

Paléontologie systématique (Paléontologie des Invertébrés)

Intérêts environnemental et chronologique des bioaccumulations à brachiopodes. Exemple de l'Oxfordien supérieur (Jurassique supérieur) du Bassin parisien (France)

Philippe Courville^{a,b,*}, Catherine Crônier^b, Pierre-Yves Collin^c,
Camille Blossé^d, Sébastien Lorin^e

^a Université Rennes-1, bâtiment 15, campus de Beaulieu, 363, avenue du Général-Leclerc, 35042 Rennes cedex, France

^b Laboratoire de paléontologie et paléogéographie du Paléozoïque, UMR 8014 et FR 1818 du CNRS, Sciences de la Terre, SN5, USTL, 59655 Villeneuve d'Ascq cedex, France

^c CNRS FR 32, université Pierre-et-Marie-Curie, tours 56–66/E5, Case 117, 4, place Jussieu, 75252 Paris cedex 05, France

^d Service communication, centrale EDF, 50340 Flamanville, France

^e 20, place Littré, 50300 Avranches, France

Reçu le 26 mai 2006 ; accepté après révision le 19 septembre 2006

Disponible sur Internet le 25 janvier 2007

Rédigé à l'invitation du Comité éditorial

Résumé

Dans le Jurassique supérieur de l'Est du Bassin parisien, les brachiopodes peuvent être préservés massivement dans des bancs peu épais. La diversité apparente est très faible dans de telles unités lithologiques, unités qui apparaissent rythmiquement dans la série. Cependant, les formes dominantes (térébratules) enregistrent, par leur changement de forme (analyse morphométrique des contours), les changements de milieu (profondeur, notamment). De plus, chaque niveau-repère à concentration de brachiopodes ayant une extension temporelle brève (infra-horizon d'ammonite), il constitue une alternative meilleure que les ammonites pour les corrélations ; ils ne peuvent pourtant être utilisés avec précision que localement, leur extension géographique n'étant jamais supérieure à quelques kilomètres. **Pour citer cet article : P. Courville et al., C. R. Palevol 6 (2007).**

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

Abstract

Environmental and chronological interests of the brachiopod bioaccumulations. Example of the Upper Oxfordian (Upper Jurassic) of the Paris Basin (France). In the Upper Jurassic of the eastern Paris Basin, brachiopods can be preserved in abundance in particularly thin levels. The apparent biodiversity is poor in such lithological units, which appear with rhythmicity throughout the series. However, the observed morphological changes within the dominant taxa (terebratulids, analyzed through morphometrical methods) traduce the palaeoenvironmental changes (deepness). Moreover, each unit showing such a brachiopod concentration characterizes a very short time slice (shorter than any ammonite bio-horizon); so, it provides an alternative, more powerful

* Auteur correspondant.

Adresse e-mail : philippe.courville@univ-lille1.fr (P. Courville).

than the ammonites, for correlations. Unfortunately, they cannot be useful for large-scale correlations, due to their kilometrical geographical range. **To cite this article:** P. Courville et al., C. R. Palevol 6 (2007).

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

Mots clés : Jurassique supérieur ; Oxfordien ; Bassin de Paris ; France ; Brachiopoda ; Morphométrie

Keywords: Upper Jurassic; Oxfordian; Paris Basin; France; Brachiopoda; Morphometry

Abridged English version

Introduction

The tropical carbonate platforms, characterising the studied area during the Jurassic, have been studied for long [8,9,12,19,25–27]. The marine distal-to-proximal depositional environments are commonly largely settled by highly diversified benthic faunas, and brachiopods commonly represent some of the more abundant organisms amongst these faunas [2,5,17,25,28].

The following work deals with these brachiopods, studied with two kinds of approaches: (1) time and spatial structuring of the communities (or the preserved part of them), with morphology and association analyses of the dominant taxa; (2) evaluation of the correlations or relations existing between the ‘biological’ structures, and the palaeoenvironmental changes, at various scales. The implications concerning the biochronology of the taxa and associations are discussed.

Geological setting and material

The studied time slice is short, ranging throughout the Upper Oxfordian [6]. The area studied in details is restricted to the River Seine valley (southeastern Champagne, Paris Basin, France). Due to the changing conditions of the substrate, many and various lithological formations have been defined recently in this area, each formation being sometimes equivalent in time, or superposed, to another ([26,27,30] and P.C., work in progress).

Numerous individuals and samples have been collected during the five past years. Their stratigraphical and geographical origins are clarified in Fig. 1. Twenty-one samples have been used as yet for the morphometrical and statistical studies.

Generally speaking, the observed biodiversity is low amongst brachiopods. The following taxa have been recognised: *Acanthorhynchia spinulosa* (Schlotheim, 1820), *Septaliphoria pinguis* (Roemer, 1870), *S. arduennensis* (Oppel, 1857), «*Digonella*» *moeschi* (Mayer, 1877), «*Zeilleria*» sp., *Placothyris rollieri* (Haas, 1893), *Dorsoplicathyris prolifera* Boullier, 1976, *Dorsopli-*

cathyris sp., *Moeschia* aff. *granulata* Boullier, 1976. For each sample, the regularity is detailed in Table 1.

Taphonomic aspects.

Four main brachiopod taphofacies have been differentiated [35]:

- (1) rare individuals/diversified taxa, dominated by *Acanthorhynchia*, and related to distal clayey formations;
- (2) common individuals, with ‘monospecific’ terebratula associations, related to quite distal clayey limestones;
- (3) locally, very abundant oligospecific associations, commonly highly dominated by *Septaliphoria*, corresponding to some various reefal environments;
- (4) very abundant large terebratulas, concentrated in thin clayey levels [30]; in these brachiopod bioaccumulations, the shell’s preservation state indicates that some ‘time-averaging’ exists [4,19–23,36,37,40], but the abundant associated ammonite faunas shows that no true ‘condensation’ exists [6–12] inside these levels.

Five main brachiopod bioaccumulations have been observed throughout the sedimentary series, called B1 to B5 in Fig. 1B. Sometimes, secondary analogous levels appear below or above the main ones (Fig. 2). Each level is characterised by its precise chronological situation and by its restricted geographical extension (Figs. 1 and 2).

The brachiopods yielded by the levels B1 to B5 support the following morphometry and disparity studies.

Shape analysis

The high morphological variation of the brachiopod shells has been known for long, and its study has generally been based on biometrical and quantitative approaches [1–3,5,16,19,25,33].

Fourier analysis is a technique for generating a set of shape-representative variates that are suitable for use in statistical comparisons between samples [13,15,29,32]. It has been applied to the study of many inverte-

brate organisms, including the shells of brachiopods [31,38,39].

The outlines of brachiopod shells in dorsal view were defined by a set of 64 data points equally spaced along the outline.

The Fourier transform method fits each outline with an infinite sum of trigonometrical functions of decreasing wavelength (harmonics). In order to study the shape alone, the size is standardized before applying an elliptic Fourier transform to the data [24]. Its principle consists in decomposing any outline into its x - and y -projections. These two variables are then expanded as a Fourier series. For each harmonic, four coefficients are computed. The contribution of each harmonic is an ellipse. Computational detail of elliptic Fourier analysis has been described by Kuhl and Giardina [24] and is not reported here.

The number of harmonics required to describe an outline can be appraised from the Fourier power spectrum [13]. For each dataset, the first height harmonics reached 99.995% of the total power (Fig. 4). Thus, the coefficients from the ninth harmonic were excluded in the statistical analysis. The zeroth harmonic that represents the starting point of the outline has been eliminated too [14,15,34]. The height harmonics that were retained correspond to 32 coefficients for each shell.

A Multivariate Analysis of Variance (MANOVA) was also performed on these sets of coefficients in order to assess the shape differences between the individuals.

Results – Discussion

The CA1–CA2 projections show that the distribution of the samples is not simply related to hazard. Some of the samples correspond to mean individuals owning an elongate/ovoid outline; opposite on the CA1 axis, some samples correspond to rather large/pyriform shells (Figs. 5–6). This pure fact concentrates two kinds of information:

- (1) the samples (and the corresponding outlines) gradients are organised according to a geographical gradient: the pyriform shells are representative of the samples provided by the northwestern part of the River Seine valley, as the elliptic ones correspond to the southeastern outcrops. Knowing the general structure of the sea bottom in the area (Fig. 1B), we can assume that the pyriform outlines and shells are related (correlated) to the shallowest palaeoenvironments when the oval-elongated shells are dominant in the deepest marine environments. Even if the samples were provided by the deep northern area, pyriform outlines

may dominate, if the corresponding marine environments are shallow;

- (2) considering the time dimension (Fig. 6), we can assume that the older samples (corresponding to level B1) yield rather elliptic-elongated shells when the youngest typically correspond to pyriform shells. We can notice that two gradients can be defined, a southern one and a northern one, corresponding to larger and narrower shells, respectively.

According to the known history of the falls and rises of the sea level during the Late Oxfordian times [9–12,26,27], the locally deepest environments are known during the earlier Upper Oxfordian, and the shallowest at the end of the substage.

In that case, the elliptic outlines may correspond to the deepest environments again, and the pyriform ones, to the shallowest. A particular interest of this fact is that the morphological variations occur independently of the involved species of terebratulid, several of them ‘succeeding’ to each other through time.

Conclusions

As generally considered, the Upper Jurassic studied brachiopods may be closely related or correlated to environmental changes at different scales.

Generally speaking, different taxa characterise either distal or proximal environments, *Acanthorhynchia* (Rhynchonellid), and *Septaliphoria* (rhynchonellid), respectively. In intermediate environments, the associations are locally heavily dominated by several species of terebratulids. Shells of the brachiopod bioaccumulations from levels B1 to B5 record some sensitive morphological variations, related to the geographical and time changes of the palaeobathymetry. Then, these levels are not homogenous throughout the restricted area. Their position is related with their situation at the top part of the previously deposited sedimentary unit, geometry which is mainly controlled by the eustatic changes.

Concerning the biochronological potential use of such levels, it is obvious that they really perform at very short (kilometre) scale. The species yielded by the levels B1 to B5 have been observed all over the eastern part of the Paris Basin, commonly appearing in taphonomically comparable levels. But it is not possible to be sure, at the ammonitic bio-horizon level, whether they really correspond to one single or several events. In some cases, a subzone may separate apparently ‘identical’ levels separated by a distance of 50 km. The general use of such brachiopod levels at a larger scale (throughout the

Paris Basin, for example) may not be of real interest, except if the proposed correlation can afford a low rate of precision.

1. Introduction

Les plates-formes carbonatées tropicales constituent un espace privilégié pour l'implantation et le développement de faunes riches et diversifiées. Le Châtillonnais, partie de la plate-forme bourguignonne dont la dynamique de mise en place et l'évolution jurassique sont bien connues [8,9,12,19,25,26,27], en est un bon exemple.

En domaine proximal, comme en domaine distal, la macrofaune jurassique est souvent constituée par des organismes épibenthiques, les brachiopodes étant souvent omniprésents dans tous les types de sédiments et de milieux. Leur distribution spatio-temporelle n'est cependant pas aléatoire et répond à un compromis entre des contraintes intrinsèques (biologiques) et/ou externes (environnementales). Les contraintes taphonomiques (discutées plus loin), sont également un facteur limitant la distribution et l'accumulation des coquilles. En outre, de par leur mode de vie et leur qualité de filtreurs, les brachiopodes sont réputés étroitement inféodés à leur environnement [2,5,17,25].

Dans le cas exposé ci-après, les communautés de brachiopodes (ou ce qui en persiste postérieurement à la fossilisation) sont étudiées selon une double approche : (1) les structures spatiale et temporelle des communautés, avec une approche morphologique et associative des taxons structurants, l'étude morphologique étant supportée par une approche morphométrique, globale, du contour [24,38,39] ; (2) l'évaluation des relations existant entre, d'une part, ces structures et les variations paléoenvironnementales à différentes échelles, et, d'autre part, entre ces structures et leur utilisation biochronologique.

L'étude se focalise sur des formes de l'Oxfordien supérieur, récoltées ces dernières années dans le Sud-Est du Bassin parisien. Leur analyse s'appuie sur des échantillons prélevés in situ entre 2001 et 2005 au nord de Châtillon-sur-Seine. Les brachiopodes de la vallée de la Seine ont été peu étudiés à ce jour, mais les mêmes taxons ont été recensés ailleurs dans l'Est de la France [5,28]. Souvent utilisés pour le marquage environnemental [5,6,17,19–21,33], ils l'ont aussi été pour les datations et les corrélations à des échelles variées [6,19–21].

Les résultats de la présente étude s'appliquent à un secteur qui s'étale entre Chaumont (Haute-Marne) au nord-est et Nicey (Yonne), au sud-ouest [11,12,26] (Fig. 1A). Ils sont, en revanche, difficilement compa-

rables avec ceux d'Alméra et al. [6] : en effet, les extensions stratigraphiques, notamment les « horizons repères », et les associations des taxons étudiés par ces auteurs ne correspondent pas avec ce qui est évoqué dans ce travail. De même, nos résultats ne coïncident pas totalement avec ceux des travaux fondamentaux de Garcia sur l'utilisation séquentielle des assemblages [19–21] : tant d'un point de vue structurel que taphonomique ou séquentiel, nous ne reconnaissons, en effet, ni les caractères des « lits majeurs » ou autres définis par cet auteur, ni des distributions géographiques suffisantes pour généraliser l'utilisation de nos niveaux. Ces points seront évoqués dans les parties *Résultats* et *Conclusions*.

2. Contexte géographique et géologique

L'intervalle temporel étudié correspond à l'Oxfordien supérieur *pars.* (canevas biostratigraphique subméditerranéen) [6]. Plusieurs formations sont concernées, superposées ou en équivalent latéral. Elles traduisent des paléoenvironnements variés ([26,27,30] et PC, en cours). Elles ont été révisées dans un travail récent [26] dont les dénominations (diverses « hydrauliques » et autres formations) ont été reprises dans la suite de ce travail :

- (1) les « hydrauliques de Bouix », incluant les « marnes de Massingy » *sensu* Lorin [26]. Ils correspondent à la zone à *Bifurcatus pars.* (sous-zone à *Grossouvrei*). Vers le nord, cette formation (ou un faciès analogue) atteint la sous-zone à *Bimammatum*. Ce sont ici les séries les plus distales, avec de très rares *Disaster* et de nombreux *Zoophycos* ;
- (2) les « hydrauliques intermédiaires », avec niveaux de condensation à la base et au sud, correspondant à la zone à *Bimammatum pars.* (intervalle sous-zone à *Semimammatum*/sous-zone à *Bimammatum pars.*). Vers le sud, cette formation (ou un faciès analogue) débute dans la sous-zone à *Grossouvrei*. Les milieux correspondants sont relativement distaux ;
- (3) les « hydrauliques de Mussy », correspondant à l'intervalle sous-zone à *Bimammatum pars.*/sous-zone à *Hauffianum pars.* (âges en cours de réinterprétation : vers le nord, cette formation (ou un faciès analogue) débute dès la base de la sous-zone à *Semimammatum*). Les environnements sont globalement moins profonds que les précédents (*ibidem*) ;
- (4) les « calcaires (récifaux) de Villedieu–Molesmes–Noiron », qui se développent, en équivalent des formations 1, 2 et 3 *pars.*, sur la frange ouest et sud-

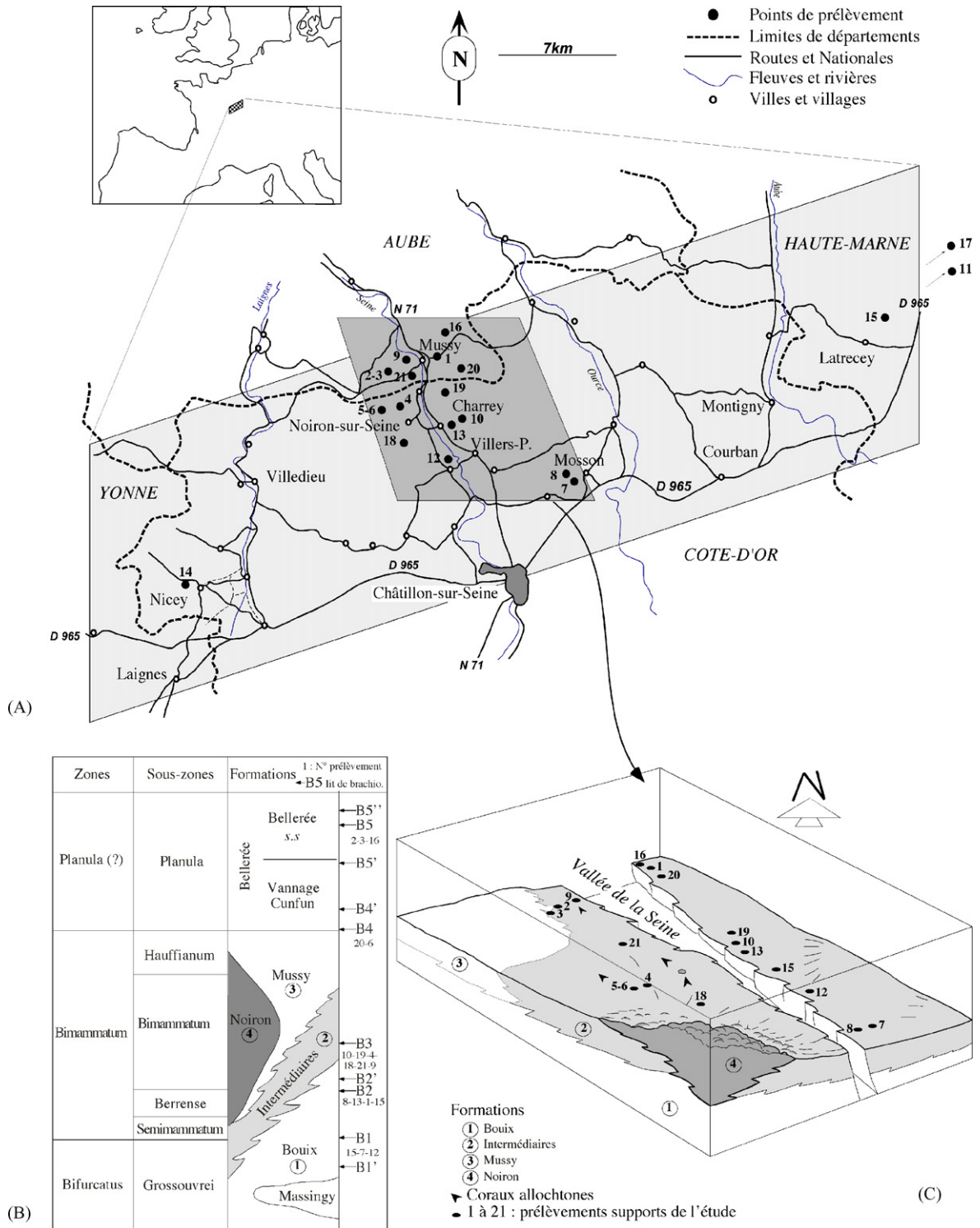


Fig. 1. (A) Localisation géographique des sites étudiés. Cadres stratigraphique (B) et paléo-topographique (C).

Fig. 1. (A) Geographical location of the studied samples. Stratigraphical (B) and palaeotopographical (C) frameworks.

ouest de la vallée de la Seine, avec plusieurs épisodes répartis dans le temps [27]; ces quatre ensembles lithologiques peuvent être synchrones (*ibidem*);

- (5) la « formation de la Bellerée » *sensu* Lorin et al. [27], incluant des marnes à la base, puis les « calcarénites de Vannage–Cunfun », puis le membre de Bellerée *str. s.* Cet ensemble est strictement postérieur à tous les précédents, les rares ammonites indiquant la zone à Planula, voire des niveaux encore plus récents (données PC). Dans l'ensemble, les paléoenvironnements sont plus proximaux et moins profonds que les précédents.

Les prélèvements de brachiopodes réalisés dans ces diverses formations sont reportés sur la Fig. 1B. (n^{os} 1 à 21).

Pour le secteur de la vallée de la Seine, les conditions d'affleurement et les données sédimentaires ont permis de caractériser des variations paléotopographiques importantes sur ce secteur restreint (Fig. 1C, limite sous-zone à Berrense/sous-zone à Bimammatum), relativement pérennes antérieurement à la zone à Planula. Ainsi, la paléoprofondeur est globalement plus forte à l'est qu'à l'ouest de la vallée; c'est au sud-ouest que se développent les ensembles récifaux. De même, globalement, la paléoprofondeur augmente du sud-est vers le nord-ouest: en témoigne le passage des constructions d'un type « calcaires de Noiron » à un type « hydrauliques de Bouix », vers le nord-ouest. C'est sur ce cadre paléogéographique que les prélèvements de brachiopodes ont été effectués, avec un contrôle stratigraphique et environnemental très précis, dans tous les cas.

3. Matériel

3.1. Prélèvements et diversité

L'étude est fondée sur 96 points de prélèvements initiaux; parmi ces prélèvements, 21 échantillons sont utilisés pour l'approche quantitative (Tableau 1, Fig. 1): il s'agit des assemblages récoltés dans la vallée de la Seine, pour lesquels nous possédons une grande densité de prélèvements, ainsi que les contrôles environnementaux et stratigraphiques les plus performants. Les taxons récoltés sont peu nombreux, même si les individus prolifèrent souvent. Les individus récoltés sont rapportés aux espèces suivantes (collecteurs: PC, CC, P-YC, CB, A. Bonnot, A. Tort, J. Thierry, 2001–2005; détermination: A. Tort, 2001): *Acanthorhynchia spinulosa* (Schlotheim, 1820), *Septaliphoria pinguis* (Roemer, 1870), *S. arduennensis* (Oppel, 1857), « *Digonella* »

moeschi (Mayer, 1877), « *Zeilleria* » sp., *Placothyris rol-lieri* (Haas, 1893), *Dorsoplicathyris prolifera* Boullier, 1976, *Dorsoplicathyris* sp., *Moeschia* aff. *granulata* Boullier, 1976. Les effectifs correspondant aux différentes espèces dans chaque prélèvement sont fournis dans le Tableau 1 et les distributions stratigraphiques sont indiquées sur la Fig. 1B.

3.2. Conditions de récolte et âge des peuplements

La précision des collectes est un facteur déterminant pour la qualité et la lisibilité des résultats, lorsqu'une grande finesse est recherchée. Nous avons fixé comme objectifs permanents (au moins pour les échantillons servant de référence) la réalisation de collectes *in situ* et l'abandon des individus douteux, l'intervention de collecteurs multiples, des collectes étalées dans le temps, l'obtention d'échantillons constitués par des individus de toutes tailles, sans « défauts » et parfaitement préparés.

L'utilisation paléoécologique et chronologique des brachiopodes (et de tout autre organisme) est tributaire de la précision apportée sur l'âge des échantillons prélevés et des incertitudes affectant les corrélations entre prélèvements. Actuellement, et particulièrement dans les séries du Malm du Bassin parisien, les ammonites fournissent le cadre biostratigraphique le plus précis disponible [6,27]. Les âges et corrélations à l'échelle subzonale communément utilisés ont un pouvoir séparateur insuffisant pour caler les événements qui paraissent « instantanés » aux échelles spatiale et temporelle envisagées ici. Les unités chronostratigraphiques retenues sont donc les bio-horizons (ceux disponibles in [6]: un échantillon est considéré comme « étalonné » lorsque des ammonites significatives ont été récoltées avec lui, et dans les niveaux encadrants. Deux problèmes se posent alors concrètement: (1) la rareté relative des ammonites, compensée par des récoltes étalées dans le temps; (2) l'utilisation d'espèces-indices pouvant avoir une précision inférieure à celle d'autres taxons, par ailleurs plus fréquents; c'est le cas, par exemple, pour le genre *Epipeltoceras*, si caractéristique de la zone à Bimammatum. Comme A. Bonnot le démontre dans ses travaux en cours, leur « pouvoir de résolution » est supérieur à ce qui est habituellement admis. Leur utilisation comme marqueur est donc améliorée sur la foi de ces travaux; d'éventuels nouveaux biohorizons restent à définir. En outre, les Perisphinctidae sont relativement fréquents dans tous les environnements; leur utilisation a déjà été évoquée [27]; travaux en cours PC). Ils ont des pouvoirs de résolution et de corrélation stratigraphiques inférieurs à celui des sous-zones ou horizons à *Epipeltoceras*, mais leur identification est souvent très délicate.

Tableau 1
Composition des différents prélèvements de brachiopodes
Table 1
Composition of the collected brachiopod associations

Prélèvement		Terebratulidae En gras, térébratules utilisés dans l'analyse morphométrique				Rhynchonellidae			Zeilleridae	
n°	lit	<i>Placothyris rollieri</i>	<i>Dorsoplicathyris</i> sp.	<i>Dorsoplicathyris prolifera</i>	<i>Moeschia</i> aff. <i>granulata</i>	<i>Septaliphoria arduennensis</i>	<i>Septaliphoria pinguis</i>	<i>Acanthorhynchia spinubsa</i>	"Zeilleria" sp.	<i>Digonella moeschi</i>
1	B2			120						
2–3	B5				90–56		103–33		1–2	
4	B3			369		33			6	
5 + 6	B4			193			28			
7	B1	3	1							1
8	B2			36						
9	B2			8						
10	B3			23		4			2	
11	B1	7	2					6		3
12	B3			1		4				
13	B2			77		6				
14	B2			1						
15	B1		11					8		
16	B5				6		5			
17	B1	1	7					5		2
18	B3			1		5				
19	B3		42			1			1	
20	B4			1			2	1		
21	B3			236		7			54	

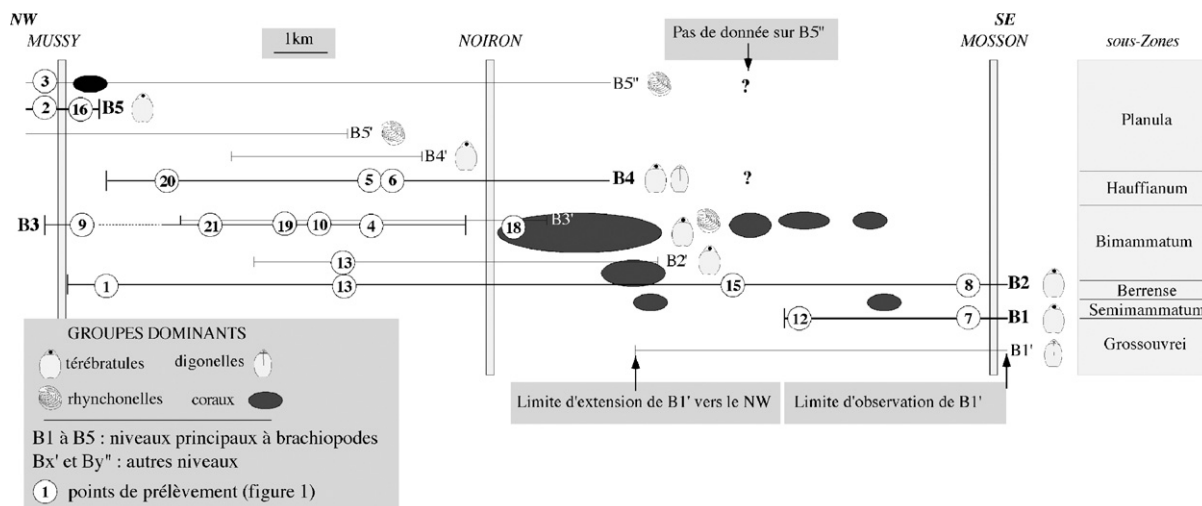


Fig. 2. Distribution spatiale et temporelle des niveaux riches en brachiopodes dans la vallée de la Seine. En gras, les niveaux principaux supportant l'étude morphométrique.

Fig. 2. Spatial and time distribution of the brachiopod-rich levels in the River Seine valley. Bold: main levels supporting the morphometric studies.

Cette obligation de réduction des incertitudes sur l'âge est un préalable nécessaire à l'étude des niveaux à accumulations de brachiopodes qui sont intercalés dans la série oxfordienne. Les conditions d'affleurement sur le terrain ont permis un suivi matériel des différents niveaux sur des distances variables : les ammonites permettent de démontrer que, sur son étendue, le niveau considéré correspond bien au même « événement », généralement d'une durée inestimable, pour des niveaux intra-biohorizon (Fig. 2) ; dans certain cas, elles ont permis de montrer qu'un niveau apparemment constant pouvait être relayé géographiquement par un second plus récent (diachronisme), avec une région de recouvrement montrant une superposition de deux niveaux livrant la même faune ; dans tous les cas, les datations par les ammonites valident la plus grande précision locale des brachiopodes. Les ammonites permettent également d'émettre des doutes sur l'utilisation des brachiopodes à très grande échelle (Fig. 2). Enfin, elles permettent d'appuyer l'idée de variations morphologiques en fonction de la position géographique des prélèvements, chez l'espèce dominante, dans un niveau que l'on peut raisonnablement considérer comme isochrone.

L'extension géographique et temporelle des niveaux et les variations morphologiques des taxons sont étroitement corrélables avec les variations connues du substrat et de la paléoprofondeur.

En définitive, cinq niveaux principaux très riches en brachiopodes (B1 à B5) ont été repérés dans le secteur étudié ; leur contenu faunique est indiqué dans le Tableau 1. Leurs caractéristiques sont les suivantes :

- (1) B1 : limite conventionnelle sous-zone à Grossouvrei/sous-zone à Semimammatum (extension 4 km, secteur sud) ; niveau à *Placothyris rollieri* + *Zeilleria* sp. ;
- (2) B2 : limite conventionnelle sous-zone à Berrense/sous-zone à Bimammatum (térébratule, extension 16 km, pratiquement tout le secteur) ; niveau à *D. prolifera* ;
- (3) B3 : intra-sous-zone à Bimammatum (extension 7 km, disjointe, secteur centre) ; niveau à *D. prolifera* + *Septaliphoria arduennensis* (abondant au sommet) ;
- (4) B4 : limite conventionnelle sous-zone à Hauffianum/sous-zone à Planula (extension 9 km, secteur nord et centre) ; niveau à *Dorsoplicathyris* sp. + *Zeilleria* sp. ;
- (5) B5 : intra-sous-zone à Planula (extension 1 km, secteur nord) ; niveau à *Moeschia* aff. *granulata*.

En outre, les niveaux B1, B2, et B4 sont dédoublés localement (respectivement, B1' [*P. rollieri*], B2' [*D. prolifera*] et B4' [*D. sp.* + *Z. sp.*], tout en conservant les mêmes caractéristiques fauniques ; B5 peut montrer trois niveaux superposés, l'inférieur (B5') et le supérieur (B5'') étant alors riches en petites *Septaliphoria pinguis* (Fig. 1B, 2). Ces niveaux n'ont bien sûr pas strictement le même âge que celui indiqué ci-dessus.

Remarques : Alméras et al. [6] ont mis en évidence une succession biostratigraphique et des niveaux-repères à brachiopodes, dont l'un est basé sur l'espèce *D. pro-*

lifera. Dans le secteur étudié ici, cette espèce est la plus fréquente, mais elle apparaît localement plus haut dans la série que pour ces auteurs (ici, zone à *Bimammatum*, contre zone à *Bifurcatus*). Par ailleurs, plusieurs « horizons » ou niveaux sont ici caractérisés par l'espèce (B2–B3 et niveaux intermédiaires).

4. Résultats/Discussion

4.1. Aspects taphonomiques

Les brachiopodes, comme les autres organismes benthiques, ont souvent servi de support pour diverses études taphonomiques [7,22,36,37,35,40]. Dans la vallée de la Seine, les observations réalisées montrent que plusieurs « taphofaciès » [22,35,40] à brachiopodes existent, auxquels sont associées des préservations variées :

- (1) *taphofaciès* 1 : ils peuvent apparaître sous la forme d'individus rares, mais appartenant à des espèces variées, bien préservés, notamment à l'intérieur des séries argileuses distales (hydrauliques de Bouix et équivalents) ;
- (2) *taphofaciès* 2 : ils peuvent être relativement communs dans les calcaires distaux (hydrauliques intermédiaires et hydrauliques de Mussy), avec des peuplements « monospécifiques » constitués par des individus ayant subi une compaction importante ;
- (3) *taphofaciès* 3 : ils peuvent être ponctuellement très abondants dans les séries récifales (calcarénites de Noiron ou de Cunfun), chaque « micro-peuplement » étant « monospécifique », et le peuplement récifal global étant très diversifié ;
- (4) *taphofaciès* 4 : enfin, ils peuvent être extrêmement abondants dans des niveaux argileux peu épais (toutes formations), dans lesquels les associations sont oligospécifiques (observations déjà signalées par Piétrisson de Saint-Aubin [31], reprenant des recherches plus anciennes). Dans de tels niveaux, 80 % ont subi une compression importante, mais les structures externes les plus fines sont souvent parfaitement conservées. En outre, en fonction des individus, 30 à 80 % montrent des traces évidentes d'allochtonie (ce qui ne signifie pas nécessairement remaniement d'unités antérieures) : bryozoaires et autres encroûtants cicatrissant les commissures ou des brisures, valves communément isolées (« rétroaction taphonomique ») [19]. Ces détails montrent l'existence d'une certaine condensation dans ces niveaux (*time-averaging sensu* [19,22,23,40]). La condensation concerne toujours une durée inférieure à

un horizon d'ammonite : très généralement, un biohorizon d'ammonite est reconnu dans une épaisseur de sédiment plurimétrique, épaisseur généralement quatre à dix fois supérieure à celle des niveaux à brachiopodes ; éventuellement, un niveau à brachiopodes peut être inclus dans plusieurs mètres de sédiment, représentant un biohorizon.

De nombreux auteurs ont insisté sur les intérêts de tels niveaux dans les séries phanérozoïques ; leur caractère événementiel leur a donné une utilisation potentielle pour le marquage environnemental ou temporel à l'échelle régionale ou à celle des bassins (? = « niveaux-repères ») [4,10,20,21].

4.2. Dominance et diversité

Les associations récoltées montrent différentes compositions, en liaison avec les quatre taphofaciès évoqués précédemment :

- *taphofaciès* (1) : « Digonelles », petites térébratules et *Acanthorhynchia* dominants ;
- *taphofaciès* (2) : grandes térébratules, seules présentes ;
- *taphofaciès* (3) : les *Septaliphoria* sont les formes les plus communément présentes (80 % des effectifs globaux observés) ; ponctuellement, on récolte des térébratules ou digonelles de grande taille ;
- *taphofaciès* (4) : niveaux très largement dominés par diverses espèces de grosses térébratules ; s'ajoutent de très petites espèces peu communes [commun. orale A. Tort], obtenues par lavage de sédiment. Deux exceptions sont remarquables, avec une forte représentation, voire une nette dominance, des *Septaliphoria*.

Cinq niveaux de ce type, séparés stratigraphiquement, ont été repérés sur le terrain (notés B1 à B5, voir plus haut et Fig. 1B) ; ils ont des extensions géographiques variables (Fig. 2). Ce sont les térébratules de ce taphofaciès (4) qui servent de support à l'étude qui suit.

4.3. Étude des térébratules des niveaux B1 à B5

4.3.1. Méthodologie : approche morphométrique des térébratules

La forte variabilité morphologique intra- et interspécifique des brachiopodes est connue depuis longtemps, et son étude a généralement été basée sur une approche biométrique et quantitative

[1–3,5,16,19,25,33]. Les variations de la forme de la coquille (contours globaux) ont également été abordées par les transformées de Fourier, méthodes expérimentées à la fois sur du matériel actuel et fossile [31,38,39].

Seules les térébratules collectées en place et en grande quantité dans les niveaux B1 à B5 ont servi de support à cette étude.

L'acquisition du contour de chaque coquille a été réalisée au moyen d'un analyseur d'image (Optimas, v.6.5). Chaque coquille a été préalablement positionnée dans un repère orthogonal, où l'axe des y correspond à l'axe de symétrie bilatérale. Seules les projections en deux dimensions des faces dorsales ont été considérées. Pour chaque contour, les coordonnées de 64 points équidistants sur ce contour ont été automatiquement extraites (Fig. 3).

Afin d'étudier la forme seule, la taille est standardisée avant d'appliquer la transformée de Fourier elliptique [24]. Cette méthode, utilisée dans les études biologiques et paléontologiques [14,15,18,32,34,38], est considérée comme une analyse puissante d'une forme fermée complexe. Son principe est de décomposer tout contour en ses projections x et y . Ces deux variables sont ensuite étendues en séries de Fourier. Pour chaque harmonique,

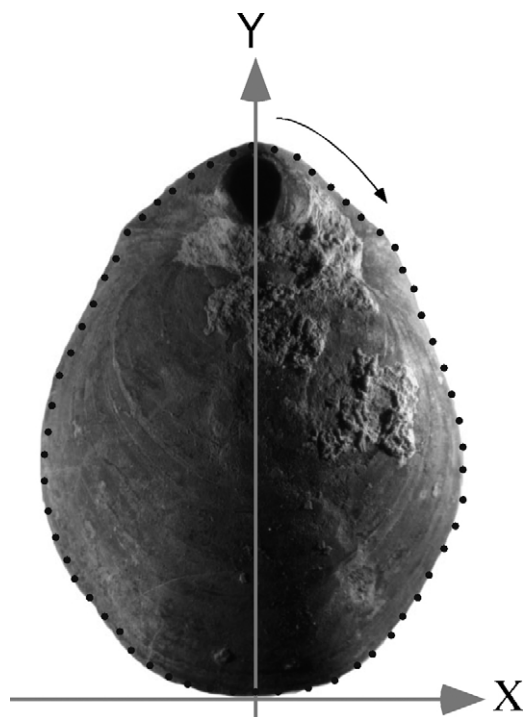


Fig. 3. Situation des 64 points retenus sur le contour d'une térébratule, en vue brachiale.

Fig. 3. Location of 64 points captured on the terebratula outline, in brachial view.

quatre coefficients sont calculés : a_n et b_n pour les coordonnées x et c_n et d_n pour les coordonnées y . La contribution de chaque harmonique, avec les variations x et y , est une ellipse. Une reconstruction d'un contour théorique peut être obtenue pour tout *set* de coefficients de Fourier a_n , b_n , c_n et d_n utilisant la transformée de Fourier inverse. Les détails de calcul décrits par Kuhl et Giardina [24] n'ont pas été reportés ici.

Le nombre d'harmoniques nécessaire pour apprécier au mieux la forme des spécimens étudiés, a été appréhendé à partir du spectre de puissance de Fourier [13]. La puissance de Fourier d'une harmonique est proportionnelle à son amplitude. Pour la n^e harmonique, la puissance de Fourier est $(a_n^2 + b_n^2 + c_n^2 + d_n^2)/2$. Pour tout contour, la puissance totale est calculée comme étant la somme des puissances individuelles des harmoniques. Dans notre étude, les huit premières harmoniques, atteignant 99,995 % de la puissance cumulée moyenne, ont été retenues dans l'analyse (Fig. 4). L'harmonique zéro, représentant le point de départ des contours, a été omise [14,15,32,34].

La matrice ainsi obtenue contient 32 coefficients pour chaque contour. Une analyse multivariée de variance (Manova) a été réalisée sur les coefficients, afin de tester la différence de forme entre les différents gisements.

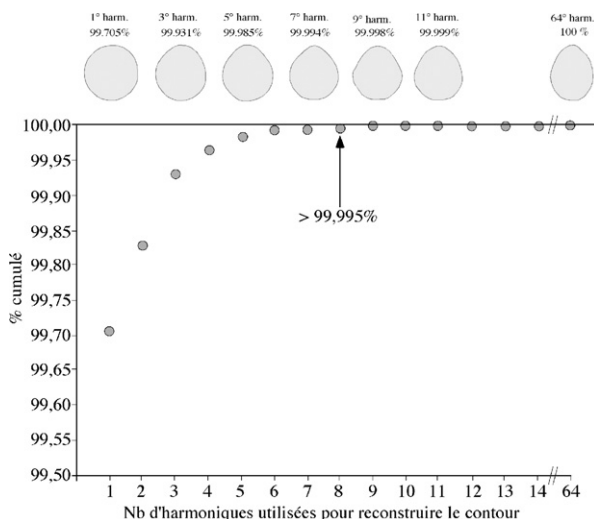


Fig. 4. Diagramme montrant les taux de résolution des 64 harmoniques chez les coquilles de térébratules en vue brachiale. Pour sept rangs d'harmoniques, les contours ont été reconstruits et le taux de résolution caractérisant chaque rang figuré. À partir de la 8^e harmonique, le taux de résolution atteint un plateau et tend vers les 100 % de manière asymptotique jusqu'à la 64^e harmonique.

Fig. 4. Diagram showing the power resolution of the 64 harmonics in the terebratulid shells, in brachial view. For seven harmonics, the outlines have been reconstructed, and each power has been figured. From the eighth harmonic, the power reaches a plateau and asymptotically leads to 100%, till the 64th harmonic.

Les distances morphologiques entre les moyennes de groupes peuvent être visualisées dans l'espace canonique obtenu. Les tests de significativité pour les différences entre les prélèvements et les coordonnées des moyennes des prélèvements sur les axes canoniques sont fournis [29].

4.3.2. Résultats

Le travail est réalisé sur toutes les térébratules non déformées issues des niveaux B1 à B5 (voir effectif par prélèvement dans le [Tableau 1](#)). L'approche morphométrique est donc réalisée indépendamment des différentes espèces qui se succèdent localement (voir § 3).

La Manova réalisée sur les coefficients de Fourier indique l'existence d'une différenciation morphologique de certains prélèvements. Le test multivarié est significatif (λ de Wilks: $\text{value}=0,0262$, $F=1$, $dl=512$, $p<0,0001^{***}$).

Les relations morphologiques entre les différents points peuvent être visualisées en représentant les moyennes des prélèvements dans un espace canonique défini par les deux premiers axes CA1 et CA2. Ces deux premiers axes, représentant 80,73 % de la variabilité totale, fournissent une explication satisfaisante de l'espace morphologique (Figs. 5 et 6).

Les contours reconstruits des prélèvements moyens montrent que, sur le premier axe canonique, on passe de formes à contour pyriforme (Mosson/8, Mussy/9) à des formes à contour elliptique (Mussy/1, Charrey/13). L'axe CA2 oppose, quant à lui, des formes plus larges (Mussy/9) à plus allongées (Mosson/8). Il apparaît donc que les premiers axes canoniques CA1–2 permettent de visualiser le passage de coquilles pyriformes larges à des coquilles elliptiques allongées. Chez les térébratules des niveaux B1 à B5, le contour pyriforme est lié à l'existence d'un crochet nettement individualisé.

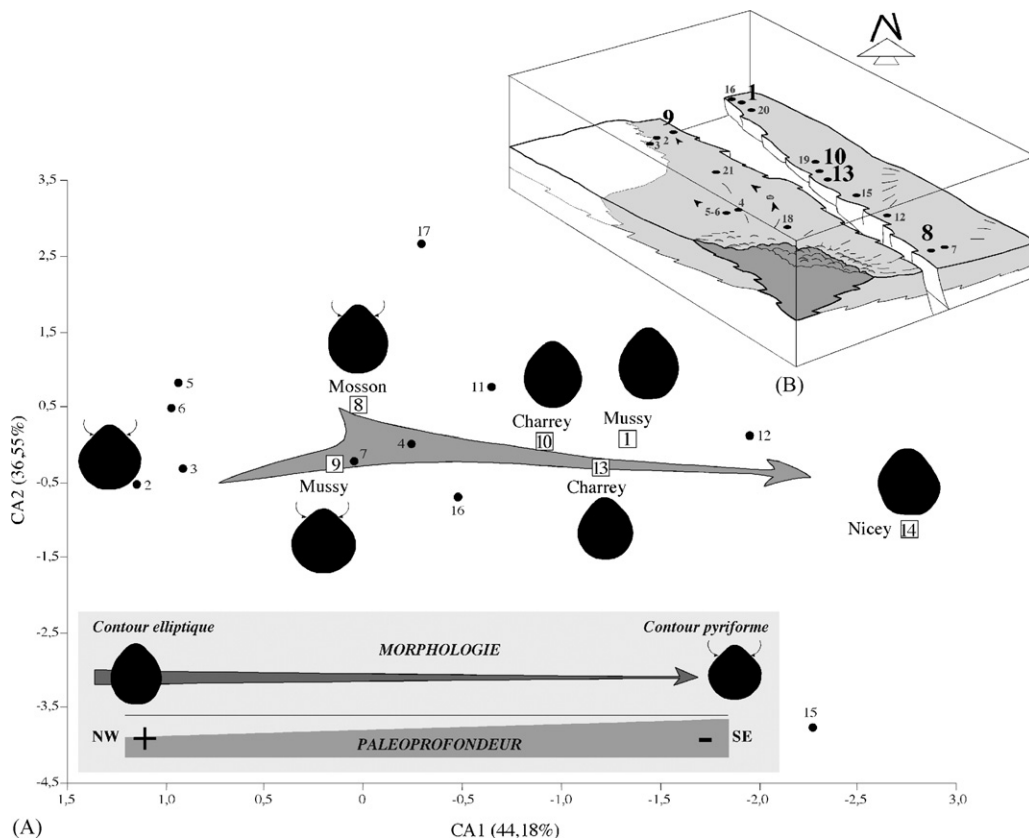


Fig. 5. Localisation des moyennes dans l'espace canonique correspondant aux coefficients standardisés de Fourier. La reconstitution des contours pour les sites 2,4,5,6,11 et 14 a été effectuée par la transformée de Fourier inverse. Interprétation « géographique » de la projection CA1/CA2 (niveau d'accumulation B2).

Fig. 5. Location of the group means in the canonical space corresponding to standardized Fourier coefficients. The reconstructed outlines for the sites have been realized via the inverse Fourier transform. Geographical interpretation of the CA1/CA2 projection (level B2).

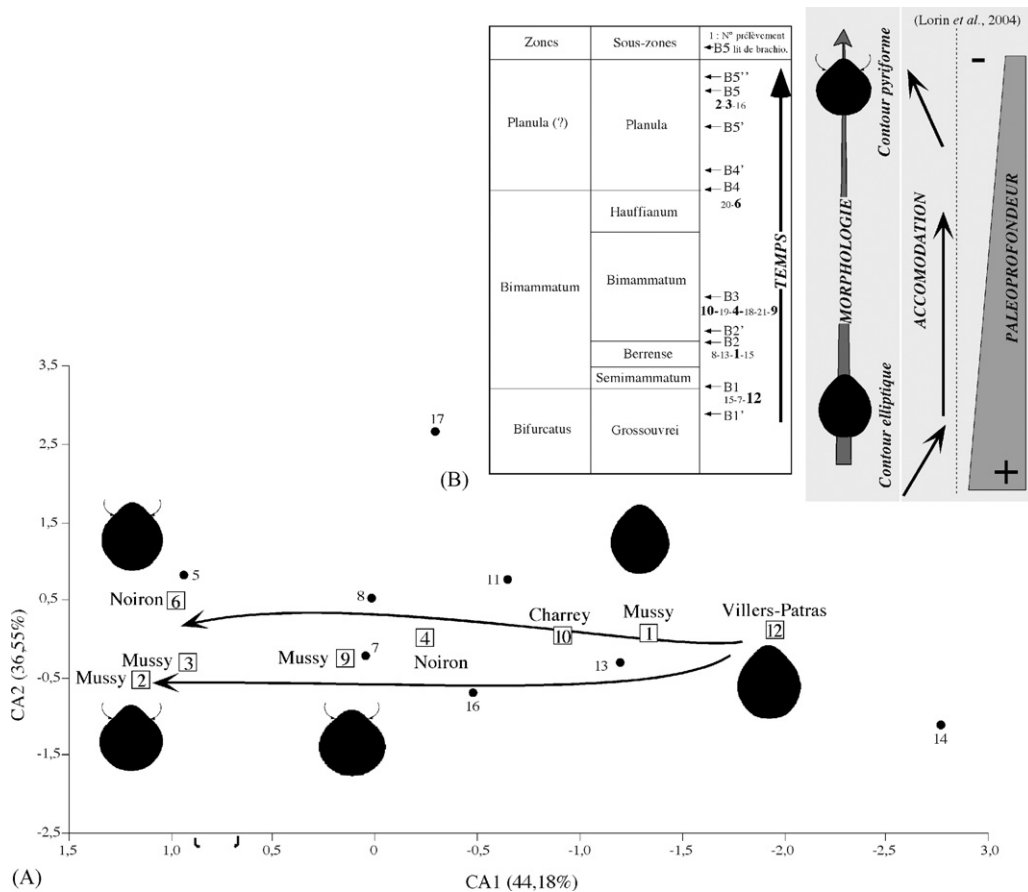


Fig. 6. Localisation des moyennes dans l'espace canonique correspondant aux coefficients standardisés de Fourier. La reconstitution des contours pour les sites 2,4,5,6,11 et 14 a été effectuée par la transformée de Fourier inverse. Interprétation « temporelle » de la projection CA1/CA2 (niveaux B1 à B6).

Fig. 6. Location of the group means in the canonical space corresponding to standardized Fourier coefficients. The reconstructed outlines for the sites have been realized via the inverse Fourier transform. Time interpretation of the CA1/CA2 projection (levels B1 to B6).

4.3.3. Extrapolations : contraintes géographique (environnementale) et/ou temporelle ?

4.3.3.1. Relations morphologie/paléoprofondeur (Fig. 5). La disparité morphologique à l'intérieur de chaque point de prélèvement (géographique), avec sa contrainte bathymétrique (Fig. 1C), correspond une partie seulement de la disparité. Par exemple, du nord-ouest au sud-est, l'étalement des points de prélèvement des échantillons du niveau à *D. prolifera* B2 (de 8/9 à 10, puis 13, puis 1) le long du premier axe de forme (Fig. 5) traduit le passage de formes à contour pyriforme large vers des formes à contour elliptique allongé.

En fonction des variations établies de la paléoprofondeur, il semble exister une corrélation entre le gradient morphologique précédent, et le gra-

dient paléobathymétrique du sud-est vers le nord-ouest : chez *D. prolifera*, des formes plutôt pyriformes correspondent aux milieux les moins profonds, tandis que des formes plutôt elliptiques sont liées aux environnements les plus profonds.

On note également de grandes similitudes morphologiques entre des prélèvements pourtant éloignés géographiquement (9 et 8). À Mussy, il a été montré que la paléoprofondeur diminuait fortement d'est (1) en ouest (9) ; cette proximité morphologique (coquilles pyriformes) paraît corrélée avec une profondeur faible.

4.3.3.2. Intégration de la dimension temporelle (Fig. 6).

Si on compare la situation dans le nuage des points de prélèvements séparés dans le temps (succession stratigraphique de B1 à B5), on observe également un fort étalement le long de CA1, indépendamment, d'ailleurs, des taxons qui peuvent changer au cours du temps.

Globalement, de B1 à B4, le contour change progressivement, depuis un contour elliptique allongé, vers un contour pyriforme. L'observation est à nuancer : il existe un décalage (ou un « retard »), pour les prélèvements correspondant aux valeurs fortes sur CA2, si on les compare aux prélèvements à faible valeur sur CA2.

Les tendances des variations de paléoprofondeur (d'origine essentiellement eustatiques), de la sous-zone à Semimammatum (B1) à la zone à Planula (B5), ont été étudiées dans le cadre d'un précédent travail [27]. Au cours du temps et à l'échelle de tout le secteur géographique, les milieux de dépôt les plus profonds ont été signalés pendant la sous-zone à Semimammatum (séquences globalement rétrogradantes), tandis que les moins profonds apparaissaient dans la sous-zone à Planula (séquences globalement progradantes).

En première approche, des formes à contour elliptique sont encore liées aux milieux profonds (B1), tandis que des formes à contour pyriforme prolifèrent dans les milieux plus superficiels (B5).

La dissociation en deux gradients observée sur CA2 est plus difficile à interpréter. On constate cependant que les deux gradients supérieur à zéro et inférieur à zéro correspondent à des points de prélèvements situés respectivement à l'est et à l'ouest de la vallée de la Seine. D'après les reconstitutions des contours, des coquilles plus larges ou circulaires seraient trouvées à l'ouest (moins profond), et des spécimens plus étroits à l'est.

5. Conclusions

Ce travail, précis et détaillé, mené sur plusieurs années, a permis de montrer ou de rappeler que les brachiopodes, comme d'ailleurs tous les organismes étroitement inféodés au substrat, sont des marqueurs paléoenvironnementaux à différentes échelles.

5.1. Aspects qualitatifs

Dans le secteur étudié, comme d'ailleurs dans tout l'Est de la France, certains taxons sont donc étroitement inféodés aux environnements profonds/distaux (*Acanthorhynchia*, petites digonelles). Remarque : plusieurs individus, rapportés à *Thurmanella* sp., ont été récoltés récemment à Latrecey (prélèvement n° 15), et n'apparaissent pas dans l'étude. Cette forme n'apparaît ici que dans les sédiments distaux de la zone à Bifurcatus.

À l'inverse, la rhynchonelle *Septaliphoria* est liée aux milieux périrécifaux, de profondeur modeste ou très faible. Elle n'« essaime » vers le « bassin » (B3) qu'au début d'une période où la progradation est marquée.

Ici, les « *Terebratula* » s.l. sont massivement présents dans les environnements intermédiaires, même s'ils sont parfois abondants dans les autres milieux.

Dans la région, plusieurs espèces se relaient au cours du temps, pendant l'Oxfordien supérieur : *Acanthorhynchia spinulosa* (« *D.* » *moeschii* / *P. rollieri* (sous-zones à Grossouvre et Semimammatum) ; *D. prolifera* (sous-zones à Berrense et Bimammatum) ; *D. sp.* / « *Zeilleria* » sp. (sous-zone à Hauffianum) ; *Moeschia* aff. *granulata* (zone à Planula). Dès que la tranche d'eau est suffisamment faible, apparaissent *Septaliphoria arduennensis* (zone à Bimammatum pars.), puis *S. pinguis* (sous-zone à Hauffianum et zone à Planula). Indépendamment de ces relais au sein de la diversité, nous avons montré que la souplesse phénotypique, chez les térébratules, est largement contrôlée par les changements de milieux (paléoprofondeur). L'évolution environnementale semble avoir davantage d'impact que l'évolution biologique, ce qui n'est pas sans avoir de fortes conséquences sur l'utilisation biochronologique des brachiopodes, et particulièrement des térébratules. Remarquons encore que ces relais observés ont une valeur locale, et ne peuvent être, pour l'instant, reliés avec les successions mises en évidence par Alméras et al. [6]. Les brachiopodes étudiés ici permettront peut-être d'affiner le canevas admis par ces auteurs.

5.2. Aspects semi-quantitatifs et quantitatifs

Pendant la tranche de temps « brève » étudiée (Oxfordien supérieur), la diversité observée est relativement faible, et plutôt maximale dans les environnements périrécifaux. La série sédimentaire observée montre des niveaux peu épais à très faible diversité, qui entrecoupent rythmiquement la série (B1 à B5, et niveaux secondaires) : en général, une espèce de térébratule y est largement prédominante (genre variable), et plus rarement une espèce ou une autre de *Septaliphoria*. Chaque niveau où les coquilles sont accumulées peut être suivi de façon limitée, avec des caractéristiques taphonomiques analogues, sur quelques kilomètres. Synchrones à la plus fine résolution « ammonitique » possible, ces niveaux sont alors une alternative précieuse pour les corrélations de détail, bien que plusieurs niveaux analogues puissent se relayer dans le temps.

L'étude quantifiée de la disparité du groupe dominant à l'intérieur de ces niveaux à extension géographique limitée est intéressante à deux titres :

- (1) elle démontre que des gradients de forme existent, lorsque l'on se déplace dans un même niveau : des brachiopodes au contour étroit/allongé caractérisent

des environnements plus profonds, tandis que des coquilles pyriformes apparaissent dans les milieux moins profonds ;

- (2) elle démontre que ces changements sont indépendants de l'espèce de térébratule dominante, puisqu'ils sont de même nature au cours du temps : ils sont contraints par l'évolution des milieux (faciès) ; l'étude analogue de peuplements connus dans d'autres tranches de temps permettrait de savoir si ces tendances peuvent être généralisées à l'échelle du Jurassique.

Fondamentalement, ces changements permettent de montrer que, si ces niveaux d'accumulation semblent homogènes, ils enregistrent, en fait, les variations subtiles de la paléoprofondeur, même à des échelles spatiale et temporelle restreintes. De fait, ces niveaux « moulent » l'enveloppe supérieure des corps sédimentaires, d'extension plurikilométrique. Les niveaux d'accumulation ont, comme les autres corps, une extension limitée, dont les limites correspondent à une paléoprofondeur minimum en amont, et maximum en aval.

Localement, lorsqu'un affleurement montre in extenso un niveau d'accumulation surmonté par le début du corps suivant, il n'est par rare d'observer un « dédoublement » dudit niveau : même si les ammonites montrent qu'une tranche de temps imperceptible s'est écoulée, le contexte local a peu changé, et des brachiopodes peuvent s'installer sur l'enveloppe du nouveau corps, vers son extrémité proximale. Ceci est particulièrement vrai pour B2 (centre du secteur, Est de la Seine), pour B3 (centre du secteur, Ouest de la Seine), ou pour B5 (Nord du secteur). Dans tous ces cas, les dépôts correspondent à des périodes où la sédimentation est relativement modérée, et à un contexte aggradant (haut niveau marin relatif).

Sur un plan général, l'utilisation des niveaux à brachiopodes étudiés ici pour la stratigraphie et les corrélations est donc très délicate. À la résolution la plus précise possible, un niveau n'est réellement synchrone que très localement. Dès qu'on se déplace de quelques kilomètres, il est probable que des niveaux à signature « identique » seront en fait légèrement décalés dans le temps, particulièrement pendant une période de haut niveau marin (corps aggradants). Au-delà, B2 et B3 pourront montrer des signatures analogues, bien que le décalage temporel atteigne la sous-zone.

En fait, la reconnaissance, en dehors du secteur, des niveaux identifiés ici est délicate : sur 60 à 80 km, du nord-est vers le sud-ouest, des niveaux comparables à B1, B2 et B3 ont été reconnus, mais il n'existe pas

d'argument pour les assimiler exactement à ceux de la vallée de la Seine. Pour l'instant, le type d'approche réalisé empêche d'assimiler nos niveaux avec ceux utilisables en chronostratigraphie, définis, lors de ses différents travaux, par Garcia [19–21].

Si l'utilisation stratigraphique de nos niveaux B1 à B5 (sans calage possible par ammonites) devait concerner une région aussi vaste que le Bassin parisien, il est probable que les incertitudes sur les corrélations rendraient caduques ou très discutables les corrélations proposées.

À l'heure actuelle, les niveaux intermédiaires de la vallée de la Seine sont également en cours d'étude, ainsi que d'autres gisements oxfordiens riches en brachiopodes de l'Est du Bassin parisien et du Jura septentrional. Les principaux résultats d'ordre biostratigraphique et séquentiel seront proposés prochainement.

Remerciements

Les co-auteurs remercient vivement les nombreuses personnes (étudiants de Rennes, Dijon, Lille, membres de l'AGA) ayant participé aux collectes à un moment ou à un autre. Parmi elles, Anthony Tort et Alain Bonnot sont intervenus fréquemment, respectivement pour la reconnaissance des brachiopodes et la biostratigraphie. C'est à Michel Raffray, un des collecteurs les plus assidus, disparu le 16 septembre 2005, que nous dédions courtoisement ce modeste travail.

Références

- [1] Y. Alméras, A. Boullier, B. Laurin, Les zones à brachiopodes du Jurassique en France, *Ann. Sci. Univ. Besançon, Géol.* 4 (1991) 3–30.
- [2] Y. Alméras, Y. Elmi, Fluctuations des peuplements d'ammonites et de brachiopodes en liaison avec les variations bathymétriques pendant le jurassique inférieur et moyen en Méditerranée occidentale, « Shallow Thetys », *Bull. Soc. Paleontol. Ital.* 21 (1984) 69–188.
- [3] F. Arcelin, P. Roché, Les brachiopodes bajociens du Monsard, *Trav. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon* 30 (25) (1936) (107 p.).
- [4] A. Botquelen, A. Loi, R. Gourvenec, F. Leone, M.-P. Dabard, Formation et signification paléo-environnementale des concentrations coquillières : exemples de l'Ordovicien de Sardaigne et du Dévonien du Massif armoricain, *C. R. Palevol* 3 (2004) 353–360.
- [5] A. Boullier, Les Térébratulidés de l'Oxfordien du Jura et de la bordure sud du bassin de Paris, thèse, université de Besançon, 1976 (457 p.).
- [6] (a) E. Cariou, R. Enay, F. Atrops, P. Hantzpergue, D. Marchand, M. Rioult, Ammonites, Oxfordien, in: E. Cariou, P. Hantzpergues (Eds.), *Biostratigraphie du Jurassique ouest-européen et méditerranéen. Zonations parallèles et distribution des invertébrés et microfossiles*, *Bull. Centre Rech. Elf Explor. Prod. Mem.* 17 (1997) 79–86;
(b) A. Alméras, A. Boullier, B. Laurin, Brachiopodes, in: E. Cariou, P. Hantzpergue (Eds.), *Biostratigraphie du Jurassique*

- ouest-européen et méditerranéen. Zonations parallèles et distribution des invertébrés et microfossiles, Bull. Centre Rech. Elf Explor. Prod. Mem. 17 (1997) 169–195.
- [7] M. Carroll, M. Kowalewski, M.G. Simones, G.A. Goodfriend, Quantitative estimates of time-averaging in terebratulid brachiopod shell-accumulations from a modern tropical shelf, Paleobiology 29 (3) (2003) 381–402.
- [8] P.-Y. Collin, Paléoenvironnements des séries condensées : contrôle de la répartition et de la préservation des dépôts sur la plate-forme bourguignonne au Callovo-Oxfordien, mém. DEA, université de Bourgogne, Dijon, 1997 (47p.).
- [9] P.-Y. Collin, Environnements, géochimie et processus de formation de séries condensées au Callovo-Oxfordien : du bassin de Paris à des considérations générales, thèse, université de Bourgogne, Centre des Sciences de la Terre, 2000, 298p.
- [10] P.-Y. Collin, P. Courville, Sedimentation and Palaeogeography of the eastern Paris Basin (France) at the Middle/Late Jurassic, C. R. Geoscience 338 (2006) 824–833.
- [11] P. Courville, S. Lorin, La série oxfordienne de Mussy-sur-Seine (Aube). Aspects lithologiques, paléontologiques et biostratigraphiques, Bull. Assoc. Geol. Aube 23 (2002) 59–70.
- [12] P. Courville, L. Villier, L'Oxfordien moyen et supérieur de l'Est du Bassin parisien (France). L'exemple de Latrency (Haute-Marne) : aspects fauniques, paléoenvironnementaux et stratigraphiques, Rev. Paleobiol. 22 (1) (2003) 175–196.
- [13] J.S. Crampton, Elliptic Fourier shape analysis of fossil bivalves: some practical considerations, Lethaia 28 (1995) 179–186.
- [14] C. Crônier, S. Renaud, R. Feist, J.-C. Auffray, Ontogeny of *Trimecephalus lelievrei* (Trilobita, Phacopida) a representative of the Late Devonian phacopine paedomorphocline: a morphometric approach, Paleobiology 24 (1998) 359–370.
- [15] C. Crônier, J.-C. Auffray, P. Courville, A quantitative comparison of ontogeny of two closely related Upper Devonian phacopid trilobites, Lethaia 38 (2005) 123–135.
- [16] J.H. Delance, Zeilleridés du Lias d'Europe occidentale (Brachiopodes), Mém. Geol. Univ. Dijon 2 (1974) 1–406.
- [17] J.H. Delance, B. Laurin, Contrôle de l'évolution des brachiopodes mésozoïques par les facteurs de l'environnement, Internat. Cah. CNRS (Modalités, rythmes et mécanismes de l'évolution biologique) 330 (1983).
- [18] S. Ferson, F.J. Rohlf, R.K. Koehn, Measuring shape variation of two-dimensional outlines, Syst. Zool. 34 (1985) 59–68.
- [19] J.-P. Garcia, Les variations du niveau marin sur le bassin de Paris au Bathonien–Callovien, Mem. Geol. Univ. Dijon 17 (1993) 1–307.
- [20] J.-P. Garcia, B. Laurin, G. Saurbet, Les associations de brachiopodes du Jurassique moyen du bassin de Paris : une échelle biochronologique ponctuée de niveaux repères pour la contrainte des corrélations séquentielles à haute résolution, Bull. Soc. geol. France 167 (1996) 435–451.
- [21] J.-P. Garcia, G. Dromart, The validity of two biostratigraphic approaches in sequence stratigraphic correlations: brachiopod zones and marker-beds in the Jurassic, Sediment. Geol. 114 (1997) 55–79.
- [22] S.M. Kidwell, Taphonomic feedback in Miocene assemblages: testing the role of dead hardparts in benthic communities, Palaios 1 (1986) 239–255.
- [23] S.M. Kidwell, D.W.J. Bosence, Taphonomy and time-averaging of marine shelly faunas, in: P.A. Allison, D.G. Briggs (Eds.), Taphonomy, Plenum Press, New York, 1991, pp. 115–209.
- [24] F. Kuhl, C.R. Giardina, Elliptic Fourier features of a closed contour, Comput. Graphics Image Process 18 (1982) 259–278.
- [25] B. Laurin, Les Rhynchonellidés des plates-formes du Jurassique moyen en Europe occidentale, Dynamique des populations, évolution systématique, Éditions du CNRS, Paris, 1984 (465p.).
- [26] S. Lorin, Dynamique sédimentaire et évolution des communautés benthiques et pélagiques du Sud-Est du bassin de Paris (Châtillonnais, Côte-d'Or) à l'Oxfordien moyen et supérieur, Implications biochronologiques et paléoenvironnementales, DEA, université de Bourgogne, Dijon, 2001 (50p.).
- [27] S. Lorin, P. Courville, P.-Y. Collin, J. Thierry, A. Tort, Modalités de réinstallation d'une plate-forme carbonatée après une crise sédimentaire : interprétations paléoenvironnementales et paléoclimatiques. Exemple de la limite Jurassique moyen–Jurassique supérieur dans le Sud-Est du bassin de Paris, Bull. Soc. geol. France 3 (2004) 289–302.
- [28] P. de Loriol, A. Girardot, Étude sur les Mollusques et les Brachiopodes de l'Oxfordien supérieur et moyen du Jura lédonien, Mem. Soc. Pal. Suisse 19–21 (1902–1904) 1–303.
- [29] L.F. Marcus, Some aspects of multivariate statistics for morphometrics, in: L.F. Marcus, E. Bello, A. Garcia-Valdecasas (Eds.), Contributions to Morphometrics, Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid, 1993, pp. 95–130.
- [30] G.R. McGhee, Shell form in biconvex articulate Brachiopoda: a geometric analysis, Paleobiology 6 (1980) 57–76.
- [31] J. Piétrouss de Saint-Aubin, Le Rauracien dans la vallée de la Seine et ses facies, Bull. Sci. Bourgogne 4 (30) (1954) 11–24.
- [32] S. Renaud, J. Michaux, J.-J. Jaeger, J.A. Auffrey, Fourier analysis applied to *Stephanomys* (Rodentia, Muridae) molars: non-progressive evolutionary pattern in a gradual lineage, Palaeobiology 22 (1996) 255–265.
- [33] P. Roché, Aalénien et Bajocien du Mâconnais et de quelques régions voisines, Doc. Lab. Géol. Lyon 35 (1939) (355 p.).
- [34] F.J. Rohlf, J.W. Archie, A comparison of Fourier methods for the description of wing shape in mosquitoes (Diptera: Culicidae), Syst. Zool. 33 (1984) 302–317.
- [35] S.E. Speyer, C.E. Brett, Trilobite taphonomy and Middle Devonian taphofacies, Palaios 1 (1986) 312–327.
- [36] A. Thomasovych, Linking taphonomy to community-level abundance: Insights into compositional fidelity of the Upper Triassic shell concentrations (Eastern Alps), Palaeogeogr., Paleoclimatol., Palaeoecol. 235 (2006) 355–381.
- [37] A. Thomasovych, F.T. Fürsich, T.D. Olszewski, Modeling shelliness and alteration in shell beds: variation in hardpart input and burial rates leads to opposing predictions, Paleobiology 32 (2) (2006) 278–298.
- [38] A. Tort, Caractérisation quantitative de la morphologie externe et interne de Terebratulida (Brachiopodes) actuels et jurassiques, Implications systématiques, thèse, université de Bourgogne, 2000 (250 p.).
- [39] A. Tort, Elliptical Fourier functions as a morphological descriptor of the genus *Stenosarina* (Brachiopoda, Terebratulida, New Caledonia), Math. Geol. 35 (2003) 876–885.
- [40] B. Videt, Dynamique des paléoenvironnements à huîtres du Crétacé supérieur nord-aquitain (SO France) et du Mio-Pliocène andalou (SE Espagne), Mem. Univ. Rennes-1, 108 (2004) 1–261.