

# Les accumulations de *Gigantopecten restitutus* (Fontannes, 1884) (Mollusca: Bivalvia: Pectinidae) dans le Burdigalien supérieur des carrières de Ménerbes et de Lacoste (Vaucluse, bassin d'Apt, SE France) : analyse et hypothèse explicative

Madeleine BONGRAIN

2 rue de la Pachère, F-64260 Arudy (France)

madeleine.bongrain@wanadoo.fr

Bongrain M. 2013. — Les accumulations de *Gigantopecten restitutus* (Fontannes, 1884) (Mollusca: Bivalvia: Pectinidae) dans le Burdigalien supérieur des carrières de Ménerbes et de Lacoste (Vaucluse, bassin d'Apt, SE France) : analyse et hypothèse explicative. *Geodiversitas* 35 (3): 607-628. <http://dx.doi.org/10.5252/g2013n3a5>

## RÉSUMÉ

La présente étude porte sur des niveaux d'accumulation d'un grand pectinidé, *Gigantopecten restitutus* (Fontannes, 1884) dans le Miocène inférieur du bassin d'Apt (Vaucluse). Une analyse des thanatocénoses observées où dominent *G. restitutus* dans le calcaire bioclastique des carrières des Baquis et l'échinide *Tripneustes planus* (Agassiz, 1840) dans la carrière Soubeyran, a conduit à l'hypothèse que ces amas de coquilles pouvaient être le résultat de phénomènes d'obrution, consécutifs à l'activité sismique et à l'instabilité croissante des pentes sédimentaires, générés par la surrection du Luberon au cours du Burdigalien supérieur.

## ABSTRACT

*Accumulations of Gigantopecten restitutus (Fontannes, 1884) (Mollusca: Bivalvia: Pectinidae) in the Upper Burdigalian age in the Ménerbes and Lacoste quarries (Vaucluse, Apt Basin, SE France): analysis and explicative hypothesis.*

The present study relates to the calcareous beds with accumulations of the large pectinid *Gigantopecten restitutus* (Fontannes, 1884) in the Lower Miocene of the Apt Basin (Vaucluse). Analysis of the observed thanatocenoses shows that *G. restitutus* predominates in the bioclastic limestones of the Baquis quarries. On the contrary, the sea urchin *Tripneustes planus* (Agassiz, 1840) predominates in the Soubeyran quarry. These observations led to the hypothesis that these clusters of well-preserved fossils could result of obrution phenomena originated by earthquakes and increasing instability of sedimentary slopes generated by the uplift of the Luberon Mountain during the Upper Burdigalian.

## MOTS CLÉS

Pectinidae,  
Miocène inférieur,  
Burdigalien supérieur,  
bassin d'Apt,  
Luberon,  
tectonique,  
séismes,  
tsunamites,  
obrution.

## KEY WORDS

Pectinidae,  
Lower Miocene,  
Upper Burdigalian,  
Apt Basin,  
Luberon,  
tectonics,  
earthquakes,  
tsunamites,  
obrution.

## INTRODUCTION

Le genre *Gigantopecten* Rovereto, 1899, n'est connu que dans le Mio-Pliocène de l'Ancien Monde. Il comprend une douzaine d'espèces dont *G. restituten-sis* (Fontannes, 1884). Cet article traite des caractéristiques paléoenvironnementales, biologiques et taphonomiques de ce taxon au sein d'accumulations de fossiles dont la conservation est exceptionnelle. Sa révision systématique fera l'objet d'un prochain travail.

Le matériel fossile faisant l'objet de cette étude a été extrait, il y a de nombreuses années, des carrières du plateau de Lacoste (bassin d'Apt, Vaucluse) faisant maintenant partie du « Parc naturel régional du Luberon ». La lentille de calcaire bioclastique qui le contenait est arrivée au terme de son extraction. De ce fait, la présente étude a donc été réalisée sur les fronts de taille d'anciennes carrières abandonnées, comme celles des Baquis et Soubeyran, sur les blocs nouvellement extraits entreposés sur le plancher de la carrière La Ménerbienne, à partir de collections muséographiques et de quelques collections privées (Capdegelle, Ginoux, Lacombe, Philippe). Elle a été complétée par l'examen d'échantillons observables sur Internet.

Sans ce protocole d'étude, si insatisfaisant soit-il, des données paléontologiques importantes, pour ne pas dire uniques, resteraient ignorées. Toutefois, cette méthode, qui s'apparente à un travail de sauvetage, a ses limites :

- on ne peut avoir une connaissance objective des thaphocénoses issues des populations de *G. restituten-sis* qui se sont succédées au cours du Burdigalien supérieur dans le bassin d'Apt car les blocs, sur le plancher des carrières en exploitation, sont déplacés. Pour l'essentiel, leurs relations spatio-temporelles nous échappent. De plus, ils sont très pauvres en fossiles. Seuls, les fronts de taille des carrières abandonnées fournissent quelques détails sur la répartition verticale des fossiles ;

- la position stratigraphique relative des différents fragments conservés dans les collections reste inconnue ;

- à partir des blocs débités par les carriers, le dégagement exécuté par les collectionneurs et par les techniciens des musées, des *Gigantopecten*, pouvant

atteindre ou même dépasser la quinzaine de cm de diamètre umbono-palléal (hauteur), provoque une perte de l'information du fait de l'élimination des petits fossiles intercalaires contenus dans la matrice calcaire. Une partie de ceux-ci a cependant pu être observée sur les sections brutes de dalles dont les *Gigantopecten* n'avaient pas été dégagés (Fig. 4B).

## ABRÉVIATIONS

### Institutions

MHN	Muséum d'Histoire naturelle ;
A	Avignon ;
B	Bourges ;
G	Grenoble ;
L	Lyon ;
O	Orléans ;
MNHN.F	Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, Collections de Paléontologie.

### Autres abréviations

DUP	diamètre umbono-palléal ou hauteur ;
DAP	diamètre antéro-postérieur ou largeur ;
CDP	« coup de pouce » ;
NCE	nombre de côtes externes ;
VG	valve gauche ;
VD	valve droite.

## CADRE GÉOLOGIQUE DES GISEMENTS ÉTUDIÉS

### LE BASSIN D'APT AU BURDIGALIEN SUPÉRIEUR

Au Burdigalien supérieur, le bassin d'Apt se présentait comme un diverticule du bassin d'Avignon, séparé de ce dernier par le seuil de Coustellet. Cet ensemble faisait partie du golfe rhodano-provençal compris entre la Téthys, au sud, et le sillon périalpin, au nord (Fig. 1).

D'après la notice de la carte géologique au 1/50 000<sup>e</sup> (Cavaillon, n° 967, feuille XXXI-42, Germain *et al.* 1966), au Burdigalien supérieur, « une grande lentille de calcaires zoogènes blancs s'intercale sur une trentaine de mètres au sommet de l'étage en bordure N du Petit Luberon, d'Oppède à La Peyrière, ainsi que sur le plateau de Lacoste... » (Fig. 2) et « ...durant le Miocène, le calcaire de Ménerbes permet de localiser un haut-fond burdigalien qui a été recouvert par la transgression de l'Helvétien ».

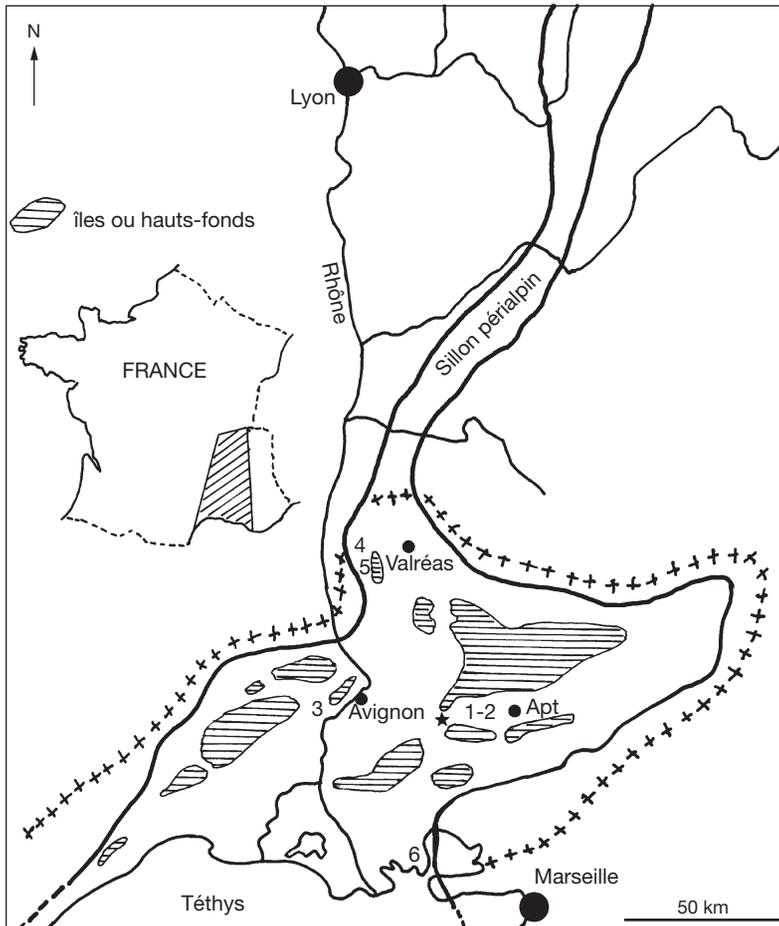


FIG. 1. — Le golfe rhodano-provençal au Burdigalien supérieur, d'après Philippe (1987: fig.1 modifiée). —, limites de la transgression burdigalienne ; xxxx, limites du golfe rhodano-provençal ; 1-2, Ménerbes-Lacoste ; 3, Les Angles ; 4, Saint-Paul-Trois-Châteaux ; 5, Saint-Restitut ; 6, Lavalduc ; ★, seuil de Coustellet.

Ce calcaire bioclastique du Burdigalien supérieur de la vallée du Rhône (Saint-Paul-Trois-Châteaux, Saint-Restitut, Les Angles, Les Baux, Ménerbes, Lacoste, Lavalduc, etc.) s'est déposé sous un climat tropical. Demarcq (1984) situe le maximum thermique qui caractérise ces dépôts à la limite Burdigalien supérieur-Langhien. Ceci est corroboré par l'existence d'une faune d'invertébrés mégathermes caractérisée, d'une part, par des formes de grande taille : pectinidés appartenant au genre *Gigantopecten* (Rovereto, 1899), grands

balanidés (*Megabalanus tintinnabulum* Linnaeus, 1758) et gros oursins (*Clypeaster* Lamarck, 1801 ; *Echinolampas* Gray, 1825) et, d'autre part, par des genres vivant encore actuellement en zone tropicale : *Tripneustes* Agassiz, 1841 ; *Maretia* Gray, 1855 et *Clypeaster* pour les échinidés, *Steginoporella* Smitt, 1873, pour les bryozoaires.

#### LOCALISATION DES CARRIÈRES (FIG. 2)

les gisements de Ménerbes et de Lacoste étaient situés dans un bras de mer s'insinuant entre le

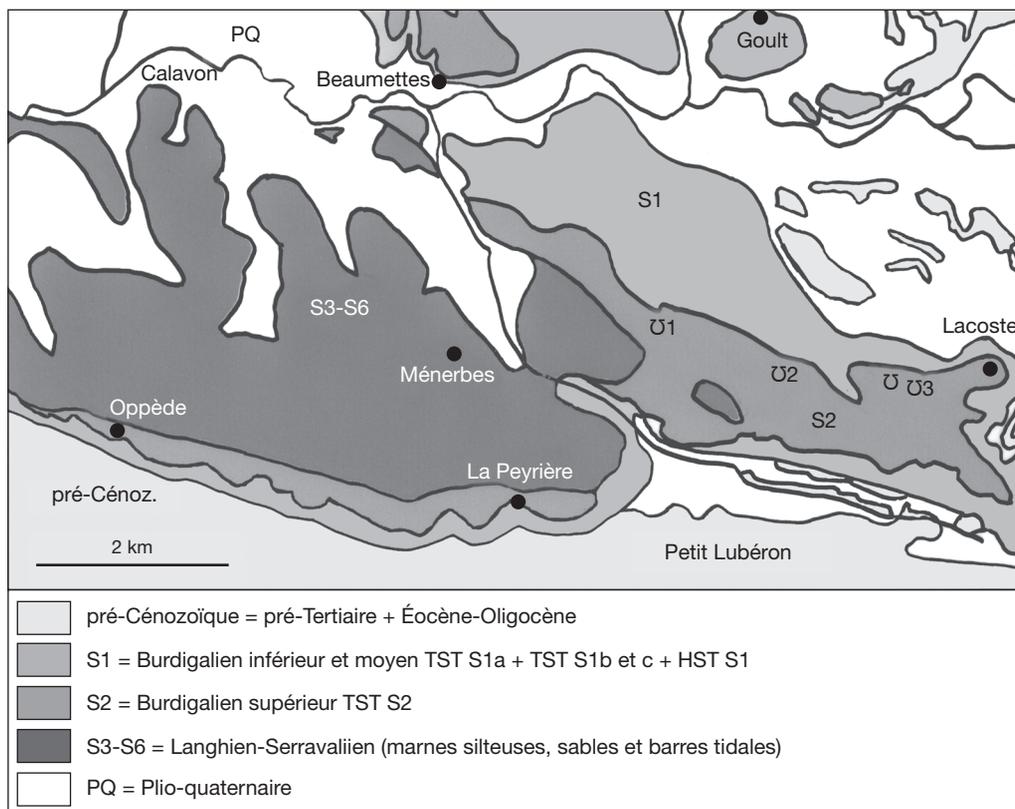


Fig. 2. — Localisation des carrières étudiées (d'après Besson 2005: fig.5-31, simplifiée et complétée) : **U1**, La Ménerbienne ; **U2**, Soubeyran ; **U3**, Les Baquis.

Mont Ventoux et la Montagne de Lure au nord et le flanc nord du Petit Luberon au sud. Les principales carrières étudiées sont celles des Baquis et Soubeyran, à l'ouest de Lacoste, et La Ménerbienne, au nord-est de Ménerbes. Toutes sont situées sur le plateau de Lacoste dont l'altitude oscille entre 300 et 400 m.

#### SÉDIMENTOLOGIE

D'après Demarcq (1970), le calcaire de Ménerbes et de Lacoste est « lithologiquement un calcaire très pur, où les grains de quartz sont très rares (proportion de l'ordre de 1 %). Sa structure est fine et très vacuolaire. Il est essentiellement bioclastique, les débris ne pouvant être reconnaissables qu'au microscope ; les algues calcaires

prédominant, particulièrement les lithothamniées, le reste étant constitué par des fragments de bryozoaires, mollusques, échinides, des grains sans structure, probablement clastiques et d'une pâte amorphe... ». Selon Besson (2005), c'est un ensemble de barres tidales bioclastiques. D'après mes propres observations, il s'agit bien d'un calcaire bioclastique blanc à mélobésiées, sans apports terrigènes mais contenant, en abondance, sur le plateau de Lacoste, un grand pectinidé, *Gigantopecten restituentis* et un échinide régulier, *Triptoneustes planus* (Agassiz, 1840).

Les plates-formes à mélobésiées sont abondantes dans tout le Miocène, du Burdigalien au Messinien. Elles semblent avoir été colonisées par les *Gigantopecten* calcicoles : *G. restituentis* dans

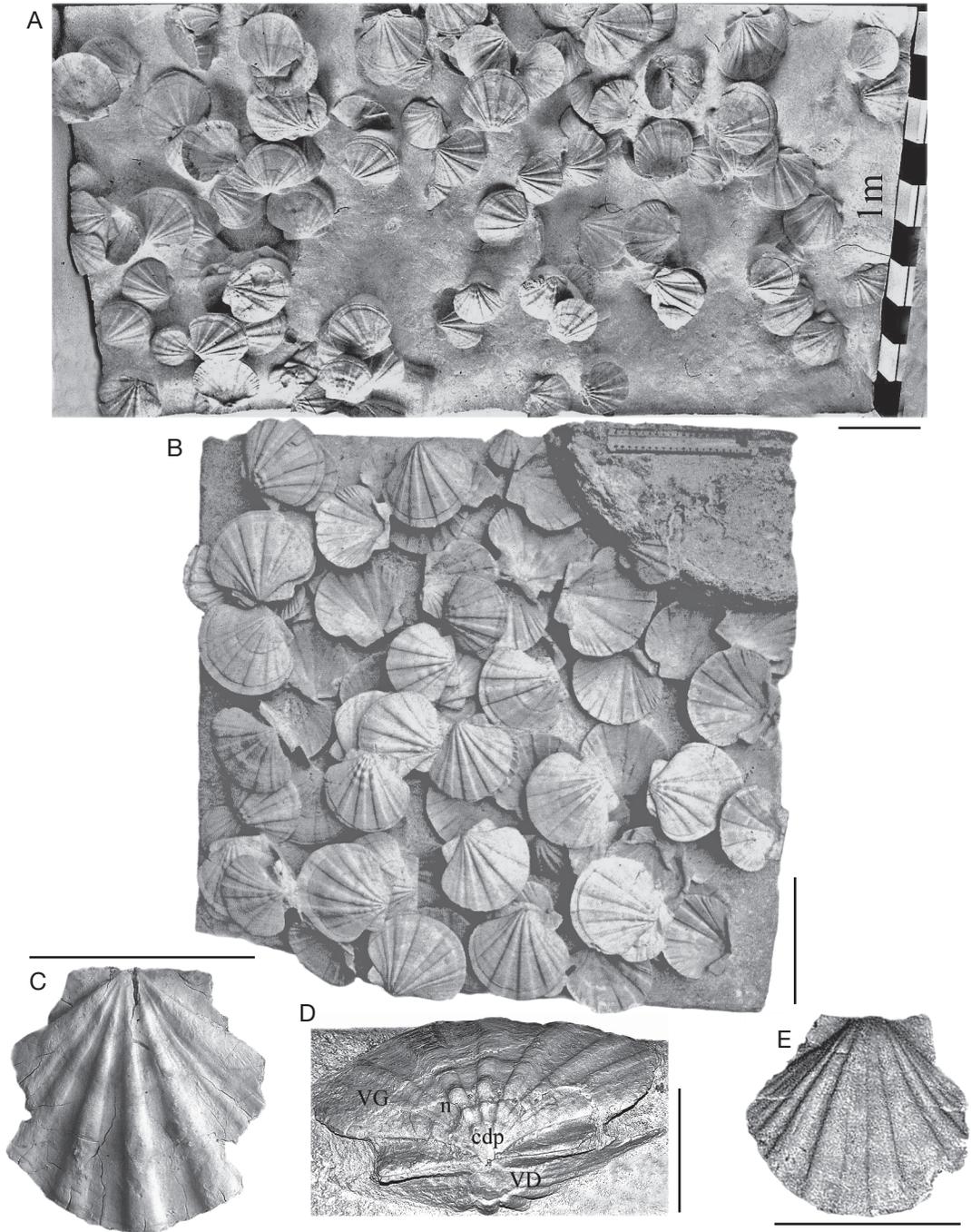


FIG. 3. — Les dalles à *Gigantopecten restitutus* (Fontannes, 1884) des carrières des Baquis (Lacoste, bassin d'Apt, Vaucluse) : **A**, MHNB (cliché Artur) ; **B**, MNHN.FA49184 (cliché Faye) ; **C**, VG préadulte, MHNL (cliché Camaret) ; **D**, vue dorsale d'un adulte bivalve, MHNO (cliché Bongrain) ; **E**, VD préadulte, MHNO (cliché Camus). Abréviations : **cdp**, « coup de pouce » ou stade pectinoïde ; **n**, nodosités. Échelles : A, B, 20 cm ; C-E, 5 cm.

TABLEAU 1. — Densités observées sur les quatre plus grandes plaques à *Gigantopecten restitutus* (Fontannes, 1884) provenant du Burdigalien supérieur de Lacoste (Vaucluse).

Plaques	superficie	nombre d'individu	densités
MHNB	2 m <sup>2</sup>	99	9,5 i/m <sup>2</sup>
MHNG	0,6912 m <sup>2</sup>	57	2,3 i/m <sup>2</sup>
MHNO	1,584 m <sup>2</sup>	93	8,7 i/m <sup>2</sup>
MNHN.F. A49184	0,7155 m <sup>2</sup>	68	95 i/m <sup>2</sup>

le Burdigalien supérieur du sillon rhodanien (bassins de Valréas et d'Avignon, Alpilles), *G. ziziniæ* (Blanckenhorn, 1903) dans le Burdigalien supérieur de Basse-Provence, et *G. nodosiformis* (Pusch, 1837) dans le Serravallien de l'Apennin méridional (Barbera & Tavernier 1989) ainsi que dans le Badénien de la Paratéthys (bordure occidentale du bassin de Transylvanie [Bucur & Filipescu 1994] ; Leithakalk d'Autriche-Hongrie [Csepregy-Meznerics 1960] ; pentes méridionales des Holy Cross Mountains de Pologne [Gorka 2002]).

#### CHRONOSTRATIGRAPHIE

Le calcaire de Ménerbes et de Lacoste est daté du Burdigalien supérieur. Carbonnel (1969) le place dans la partie supérieure de la zone A à *Loxococoncha linearis* des ostracodes et le met en parallèle avec les Marnes à *Hinnites* des Angles (Gard), la Molasse calcaire de Lavalduc (Bouches-du-Rhône) et le Calcaire de Saint-Paul-Trois-Châteaux (Drôme). Ce dernier gisement a été daté du Burdigalien supérieur (17,7 Ma) par Demarcq *et al.* (1989). Quant à Besson (2005), dans son étude de stratigraphie séquentielle du bassin rhodano-provençal, il attribue le calcaire bioclastique de Ménerbes et de Lacoste à la séquence S2 correspondant au Burdigalien supérieur (Fig.2) en indiquant que « cette molasse correspond à la Molasse burdigalienne des calcaires à *Celleporidae* de Forcalquier et de Céreste (bassin d'Apt), à la Molasse de Saint-Gens (bassin de Carpentras) et à la Molasse de Saint-Paul-Trois-Châteaux (Valréas) ».

## LES THANATOCÉNOSES DU BURDIGALIEN SUPÉRIEUR DU PLATEAU DE LACOSTE

LES THANATOCÉNOSES À *A. RESTITUTENSIS*  
DANS LES CARRIÈRES DES BAQUIS : TAPHONOMIE

#### Description

Comme mentionné plus haut, les accumulations de *G. restitutus* ont été étudiées sur les dalles et les blocs conservés dans différents Musées d'Histoire naturelle (Figs 3A, B ; 4A, B ; 5B) et sur ceux présentés sur Internet. De plus petits fragments ont été observés aux Taillades (Vaucluse) chez Mme Ginoux et surtout chez Mr Lacombe dont la collection, provenant en grande partie de la carrière Soubeyran, est remarquable.

Sur toutes les dalles observées, les coquilles forment des amas horizontaux reposant sur des lits de mélobésiées. Elles sont réparties dans tous les sens, se chevauchent plus ou moins et ne présentent aucun alignement particulier pouvant évoquer l'existence et la direction de courants marins. Au milieu de valves gauches désarticulées reposant majoritairement sur leur face interne et de valves droites dont certaines sont retournées, on observe une quantité non négligeable de spécimens bivalves. Quelques uns de ces derniers, largement entrebâillés, sont enfoncés obliquement dans le sédiment. Ces spécimens, qui se trouvent en majorité dans un excellent état de conservation, sont accompagnés de gros fragments anguleux que leur forme rend plus ou moins identifiables quant à leur appartenance à une valve gauche ou à une valve droite.

Notons que le mode d'exploitation du calcaire par sciage vertical fait que sur les fronts de taille on ne peut observer que des individus en coupe (Fig. 5A). Par contre, le dégagement des fossiles sur la face supérieure des dalles conservées dans les musées permet d'avoir une vue tridimensionnelle des *G. restitutus*.

#### Analyse des amas de fossiles

Au cours de cette étude, quatre faits ont retenu mon attention :

- la densité exceptionnelle des individus fossilisés ;
- l'absence de valves d'individus au stade juvénile ;

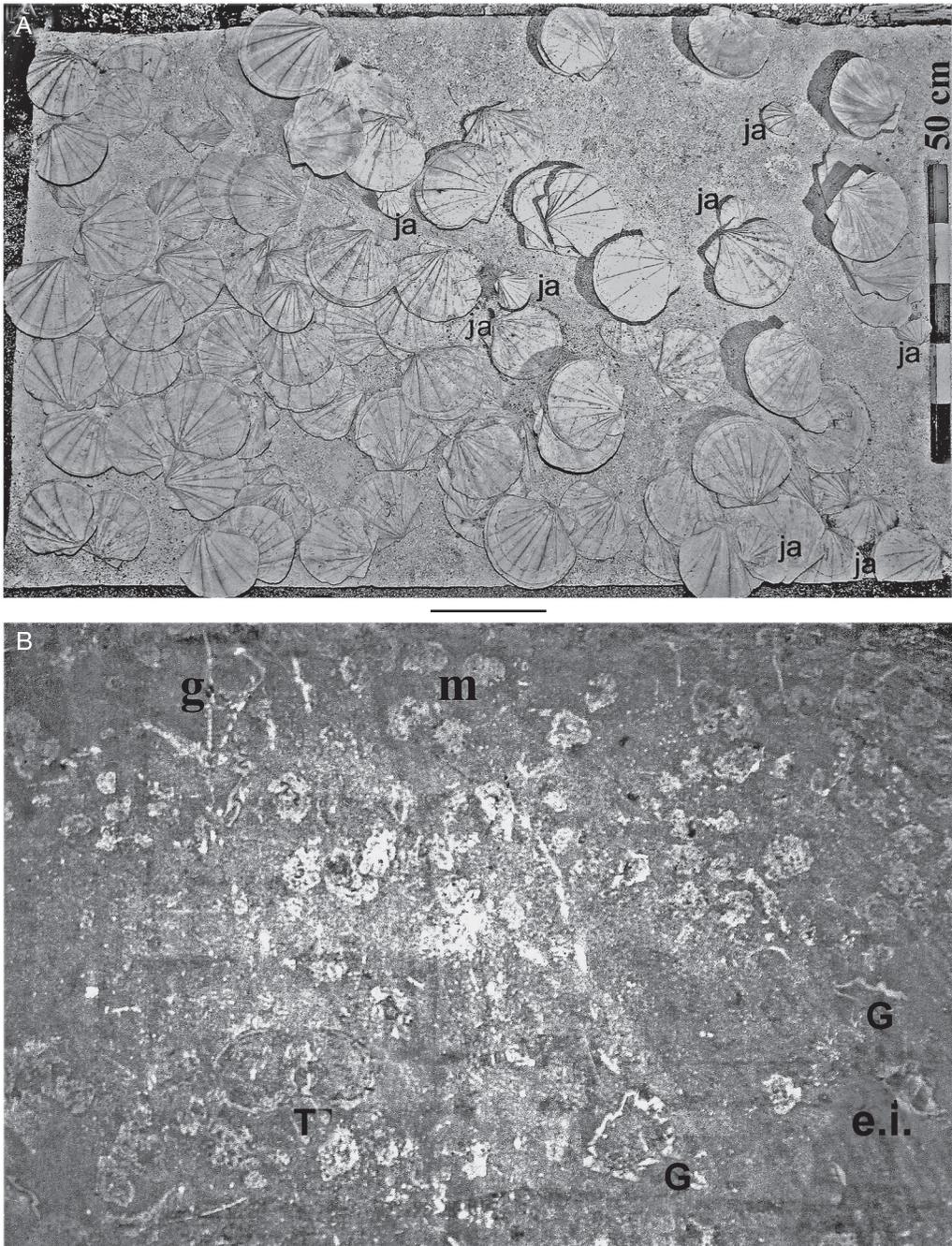


FIG. 4. — Les dalles à *G. restitutus* (Fontannes, 1884) des Baquis (suite) : **A**, aux fossiles dégagés, MHNO (cliché Camus) ; **B**, dalle brute aux fossiles non dégagés, MHNO (cliché Camus). Abréviations : **e.i.**, échinide irrégulier ; **g**, gastéropode ; **ja**, jeune adulte ; **m**, mélobésiées ; **T**, *Tripneustes planus* (Agassiz, 1840) ; **G**, *Gigantopecten restitutus*. Échelle : 20 cm.

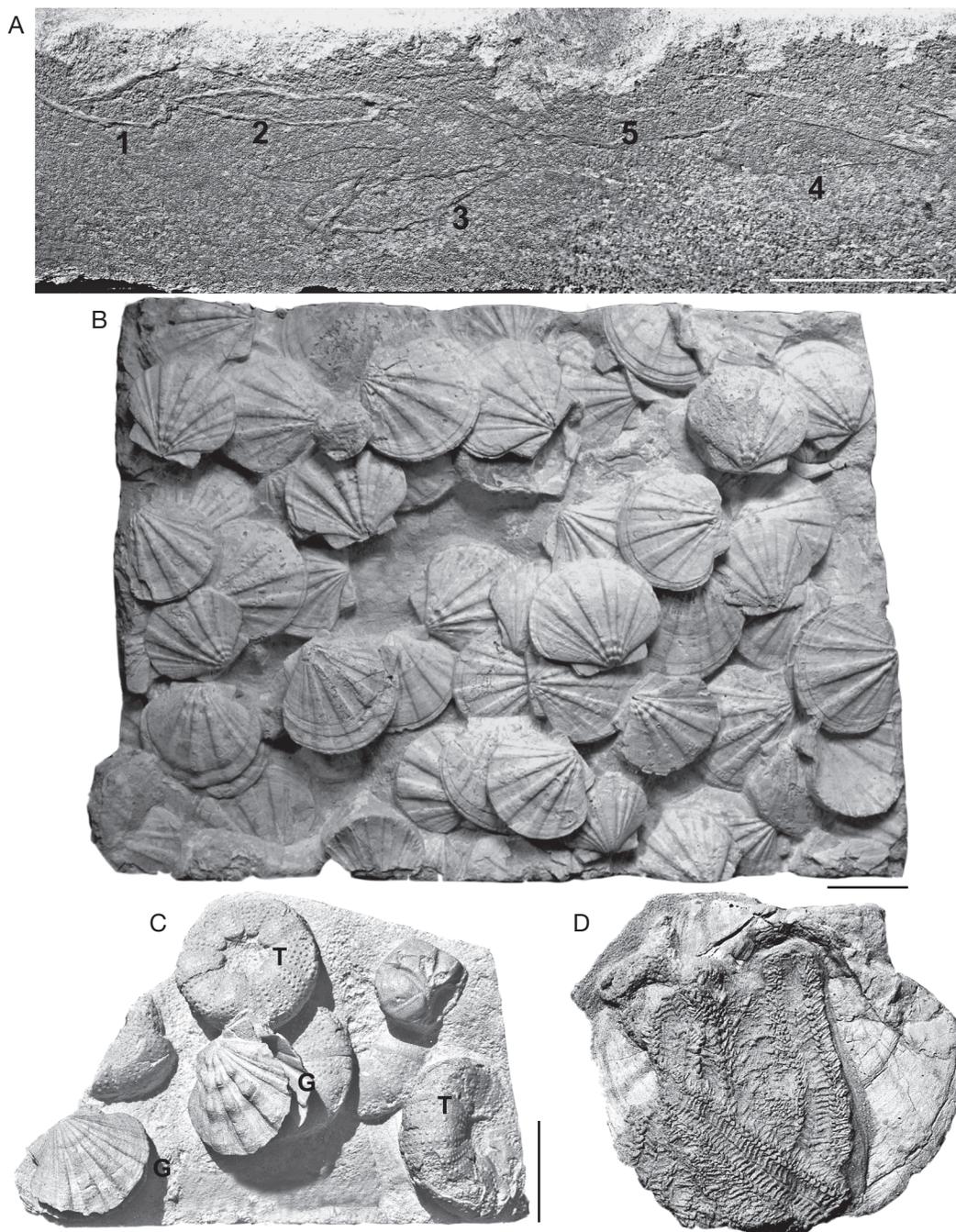


FIG. 5. — **A, B**, Dalles à *Gigantopecten restitutus* (Fontannes, 1884) des Baquis (fin) ; **A**, *G. restitutus* vus en coupes longitudinales (1, VG retournée ; 2, bivalve écrasé ; 3, 4, bivalves) et transversale (5) sur le profil d'une dalle non dégagée, MHNO (cliché Camus) ; **B**, dalle du MHNG (cliché Balat) ; **C, D**, calcaire bioclastique de la carrière Soubeyran ; **C**, fragment avec deux *G. restitutus* bivalves pré-adultes (G) et *Tripneustes planus* (Agassiz, 1840) (T), coll. Lacombe (cliché Philippe) ; **D**, gros fragment d'astéride sur une VG de *G. restitutus* adulte, coll. Lacombe (cliché Philippe). Échelles : A, B, 10 cm ; C, D, 5 cm.

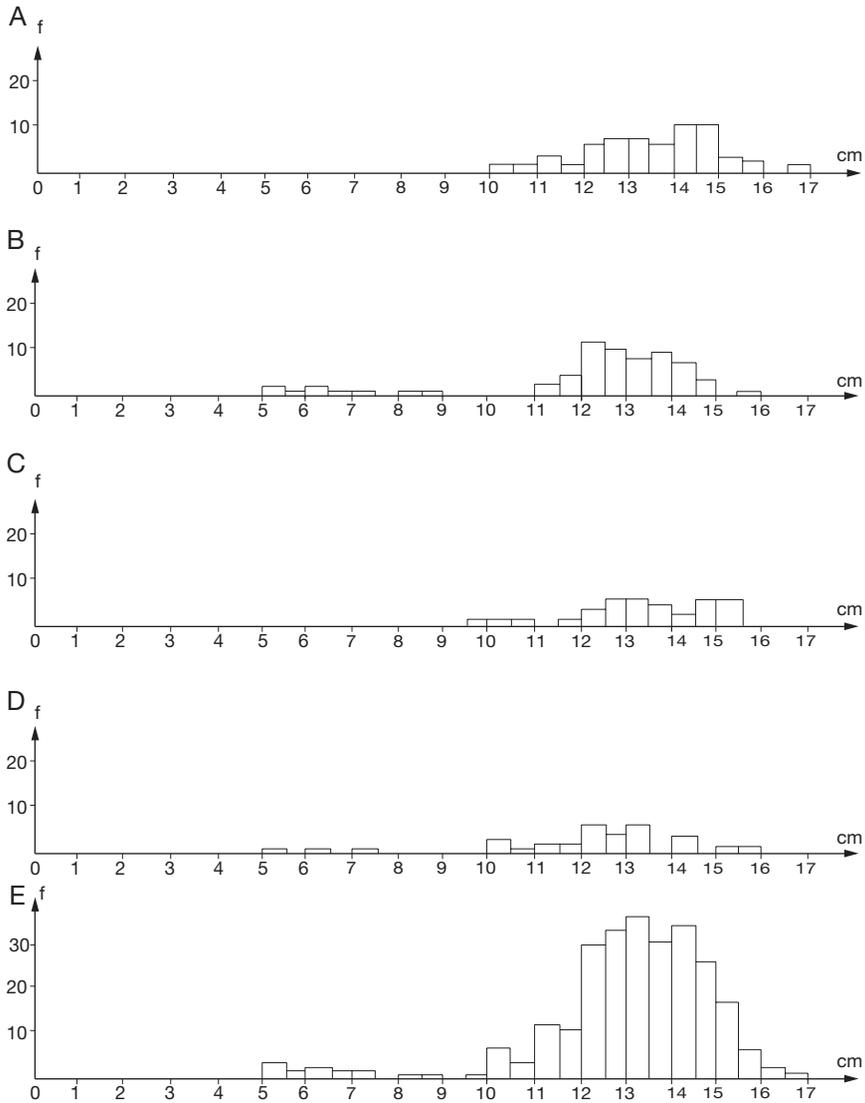


FIG. 6. — Distributions de fréquences du DUP de *Gigantopecten restitutus* (Fontannes, 1884) des carrières des Baquis : **A**, dalle MHN B (58 individus) ; **B**, dalle MHNO (73 ind.) ; **C**, dalle MHNG (33 ind.) ; **D**, dalle MNHN.F (35 ind.) ; **E**, total de A, B, C, D + petites dalles non représentées (MHNL, MHNA, Lacombe, Ginoux), en tout 266 individus.

- les fractures caractéristiques qui affectent un assez grand nombre de valves adultes ;
- la présence de valves rongées par les clones.

**La densité en individus.** La densité observée sur les différentes plaques est exceptionnelle mais assez variable. Ainsi, sur les quatre plus grandes plaques

dont les dimensions varient de 90 × 72 cm à 200 × 100 cm, les densités calculées, sans tenir compte des fragments non identifiables, oscillent entre 49,5 individus/m<sup>2</sup> et 95 i/m<sup>2</sup> (Tableau 1). Les accumulations des *G. restitutus* des carrières de Baquis sont pratiquement monospécifiques (cf. § Origine présumée des deux sortes d'accumulations) et les spécimens

observés sont en majorité parfaitement conservés, tandis que les échinides y sont excessivement rares et le plus souvent sous forme de fragments.

Le fait que Demarcq n'ait pas, en 1970, signalé l'extrême abondance de *G. restitutensis* sur le plateau de Lacoste suggère que ces thanatocénoses n'avaient pas encore été atteintes par les exploitants des carrières.

Mes propres observations permettent de localiser ces accumulations sur le plateau, entre Ménerbes et Lacoste, majoritairement autour du lieu-dit Les Baquis. Ceci expliquerait la rareté de ces fossiles au sud-ouest et à l'ouest de Ménerbes, notamment dans la bande de calcaire bioclastique qui borde le Petit Luberon, de La Peyrière à Oppède (Fig. 2) et où, d'après Demarcq (1970) « les macrofossiles sont extrêmement rares ».

**L'absence d'individus au stade juvénile (DUP < 4,5 cm).** Sur un total de 266 valves mesurées sur les différentes plaques, je n'en ai observé que 22, dont 4 bivalves, ayant un DUP compris entre 5 et 8,7 cm. Ils se trouvent en majorité sur la dalle du MHNO (Fig. 4A).

Les espèces burdigaliennes de *Gigantopecten* affines de *G. restitutensis*, que sont *G. tournali* (de Serres, 1829) et *G. ziziniæ*, atteignaient, à l'âge adulte, une taille comparable à celle de *G. restitutensis*. Leur stade juvénile se terminait à une taille moyenne de 4,5 cm avec la disparition du cténolium (Bongrain 1988). Il devait en être de même pour *G. restitutensis* et l'on peut donc en déduire que les 22 jeunes individus observés appartenaient au début du stade adulte, ce que confirme l'absence de cténolium sur leurs valves droites.

La distribution de fréquences du DUP de ces 266 valves (Fig. 6E) indique qu'il s'agit exclusivement d'adultes ayant un DUP supérieur à 5 cm et de quelques individus gérontiques atteignant près de 17 cm. Je note que, bien que les dalles considérées aient un effectif réduit, on n'observe pas de différence significative entre elles concernant la répartition des stades de croissance (Fig. 6A-D).

**L'existence de fractures caractéristiques sur le pourtour des valves.** Parmi la douzaine d'espèces constituant le genre *Gigantopecten*, je n'ai observé

d'abondantes fractures affectant l'ensemble de la coquille, disque et oreilles, que chez *G. restitutensis*. Ces fractures s'observent aussi bien sur les valves droites que sur les valves gauches (Fig. 7A, B). Leur évolution est centripète, c'est-à-dire qu'elles naissent à la périphérie du disque et des oreilles et sont orientées vers la surface d'ancrage du muscle adducteur située plus ou moins au centre du disque. Elles auraient pour origine la réaction des mollusques vivants aux violents phénomènes responsables de leur mort et de la formation de ces thanatocénoses. Toutefois, ces fractures n'affectent pas toutes les coquilles. Certains amas en sont pratiquement dépourvus (la petite dalle du MNHN, par exemple), ce qui montre que l'impact de ces perturbations n'a pas été le même sur toute l'étendue du plateau de Lacoste au cours du Burdigalien supérieur.

**La présence de valves adultes complètement rongées par les clones.** La population d'origine de ces *Gigantopecten* était constituée d'individus vivants reposant sur le fond marin par leur valve droite qui était, dans certains cas, infestée par des clones. Au milieu d'eux se trouvaient des valves isolées d'individus dont la mort pouvait remonter à un certain temps et elles-mêmes colonisées par des clones (cf. ci-dessous le paragraphe concernant les endobiontes).

#### LES RESTES D'AUTRES INVERTEBRÉS TROUVÉS DANS CES THANATOCÉNOSES

Ils sont rares et surtout observables sur les dalles brutes dont la face supérieure n'a pas été dégagée, telles les deux dalles du MHNO (Fig. 4B).

#### *Les individus à coquille aragonitique*

Ce sont quelques rares tests de gastéropodes et des bivalves, autres que les ptériomorphes, qui n'ont pas été dissous au cours de la diagenèse ou qui subsistent sous forme de moules internes. Ils sont difficilement identifiables, même au niveau générique. J'ai cependant observé un grand gastéropode en coupe (Fig. 4B).

#### *Les individus à test calcitique*

**Les autres pectinidés.** Ils sont quantitativement très rares. Ce sont, pour la plupart, ceux cités par De-

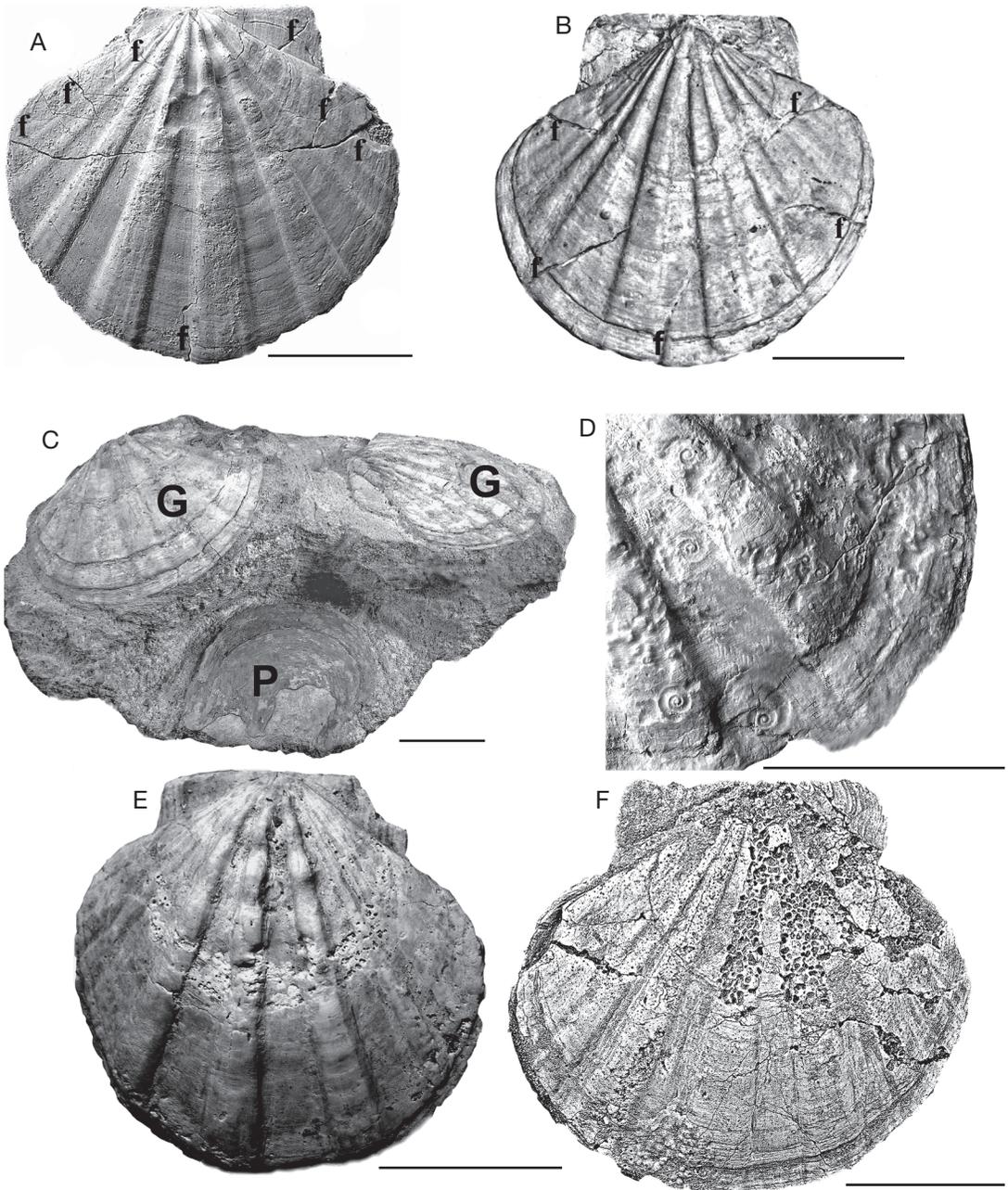


FIG. 7. — *Gigantopecten restitutus* (Fontannes, 1884) des carrières des Baquis : **A**, VG adulte fracturée, vue externe, MHNL, cliché Camaret) ; **B**, VD adulte fracturée, vue externe, MHNO (cliché Camus) ; la lettre **f** indique le départ des fractures ; **C**, fragment de *Pteria phalaenacea* (**P**) entre deux VG de *G. restitutus* adultes, MHNL (cliché Camaret) ; **D**, empreintes de *Spirorbis* sp. sur une VG adulte de *G. restitutus*, MHNL (cliché Camaret) ; **E**, perforations de *Polydora* sp. sur une VG adulte de *G. restitutus*, MHNO (cliché Camus) ; **F**, perforations dues à des clones sur une VD adulte de *G. restitutus*, MHNL (cliché Camaret). Échelle : 5 cm.

TABLEAU 2. — Densités des plus grands pectinidés actuels observées *in situ*, d'après, en majeure partie, Brand (*in* Shumway & Parsons 2006). Remarque : *Notovola meridionalis* (Tate, 1887) est un synonyme junior de *Pecten fumatus* Reeve, 1852.

Espèces actuelles	localisation	densités (i/m <sup>2</sup> )	références
<i>Pecten maximus</i> Linnaeus, 1758	Manche	max. 2,33	Franklin <i>et al.</i> 1980
<i>Pecten fumatus</i> Reeve, 1852	Tasmanie	0,5	Olsen 1955
<i>Patinopecten caurinus</i> (Gould, 1850)	golfe de l'Alaska	2,4	Masuda & Stone 2003
<i>Mizuopecten yessoensis</i> (Jay, 1857)	Mutsu Bay (Japon)	1,5-6	Imai 1980
<i>Placopecten magellanicus</i> (Gmelin, 1791)	Golfe du Saint-Laurent	1,4-6,6	Caddy 1968
<i>Nodipecten subnodosus</i> (Sowerby, 1835)	Basse Californie (Mexique)	0,7	Roldan-Carillo <i>et al.</i> 2005

marcq (1970) : *Gigantopecten subholgeri* (Fontannes, 1878), *G. ziziniiae* (Blanckenhorn, 1903), *Pecten subbenedictus* Lamarck, 1819, auxquels j'ajouterais *Chlamys rotundatus* (Lamarck, 1819) et *Chlamys praescabriuscula* (Fontannes, 1878). Quelques individus bivalves de cette dernière espèce ont été observés à La Ménerbienne et des valves entières désarticulées ainsi que des fragments aux Baquis.

**Les autres bivalves.** *Spondylus gadaeropus* Linnaeus, 1758 ; valve inférieure d'*Anomia* sp. fixée sur la VG d'un *G. restitutensis* adulte (Fig. 8B). On observe aussi des huîtres fixées sur les VG d'autres individus. D'après Videt (comm. pers. 2008), elles appartiendraient à la lignée d'*Ostrea lamellosa* Brocchi, 1814. Les rares valves de *Pteria phalaenacea* Lamarck, 1819 (Fig. 7C) et de *Pinna* sp. observées sont, le plus souvent, sous forme de fragments.

**Les échinodermes.** Ce sont des échinides réguliers comme *Tripneustes planus* ou irréguliers comme des clypeâstres, le plus souvent fragmentaires. Toutefois, sur une des deux dalles brutes du MHNO, on peut voir, en coupe, un *T. planus* entier, portant encore quelques radioles, ainsi que plusieurs oursins irréguliers (Fig. 4B).

**Les crustacés.** – Cirripèdes : *Megabalanus tintinnabulum* (Linnaeus, 1758), coll. Philippe, MHNL (Fig. 8C). J'ai observé aussi quelques spécimens d'une petite balane indéterminable en l'absence de valves operculaires (Carriol comm. pers. 2012). – Décapodes : je n'en ai pas vu de restes dans le matériel observé. Cependant, un bivalve adulte de *G. restitutensis*, à croissance anormale, semble avoir

été victime d'une attaque de crabe (cf. ci-dessous le § concernant les crustacés prédateurs ; Fig. 8E [a-c]).

#### LES THANATOCÉNOSES OBSERVÉES DANS LA CARRIÈRE SOUBEYRAN

Les observations ont été faites d'après les plaques conservées aux MHN de Grenoble et d'Orléans ainsi que sur le matériel des collections Lacombe et Philippe.

On y constate l'extraordinaire abondance de l'échinide régulier, *Tripneustes planus* (50-100i/m<sup>2</sup>), en excellent état mais d'orientations variées, accompagné d'une grande quantité d'autres échinides et d'échinodermes appartenant à différentes classes (stellerides, ophiurides, crinoïdes) tandis que les *G. restitutensis*, beaucoup plus rares, sont, pour la plupart, écrasés (Fig. 9A, B). Notons toutefois, sur un petit fragment de calcaire zoogène, la présence de deux jeunes adultes bivalves de *G. restitutensis* en parfait état de conservation parmi des échinides eux-mêmes en bon état (Fig. 5C).

La majorité des *T. planus* est composée d'individus entiers dont beaucoup ont encore leur lanterne d'Aristote (Fig. 9B) ainsi que des radioles en connexion.

Les échinides, d'une très grande richesse taxonomique, ont été déterminés à l'aide du mémoire de Philippe (1998). Ce sont :

- des oursins réguliers : *Tripneustes planus* (Agassiz, 1840) constituant l'abondante population décrite ci-dessus et *Arbacina catena* (Desor, 1846) ;
- des oursins irréguliers : *Echinocyamus stellatus* Capeder, 1906, *Plagiobrissus umbricatus* (Wright, 1855), *Brissus oblongus* Wright, 1855, *Maretia ocellata* (Defrance, 1827) ainsi que *Clypeaster scillae* Desmoulins, 1837.

D'autres classes d'échinodermes sont aussi représentées (déterminations Roux, communications écrites et orales) :

– des astérides : deux espèces à cinq bras, l'une appartenant au genre *Astropecten* Gray, 1840 (Fig. 9C), l'autre proche du genre *Echinaster* Müller & Trotschel, 1840, et une grande espèce à dix robustes bras ou plus, atteignant chacun une longueur de 8 à 10 cm et pouvant se rapporter au genre *Solaster* Forbes, 1839 ;

– des ophiures dont deux espèces : une petite, *Ophiocoma* sp. (Fig. 9B) et une grande pouvant se rapporter au genre *Gorgonocephalus* Lesch, 1815 ;  
– des comatules : deux espèces appartenant aux genres *Antedon* de Fréminville, 1811 et *Comaster* Agassiz, 1836.

On doit aussi signaler la présence de quelques crustacés :

– décapodes : crevettes mentionnées par Taillet & Trouvey (1992) ;

– cirripèdes : de petites balanes différentes de celles observées aux Baquis mais indéterminables pour les mêmes raisons.

## QUELQUES DONNÉES MORPHOLOGIQUES, ÉTHOLOGIQUES ET PALÉOÉCOLOGIQUES SUR *G. RESTITUTENSIS*

### DESCRIPTION DE *G. RESTITUTENSIS*

*G. restitutensis* appartient à la lignée des *Gigantopecten* noduleux qui comprend aussi *G. nodosiformis* (Pusch, 1837) du Burdigalien-Messinien et *G. latissimus* (Brocchi, 1814) du Pliocène inférieur et moyen.

*G. restitutensis* adulte se caractérise par :

– sa grande taille : la plus grande valve connue a un DUP de 18 cm et la plus grande des valves mesurées dans le présent travail a un DUP de 16,8 cm ;

– son disque au contour plus ou moins variable : il peut être presque circulaire ou être plus ou moins étiré dans le sens antéro-postérieur (DAP) ;  
– sa valve droite (Figs 3E ; 7B ; 8A) modérément convexe, au crochet dépassant à peine la ligne cardinale. Elle compte, en moyenne, six côtes radiales dont quatre principales. L'oreille anté-

TABEAU 3. — Longueur moyenne du « coup de pouce » (CDP) des valves gauches et nombre moyen de côtes radiales des valves gauches et des valves droites (respectivement VG et VD), chez *G. restitutensis* des carrières de Lacoste. Abréviations : N, effectifs ; M, moyenne ; sm, erreur standard à la moyenne ;  $\sigma$ , écart-type ; V%, coefficient de variabilité).

Variables	N	mini	maxi	M	sm	$\sigma$	V%
CDP (VG)	118	1,2	2,1	1,58	0,02	0,18	11,1
NCE (VG)	88	5	8	6,32	0,06	0,6	9,46
NCE (VD)	68	5	8	6,27	0,08	0,63	10,01

rieure est découpée, à sa base, par une encoche byssale plus ou moins développée mais, en général, peu profonde ;

– sa valve gauche (Figs 3C, D ; 7A, E ; 8B, D) au sommet présentant une partie plano-concave ou « coup de pouce » correspondant au stade pectinoïde (Bongrain 1988) du développement ontogénique des *Gigantopecten*. Ce stade mesure, en moyenne, 1,57 cm (Tableau 3). Il est suivi d'une zone noduleuse plissée, formée, en général, de trois rangs de nodosités costales creuses, séparées par des sillons concentriques. Cette morphologie correspond au stade pyxoïde du développement (Bongrain 1988). Par la suite, la valve devient modérément et régulièrement convexe. Le nombre de côtes radiales est, en moyenne, le même que celui de la valve droite (Tableau 3), les deux côtes postérieures plus fines étant logées dans une gouttière radiaire. Les aires latérales, non surélevées, portent deux ou trois costules. On observe rarement des costules intercalaires dans les intervalles alors que, chez *G. nodosiformis* et *G. latissimus*, ces dernières recouvrent côtes et/ ou intervalles.

Il faut noter aussi que quelques rares valves adultes montrent, au bord palléal, un bourrelet gérontique. Le décompte des arrêts majeurs de croissance permet d'estimer que les plus âgés sont morts aux environs de huit ans.

### ÉTHOLOGIE

Adultes, ces grands pectinidés pleurothétiques reposaient à plat sur le substratum par leur valve droite, parmi des bioclastes et sur des lits de mélobésiées des étages infralittoral inférieur et circalittoral (voir remarque ci-après). Ces milieux de la zone photique,

à hydrodynamisme élevé (courants tidaux attestés par les figures sédimentaires), aux eaux claires bien oxygénées et riches en carbonate de calcium, étaient très favorables à la croissance et la prolifération de ces bivalves. Ces derniers devaient, à l'instar des grands pectinidés actuels, être sédentaires mais susceptibles, toutefois, de très faibles déplacements. Par contre, les individus juvéniles étaient fixés par un byssus sur des bioclastes, des rhodolithes ou sur des végétaux des herbiers de l'infralittoral d'où ils pouvaient temporairement se détacher et nager. Dans les accumulations étudiées, l'absence d'individus juvéniles ayant une taille inférieure à 4,5 cm justifierait le fait que les jeunes à fixation byssale vivaient dans un milieu moins profond que les adultes. C'est ainsi que Fairbridge (1953) a noté, à propos de l'espèce actuelle *Notovola meridionalis* (Tate, 1887) des côtes de Tasmanie, que les juvéniles semblaient concentrés dans des « nursery beds » qu'ils quittaient à la fin de leur fixation byssale pour gagner les gisements d'adultes plus profonds. Il semblerait que les 22 jeunes observés dans la présente étude aient eu ce même comportement et aient appartenu aux cohortes arrivées depuis peu dans la population adulte après la fin de leur période de fixation byssale.

#### Remarque

Plutôt que de donner des profondeurs marines plus ou moins aléatoires, j'ai préféré utiliser, comme Di Geronimo (1985, 1987), les termes de bionomie benthique redéfinis par Pérès & Picard (1964) pour décrire les étages marins du plateau continental méditerranéen, étages bien individualisés par leur flore et leur macrofaune d'invertébrés dont certaines espèces sont dites « caractéristiques ». L'exemple des « Herbiers à Phanérogames » donné, antérieurement, par Pérès (1961) me semble justifier cette approche : actuellement, en Méditerranée, ces herbiers « qui sont considérés comme propres à l'étage infralittoral » peuvent descendre jusqu'à 40 m dans les eaux les plus transparentes mais peuvent atteindre 70 à 90 m dans la mer des Caraïbes. Des variations de même ordre s'appliquent à l'étage circalittoral sous-jacent. De ce fait, il paraît difficile de donner des indications de profondeur fiables pour les populations tropicales étudiées ici.

#### PALÉOÉCOLOGIE : LA PLACE DE *G. RESTITUENSIS* DANS LE RÉSEAU TROPHIQUE DE LA RÉGION DE MÉNERBES ET DE LACOSTE AU BURDIGALIEN SUPÉRIEUR

Les pectinidés sont des filtreurs suspensivores sestonophages. Dans ces mers tropicales à la faune luxuriante, les *G. restitutensis*, grandes formes aux besoins métaboliques élevés, devaient être l'objet, sur le plan nutritionnel, d'une intense compétition. Ils étaient aussi, surtout les juvéniles, les proies de différents prédateurs.

#### Les compétiteurs

**Des espèces vagiles suspensivores.** Elles appartenaient, entre autres, aux échinodermes, telles les ophiures. C'est ainsi que les ophiures actuelles, qui constituent parfois des populations très denses, sont citées comme compétiteurs importants de *Pecten maximus* dans la rade de Brest (Grall *et al.* 1996). Comme déjà signalé ci-dessus, il y avait, entre autres, *Ophiocoma* sp. et *Gorgonocephalus* sp. dans la carrière Soubeyran.

**Des épibiontes.** Huîtres, anomies, quelques rares bryozoaires encroûtants etc. Ils étaient fixés sur la valve supérieure des *Gigantopecten* et prélevaient leur nourriture dans la colonne d'eau située au-dessus de ces pectinidés. Il devait en être de même pour les spirorbes dont les empreintes sont abondantes sur certaines valves gauches (Fig. 7D). Les relations trophiques des *Gigantopecten* et de leurs épibiontes s'apparentent à du commensalisme.

#### Les endobiontes observés sur *G. restitutensis*

Ce sont essentiellement des perforants des coquilles, clones et *Polydora* Bosc d'Antic, 1802. Ils creusent des galeries dans les valves des pectinidés, ceci du vivant même des individus. La mobilisation du calcium pour réparer les tests colonisés se fait au détriment de la croissance coquillière et affaiblit ces mollusques, ce qui les rend encore plus vulnérables vis à vis de leurs prédateurs. Ces associations se rapprochent du parasitisme et touchent essentiellement les individus les plus âgés.

**Les éponges : clones.** D'après Medcof (1949), les clones peuvent envahir les parties molles des pectinidés, notamment la région du muscle adducteur.

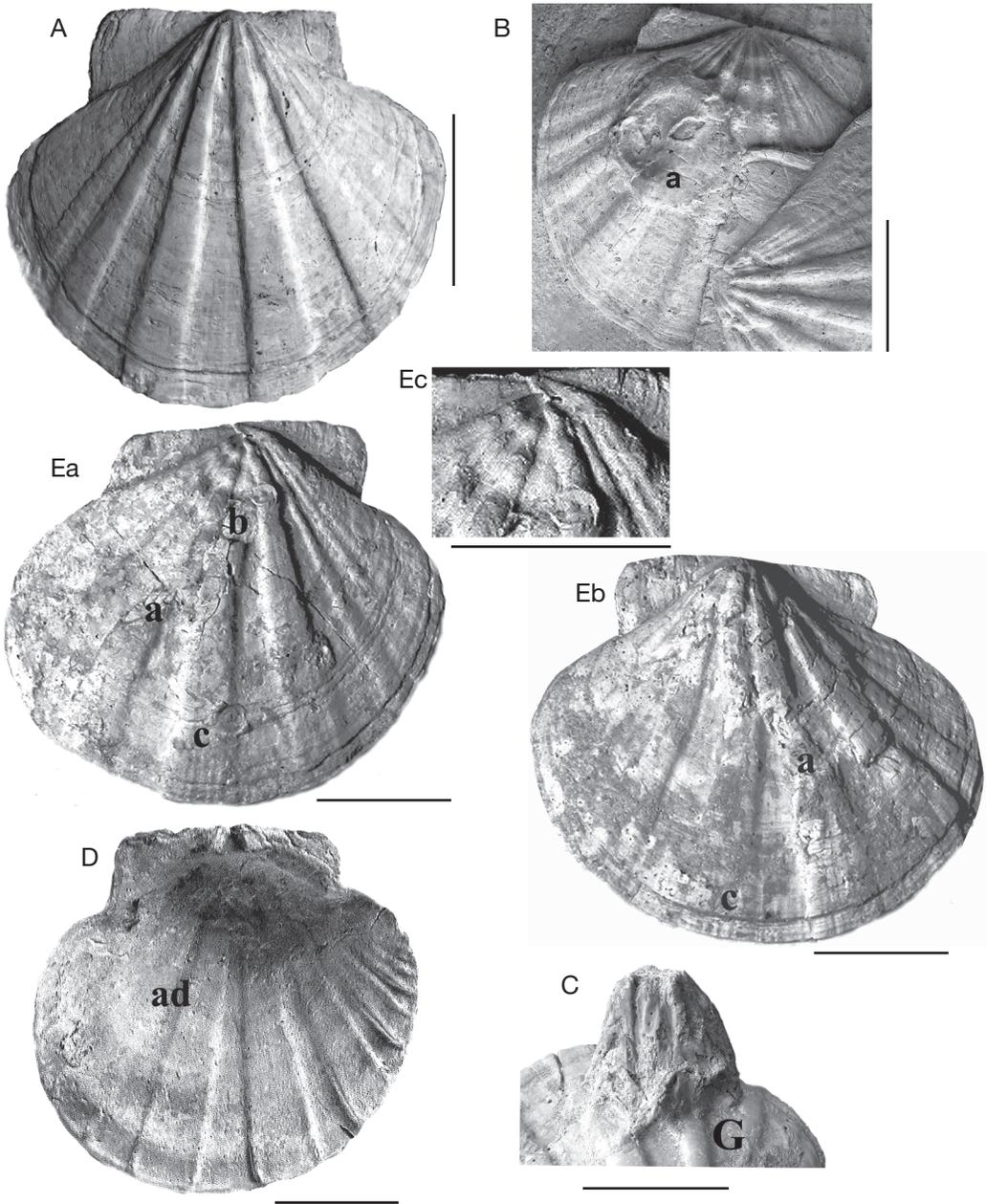


FIG. 8. — *Gigantopecten restitutus* (Fontannes, 1884) des carrières des Baquis (fin) : **A**, VD adulte, face externe, MNHN.FA49184 (cliché Faye) ; **B**, valve inférieure d'anomie (**a**) fixée sur une VG adulte de *G. restitutus*, MHNH (cliché Bongrain) ; **C**, *Megabalanus tintinnabulum* Linnaeus, 1758 fixée sur VG de *G. restitutus* (**G**), MHNH (cliché Camaret) ; **D**, intérieur d'une VG adulte de *G. restitutus*, MHNH (cliché Bongrain), empreinte du muscle adducteur (**ad**) ; **E**, vues externes d'un spécimen bivalve de *G. restitutus* (**E [a]**, VG ; **E [b]**, VD) ayant subi une attaque de crustacé, coll. Philippe, MHNH (clichés Bongrain). Abréviations : **a**, déformation d'une côte principale ; **b**, apparition d'une côte intercalaire ; **c**, costulation anormale sur le dessus d'une côte après un arrêt de croissance ; **E [c]**, vue du sommet de la VG où, vraisemblablement, l'attaque s'est produite. Échelle : 5 cm.

Les valves de *G. restitutensis* observées et rongées par les clones sont des valves droites adultes. La présence de ces éponges perforantes est indiquée par de nombreux petits trous à la surface du test. La dégradation, *post-mortem*, de la coquille fait apparaître un réseau interne de galeries qui se recoupe (Fig. 7F), ce qui contribuera, à la destruction des tests et à leur transformation en bioclastes.

**Les vers polychètes : *Polydora* sp.** Contrairement aux clones, les *Polydora* recherchent la lumière et, d'après Evans (1969) qui a étudié leur mode de vie chez *Placopecten magellanicus* (Gmelin, 1791), s'installent en priorité sur la valve supérieure des pectinidés actuels. Certaines espèces creusent des galeries qui s'ouvrent à la surface de la valve par des figures caractéristiques en forme de 8. Sur des individus se trouvant sur la dalle conservée au MHNO, j'ai aussi observé des séries de perforations suivant les arrêts majeurs de croissance (Fig. 7E) et qui montrent de grandes affinités avec celles faites par des *Polydora* sur la valve gauche de l'espèce japonaise actuelle, *Mizuhopecten yessoensis* (Jay, 1857), et étudiées par McGladdery *et al.* (2006). Notons que si, d'après ces auteurs, ces vers ne pénètrent généralement pas les parties molles de leurs hôtes, leur activité peut avoir un impact indirect sur la physiologie et la survie de ces derniers.

#### *Les prédateurs de G. restitutensis*

Pour les *Gigantopecten*, les prédateurs invertébrés (les seuls dont j'ai trouvé trace) étaient essentiellement des échinodermes et des crustacés. On peut aussi observer quelques rares perforations, localisées dans la partie juvénile des valves gauches, faites par des gastéropodes perceurs.

**Les échinodermes.** Les étoiles de mer sont de redoutables prédateurs des pectinidés. Dans la nature actuelle et dans toutes les mers du globe, on peut associer une ou même plusieurs espèces d'étoiles de mer à une espèce de pectinidé constituant leur proie principale. Ces étoiles de mer se nourrissent de préférence des individus juvéniles et préadultes.

Dans les sédiments néogènes, on trouve souvent, par tamisage, des articles d'astérides mais les couches de la carrière Soubeyran sont remarquables car les nombreuses étoiles de mer qu'elles contiennent sont souvent entières ou sous forme de gros fragments. Leurs restes sont parfois associés à des *G. restitutensis* (Fig. 5D), et Roux (comm. pers. 2004) a suggéré que le plus grand spécimen de la carrière Soubeyran « paraît être un bon candidat à la prédation des *Gigantopecten* ».

**Les crustacés.** Actuellement, les crustacés, crabes, homards et bernard-l'hermite sont, eux aussi, de redoutables prédateurs des pectinidés. D'après Elner & Jamieson (1979), pour se nourrir, ils brisent avec leurs pinces les coquilles de leurs proies, le plus souvent dans la région dorsale, qui est la plus fragile chez les jeunes, ou dans celle du bord palléal nouvellement calcifiée.

Je n'ai pas vu, comme mentionné plus haut, de restes de crustacés dans le matériel que j'ai étudié. Cependant, j'ai relevé, sur un individu adulte bivalve provenant de la carrière située à l'ouest des Baquis, des indices pouvant indiquer une attaque de crabe. Celle-ci est visible sur la partie dorsale de la coquille. Elle a eu lieu dans la région de l'umbo d'un individu juvénile (Fig. 8E [c]) et a, semble-t-il, échoué, provoquant, par la suite, une régénération des parties endommagées du test. L'individu a survécu et a repris sa croissance jusqu'à atteindre une taille de 13,4 cm au moment de sa mort. La réparation du test, à partir d'un manteau endommagé, a donné naissance à une costulation anormale sur les deux valves et à l'apparition de costules recouvrant côtes et intervalles à partir de l'avant dernier arrêt de croissance (Fig. 8E [a, b]). Cette ornementation, inhabituelle chez *G. restitutensis*, est semblable à celle de certaines valves de *G. nodosiformis*, espèce affine de *G. restitutensis*. Ce phénomène de régénération avec changement dans l'ornementation suite à un traumatisme est bien connu chez les pectinidés et a été décrit par Korobkov (1950). Chez le fossile étudié, on remarque aussi que, suite à cette attaque, la ligne cardinale n'est plus horizontale, l'oreille antérieure s'étant moins développée en hauteur que l'oreille postérieure.

## INTERPRÉTATION DES ACCUMULATIONS À *G. RESTITUTENSIS* DANS LE CALCAIRE DU PLATEAU DE LACOSTE AU BURDIGALIEN SUPÉRIEUR

De par leur abondance et leur parfait état de conservation, exceptionnels chez les grands pectinidés néogènes, les accumulations étudiées semblent correspondre aux « obrution deposits » que Nebelsick & Kroh (2002) définissent, à propos des scutelles fossiles, « comme représentant un enfouissement rapide d'organismes victimes d'évènements à l'origine d'une mortalité de masse et aboutissant à une préservation exceptionnelle de ces organismes » (traduction MB).

Avant de préciser quels phénomènes ont pu engendrer de telles accumulations, une discussion sur les conditions de transport et d'enfouissement (processus taphonomiques) des organismes semble nécessaire.

### TAPHONOMIE DES ACCUMULATIONS

Tout indique que la plupart des individus ont été enfouis avec leurs parties molles : abondance des coquilles de *G. restitutensis* bivalves fermées ou entrebâillées, valves non disloquées malgré les fractures subies ; lanternes d'Aristote des oursins et radioles conservés en place ; pièces squelettiques en connexion des astéries, ophiures et comatules.

Les fractures qui affectent les coquilles de *G. restitutensis* paraissent résulter de chocs subis lors d'un transport. Par contre, l'écrasement plus ou moins important des oursins semble principalement dû (Roux comm. pers. 2011) à la compaction du sédiment postérieure à l'enfouissement des individus, la lanterne d'Aristote plus résistante restant en relief par rapport au test qui l'entoure (Fig. 9B).

La densité des accumulations en *Gigantopecten* semble incompatible avec les conditions de vie de ces grands pectinidés. Elle est, de très loin, supérieure à celles observées, *in situ*, sur les fonds marins, dans les populations matures des plus grands pectinidés actuels (Tableau 2, en partie d'après Brand [2006]). Il en est de même pour la densité en *Tripneustes*.

Dans les gisements étudiés, l'excellent état de conservation des fossiles, leur accumulation dans tous les sens indépendamment de leur position de

vie et la densité exceptionnelle en individus évoquent des biocénoses ayant subi un arrachement brusque de leur biotope, un déplacement très limité, une concentration puis un enfouissement quasi instantané au sein du sédiment, l'ensemble s'étant produit en un laps de temps très court.

### ORIGINE PRÉSUMÉE DES DEUX SORTES D'ACCUMULATIONS

Les gisements des Baquis et de Soubeyran correspondent à deux types différents d'accumulation biologique : le premier à faible biodiversité où les *Gigantopecten* prédominent, le second à forte richesse taxinomique en ce qui concerne les échinodermes mais où les *Gigantopecten* sont bien moins fréquents. Deux communautés vivant à des profondeurs différentes ont pu alimenter ces accumulations. Celle à plus faible diversité serait issue d'une communauté du circalittoral dominée par *G. restitutensis* et celle à plus forte diversité aurait été dominée par *Tripneustes planus* qui occupait des niches écologiques de l'infralittoral. Ces deux types d'accumulations seraient sub-autochtones. Notons toutefois qu'il est difficile, dans le cas présent, d'appréhender le problème de la biodiversité de ces populations d'invertébrés du fait de la quasi disparition, dans ces accumulations, des tests aragonitiques (gastéropodes, bivalves autres que les ptériomorphes, etc.) brisés car plus fragiles que les tests calcitiques. De plus, la dissolution, au cours de la diagenèse post évènementielle, des individus à tests aragonitiques restants, a contribué à donner à ces taphocénoses un caractère quasi monospécifique qui a occulté la richesse de la macrofaune de ce milieu tropical. Il faut noter aussi, qu'indépendamment des circonstances catastrophiques évoquées, la non fossilisation des invertébrés à corps mou fausse encore plus notre vision de la biodiversité des paléobiocénoses présumées.

Les échanges entre les deux communautés lors des accumulations semblent, d'après les restes observés, avoir été minimales : quelques *G. restitutensis* adultes du circalittoral vers l'infralittoral (des Baquis vers Soubeyran ; voir Fig. 9A, B) et quelques échinides de l'infralittoral vers le circalittoral (de Soubeyran vers les Baquis ; voir Fig. 4B). On observe, en effet, que les dalles des MHNA, MHNL, MNHN, MHNO

provenant des Baquis ne comportent que de rares échinodermes, le plus souvent sous forme de fragments, et, qu'à l'inverse, les trois dalles d'échinides du MHNO extraites de la carrière Soubeyran ne contiennent pas de *G. restitutus*.

L'abondance des *Gigantopecten* et la diversité des échinodermes évoquent donc un milieu infralittoral à circalittoral. Les rares valves de *Peria phalanacea* et de *Pinna* sp. proviennent probablement d'herbiers sous-marins de l'infralittoral (Rosso 1979) et ont été transportées sur le gisement à *G. restitutus* plus profond. Il semblerait que ces herbiers pourraient aussi avoir été le milieu de vie des *Chlamys praescabriuscula* observés à la Ménerbienne et aux Baquis et des juvéniles de *G. restitutus*.

On notera aussi que l'abondance des *Tripneustes*, qui sont des brouteurs d'algues, peut aussi incliner à penser que leur milieu de vie était moins profond que celui des *G. restitutus*.

La distribution des tailles chez *G. restitutus* (Fig. 6) qui est à l'image de celles des populations matures des grands pectinidés actuels, suggère l'existence de paléopopulations de *G. restitutus* sur le plateau de Lacoste au cours du Burdigalien supérieur. De même, l'examen des plaques conservées aux MHNG (Fig. 9A) et MHNO laisse supposer qu'il existait, sur le plateau de Lacoste, des paléopopulations de *T. planus* contemporaines de celles de *G. restitutus*.

#### PHÉNOMÈNES POUVANT ÊTRE À L'ORIGINE DE CES ACCUMULATIONS

Faute d'avoir pu accéder aux fronts de taille des carrières en exploitation, je n'ai pu établir s'il s'agit d'un niveau d'accumulation unique repérable, au moins localement, dans la succession stratigraphique ou de lentilles fossilifères isolées et hétérochrones. Toutefois, Mr Lacombe m'a affirmé qu'il avait vu, il y a une vingtaine d'années, aux Baquis plusieurs lits superposés de *Gigantopecten*, ce que je n'ai pu observer dans les carrières abandonnées.

Bien qu'elle soit en augmentation, il existe peu de documentation sur les aspects taphonomiques des accumulations catastrophiques d'invertébrés marins au cours des temps géologiques. Ces accumulations peuvent être attribuées à deux sortes de phénomènes : les tempestites et les tsunamites. Les

premiers sont d'origine météorologique, les seconds d'origine tectonique. Donato *et al.* (2008), Massari *et al.* (2009), Puga-Bernabéu & Aguirre (2011) ont retenu quelques critères permettant de distinguer les effets de ces deux phénomènes sur les populations de mollusques. On peut retenir, entre autres, que les dépôts coquilliers des tsumamites ont une épaisseur et une extension latérale plus importantes que celles des tempestites ; les tsunamites sont caractérisées par des coquilles montrant d'abondantes « stress fractures » et par de nombreux fragments aux contours anguleux alors que les contours des fragments sont arrondis dans les tempestites et les fractures quasi absentes ; de même les phénomènes d'encroûtements et de dissolution sont nettement moins nombreux dans les tsunamites.

De ces comparaisons, il ressort que les caractéristiques des deux types de taphocénoses du plateau de Lacoste (Les Baquis et Soubeyran) présentent plus d'affinités avec les tsunamites décrites par ces auteurs qu'avec les tempestites. Toutefois, le vocable « tsunamite » recouvre des événements d'ampleur et de puissance variables, d'un raz de marée aux effets relativement locaux à un tsunami *sensu stricto*, catastrophe d'ampleur régionale voire extrarégionale. Les nombreuses études récentes sur le bassin miocène rhodano-provençal (voir revue bibliographique dans Besson 2005) ne permettent pas d'identifier une discontinuité sédimentaire d'ampleur régionale pouvant correspondre à un tsunami *s.s.*

En revanche, Besson émet l'hypothèse d'une instabilité locale s'étant manifestée, au Burdigalien supérieur et de manière sporadique dans le bassin d'Apt, suite à la surrection polyphasée du Lubéron. Cet auteur donne un soulèvement de 140 m entre 18 et 16,5 Ma. Cette période englobe donc la datation donnée par Demarcq *et al.* (1989) pour le dépôt de la lentille du calcaire bioclastique de Ménerbes et de Lacoste. De tels soulèvements successifs ne peuvent qu'avoir accentué les pentes sédimentaires appuyées sur le flanc nord du Lubéron et leur instabilité. Des séismes, même de magnitude modérée, ont pu alors déclencher des glissements en masse du sédiment accompagnés de raz de marée relativement localisés et responsables du déplacement et de l'enfouissement quasi-instantané des communautés benthiques. Rien ne s'oppose donc à ce que ce type d'événements

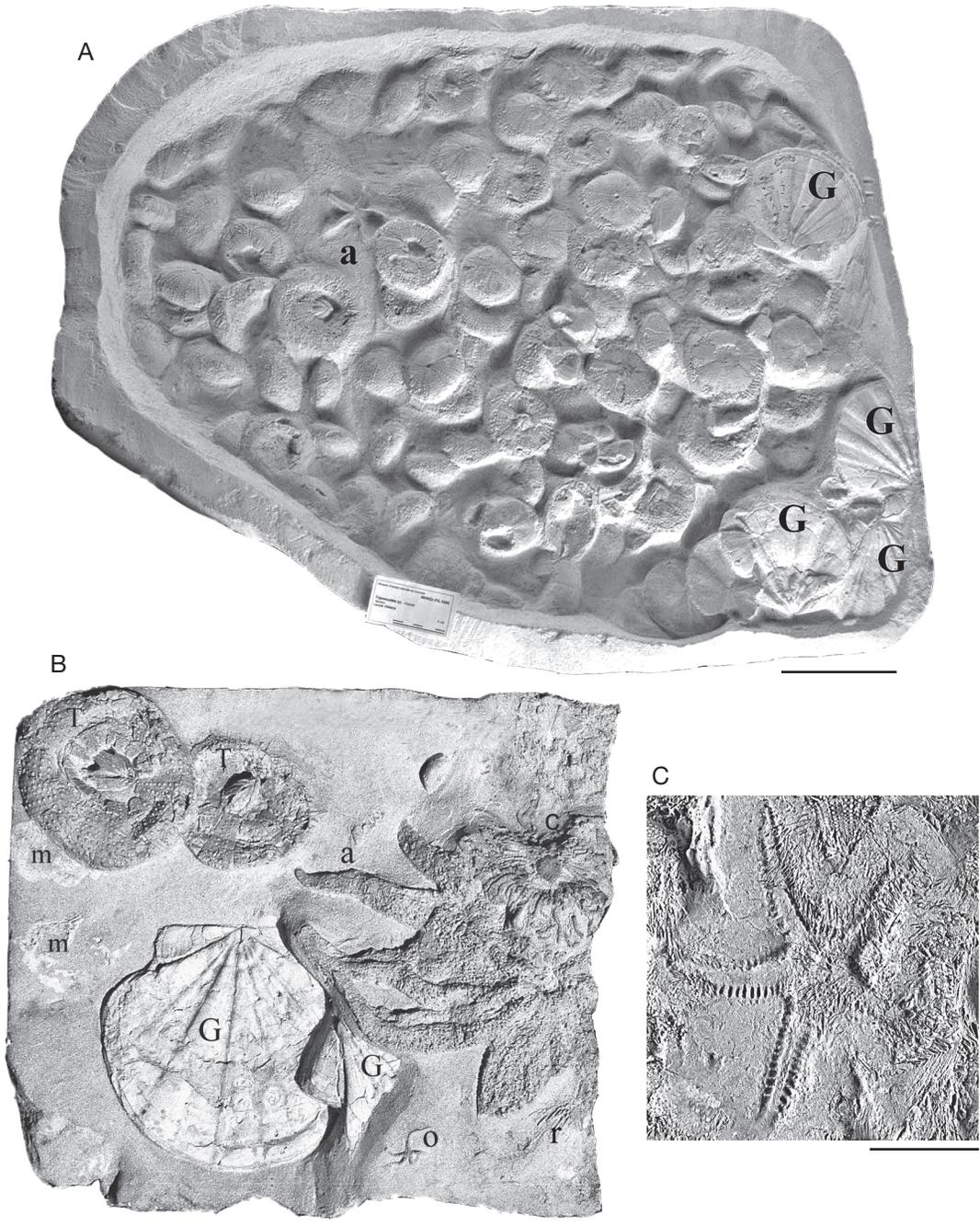


FIG. 9. — Les échinodermes de la carrière Soubeyran : **A**, dalle à *Tripneustes planus* (Agassiz 1840), MHNG, (cliché Balat) ; **a**, *Astropecten* sp. (**G**, *G. restitutus*) ; **B**, petite dalle à échinodermes, coll. Lacombe (cliché Philippe) (**T**, *T. planus* ; **a**, astérides ; **c**, comatule ; **o**, *Ophiocoma* sp. ; **G**, *G. restitutus* (Fontannes, 1884) ; **m**, mélobésiées) ; **C**, *Astropecten* sp., MHNG, (cliché Balat). Échelles : A, 10 cm ; B, C, 5 cm.

se soit produit à plusieurs reprises au cours de la période considérée, ce qui confirmerait la présence présumée de plusieurs niveaux d'accumulation de *Gigantopecten* aux Baquis.

## CONCLUSION

L'existence de plusieurs populations, les unes dominées par l'échinide *T. planus*, les autres par *G. restitutensis*, s'étant succédées dans le temps ne pouvant être écartée, des incertitudes subsistent cependant quant à leur implantation et leur évolution sur le plateau de Lacoste au cours du Burdigalien supérieur. Ces incertitudes concernent notamment leur localisation stratigraphique et l'étendue des aires qu'elles ont occupées.

À la suite de ces morts massives, des apports sporadiques de larves planctoniques provenant du bassin d'Avignon, via le seuil de Coustellet, auraient repeuplé le plateau de Lacoste après chaque événement catastrophique durant tout le Burdigalien supérieur. Ils auraient alors donné naissance à de nouvelles populations qui auraient atteint leur plein développement avant d'être elles-mêmes anéanties. Pour résumer, l'hypothèse proposée est que la mortalité, brusque et massive dont témoignent les taphocénoses exceptionnelles du plateau de Lacoste, aurait pour origine une succession de séismes suivis de raz de marée liés à la surrection polyphasée du Luberon et à l'accentuation des pentes sédimentaires sur son flanc nord au Burdigalien supérieur. Elle ne peut malheureusement, à l'heure actuelle, être testée par une étude sédimentaire détaillée des fronts de taille des carrières en exploitation car ceux-ci ne montrent aucune concentration de fossiles, ce que j'ai pu constater sur les blocs entreposés à La Ménerbienne.

## Remerciements

Mes plus vifs remerciements s'adressent aux conservateurs des différents musées visités, et à leurs collaborateurs, pour leur si sympathique accueil: MHNA (E. Grégut et P. Moulet), MHNB (M. Lemaire et R. M. Philippi), MHNG (A. Fayard, P. Candegabe et C. Durand), MHNO (D. Jam-

mot et F. Chevrier); aux photographes (L. Arthur, MHNB, J. L. Balat, MHNG, J. Camaret, MHNL, C. Camus, MHNO, B. Faye, MNHN) pour la réalisation de nombreux clichés; à Mme Ginoux et au colonel Lacombe des Taillades (Vaucluse), à M. Capdegelle d'Avignon pour la mise à ma disposition de leur matériel; à M. Philippe, conservateur retraité du MHNL (photos, prêt de matériel, travail sur le terrain) mais dont la collaboration n'a pu, malheureusement, être menée à son terme; aux professeurs A. Lauriat - Rage du MNHN, M. Roux dont l'aide m'a été fort précieuse en ce qui concerne les processus de fossilisation des échinodermes et la détermination de certains groupes; à R. P. Carriol pour ses remarques judicieuses concernant les cirripèdes; à Philippe Courville et à un rapporteur anonyme pour leurs critiques et suggestions constructives.

## RÉFÉRENCES

- BARBERA C. & TAVERNIER A. 1989. — Il Miocene del circondario di Basilece (Benevento) significato paleoecologico e paleogeografico. Atti 3<sup>e</sup> simposio di Ecologia et Paleo- ecologia delle comunità bentoniche (Catania, Taormina, 12-16 ottobre, 1985). I. de Geronimo ed. *Società Paleontologica Italica*.
- BESSON D. 2005. — *Architecture du bassin rhodano-provençal miocène (Alpes, SE France). Relations entre déformation, physiographie et sédimentation dans un bassin molassique d'avant-pays*. Thèse de doctorat de l'École des Mines de Paris, 438 p.; annexes, 152 p.
- BONGRAIN M. 1988. — Les *Gigantopecten* (Pectinidae: Bivalvia) du Miocène français: croissance, morphogénèse, paléoécologie et évolution du groupe. *Cahiers de Paléontologie*, CNRS, Paris, 325 p.
- BRAND A. R. 2006. — Scallop ecology: distribution and behaviour, in SHUMWAY S. E. & PARSONS G. J. (eds), *Scallops: Biology, Ecology and Aquaculture. Developments in Aquaculture and Fisheries Science* 35: 651-744.
- BUCUR I. I. & FILIPESCU S. 1994. — Middle Miocene red algae from the Tansylvanian Basin (Romania). *Beiträge zur Paläontologie* 19: 39-47.
- CADDY J. F. 1968. — Underwater observations on scallop (*Placopecten magellanicus*) behaviour and drag efficiency. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 25: 2123-2141.
- CARBONNEL G. 1969. — Les ostracodes du Miocène rhodanien. Systématique, biostratigraphie écologique, paléobiologie. *Documents du Laboratoire géologique de la Faculté des Sciences de Lyon* 32 (2): 229-469.

- CSEPREGHY-MEZNERICS I. 1960. — Pectinidés néogènes de la Hongrie et leur importance biostratigraphique. *Mémoire de la Société géologique de France*, n.s., Paris, 92, 58 p.
- DEMARCO G. 1970. — Étude stratigraphique du Miocène rhodanien. *Mémoires du Bureau de Recherches géologiques et minières* 61, 257 p.
- DEMARCO G. 1984. — Importance des mégafaunes marines benthiques dans l'évolution paléothermique de la Méditerranée au Néogène. *Annales de Géologie des Pays helléniques* 32: 87-95.
- DEMARCO G., GOURINARD Y. & MAGNE J. 1989. — Grade-dation dans le Burdigalien du bassin de Crest (Drôme, moyenne vallée du Rhône): comparaison avec le stratotype rhodanien. *Geobios* 22 (3): 383-386.
- DI GERONIMO I. 1985. — La bionomie benthique appliquée à l'étude des peuplements fossiles de la Méditerranée: contribution des chercheurs italiens. *Téthys* 11 (3-4): 243-248.
- DI GERONIMO I. 1987. — Bionomie des peuplements benthiques des substrats meubles et rocheux plio-quaternaires du Déroit de Messine. *Documents et Travaux de l'IGAL* 11: 143-160.
- DONATO S. V., REINHARDT E. G., BOYCE J. L., ROTHUS R. & VOSMER T. 2008. — Identifying tsunami deposits using bivalve shell taphonomy. *Geology* 36: 199-202.
- ELNER R. W. & JAMIESON G. S. 1979. — Predation on the sea scallop, *Placopecten magellanicus* by the rock crab, *Cancer irroratus*, and the American lobster, *Homarus americanus*. *Journal Fisheries Research Board of Canada* 36: 537-543.
- EVANS J. W. 1969. — Borers in the shell of the sea scallop, *Placopecten magellanicus*. *American Zoologist* 9: 775-782.
- FAIRBRIDGE W. S. 1953. — A population study of the Tasmanian "commercial" scallop, *Notovola meridionalis* (Tate) (Lamellibranchiata, Pectinidae). *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* 4 (1): 1-40.
- FRANKLIN A., PICKETT G. D., HOLME N. A. & BARRATT R. L. 1980. — Surveying stocks of scallops *Pecten maximus* and queens *Chlamys opercularis* with underwater television. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 60: 181-192.
- GERMAIN C., LIOUVILLE M., DE BOUCHONY P., ROCH E. & DEMARCO G. 1966. — Carte géologique au 1/50 000<sup>e</sup>, n° 967, feuille de Cavaillon. Bureau des Recherches géologiques et minières, Orléans.
- GORKA M. 2002. — The Lower Badenian (Middle Miocene) coral patch reef at Grobie (Southern slopes of the Holy Cross Mountains, Central Poland), its origin development and demise. *Acta Geologica Polonica* 52 (4): 521-534.
- GRALL J., CHAUVAUD L., THOUZEAU G., FIFAS S., GLEMAREC M. & PAULET Y. M. 1996. — Distribution de *Pecten maximus* (L.) et de ses principaux compétiteurs et prédateurs potentiels en rade de Brest. *Comptes-Rendus de l'Académie des Sciences, Sciences de la Vie* 319: 931-937.
- IMAI T. 1980. — *Aquaculture in Shallow Seas. Progress in Shallow Sea Culture*. Part III. A. A. Balkema, Rotterdam, 615 p.
- KOROBKOV I. A. 1950. — [Possibilité de réapparition de caractères ancestraux sur les parties régénérées des coquilles.] *Doklady Akademii Nauk. SSSR* 73 (6): 1079-1082 (en russe, traduction française du Bureau des Recherches géologiques et minières).
- MASSARI F., D'ALESSANDRO A. & DAVAUD E. 2009. — A coquinoïd tsunamite from the Pliocene of Salento (SE Italy). *Sedimentary geology* 221: 7-18.
- MASUDA M. M. & STONE R. P. 2003. — Biological and spatial characteristics of the weathervane scallop *Patinopecten magellanicus* at Chiniak Gully in the Central Gulf of Alaska. *Alaska Fishery Research Bulletin* 10 (2): 104-118.
- MCGLADDERY S. E., BOWER S. M. & GETCHELL R. G. 2006. — Diseases and Parasites of Scallops, in SHUMWAY, S. E. & PARSONS G. J. (eds), *Scallops: Biology, Ecology and Aquaculture. Developments in Aquaculture and Fisheries Science* 35: 595-650.
- MEDCOF J. C. 1949. — Dark-meat and the shell disease of scallops. *Progress Report Atlantic Coastal Stations* 45: 3-6.
- NEBELSICK J. H. & KROH A. 2002. — The stormy path from life to death assemblages: the formation and preservation of mass accumulations of fossil sand dollars. *Palaios* 17: 378-393.
- OLSEN A. M. 1955. — Underwater studies on the Tasmanian commercial scallop, *Notovola meridionalis* (Tate), (Lamellibranchiata: Pectinidae). *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* 6: 392-409.
- PÉRÈS J. M. 1961. — *Océanographie biologique et biologie marine*. Vol. 1. *La vie benthique*. Presses Universitaires de France, Paris, 541 p.
- PÉRÈS J. M. & PICARD J. 1964. — Nouveau manuel de bionomie benthique de la mer Méditerranée. *Travaux de la Station Marine d'Endoume* 31 (47): 1-137.
- PHILIPPE M. 1987. — Le Mont Ventoux et son auréole de terrains miocènes. Les principaux faciès et leur utilisation par l'homme. *Études vauclusiennes*, numéro spécial 3: 21-33.
- PHILIPPE M. 1998. — Les échinides miocènes du bassin du Rhône: révision systématique. *Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire naturelle de Lyon* 36: 3-441.
- PUGA-BERNABÉU Á. & AGUIRRE J. 2011. — Taphonomy of tempestites versus tsunamites: a case study from late Miocene temperate carbonates (Sorbas Basin, SE Spain). *Taphos 2011* (Tübingen, 14th-17th June, 2011), Abstract volume: 71-72.
- ROLDAN-CARILLO L. M., MAEDA-MARTINEZ A. N., MASSO-ROJAS A. & SICARD-GONZALEZ M. T.

2005. — Salinity tolerance and resistance of the Pacific lion's paw scallop (*Nodipecten subnodosus*) and the relationships with species distribution and density in a coastal lagoon. *Journal of Shellfish Research* 24 (2): 353-361.
- ROSSO J. C. 1979. — Mollusques testacés (Macrofaune), in BUROLLET P., CLAREFOND P. & WINNOCK E. (eds), La Mer Pélagienne. *Géologie Méditerranéenne* 6 (1): 143-170.
- SHUMWAY S. E. & PARSONS G. J. 2006. — Scallops: biology, ecology and aquaculture. *Developments in Aquaculture and Fisheries Science* 35: 1460 p.
- TAILLET P. & TROUVEY G. 1992. — Un gîte fossilifère ouvert à tous. *Minéraux et fossiles* 193: 7-12.

*Soumis le 8 septembre 2011 ;  
accepté le 3 septembre 2012 ;  
publié le 27 septembre 2013.*