

Paléontologie générale (Paléoécologie)

## Un processus original de construction–accumulation à vermetes (Messinien, Maroc)

Jean-Paul Saint Martin<sup>a,\*</sup>, Gilles Conesa<sup>b</sup>, Jean-Jacques Cornée<sup>c</sup>,  
Simona Saint Martin<sup>a,d</sup>, Jean-Pierre André<sup>e</sup>,  
Anne Ribaud-Laurenti<sup>b</sup>, Abdelkhalak Benmoussa<sup>f</sup>

<sup>a</sup> Département « Histoire de la Terre », UMR 5143 « Paléobiodiversité et paléoenvironnements »,  
Muséum national d'histoire naturelle, 8, rue Buffon, 75231 Paris cedex 05, France

<sup>b</sup> Centre de sédimentologie–paléontologie, université de Provence, case 67, 3, place Victor-Hugo,  
13331 Marseille cedex 03, France

<sup>c</sup> UMR 5125 « Paléoenvironnements & paléobiosphère », université Lyon-1, 27,  
bd du 11-Novembre-1918, 69622 Villeurbanne cedex, France

<sup>d</sup> Laboratorul de Paleontologie, Universitatea București,  
bd Balcescu 1, București, Roumanie

<sup>e</sup> Laboratoire de géologie, université d'Angers, bd Belle-Beille,  
49045 Angers cedex 03, France

<sup>f</sup> Département de géologie, faculté des sciences, université de Tétouan,  
BP 2121 Tétouan, Maroc

Reçu le 3 avril 2006 ; accepté le 24 mai 2006

Disponible sur Internet le 27 novembre 2006

Rédigé à l'invitation du Comité éditorial

### Résumé

Les premiers corps bioclastiques progradants de la plate-forme carbonatée messinienne de Melilla-Nador (Maroc) renferment une quantité exceptionnelle de tubes de nutrition de coquilles de Vermetidae du genre *Petalconchus*. Cette accumulation résulte de peuplements littoraux denses de vermetes, parfois conservés en place dans la partie supérieure du système et ayant produit, au cours de leur vie, plusieurs tubes en un court intervalle de temps, probablement dans des conditions répétées de stress. La progradation du système permet, à niveau marin constant, la pérennité du processus. Ce phénomène original de construction–rupture–accumulation pourrait être lié aux fluctuations de la paléoproduktivité souvent invoquées pour cette époque. **Pour citer cet article : J.-P. Saint Martin et al., C. R. Palevol 6 (2007).**

© 2006 Académie des sciences. Publié par Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

### Abstract

**An unusual building–accumulation process of vermetids (Messinian, Morocco).** The first prograding bioclastic bodies of the Messinian carbonate platform from Melilla-Nador (Morocco) contain numerous feeding tubes of Vermetidae (*Petalconchus*) shells. This accumulation results from dense littoral settlements of vermetids, sometimes preserved in place in the higher part of the system, having produced during their life several tubes in a short duration, probably under repeated stressing environmental conditions. The progradation of the system allows, under constant sea level, the continuity of the process. This original

\* Auteur correspondant.

Adresse e-mail : [jpsmart@mnhn.fr](mailto:jpsmart@mnhn.fr) (J.-P. Saint Martin).

construction–cutting–accumulation phenomenon could be related to the fluctuations of the palaeoproductivity characterizing this period. **To cite this article:** J.-P. Saint Martin et al., C. R. Palevol 6 (2007).

© 2006 Académie des sciences. Publié par Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

**Mots clés :** Vermets ; Bioconstructions ; Bioaccumulations ; Messinien ; Méditerranée ; Maroc

**Keywords:** Vermets; Carbonate build-ups; Bioaccumulations; Messinian; Mediterranean; Morocco

## Abridged English version

### Introduction

Bioconstructions and bio-accumulations constitute a significant part of the Messinian carbonate platforms [42,50]. The building organisms are mainly scleractinians, red algae, and, in minor part, serpulids, and vermetids. Bioaccumulations are made of molluscs, green algae, and foraminifers. Bioconstructions and bioaccumulations were often considered from a sedimentological, sequential or palaeoenvironmental point of view (temperate versus tropical platforms). Palaeobiological aspects were more rarely studied. In the Messinian Melilla-Nador basin, bioclastic prograding deposits are characterized by an unusual accumulation of shells remains of vermetids. The aim of this work is to detail the processes allowing these accumulations and, particularly, the factors favouring the vermetid community development, the biological and ecological events intervening during the life of the individuals, the skeletal production and the environmental conditions.

### Sedimentological and geological setting

The Messinian carbonate platform of the northern margin of the Melilla-Nador basin ('cap des Trois-Fourches') represents a very wide sedimentary complex (Fig. 1A) [12,13,15,16,48,49]. The transgressive part of the platform consists on conglomeratic then bioclastic retrograding deposits (Unit 1). The building processes continues with a wide progradant sedimentary system (Fig. 1B), first with bioclastic deposits then with coral reefs, equivalent in distal position to marno-diatomitic alternations. The last stage is characterized by aggrading deposits (Unit 3). Intercalations of volcanic material give a Messinian age ranging between 6.87 and 5.77 Myr for the entire deposits [12,38,39].

The bioclastic prograding system of Unit 2 (Fig. 1B) is made of sigmoidal bodies, rich in algae, bryozoans, and mollusc shells. The first sigmoidal body, about 15 m thick, is well exposed on the Ait Amar hills (Fig. 2A). The higher and distal part of sigmoid is subhorizontal, while the median part presents a weak dip from 10° to

15°. The major part of these prograding bodies is made of an exceptional dense accumulation of subrectilinear tubular moulds. This first body is extended by other prograding bodies, mainly composed of oyster shells, in which intercalates a second body rich in tubes, less thick than the first one.

In the higher part of the sigmoids, tubes represent up to 75 % of the contents (Fig. 2B–D) and are directed within sedimentary structures (Fig. 2B) of high-energy environment (10–15 m). The intermediate part consists of argillaceous bioclastic limestones containing tubes in less quantity and poorly directed, deposited near 15–20-m depth. The lower part is characterized by argillaceous marls and limestones with scarce tubes, indicating the zone of storm action (20–30 m).

In the higher part of the first sigmoid, locally, occur not very thick (10 to 20 cm) vermetid build-ups. In the second sigmoid, similar build-ups rest on a slope with oyster shells colonized by the vermetids.

### Palaeontological analysis

The nature of the tubes accumulated in the sigmoidal deposits of Ait Amar had been until now variously appreciated. Initially confused with annelid Serpulidae [7], they were thereafter identified as gastropod Vermetidae [13,15]. The same confusion between vermetids and serpulids was underlined for other deposits of the Mediterranean Messinian platform [8,9].

The attribution to the genus *Petalconchus* Lea 1843 and to under genus *Macrophragma* (Carpenter, 1857) is based on several characters [25,26,52]. The juvenile part of the shell forms regular helicoid spiral and whorls are superimposed forming a 'hollow roll' shape (Fig. 3A–D). The whorls adhere only on one side, more or less flattened (Fig. 3B,C). The shell can then form an uncoiled temporary structure called feeding tube, whose internal moulds constitute the main part of bioclastic-body accumulations. The shell diameter is on average rather low, about 2 to 4 mm. Two spiral lamina or ridges are present (Fig. 3D–G), characterizing *Petalconchus*. Internal diaphragms were observed only on some samples (Fig. 3H and I). They are effectively rare in *Petalconchus* [52].

By comparison with the material from European and Mediterranean Neogene deposits (Fig. 3C,D), the Messinian species shows strong affinities with *Petaloconchus* (*Macrophragma*) *intortus* (Lamarck, 1818). The spiral ridges present secondary wrinkles (Fig. 3G) as on the Pliocene specimens [52]. *Petaloconchus* (*Macrophragma*) *intortus* is known from the Lower Miocene to the Pliocene in western Europe [1,14,20,40], the Paratethysian area [27,41,58] and in the Mediterranean area [10,17,18,33,43], and as far as North Africa [32,57].

### Discussion

At the end of the growth or during repeated intervals, much of vermetids build a not-coiled and not-cemented part, called feeding tube [52]. This tube facilitates their mucous-trap feeding mechanism and seems connected to a trophic activity, periods of anoxia or the hydrodynamic actions [53]. They are generally not cemented with the substrate and can be abandoned leaving scars on the shell surface [52] and then rebuilt. The capacity to modify quickly the orientation of the growth in a very short time is specific to the vermetids. Such reactivity brings them closer to the colonial organisms [22]. Pliocene individuals of *P. intortus* [53] show the presence of scars regularly spaced on the feeding tubes at the same intervals for specimens of various sizes. Such a phenomenon could result then from a major disturbance as periodic anoxic crises or an increase in the sedimentation rate, which requires a simultaneous production of new tubes in all the population. At Ait Amar, the feeding tubes constitute rather loose bundle, often in situ. This capacity places the vermetids among the forms both encrusting and erected [23]. The cementation of the juvenile forms in the higher parts of the old individuals, but also on serpulids tubes, represents a growth upwards corresponding to a relay system [52]. Finally, this phenomenon of self-destruction, simultaneous and repetitive on a population scale, can produce great quantities of abandoned tubes, explaining their strong accumulation found at Ait Amar.

Vermetids species presents generally a gregarious way of life. The agglomeration of the shells attached to the substrate can constitute a sufficiently dense framework representing reefs, ‘trottoirs’, or microatolls, known in all the seas between 44° of northern and southern latitude [6,11,46]. In the Mediterranean, build-ups formed by the species *Dendropoma* (*Novas-toa*) *petraeum* (Monterosato, 1884) and *Vermetus* (*Vermetus*) *triqueter* (Bivona-Bernardi, 1832) appear rather localised on the coasts of Spain, of Algeria, of Sicily, of Malta, of Greece, of Cyprus and the Middle-East

[3,11,44,45,54]. Build-ups are located at the limit of the intertidal zone and the infralittoral zone, and constitute fringes parallel to the coast, sometimes on several kilometres. Microatolls-like structures are also described [46]. Currently, no build-ups with *Petaloconchus* are present in the Mediterranean. In other marine areas, *Petaloconchus* are known to live in rather calm water [28]. Vermetid build-ups are generally regarded as good sea-level indicators and allow the reconstruction of eustatic changes or tectonic instability [2,29–31], in particular in the Mediterranean [4,5,37,56,59]. Positive sea-level variations can support the constitution of true vermetid barrier reefs [55]. The presence of build-ups with *Petaloconchus* at the higher part of the prograding bodies near Ait Amar is in good agreement with the position of the vermetid settlements in the higher part of the infralittoral zone.

In the Messinian prograding system, the accumulation of the tubes is due to wide settlements of vermetids, in littoral position (intertidal to subtidal), having produced several successive feeding tubes in very short times, probably in a simultaneous way at the population scale. From this producing fringe, the rupture of the tubes (biological action) and the brittleness of the tube bundles (physical action) allow their redistribution, according to currents and sea level, on the bioclastic slopes (Fig. 4). The progradation of the system allows, on constant sea level, the perpetuation of the process.

Several works mentioned *Petaloconchus* facies showing a strong similarity with Ait Amar features: vermetid reefal facies in non-tropical environment from Tortonian–Messinian of the Capo de Gata (Spain) [8], vermetid ‘trottoirs’ from a Messinian reefal platform in southern Italy [9], vermetid settlement integrated in a reefal sedimentation from an Early Messinian platform of Algeria [47]. Other vermetid build-ups are present, in post-gypsum Messinian deposits of southeastern Spain, associated with stromatolites [19,34–36]. The mode of coiling and the shell dimensions indicate that they are due to another species, and probably another genus, of vermetids. These examples show that the dense vermetid settlements can occur at various times of the carbonate platforms’ building and in various contexts. They seem to be related more to a biological activity than to a particular sedimentary environment. However, it is interesting to explain the reasons of this particular development and repeated building-elimination of feeding tubes.

A first explanation could be related to the marine water temperature. Actually, vermetid build-ups develop rather in the limit of extension or in the impoverished zones of coral reefs [9,21,24,44,46]. According to

Cunningham and Collins [16] the vermetid settlements of Melilla correspond to a temperate carbonate facies. In Spain, these settlements are integrated in temperate carbonate sedimentation [8]. In Italy, the vermetid ‘trottoirs’ are regarded as connected to oligospecific coral reefs, in a context of the beginning of climatic cooling associated with an increase in nutrient inputs [9]. The exceptional development of the vermetid settlements could then be linked to oceanographical parameters such as the input of more cold Atlantic surface water and/or local upwellings. These parameters are also suggested by the analysis of the diatom microflora of the same age [51]. The building and destruction process of the feeding tubes constitutes a repeated phenomenon which can correspond to periods of stress and recovery, which implies the same periodicity in the variations of the environmental conditions. Upwellings present such characteristics and are suggested by the diatom microflora from diatomites that are the lateral equivalent of the platform. The stress could thus result from anoxic periods related to upwellings, with the following sequence: (1) phytoplanktonic blooms allowing the initiation of a food chain supporting the settlements of the vermetids; (2) consecutive anoxic conditions and construction of the feeding tubes; (3) return to the normal situation and destruction of the feeding tubes.

### Conclusion

The thick accumulations of feeding tubes of vermetids recorded in the Messinian platform of Melilla-Nador represent a very original system of production and redistribution combining biological, oceanographical, and sedimentological aspects. They result indeed from an unusual conjunction of events or environmental conditions:

- favourable substrate;
- water body rich in food supplies supporting the gregarism;
- capacity of the vermetids to optimize the food resources;
- installation in a zone that could be submitted either to upwelling phenomenon of and/or to the influence of Atlantic surfaces currents;
- successions of stressing periods leading in a simultaneous way to the formation of feeding tubes then to their rejection;
- environmental factors (waves, currents, storms) distributing the feeding tubes;
- relative sea-level stability allowing the continuity and the progradation of the system.

## 1. Introduction

Durant le Messinien, le développement généralisé des plates-formes carbonatées est alimenté par une production biominérale intense et variée, intéressant de nombreux types d’organismes à squelette calcaire. Bioconstructions et bioaccumulations constituent ainsi une part significative du matériel des plates-formes [42,50]. Les organismes constructeurs sont principalement des scléractiniaires, des algues rhodophycées, et plus accessoirement des foraminifères, des annélides Serpulidae et des gastéropodes Vermetidae. Mollusques, algues vertes (*Halimeda*), foraminifères (hétérostégines) constituent essentiellement le matériel des bioaccumulations. Les mécanismes des constructions et des accumulations ont été souvent envisagés au regard de considérations sédimentologiques, séquentielles ou paléoclimatiques (plates-formes tempérées versus plates-formes tropicales). Les aspects paléobiologiques ont, en revanche, été abordés plus rarement.

Au cours de l’édification de la plate-forme messinienne du bassin de Melilla-Nador, certains dépôts sont caractérisés par une accumulation inhabituelle de restes de coquilles de vermetes. En posant le problème des processus régissant ces accumulations, l’objet du présent travail est d’en apprécier toutes les étapes, en reliant les facteurs privilégiant le développement d’une communauté, les événements biologiques et écologiques affectant la vie des individus, la production de matériel squelettique et les conditions environnementales régissant le système de dépôt.

## 2. Cadre géologique et sédimentologique

La plate-forme carbonatée édifée au Messinien sur la marge septentrionale du bassin de Melilla-Nador (cap des Trois-Fourches) représente un complexe sédimentaire très étendu (Fig. 1A). De nombreux travaux ont permis de préciser l’organisation des dépôts [12,13,15,16,48,49]. La plate-forme s’établit transgressivement par des dépôts conglomératiques, puis bioclastiques rétrogradants, sur un substratum paléozoïque et tortonien pré-structuré et érodé (Unité 1). L’édification se poursuit par un vaste système progradant, d’abord bioclastique (Fig. 1B), puis récifal corallien, passant en position distale à des alternances marno-diatomitiques (Unité 2). Une dernière phase de développement, intervenant sur une surface d’abrasion sous-marine, est caractérisée par des dépôts agradants récifaux, oolitiques, stromatolitiques ou gréseux (Unité 3). Des intercalations de matériel volcanique émis par le volcan Gourougou situé au Sud de la plate-forme, donnent un âge Messinien

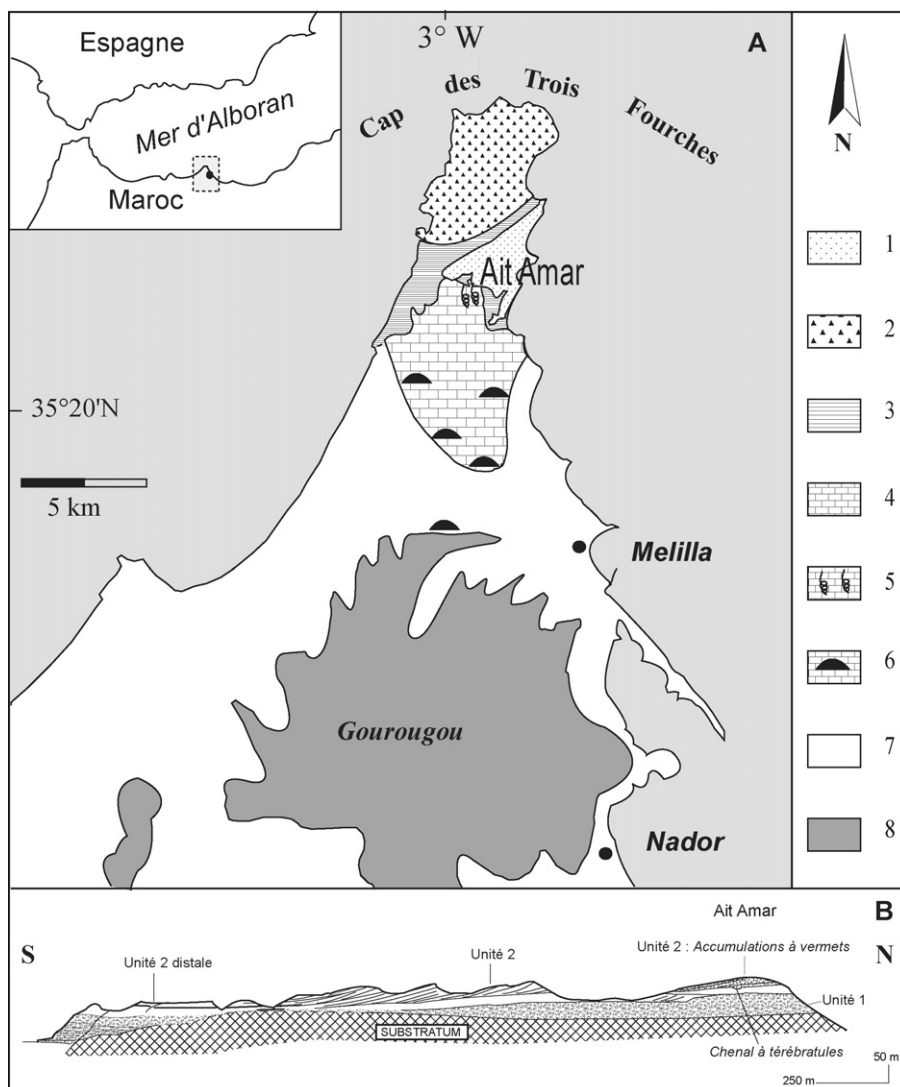


Fig. 1. (A) Carte géologique simplifiée du secteur étudié. 1. Paléozoïque métamorphique. 2. Tortonien volcano-sédimentaire. 3. Marnes du Tortonien tectonisées. 4. Complexe carbonaté du Messinien. 5. Accumulations à vermetidés. 6. Récifs coralliens. 7. Faciès de bassin messiniens. 8. Volcanisme néogène-quaternaire. (B) Système progradant bioclastique de la partie septentrionale de la plate-forme.

Fig. 1. (A) Schematic geological map of the studied area. 1. Palaeozoic basement. 2. Tortonian volcano-sedimentary beds. 3. Tortonian tectonized marls. 4. Messinian carbonate platform. 5. Vermetid gastropod accumulations. 6. Coral reefs. 7. Basinal deposits. 8. Neogene-Quaternary volcanism. (B) Prograding bioclastic system from the northern part of the platform.

compris entre 6,87 Ma et 5,77 Ma pour l'ensemble des dépôts [12,38,39].

Le système progradant bioclastique de l'Unité 2 (Fig. 1B) se présente sous forme de corps sigmoïdaux au matériel variable, généralement riche en algues, bryozoaires et coquilles de mollusques. Les premiers corps sigmoïdaux, d'une quinzaine de mètres de puissance, sont bien exposés au niveau de la colline d'Ait Amar (Fig. 2A), où ils reposent sur une surface subhorizontale limitant des dépôts détritiques riches en pectinidés. On observe localement, à la base, des structures chenal-

isantes avec des térébratules. La partie supérieure et distale des sigmoïdes est subhorizontale, tandis que la partie médiane présente un pendage faible de 10 à 15 degrés vers le sud-ouest. La majeure partie du matériel de ces corps est constituée d'une accumulation exceptionnellement dense de moules internes tubulaires subrectilignes de longueur pluricentimétrique. Ce premier ensemble est prolongé par des corps sigmoïdaux, essentiellement formés de coquilles et de débris de coquilles d'huîtres, dans lesquels s'intercale un deuxième ensemble riche en tubes, moins épais que le premier.

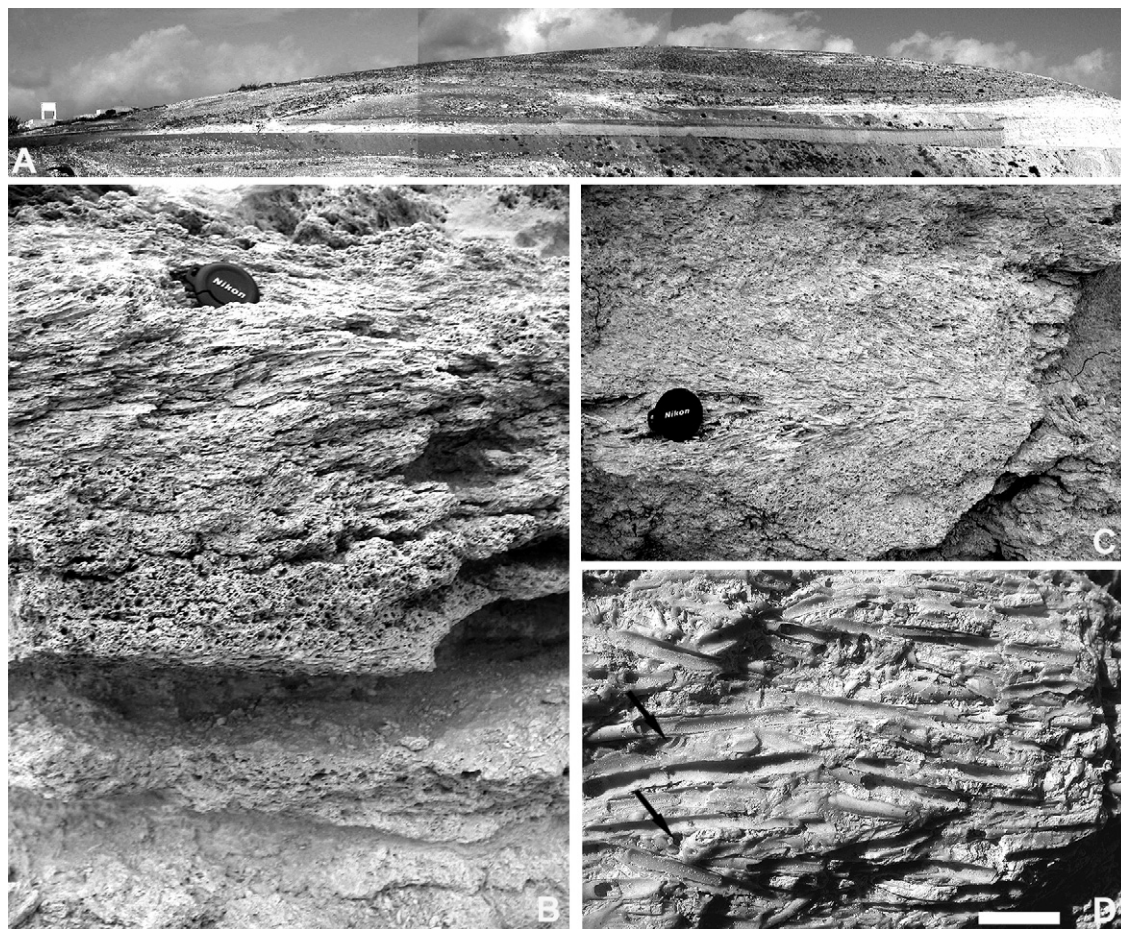


Fig. 2. Accumulations à vermetes. (A) Section de Ait Amar : vue générale des premières sigmoïdes à vermetes. (B) Accumulation à tubes de nutrition de vermetes au niveau de mégarides. (C) Orientations successives des tubes de nutrition de vermetes. (D) Détail d'une accumulation à tubes de vermetes avec des individus juvéniles enroulés (flèches), échelle : 1 cm.

Fig. 2. Vermetid accumulation. (A) Ait Amar section: general view of the first vermetids sigmoids. (B) Accumulation of vermetid feeding tubes within megaripples. (C) Successive orientations of vermetid feeding tubes. (D) Detail of vermetid feeding tubes accumulations with coiled and attached juvenile specimens (arrows), scale bar: 1 cm.

Dans la partie supérieure des sigmoïdes, les tubes, isolés ou regroupés en faisceaux, représentent jusqu'à 75 % du contenu et sont orientés au sein de figures de courant divergeant d'un niveau à l'autre (Fig. 2B–D). L'analyse des structures sédimentaires, des microfaciès et des faunes associées, avec une association de bryozoaires membraniporiformes ou celléporiforme, de foraminifères miliolidés et d'huîtres (*Hyotissa hyotis*), révèle un milieu de haute énergie, proche de la zone d'action des vagues de beau temps (profondeur d'environ 10–15 m). La partie intermédiaire des sigmoïdes est surtout constituée par des calcaires argileux bioclastiques renfermant des tubes en moindre quantité et peu orientés, associés à des bryozoaires, des foraminifères planctoniques, des pectinidés et des fragments déplacés d'échinides (cidaridés). Ce faciès témoigne d'une zone

située aux alentours des 15–20 m de profondeur, en dessous de la zone d'action des vagues de beau temps. La partie inférieure des sigmoïdes est caractérisée par des marnes et calcaires argileux, avec une fraction bioclastique fine. Les tubes sont plus rares, la faune est représentée par des bryozoaires érigés, des térébratules et des scaphopodes typiques d'un milieu sablo-vaseux. Le faciès indique la zone d'action de vagues de tempête (20–30 m).

Localement, dans la partie supérieure des sigmoïdes, peuvent s'observer des lentilles peu épaisses (10 à 20 cm) de calcaire bioconstruit renfermant des moules internes de vermetes, dont les tubes sont dirigés en sens inverse des progradations, associés à des bryozoaires et à des algues calcaires corallinacées. Dans la deuxième sigmoïde, des constructions identiques reposent sur un talus à coquilles

d'huîtres (*Ostrea lamellosa* et *Ostreola stentina*), colonisées par les vermet.

### 3. Analyse paléontologique

La nature exacte des innombrables tubes accumulés dans les dépôts sigmoïdaux d'Ait Amar avait été jusqu'à présent diversement appréciée. D'abord attribués à des annélides Serpulidae [7], ils ont été par la suite rattachés à des gastéropodes Vermetidae [13,15]. La même confusion entre vermet et serpules a d'ailleurs été soulignée pour d'autres dépôts de plate-forme du Messinien de Méditerranée [8,9]. Les vermet peuvent être distingués des serpules [9,52] par la présence d'une protoconque, la subdivision de l'intérieur de la coquille par des diaphragmes (cloisons transversales internes appelées aussi septes), la présence d'une columelle, ainsi que par la nature aragonitique de la coquille, caractères observables sur les moules internes tubulaires et sur les lames minces taillées dans le matériel des sigmoïdes. Par ailleurs, les tubes rectilignes portent assez souvent des individus juvéniles présentant l'enroulement en hélice typique des vermet (Fig. 3A). Il est à noter, enfin, que des tubes de serpules, reconnaissables à leur microstructure en calcite magnésienne normalement conservée, sont également présents dans les sédiments des sigmoïdes.

Les vermet sont des gastéropodes marins possédant une coquille en forme de tube à enroulement irrégulier. Ils sont cimentés sur des substrats solides et peuvent étendre l'ouverture de la coquille haut au-dessus du substrat. Ils sont différenciés au niveau générique ou sous-générique par le type d'enroulement de la coquille, la columelle, l'opercule... Bien que la coquille des vermet du Messinien de Melilla ne soit jamais conservée, le seul examen des moules internes et des sections permet une identification assez précise.

L'attribution au genre *Petalconchus* Lea 1843 et au sous-genre *Macrophragma* (Carpenter, 1857) repose sur plusieurs caractères [25,26,52] observés sur les tubes rectilignes ou sur les parties juvéniles qui y sont fixées. Caractéristique de *Petalconchus*, la partie juvénile est enroulée selon une spirale hélicoïdale presque régulière, les tours étant superposés pour prendre une forme de « cylindre creux » (Fig. 3A–C). Les spires adhèrent d'un seul côté, plus ou moins aplati (Fig. 3C), au substrat, qui peut être constitué de la coquille d'un autre vermet ou d'un tube de serpule. La coquille peut ensuite se dérouler pour former une structure temporaire appelée tube de nutrition, dont les moules internes constituent l'essentiel des accumulations des corps bioclastiques. Le diamètre de la coquille est en moyenne assez faible,

de l'ordre de 2 à 4 mm. Les moules internes montrent nettement la présence de deux rides ou lames spirales (Fig. 3E–G). Ces lames, caractéristiques du genre *Petalconchus* (Fig. 3D), sont adhérentes à la région collumellaire, à l'intérieur de la coquille originelle. Elles sont dites adapicale (à la base) et abapicale (au-dessus). En général, chez *Petalconchus*, les lames sont absentes dans les premiers tours. Ensuite, leur évolution est un phénomène assez mal connu. D'après Savazzi [52], la lame adapicale apparaîtrait en premier, suivie de la lame abapicale. Après deux ou trois tours, la lame abapicale disparaît graduellement, suivie de la lame adapicale. Cette évolution ne semble pas en réalité aussi constante, les deux lames pouvant concerner ici également le tube de nutrition. Le rôle exact de ces lames spiralées est d'ailleurs assez mal cerné, leur apparition pouvant être éventuellement liée à la maturité sexuelle. La rareté des diaphragmes chez *Petalconchus* pourrait être compensée par l'élaboration des lames spirales, avec pour effet de réduire la taille des parties molles par rapport à la cavité de la coquille, afin que le mollusque puisse abandonner rapidement les parties juvéniles de la coquille [52]. Enfin, les diaphragmes, qui marquent chez les vermet des ruptures de croissance permettant un développement rapide et constituant chez l'adulte une défense contre les organismes endolithiques, n'ont été observés que sur quelques échantillons (Fig. 3H,I). Ils sont en effet rares chez *Petalconchus*, et seraient sécrétés seulement en réponse à une cassure ou à un forage de la coquille [52].

La non-conservation de la coquille rend plus délicate l'identification au rang spécifique. Cependant, par comparaison avec le matériel fossile connu dans les dépôts néogènes européens et méditerranéens, l'espèce du Messinien présente les plus grandes affinités avec l'espèce *Petalconchus* (*Macrophragma*) *intortus* (Lamarck, 1818), à laquelle on peut la rapporter sans trop d'incertitudes. Comme chez cette espèce, le diamètre du tube est proche, en moyenne, de 2 à 4 mm. L'ornementation s'atténue sur le tube de nutrition. La forme extérieure des tubes reflète l'ornementation formée par quelques costules longitudinaux, pouvant constituer des carènes étroites inégales, recoupées perpendiculairement par de forts plis d'accroissement serrés, presque égaux et équidistants. Les lames spirales présentent des rides secondaires (Fig. 3G), comme sur les exemplaires du Pliocène [52].

L'espèce *Petalconchus* (*Macrophragma*) *intortus* a été signalée de longue date du Miocène inférieur au Pliocène en Europe occidentale [1,14,20,40], en Paratéthis [41,27, 58] et dans l'espace méditerranéen [10,17,18,33,43], jusqu'en Afrique du Nord [32,57].

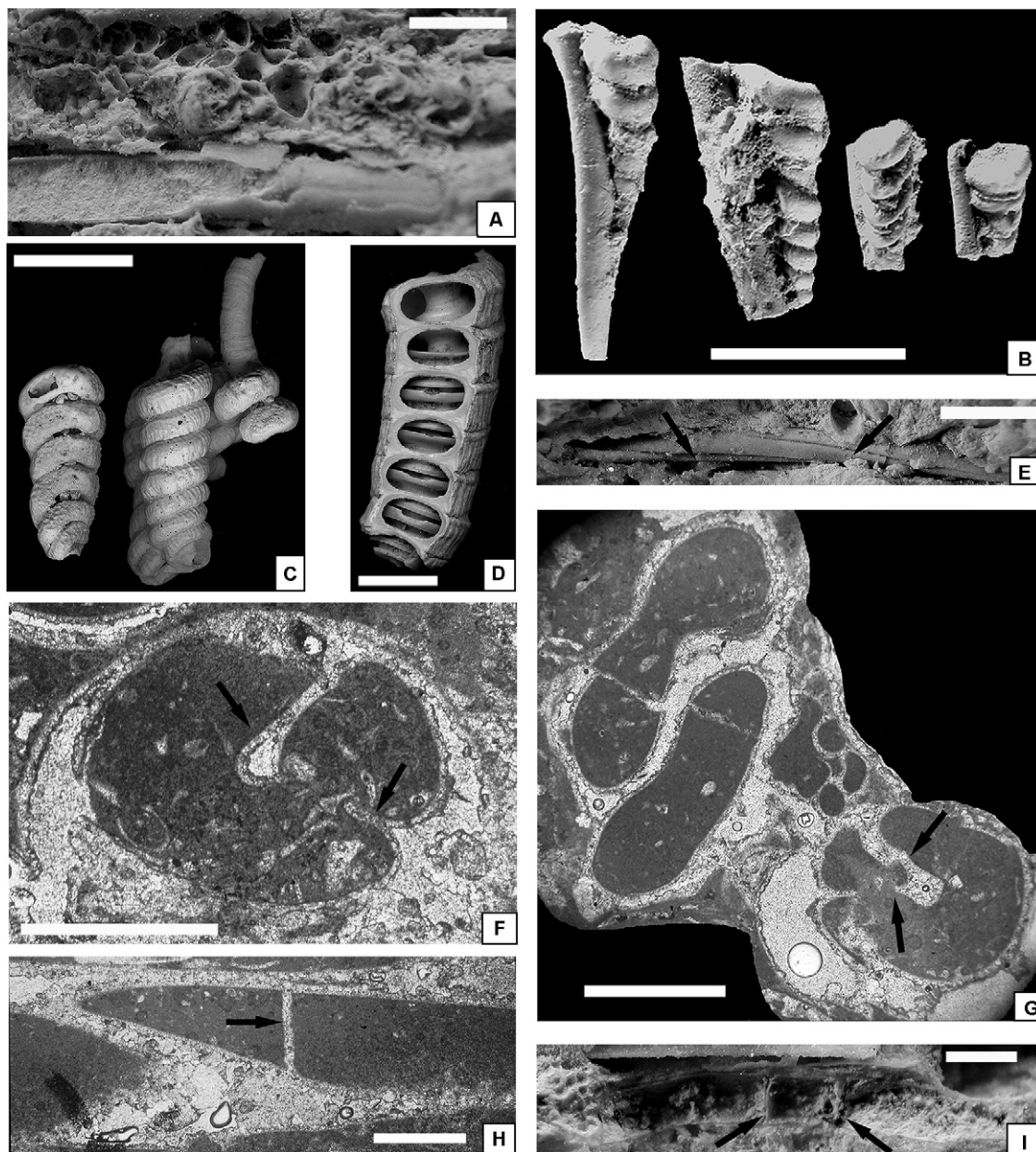


Fig. 3. Vermétidés. (A) Détail d'individu juvénile fixé sur un tube, échelle : 0,5 cm. (B) Individus juvéniles fixés sur des tubes de nutrition, échelle : 1 cm. (C) Exemplaires de *Petalconchus intortus* du Pliocène de Belgique (MNHN n° J08146, J08147), à gauche face aplatie fixée, échelle : 1 cm. (D) Exemplaire de *Petalconchus intortus* du Pliocène d'Italie (MNHN n° J05220), montrant les deux lames spirales internes adhérent à la columelle, échelle : 0,5 cm. (E) Moule interne du tube de nutrition avec les deux lames spirales (flèches), échelle : 0,5 cm. (F) Section montrant les lames spirales (flèches), échelle : 1 mm. (G) Section montrant les rides secondaires (flèches) sur la lame adapicale, échelle : 1 mm. (H) Section mince montrant un diaphragme (flèche), échelle : 2 mm. (I) Fragment de coquille montrant des diaphragmes (flèches), échelle : 2 mm.

Fig. 3. Vermetids. (A) Detail of a juvenile specimen attached on a tube, scale bar: 0.5 cm. (B) Internal moulds of straight feeding tubes with attached and coiled juvenile specimens, scale bar: 1 cm. (C) Examples of Pliocene *Petalconchus intortus* from Belgium (MNHN No. J08146, J08147); view of fixed flattened side to the left, scale bar: 1 cm. (D) Specimen of Pliocene *Petalconchus intortus* from Italy (MNHN No. J05220) showing the two internal spiral ridges adherent near the collumella, scale bar: 0.5 cm. (E) Internal mould of a feeding tube showing the print of the two spiral ridges (arrows), scale bar: 0.5 cm. (F) Transverse view in thin section of a tube with the two spiral ridges (arrows), scale bar: 1 mm. (G) View in thin section of a juvenile specimen with developed secondary ridges along one spiral ridge, scale bar: 1 mm. (H) View in thin section of one septa (arrow), scale bar: 2 mm. (I) Shell fragment showing the septa (arrows), scale bar: 2 mm.

Elle n'avait jamais été identifiée formellement jusqu'à présent dans le Messinien.

## 4. Discussion

### 4.1. Paléobiologie et paléoécologie

À la fin de la croissance ou lors d'intervalles répétés durant cette croissance, beaucoup de vermetes construisent une partie non enroulée appelée tube de nutrition, qui constitue une extension de l'ouverture caractéristique des gastéropodes [52]. Ce tube, plus mince que la coquille adhérente et sans trace d'ornementation ou de pigmentation, permet d'éloigner l'ouverture du substrat et de faciliter leur nutrition, caractérisée par le piégeage de particules alimentaires grâce à une émission de mucus. Ces tubes étant destinés à être détruits dans un temps court, il serait plus approprié, écologiquement parlant, de les considérer comme des structures d'exploration [53]. Ces derniers sont donc temporaires et semblent reliés à une activité trophique, à des périodes d'anoxie ou aux forces hydrodynamiques [53]. Ils ne sont généralement pas cimentés au substrat et, au cours de leur développement, ils peuvent être abandonnés, puis reconstruits. Ils sont, en effet, périodiquement creusés près de la base par le mollusque grâce à sa radula et jetés plus loin, laissant des cicatrices sur la surface de la coquille [52]. L'élaboration du tube est marquée par une nouvelle orientation de la coquille [52,53], le vermet coupant une partie de la coquille, du côté vers lequel il cherche à tourner. Puis il forme un court segment d'un nouveau tube, d'un angle différent. Ce processus est répété plusieurs fois, jusqu'à ce que le vermet atteigne la direction souhaitée. Cette capacité à modifier rapidement l'orientation de la croissance dans un moment très court est spécifique aux vermetes. Une telle réactivité les rapproche d'ailleurs des organismes réellement coloniaux [22]. L'observation d'individus de *P. intortus* du Pliocène [53] montre la présence de cicatrices régulièrement espacées des tubes de nutrition, avec la même périodicité chez des spécimens de différentes tailles. Un tel phénomène pourrait résulter alors d'une perturbation majeure, comme des crises d'anoxies périodiques ou un accroissement du taux de sédimentation qui nécessite une production simultanée de nouveaux tubes dans toute la population. À Ait Amar, les tubes de nutrition constituent souvent in situ des faisceaux assez lâches. Ils peuvent atteindre une longueur considérable par rapport à la partie enroulée (plus de 6 cm), devenant très fragiles, si bien que des mouvements d'eau, l'instabilité du substrat ou la prédation peuvent les endommager. Toutefois, les vermetes n'en sont pas

vraiment affectés et peuvent se retirer dans leurs enroulements épais fixés sur le substrat. Cette capacité place les vermetes parmi les formes à la fois enroulantes et érigées [23]. Finalement, ce phénomène d'autodestruction, simultané et répétitif à l'échelle d'une population, peut produire de grandes quantités de tubes délaissés, expliquant leur forte accumulation retrouvée à Ait Amar.

Chez *Petalconchus*, la fixation des formes juvéniles dans les parties supérieures des individus âgés, mais aussi sur des tubes de serpules, souvent observée à Ait Amar, représente une croissance vers le haut et en quelque sorte un système de relais, peut-être en réponse à une sédimentation rapide sur substrat meuble [52].

### 4.2. Peuplements et constructions à vermetes

La plupart des espèces de vermetes présentent un mode de vie grégaire et ont pu être considérées comme des organismes coloniaux. L'agglomération des individus permet une monopolisation du substrat, éliminant des concurrents potentiels, assure le succès de la fertilisation par le sperme libéré dans l'eau et forme en général des masses peu épaisses, « lisses », offrant une meilleure résistance aux vagues et aux courants [22]. Dans certains cas, l'agglomération des coquilles attachées au substrat et entre elles peut constituer une trame suffisamment dense pour constituer des bioconstructions qualifiées, selon leurs formes, dimensions et situation, de récifs, trottoirs ou microatolls. De telles formations à vermetes sont connues dans toutes les mers du globe entre 44° de latitude nord et sud [6,11,46]. En Méditerranée, de réelles bioconstructions à vermetes, structurées, apparaissent assez localisées sur les côtes d'Espagne, d'Algérie, de Sicile, de Malte, de Grèce, de Chypre et du Moyen-Orient [3,11,44,45,54]. Elles sont essentiellement assurées par les espèces *Dendropoma* (*Novastoa*) *petraeum* (Monterosato, 1884) et *Vermetus* (*Vermetus*) *triqueter* (Bivona-Bernardi, 1832). Les constructions se présentent sous forme de bancs, d'une épaisseur ne dépassant pas le mètre, situés à la limite de la zone intertidale et de la zone infralittorale, constituant des franges parallèles à la côte, parfois sur plusieurs kilomètres. On connaît également des structures ressemblant à des microatolls [46] de dimensions plurimétriques... Actuellement, aucune construction à *Petalconchus* n'est présente en Méditerranée. Seules les comparaisons avec des peuplements à *Petalconchus* d'autres domaines marins s'avèrent donc possibles. Si *Dendropoma* est un genre réputé pour vivre dans un milieu agité, avec une structure compacte faite pour résister aux vagues [46], *Petalconchus*, plus gracile, est connu pour vivre dans des eaux plutôt calmes [28].

Développées essentiellement à la base de la zone intertidale ou à la partie supérieure de la zone infralittorale, les constructions à vermetes sont généralement considérées comme d'excellents indicateurs de niveau marin et permettent de reconstituer les variations eustatiques et climatiques ou les mouvements tectoniques [2,29–31], notamment en Méditerranée [4,5,37,56,59]. Dans certains cas, des variations positives du niveau marin peuvent favoriser la constitution de véritables récifs-barrières à vermetes [55]. La présence des constructions à *Petalococonchus* à la partie supérieure des corps progradants de Melilla-Nador est en accord avec la position des peuplements denses à vermetes, à la partie supérieure de l'infralittoral.

#### 4.3. De la construction à l'accumulation

Le mode de vie des vermetes et le mode de développement de la coquille permettent ainsi de comprendre comment des organismes fixés, formant habituellement des édifices peu élevés (trottoirs à vermetes), peuvent produire autant de matériel bioclastique. L'accumulation des tubes serait due à l'existence de peuplements étendus de vermetes, en position littorale (intertidale à subti-

dale), qui auraient produit, au cours de leur vie, selon un processus de rupture–reconstruction, plusieurs tubes de nutrition dans des temps très courts, probablement de manière simultanée, à l'échelle de la population. À partir de cette frange productrice, la rupture des tubes (action biologique) et la fragilité des faisceaux de tube (action physique) permettent ainsi leur mise en circulation, puis leur redistribution, en fonction des courants et du niveau marin, sur les talus de progradation bioclastiques dessinant une forme de sigmoïde allant de 10 à 30 m de profondeur (Fig. 4). Dans la partie supérieure du talus, les tubes se répartissent selon un système dunaire, soumis à l'action permanente des vagues de beau temps. De petites constructions à vermetes peuvent se mettre en place sur le sommet de ces dunes. Dans la partie médiane du talus, plus envasée, les débris de vermetes sont apportés depuis le haut de la sigmoïde lors de tempêtes. Enfin, un faciès argileux à tubes de vermetes plus rares correspond à la partie distale envasée de la sigmoïde. La progradation du système permet, à niveau marin constant, la pérennité du processus.

Comme dans beaucoup de systèmes de sigmoïdes bioclastiques du Messinien, la partie supérieure de la structure est tronquée, érodée, ce qui explique que

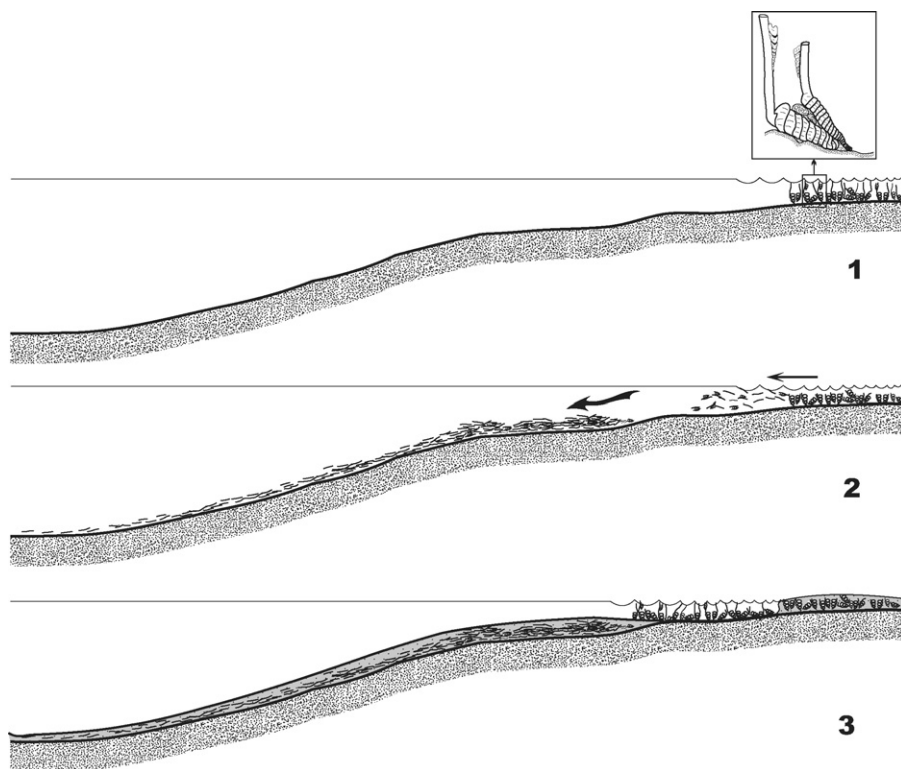


Fig. 4. Reconstitution des étapes du processus de construction-accumulation.

Fig. 4. Schematic sketch of the building-to-accumulation process.

l'on retrouve incomplètement la zone productrice du matériel. C'est, en fait, l'abondance des tubes de nutrition repris comme éléments, qui renseigne sur la densité des peuplements producteurs.

#### 4.4. Les communautés à vermetes au Miocène supérieur en Méditerranée : signification

Les communautés de vermetes représentent une des composantes, généralement considérée comme mineure, des plates-formes carbonatées [42,50]. Leur présence a donc été le plus souvent simplement signalée. Seuls quelques travaux permettent d'apprécier les caractéristiques des peuplements de vermetes et leur position exacte dans le développement des plates-formes.

Les sédiments carbonatés datés du Tortonien supérieur–Messinien inférieur du secteur de Capo de Gata renferment, selon Betzler et al. [8], un faciès récifal à vermetes en milieu non tropical. La description de ce faciès et les figurations montrent une grande similarité avec les observations réalisées à Ait Amar. En effet, il s'agit essentiellement de tubes droits de plusieurs centimètres de longueur, majoritairement distribués horizontalement, pouvant porter des individus juvéniles. Ces tubes, dont les caractéristiques évoquent l'espèce *Petalconchus* (*Macrophragma*) *intortus* reconnue au Maroc, représentent manifestement les tubes de nutrition, structures temporaires. L'absence d'agglomérations de coquilles enchevêtrées indique qu'il ne s'agit là que du faciès d'accumulation, et non des communautés productrices elles-mêmes, et encore moins de récifs. D'ailleurs, la profondeur de formation est évaluée à 15–20 m, ce qui semble compatible avec une sédimentation des tubes en contrebas de peuplements probablement initialement situés plus près du niveau marin. Quoi qu'il en soit, ces accumulations à tubes de nutrition de vermetes témoignent d'un même processus, à l'origine de la production d'une grande quantité de matériel bioclastique.

Des récifs ou « trottoirs » à vermetes ont été décrits [9] en association avec le développement d'une plate-forme récifale du Messinien en Italie du Sud. Ces trottoirs in situ peuvent présenter une extension de 100 m pour une largeur de 15 m, avec une hauteur maximale de 70 cm. Ils sont situés entre deux unités récifales, sur une surface plane, et au sein d'une unité à coraux et stromatolites.

Saint Martin [47] a signalé également un peuplement à vermetes constituant un niveau épais de 50–70 cm d'épaisseur, étendu sur plusieurs centaines de mètres, intégré dans une sédimentation à caractère récifal du Messinien inférieur d'Algérie.

D'autres constructions à vermetes sont présentes dans le Messinien post-gypse du Sud-Est de l'Espagne, dans

le bassin de San Miguel de Salinas, notamment à Benjuzar. Intercalées dans une sédimentation à dominante stromatolitique, elles constituent des niveaux repères de grande extension ([19,34–36] et observations personnelles). Le mode d'enroulement et les dimensions originelles de la coquille indiquent qu'elles sont dues à une autre espèce, et probablement à un autre genre, de vermet.

Ces quelques exemples démontrent que les peuplements denses à vermetes, et plus particulièrement à *Petalconchus*, peuvent intervenir à divers moments de l'édification des plates-formes carbonatées et dans des contextes variés. Ils sembleraient davantage liés à une activité biologique qu'à un environnement sédimentaire particulier. Restent cependant à expliquer les raisons à la fois de ce développement particulier et du processus de constructions et rejets répétés des tubes de nutrition.

Une première explication pourrait être recherchée dans la température des eaux. Les constructions à vermetes se développeraient plutôt en limite d'extension ou dans des zones à peuplements appauvris des récifs coralliens [9,21,24,44,46]. Pour Cunningham et Collins [16], les peuplements à vermetes de Melilla correspondent à un faciès de carbonates de type tempéré. En Espagne, pour Betzler et al. [8], ces peuplements sont intégrés dans une sédimentation de carbonates tempérés. En Italie, les trottoirs à vermetes sont considérés comme reliés à des récifs coralliens oligospécifiques, dans un contexte de début de refroidissement climatique, associé avec un accroissement de nutriments [9]. Le développement exceptionnel des vermetes pourrait alors être en relation avec des paramètres océanographiques tels que l'entrée de courants de surface atlantiques plus froids et/ou le fonctionnement d'*upwellings*, paramètres souvent invoqués par l'analyse des microflore de diatomées du même âge [51].

Le processus de construction et destruction des tubes de nutrition constitue un phénomène répété, épisodique, qui peut correspondre à des périodes de stress et de récupération [52,53], ce qui implique une même périodicité dans les variations des conditions environnementales. Or, le fonctionnement d'*upwellings*, marqués par la succession de dépôts diatomitiques latéraux à la plate-forme, en présente les caractéristiques. Le stress pourrait être ainsi dû à des périodes d'anoxie liées au fonctionnement des *upwellings*, avec l'enchaînement suivant : (1) *blooms* phytoplanctoniques permettant l'instauration d'une chaîne trophique favorisant le développement des vermetes ; (2) anoxie consécutive et construction des tubes ; (3) retour à la normale et destruction des tubes.

## 5. Conclusion

Les accumulations de tubes de nutrition de vermetes du Messinien de Melilla-Nador témoignent d'un processus très original de production et de remaniement du matériel carbonaté réunissant des aspects biologiques, océanographiques et sédimentologiques. Elles résultent en effet d'une conjonction inhabituelle d'événements ou de conditions environnementales :

- substrat favorable ;
- eaux riches en apports alimentaires favorisant le gréganisme ;
- capacité des vermetes à optimiser les ressources alimentaires ;
- installation dans une zone pouvant être soumise à des phénomènes d'*upwelling* et/ou influencée par des courants de surfaces d'origine atlantique ;
- successions de périodes de stress conduisant de manière simultanée à la formation de tubes de nutrition puis à leur rejet ;
- facteurs hydrodynamiques permettant la distribution des tubes de nutrition et leur accumulation ;
- stabilité relative du niveau marin permettant la continuité et la progradation du système.

## Remerciements

Les auteurs remercient MM. A. Azdimoussa et A. Zouhir pour leur aide sur le terrain. La mise au point définitive du manuscrit a bénéficié des conseils pertinents de MM. J. Laborel et D. Néraudeau.

## Références

- [1] H.J. Anderson, J.-P. Chevalier, Faunen aus dem Miocän Nord-westdeutschland, Fortschr. Geol. Rheinld. u. Westf. 14 (1964) 1–390.
- [2] R. Angulo, P. Giannini, K. Suguio, L. Pessenda, Relative sea-level changes in the last 5500 years in southern Brazil (Laguna-Imbituba region, Santa Catarina State) based on vermetid  $^{14}\text{C}$  ages, Mar. Geol. 159 (1999) 323–339.
- [3] F. Antonioli, R. Chemello, S. Improta, S. Riggio, *Dendropoma* lower intertidal reef formations and their palaeoclimatological significance, NW Sicily, Mar. Geol. 161 (1999) 155–170.
- [4] F. Antonioli, G. Cremona, F. Immordino, C. Puglisi, C. Romanog-noli, S. Silenzi, E. Valpreda, V. Verubbi, New data on the Holocene sea-level rise in NW Sicily (Central Mediterranean Sea), Global Planet. Change 34 (2002) 121–140.
- [5] F. Antonioli, G. Cremona, C. Puglisi, S. Silenzi, E. Valpreda, V. Verubbi, Quantitative assessment of post Tyrrhenian differential crustal movements in a Mediterranean coastal area (S. Vito-Sicily-Italy), Phys. Chem. Earth (A) 24 (1999) 343–347.
- [6] A. Barash, Z. Zenziper, Structural and biological adaptations of Vermetidae (Gastropoda), Boll. Malacol. 21 (1985) 145–176.
- [7] A. Benmoussa, K. El Hajjaji, S. Pouyet, G. Demarcq, Les mégafaunes marines du Messinien de Melilla (Nord-Est Maroc), Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 73 (1989) 51–60.
- [8] C. Betzler, J.M. Martín, J.C. Braga, Non-tropical carbonates related to rocky submarine cliffs (Miocene, Almería, southern Spain), Sediment. Geol. 131 (2000) 51–65.
- [9] F.R. Bosellini, A. Russo, A. Vescogni, Messinian reef-building assemblages of the Salento Peninsula (southern Italy): palaeobathymetric and palaeoclimatic significance, Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 175 (2001) 7–26.
- [10] S. Cerulli-Irelli, Fauna malacologica mariana, Palaeontol. Ital. 18 (1912) 141–169.
- [11] R. Chemello, T. Dieli, F. Antonioli, Il ruolo dei 'reef' a molluschi vermetidi nella valutazione della biodiversità, in: Mare e cambiamenti globali, ICRAM, 2000, pp. 105–118.
- [12] J.-J. Cornée, J.-P. Saint Martin, G. Conesa, J. Muller, J.-P. André, Anatomie de quelques plates-formes progradantes messiniennes de Méditerranée occidentale, Bull. Soc. géol. France 167 (1996) 495–507.
- [13] J.-J. Cornée, S. Roger, P. Münch, J.-P. Saint Martin, G. Feraud, G. Conesa, S. Pestrea-Saint Martin, Messinian events: new constraints from sedimentological investigations and new  $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$  ages in the Melilla-Nador Basin (Morocco), Sediment. Geol. 151 (2002) 127–147.
- [14] M. Cossmann, A. Peyrot, Conchologie néogénique de l'Aquitaine, Actes Soc. Linn. Bordeaux 73 (1921) 1–321.
- [15] K.J. Cunningham, R.H. Benson, K. Rakic-El Bied, L.W. McKenna, Eustatic implications of Late Miocene depositional sequences in the Melilla Basin, northeastern Morocco, Sediment. Geol. 107 (1997) 147–165.
- [16] K.J. Cunningham, L.S. Collins, Controls on facies and sequence stratigraphy of an Upper Miocene carbonate ramp and platform, Melilla basin, NE Morocco, Sediment. Geol. 146 (2002) 285–304.
- [17] L. Erüal-Enrentöz, Mollusques du Néogène des bassins de Karaman, Adana et Hatay (Turquie), Publ. Inst. Et. Rech. Min. Turquie C 4 (1958) 1–232.
- [18] M. Fontannes, Les mollusques pliocènes de la vallée du Rhône, I. Gastéropodes, Georg Librairie, Lyon, 1879–1882.
- [19] M. Garcin, Le bassin de San Miguel de Salinas (Alicante, Espagne). Relations entre contexte structuro-sédimentaire et dépôts évaporitiques et carbonatés au Messinien, thèse, université Paris-11 Orsay, 1987 (298 p.).
- [20] M. Glibert, Gastropodes miocènes du bassin de la Loire, Mem. Inst. R. Sci. Nat. Belg., 2<sup>e</sup> sér. 30 (1949) 1–242.
- [21] M.G. Hadfield, E.A. Kay, M.U. Gillette, M.C. Lloyd, The vermetidae (Mollusca: gastropoda) of the Hawaiian Islands, Mar. Biol. 12 (1972) 81–98.
- [22] R.N. Hugues, Coloniality in Vermetidae (Gastropoda), in: G. Larwood, B.R. Rosen, Biology and systematics of colonial organisms, Syst. Assoc. Spec. Vol. 11 (1979) 243–253.
- [23] J.B.C. Jackson, Morphological strategies of sessile animals, in: G. Larwood, B.R. Rosen (Eds.), Biology and Systematics of Colonial Organisms, Syst. Assoc. Spec. Vol. 11 (1979) 499–555.
- [24] B. Jones, I.G. Hunter, Vermetids build-ups from Grand Cayman, British West Indies, J. Coast. Res. 11 (1995) 973–983.
- [25] M.A. Keen, A proposed reclassification of the gastropod family Vermetidae, Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.), Zool. 7 (1961) 181–213.
- [26] M.A. Keen, Sea shells of tropical West America, Stanford University Press, Stanford, CA, USA, 1971.
- [27] E. Kojumdjieva, B. Strachimirov, Les fossiles de Bulgarie, VII. Tortonien, Académie des sciences de Bulgarie, Sofia, 1960.

- [28] J. Laborel, Are reef building vermetid disappearing in the South Atlantic? Proc. Third International Coral Reef Symposium, Miami, FL, 1977, pp. 233–237.
- [29] J. Laborel, Vermetid gastropods as sea-level indicators, in: D. Van des Plasshe (Ed.), *Sea-Level Research: A Manual for the Collection and Evaluation of Data*, Geo Books, Norwich, UK, 1986, 281–310.
- [30] J. Laborel, F. Laborel-Deguen, Biological indicators of relative sea level variations and of co-seismic displacements in the Mediterranean region, *J. Coast. Res.* 10 (1994) 395–415.
- [31] J. Laborel, E. Laborel-Deguen, Biological indicators of Holocene sea-level and climatic variations on rocky coasts of tropical and subtropical regions, *Quat. Int.* 31 (1996) 53–60.
- [32] G. Lecointre, Recherches sur le Néogène et le Quaternaire marins de la côte atlantique du Maroc, tome II, Paléontologie, Notes Mem. Serv. geol. Maroc 99 (1952) 1–174.
- [33] A. Malatesta, Malacofauna pliocenica Umbra, Mem. Carta Geol. Ital. XIII (1974) 1–498.
- [34] C. Montenat, Les bassins néogènes du Levant d’Alicante et de Murcia (Cordillère bétiques orientales, Espagne), Doc. Lab. Geol. Fac. Sci. Lyon 69 (1977) 1–345.
- [35] C. Montenat, P. Ott d’Estevou, J.-C. Plaziat, J. Chapel, La signification des faunes marines contemporaines des évaporites messiniennes dans le Sud-Est de l’Espagne, Conséquences pour l’interprétation des conditions d’isolement de la Méditerranée occidentale, *Geol. Mediterr.* VII (1980) 81–90.
- [36] C. Monty, Le Miocène supérieur de la région de Benejuzar (province d’Alicante) et stromatolithes associés, *Ann. Soc. geol. Belg.* 104 (1981) 109–114.
- [37] C. Morhange, P.A. Pirazzoli, Mid-Holocene emergence of southern Tunisian coasts, *Mar. Geol.* 220 (2005) 205–213.
- [38] P. Munch, S. Roger, J.-J. Cornée, J.-P. Saint Martin, G. Féraud, A. Benmoussa, Restriction des communications entre l’Atlantique et la Méditerranée au Messinien : apport de la téphrochronologie dans la plate-forme carbonatée et le bassin de Melilla-Nador (Rif nord-oriental, Maroc), *C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. IIa* 332 (2001) 569–576.
- [39] P. Munch, J.-P. Saint Martin, J.-J. Cornée, G. Féraud, S. Saint Martin-Pestrea, S. Roger, G. Conesa, Controls on facies and sequence stratigraphy of an Upper Miocene carbonate ramp and platform, Melilla basin, NE Morocco: comment, *Sediment. Geol.* 158 (2003) 163–166.
- [40] A. Peyrot, Les Mollusques testacés univalves des dépôts helvétiques du bassin Ligérien, *Act. Soc. Linn. Bord.* 89 (1938) 1–361.
- [41] A. Pisera, Paleocology and lithogenesis of the Middle Miocene (Badenian) algal-vermetid reefs from the Roztocze Hills, south-eastern Poland, *Acta Geol. Pol.* 35 (1985) 89–155.
- [42] J.-M. Rouchy, J.-P. Saint Martin, A. Maurin, M.-C. Bernet-Rollande, Évolution et antagonisme des communautés bio-construtrices animales et végétales à la fin du Miocène en Méditerranée : biologie et sédimentologie, *Bull. Cent. Rech. Expl. Prod. Elf Aquitaine* 10 (1986) 333–348.
- [43] F. Sacco, I Molluschi dei terreni terziari del Piemonte e della Liguria, part 19, Carlo Clausen, Turin, Italie, 1895.
- [44] U. Safriel, Recent vermetid formation on the Mediterranean shore of Israel, *Proc. Malac. Soc. Lond.* 37 (1966) 27–33.
- [45] U. Safriel, Vermetid gastropods and intertidal reefs in Israel and Bermuda, *Science* 186 (1974) 113–115.
- [46] U. Safriel, The role of vermetid gastropods in the formation of Mediterranean and Atlantic reefs, *Oecologia (Berl.)* 20 (1975) 85–101.
- [47] J.-P. Saint Martin, Les formations récifales coralliennes du Miocène supérieur d’Algérie et du Maroc, *Mem. Mus. natl Hist. nat. C* 56 (1990) 1–351.
- [48] J.-P. Saint Martin, J.-J. Cornée, The Messinian Melilla reef complex, northeastern Rif, Morocco, *SEPM Concepts Sedimentol. Palaeontol. Ser.* 5 (1996) 227–237.
- [49] J.-P. Saint Martin, J.-J. Cornée, J. Muller, G. Camoin, J.-P. André, J.-M. Rouchy, A. Benmoussa, Contrôles globaux et locaux dans l’édification d’une plate-forme carbonatée messinienne (bassin de Melilla, Maroc) : apport de la stratigraphie séquentielle et de l’analyse tectonique, *C.R. Acad. Sci. Paris, Ser. II* 312 (1991) 1573–1579.
- [50] J.-P. Saint Martin, J.-M. Rouchy, Les plates-formes carbonatées messiniennes en Méditerranée occidentale : leur importance pour la reconstitution des variations du niveau marin au Miocène terminal, *Bull. Soc. geol. France* (8) VI (1990) 83–94.
- [51] S. Saint Martin, G. Conesa, J.-P. Saint Martin, Signification paléocéologique des assemblages de diatomées du Messinien de Melilla-Nador (Maroc), *Rev. Micropaleontol.* 46 (2003) 161–190.
- [52] E. Savazzi, Adaptations of vermetid and siliquariid gastropods, *Palaeontology* 39 (1996) 157–177.
- [53] S. Schiaparelli, R. Cattaneo-Vietti, Functional morphology of vermetid feeding tubes, *Lethaia* 32 (1999) 41–46.
- [54] P.J. Shembri, A. Deidun, A. Mallia, L. Mercieca, Rocky shore biotic assemblages of the Maltese islands (Central Mediterranean): a conservation perspective, *J. Coast. Res.* 21 (2005) 157–166.
- [55] D.E. Shier, Vermetid reefs and coastal development in the Ten Thousand islands, southwest Florida, *Geol. Soc. Am. Bull.* 80 (1969) 485–508.
- [56] S. Silenzi, F. Antonioli, R. Chemello, A new marker for sea surface temperature trend during the last centuries in temperate areas: Vermetid reef, *Global Planet. Change* 40 (2004) 105–114.
- [57] V. Stchepinsky, Contribution à l’étude du Sahélien de Tunisie, *Mem. Soc. geol. France, nouv. sér.* 37 (1938) 1–121.
- [58] L. Strausz, Die Miozän-Mediterranen Gastropoden Ungarns, *Akademiéi Kiadó, Budapest*, 1966.
- [59] Y. Tzur, U. Safriel, Vermetid platforms as indicators of coastal movements, *Isr. J. Earth Sci.* 27 (1978) 124–127.