mp, la seconde portée sur une lame épaisse sous laquelle s'enfonce la cavité principale D. Les fossettes b et b' bien visibles sur le premier échantillon (fig. 2) le sont un peu moins sur le second (fig. 3) dont la surface est usée. En arrière de la fossette postérieure b, on aperçoit très nettement la dépression ligamentaire marginale et la rainure externe qui lui correspond. La valve supérieure (fig. 4, 5 et 6) reproduit la forme et la disposition habituelles des Plagioptychus. Elle croît d'abord rapidement en largeur et est alors à peu près hémisphérique (fig. 4 et 5) ; plus tard son accroissement en largeur se ralentit et alors elle s'enroule sur elle-même et présente un crochet beaucoup plus saillant (fig. 6). A l'intérieur, on distingue toujours la dent centrale B' en avant de laquelle on distingue la large impression musculaire antérieure ma, sous laquelle s'enfonce la cavité principale G; de l'autre côté s'étend la profonde cavité n destinée à recevoir la dent N et se prolongeant du côté palléal par la cavité accessoire n'. Cette cavité est limitée du côté interne par une lame mince dressée partant de la dent B' et représentant le bord postérieur du plancher cardinal.

Du côté postérieur, on aperçoit la dent marginale postérieure B, paraissant plus saillante que la dent B' ; à la suite de cette dent s'élève une apophyse triangulaire allongée, qui s'amincit du côté ventral et dont la surface supérieure inclinée du côté interne supporte le muscle postérieur.

Le petit échantillon de la figure 4 (pi. XXV) donne quelques indications assez nettes sur la disposition du ligament : immédiatement en dehors de la dent B on voit aboutir une dépression étroite en forme de gouttière qui se dirige vers le sommet de la valve ; cette dépression est recouverte en arrière sur presque toute sa longueur par le bord de la valve qui constitue ce qu'on appelle la nymphe. On voit que cette disposition reproduit presque rigoureusement le mode d'insertion habituel du ligament dans les coquilles bivalves. Seulement ici la nymphe oblitère peu à peu en arrière le sillon du ligament dont la partie réellement active devait être concentrée dans le voisinage immédiat de la dent B. Il nous semble difficile d'admettre avec M. Munier-Chalmas qu'une portion du ligament put venir s'insérer sur la surface même de la nymphe ; ce serait là une disposition tout à fait anormale. Sur tout le bord palléal, à partir de la dent postérieure, s'étend la zone des canaux, qui se termine un peu en dehors de l'extrémité de l'impression musculaire antérieure. Ces canaux sont beaucoup plus simples que ceux des espèces précédentes ; les lames principales qui les séparent ne se bifurquent guères qu'une seule fois. Quelquefois deux lames principales sont très rapprochées à leur point de départ interne de manière à simuler deux bifurcations successives, mais cette disposition est exceptionnelle. Les lames s'épaississent à leur extrémité externe de telle sorte que les canaux étroits qu'elles séparent se terminent en coin. Cette disposition beaucoup plus simple des canaux que nous avons fait reproduire (fig. 7), permet de distinguer facilement cette espèce du *Pl. Aguiloni* et du *Plagioptychus toucasi* où les lames se dichotomisent 3 fois.



Solier ad nat. des et. ita.

Imp. Edouard Bry, Paris

1. *Plagioptychus* Aguilioni 234,5,6, Pl. Arnaud, n. sp.

7. *Coralliochama* Bavani, n. sp.