

INSTITUT DE GEOLOGIE DE L'UNIVERSITE DE FRIBOURG (SUISSE)

**Paléontologie, paléoécologie et évolution des
faciès récifaux de l'Oxfordien Moyen-Supérieur
(Jura suisse et français)**

THESE

présentée à la Faculté des Sciences de l'Université de Fribourg (Suisse)
pour l'obtention du grade de *Doctor rerum naturalium*

Christophe DUPRAZ

de Middel (FR)

Thèse N° 1257

Acceptée par la Faculté des Sciences de l'Université de Fribourg (Suisse)

sur la proposition de:

Prof. André STRASSER, Université de Fribourg (Suisse)

Prof. Jean-Pierre BERGER, Université de Fribourg (Suisse)

Dr. Bernard LATHUILIERE, Université de Nancy (France)

Dr. Gilbert F. CAMOIN, CNRS Aix-en-Provence (France)

Fribourg, le 25 juin 1999



Le Doyen: Prof. Dr. Beat Hirsbrunner



Directeur de thèse: Prof. André Strasser

TABLE DES MATIÈRES

RÉSUMÉ	I
ABSTRACT	III
AVANT-PROPOS	IV

1 - INTRODUCTION

1.1	OBJECTIF ET DEMARCHE	1
1.2	CADRE GÉOGRAPHIQUE	2
1.3	CADRE PALÉOGÉOGRAPHIQUE GÉNÉRAL ET RÉPARTITION RÉCIFALE	2
1.3.1	Distribution des récifs fossiles et actuels	2
1.3.2	Les récifs au Mésozoïque	2
1.3.3	Paléogéographie du Jura Suisse	3
1.4	CADRE STRATIGRAPHIQUE	4
1.5	ENVIRONNEMENTS DE DÉPÔTS	4
1.6	HISTORIQUE	5
1.7	MÉTHODOLOGIE	6

2 - SCLÉRACTINIARES

2.1	REMARQUE PRÉLIMINAIRE SUR LA SYSTÉMATIQUE DES MADRÉPORAIRES	7
2.2	TERMINOLOGIE	7
2.2.1	Le squelette et la microstructure	7
2.2.2	La morphologie	8
2.3	SYSTÉMATIQUE	9
2.3.1	Madrépores mésozoïques	9
2.3.2	Sous-ordre Archaeocaeniina Alloiteau, 1952: petites formes cérioïdes	10
2.3.3	Sous-ordre Amphistraeina Alloiteau, 1952	10
2.3.4	Sous-ordre Stylinina Alloiteau, 1952: petites formes plicoïdes	11
2.3.5	Regroupement des Stylines	13
2.3.6	Sous-ordre Astraeoïna Alloiteau, 1952	13
2.3.7	Sous-ordre Rhipidogrya Roniewicz, 1976	14
2.3.8	Sous-ordre Microsolenina Morycova & Roniewicz, 1995	15
2.3.9	Sous-ordre des Fungiina Duncan, 1884	15
2.3.10	Incertae sedis	16

3 - MICROBOLITE

3.1	INTRODUCTION	17
3.2	DÉFINITIONS	17
3.3	PROCESSUS DE BIOMINÉRALISATION	17
3.3.1	Biominéralisation microbienne	18
3.3.2	Processus "non-microbiens" ou hybrides	22
3.3.3	Formation des micropéloïdes	22
3.4	COMPOSITION ET CLASSIFICATION	22
3.4.1	Type stromatolitique	23
3.4.2	Type thrombolitique	24
3.4.3	Type leiolitique	24

3.4.4	Type de croissance	24
3.5	RÉSULTATS COMPLÉMENTAIRES PAR EDS	25

4 - MICRO-ENCROÛTEURS

4.1	GÉNÉRALITÉS	27
4.2	DESCRIPTION	27
4.2.1	Cyanophyta (Cyanobactéries)	27
4.2.2	Algues	28
4.2.3	Foraminifères	29
4.2.4	Bryozoa	32
4.2.5	Annelida	32
4.2.6	Porifera	33
4.2.7	Incertae cedis	35

5 - MACROFAUNE

5.1	INTRODUCTION	39
5.2	PRINCIPAUX GROUPES	39
5.2.1	Bivalves	39
5.2.2	Gastéropodes	39
5.2.3	Brachiopodes	40
5.2.4	Echinodermes	41

6 - BIOÉROSION

6.1	INTRODUCTION	43
6.2	ÉPILITHOBIONTES	43
6.3	ENDOLITHOBIONTES	43
6.3.1	Gastrochaenolites	44
6.3.2	Entobia	46
6.3.3	Les foraminifères	46

7 - MATRICE SÉDIMENTAIRE

7.1	INTRODUCTION	49
7.2	DÉFINITIONS ET COMPOSITIONS	49
7.2.1	Définitions	49
7.2.2	Éléments figurés inorganiques ("non-skeletal grains")	49
7.2.3	Éléments figurés organiques ("skeletal grains")	51
7.2.4	Micrite	51
7.3	ZONES DE FACIÈS	53
7.4	DIAGÈNESE	53

8 - RÉCIF: ENTITÉ ÉCOLOGIQUE

8.1	INTRODUCTION	55
8.2	DÉFINITION D'UN RÉCIF	55
8.3	POINTS DE COMPARAISON ENTRE RÉCIFS ACTUELS ET JURASSIQUES	55
8.3.1	Actualisme	55

8.3.2	Zonation dans l'Actuel	55
8.3.3	Haute-énergie, barrière	56
8.3.4	Patch-reefs de lagon	56
8.4	PRINCIPES PALÉOÉCOLOGIQUES DE BASE	57
8.4.1	Autoécologie	57
8.4.2	Populations, communautés et associations	58
8.4.3	Organisation de la communauté	59

9 - HAUTES-ROCHES: COUPE DE RÉFÉRENCE

9.1	INTRODUCTION	63
9.2	COUPE GLOBALE DE HAUTES-ROCHES	63
9.2.1	Cadre général	63
9.2.2	Description et interprétations sédimentaires	63
9.2.3	Interprétation en fonction du niveau marin	66
9.3	HAUTES-ROCHES CL(CORAL LEVEL)A	66
9.3.1	Description et interprétation	66
9.3.2	Madrépores	77
9.3.3	Microbolite et Bioérosion	80
9.3.4	Micro-encroûteurs	83
9.3.5	Autres composantes	86
9.3.6	Petite synthèse	87
9.4	HAUTES-ROCHES CL B	88
9.4.1	Description	88
9.4.2	Coraux et encroûtements	88
9.4.3	Evolution des communautés	88

10 - AUTRES COUPES

10.1	PICHOUX	93
10.1.1	Cadres, description et interprétation	93
10.1.2	Pichoux CL	96
10.2	RAINFO	102
10.2.1	Cadres, description et interprétation	102
10.2.2	Rainfo CL	102
10.3	SOUS-LA-JEAN MATTHEY	110
10.3.1	Cadres, description et interprétation	110
10.3.2	Sous-la-Jean Matthey CL	111
10.4	TABEILLON	113
10.4.1	Cadres, description et interprétation	113
10.4.2	Récifs de la Formation de Vellerat et de la Formation de St-Ursanne	113
10.4.3	Tabeillon CL A	113
10.4.4	Tabeillon CL B	120
10.4.5	Petite synthèse sur la coupe de Tabeillon	124
10.5	MOUTIER	125
10.5.1	La coupe générale	125
10.5.2	Comparaison entre Moutier CL A et Hautes-Roches CL A	125
10.6	LA COUPE DE SAVAGNIÈRES	130
10.6.1	Description	130
10.6.2	Savagnières OL	131
10.7	PERTUIS	135
10.7.1	Description	135
10.7.2	Pertuis CL	135
10.8	CHÂTEAUVIEUX-LES-FOSSÉS	139
10.8.1	Châteauvieux CL A	139

10.8.2	Châteauvieux CL B	144
10.8.3	Petite synthèse	146

11 - CORRÉLATION & PALÉOGÉOGRAPHIE

11.1	EVOLUTION GÉNÉRALE DE LA PLATE-FORME OXFORDIENNE	147
11.2	CORRÉLATION SÉQUENTIELLE À HAUTE RÉOLUTION	148
11.2.1	Introduction et principes	148
11.2.2	Découpage séquentiel et corrélations	149
11.2.3	Histoire de l'évolution du niveau marin	151
11.3	PALÉOGÉOGRAPHIE DES PRINCIPAUX ÉVÉNEMENTS RÉCIFIAUX	154
11.3.1	Passage de St-Ursanne à Vorbourg	154
11.3.2	Membre de Günsberg	156
11.3.3	Transgression liée aux Couches de Steinibach	156

12 - PALÉOÉCOLOGIE GÉNÉRALE & MODÈLES

12.1	FACTEURS DE CONTRÔLE: DISCUSSION	157
12.1.1	Quelques modèles existants	157
12.1.2	Facteurs directs	157
12.1.3	Facteurs indirects	160
12.2	DISTRIBUTION DES CORAUX	162
12.2.1	Distribution générale des taxons	163
12.2.2	Particularité de certains taxons	163
12.2.3	Stylinés versus Microsolénidés	164
12.2.4	Evolution théorique en fonction des principaux facteurs	165
12.3	ZONATIONS ET EVOLUTIONS DES ENCROUTEMENTS	167
12.3.1	Distribution en fonction du milieu	167
12.3.2	Zonations et scénarios d'encroûtements	167
12.4	MODELES TROPHIQUES ET SCENARIOS D'ENCROUTEMENT	170
12.4.1	Environnement oligotrophique	170
12.4.2	Environnement oligotrophique à faiblement mésotrophique	171
12.4.3	Environnement faiblement à fortement mésotrophique	172
12.4.4	Environnement fortement mésotrophique à eutrophique fluctuant	173
12.5	EUSTATISME, TECTONIQUE ET CLIMAT	174

13 - QUELQUES EXEMPLES ACTUELS

13.1	CORAUX ET SILICICLASTIQUES (MONKEY RIVER, BELIZE)	177
13.2	ALTERNANCE THROMBOLITIQUE ET STROMATOLITIQUE DE STORR'S LAKE (SAN SALVADOR, BAHAMAS)	179
13.3	TRAVERTIN À PHORMIDIUM ENCRUSTATUM DANS LA SARINE (FRIBOURG, SUISSE)	182

14 - CONCLUSION

14.1	CONCLUSION	185
BIBLIOGRAPHIE		189
PLANCHES ET ANNEXE		

RÉSUMÉ

Durant l'intervalle de temps correspondant à l'Oxfordien moyen-supérieur, la plate-forme relativement plate et étendue qui s'installe dans le Jura suisse est soumise à des apports périodiques massifs de siliciclastiques. Ces conditions fournissent des environnements variés pour la croissance de récifs de corail, comportant en moyenne une grande quantité de microbolite (dépôt microbien benthique). A fin de comprendre les facteurs régissant l'implantation et la croissance de ces récifs, les principaux composants (coraux, microbolite, micro-encroûteurs, bioérodeurs, macrofaune et matrice sédimentaire) ont été analysés et quantifiés de façon relative. Cette méthodologie a permis une étude paléoécologique très détaillée.

La faune corallienne est nettement dominée par les *Microsolénidés*. L'analyse de la distribution environnementale de cette famille, et en particulier du genre *Microsolena*, permet de suggérer qu'elle avait sans doute développé une adaptation au mode de vie hétérotrophe. Elle présente une répartition anti-corrélée avec celle des *Stylinés* (petites formes plocoides à auricules), qui ne semblent être présentes que dans les optima environnementaux. D'autres espèces semblent s'adapter à des milieux de vie difficiles. *Amphiastraea piriformis* s'accommode de substrats meubles et sableux, occasionnellement remobilisés, dans des eaux peu profondes, avec une turbidité élevée. *Clausastraea parva* n'a été observé que dans des faciès exposés aux siliciclastiques avec un développement extrême de thrombolite, indiquant des conditions difficiles.

Les croûtes microbiennes benthiques (microbolite) sont parmi les composantes les plus importantes des récifs de coraux étudiés. Elles montrent des macrostructures thrombolitiques (coagulées), stromatolitiques (laminées) ou encore leiolitiques (sans structure visible), qui se distribuent de manière hétérogène dans les récifs étudiés. Ces trois types peuvent montrer des microstructures péloïdales, denses ou agglutinées. Macroscopiquement et microscopiquement, la microbolite se distribue en général en deux couches. La première, directement en contact avec le substrat (généralement corallien) se compose de

microbolite pauvrement structurée (souvent leiolitique) et d'une bonne diversité de micro-encroûteurs. La deuxième couche, principalement constituée de thrombolite, remplit en partie ou complètement la porosité restante entre les coraux et possède une plus faible diversité de micro-encroûteurs. La croissance de la première couche accompagne le développement du récif de corail et se forme plus ou moins sous les mêmes conditions environnementales. La deuxième couche est le résultat de la migration d'un front d'encroûtement à l'intérieur du récif (sous la surface vivante), remplissant la porosité restante. Les deux couches jouent un rôle important dans la cimentation précoce et l'établissement de relief. L'environnement de dépôt et quelques signes indirects dans les encroûtements (polarité des encroûtements en fonction de la lumière) suggèrent que les cyanobactéries pourraient intervenir dans la formation de la première couche. Des bactéries hétérotrophes, pouvant employer des métabolismes variés, associées à des macromolécules acides fixant du Ca^{2+} dans des biofilms, seraient à l'origine de la formation de thrombolite à l'intérieur du récif. Quand la croissance du récif est ralentie ou stoppée par de mauvaises conditions environnementales, le front de thrombolite peut atteindre la surface du récif et le recouvrir. Il en résulte un dépôt épais de microbolite, qui peut être interprété en terme de crise écologique dans l'évolution du récif.

Différentes associations de ces micro-encroûteurs ont pu être définies, basées principalement sur le mode de nutrition. *Lithocodium aggregatum* (foraminifère) et *Bacinnella irregularis* (cyanobactérie supposée) sont associés, bien qu'ayant une distribution légèrement différente. Ils colonisent les environnements oligotrophiques colonisés par les coraux à symbiotes. *Terebella lapilloides* (annélidés) et *Tubiphytes morronensis* (foraminifère) peuvent s'adapter à des conditions plus difficiles (absence de lumière, mésotrophie), et *Terebella* peut supporter des conditions dysoxiques. Les autres micro-encroûteurs filtreurs (par ex. les bryozoaires du groupe des *Berenicea* et les serpules) vivent dans des conditions mixtes, dans des eaux oxygénées avec une quantité suffisante de nutriments. Les serpules ont souvent un comportement opportuniste.

La mise en place de crises écologiques dans l'évolution du récif peut être précisée par l'étude conjointe de la microbolite, de la bioérosion et des associations de micro-encroûteurs. Il est proposé que l'évolution de chaque récif peut être exprimée en terme d'environnement trophique classé en 5 phases principales: (1) Une phase oligotrophique avec une très faible turbidité d'eau et une excellente oxygénation, impliquant une communauté dominée par les organismes phototrophes ou utilisant des symbioses dépendantes du soleil. (2) Une phase oligotrophique à faiblement mésotrophique, avec une turbidité basse et une bonne oxygénation permettant un mode de nutrition phototrophique. Le système peut être influencé par des apports de nutriments raisonnables, permettant une bonne présence des hétérotrophes, principalement filtreurs. (3) Une phase faiblement mésotrophique où l'accroissement de la turbidité accompagnée par une mauvaise circulation des eaux réduit l'extension de la zone photique et favorise la micro- et la macrofaune benthiques hétérotrophes. La bioérosion par les bivalves augmente. (4) Une phase fortement mésotrophique où les conditions environnementales sont si mauvaises que seulement la microbolite (thrombolite) est produite. (5) Une phase eutrophique, avec un fort apport de matériel terrigène (nutriments, matière organique, argiles) inhibe la formation de carbonates.

Ces phases sont reliées à une fermeture des systèmes lagunaires, qui s'expriment en terme de restriction, mais aussi et principalement de confinement. Une crise écologique à l'intérieur d'un récif suit l'évolution des différentes phases décrites, avec des chemins plus ou moins complets vers l'eutrophie, suivant le développement du lagon.

La corrélation par lithostratigraphie et par la stratigraphie séquentielle à haute résolution a été utilisée. La Formation de St-Ursanne offre des environnements à dominance oligotrophique. La croissance récifale est

contrôlée par une forte production de boue carbonatée, migrant par-dessus les constructions. Les types de coraux, ainsi que la morphologie des encroûtements en sont fortement influencés (formes phacéloïdes et microbolite dendritique). La Formation de Vellerat est caractérisée par une subsidence différentielle entre la partie Est et Ouest de la plate-forme étudiée, ce qui entraîne une distribution inhomogène des siliciclastiques et ainsi une dichotomie dans les environnements de dépôts. La partie Est fournit des environnements oligotrophiques à faiblement mésotrophiques (phase 1 et 2), tandis que la partie Ouest présente des évolutions faiblement mésotrophiques à eutrophiques (phase 2 à 5).

Il est suggéré dans ce travail que les crises de nutrition sont causées par des fluctuations climatiques reliées aux cycles d'insolation, eux-mêmes fonction des variations des cycles orbitaux dans la bande de fréquence de Milankovitch. Ce contrôle climatique s'effectue surtout par des variations de la composante humidité et saisonnalité. Les variations de température ne sont pas exclues, mais impossible à mettre en évidence dans cette étude. Ce contrôle semble aussi s'exercer à plusieurs niveaux de résolution (400 ka, 100 ka, 20 ka). Les fluctuations climatiques et du niveau marin reliées aux cycles de 400 ka et de 100 ka dirigent l'implantation générale et la croissance des constructions sur la plate-forme oxfordienne. Les cycles eustatiques de 20 ka sont interprétés comme pouvant influencer indirectement la croissance des récifs, modifiant la circulation sur la plate-forme, en fermant et en ouvrant les environnements. Des variations climatiques plus locales peuvent être aussi liées à la tectonique, fournissant un potentiel d'érosion et les reliefs nécessaires à l'accélération du cycle de l'eau. Ceci entraîne plus d'apports terrigènes dans la plate-forme. Ces siliciclastiques sont alors répartis (drainés ou accumulés) par les cycles eustatiques à haute fréquence.

ABSTRACT

The goal of this study was to determine the factors controlling the settlement and the growth of the coral-dominated reefs in the Oxfordian of the Swiss Jura Mountains, and to analyse how eustatic, climatic and trophic variations are recorded. These reefs developed on a relatively wide and very shallow sub-tropical platform, influenced by periodic siliciclastic input.

The coral composition is dominated by microsolenid corals. The analysis of the environmental distribution of this family, particularly of the genus *Microsolena*, suggests that it has developed a good adaptation to the heterotrophic mode of life. Its distribution in the patch-reefs is anti-correlated with the stylinid corals, which seem to be present only in the environmental optima. *Amphiastraea piriformis* and *Clausastraea parva* are adapted to harsh environmental conditions.

The microbolites display stromatolitic (laminated), thrombolitic (clotted), and leiolitic (structureless) fabrics. Macroscopic and microscopic study reveals that they commonly occur in two layers. The first one is directly in contact with the substrate and composed of leiolite (locally stromatolite) and a well-diversified micro-encruster fauna; the second one fills the remaining porosity partly or completely with thrombolite and low-diversity micro-encrusters. The growth of the first layer accompanies the growth of the coral reef and thus formed under the same environmental conditions. The second layer is the result of a moving encrustation front filling the remaining porosity (reef micro- and macrocavities) inside the reef, below the living surface. Both layers play an important role in early cementation. Phototrophic cyanobacteria are interpreted to intervene in the formation of the first encrustation zone, whereas heterotrophic bacteria associated to acidic Ca^{2+} -binding biofilms are interpreted as contribute to the thrombolite inside the reef body. When coral growth cannot keep pace with microbolite development, the thrombolite front reaches the surface of the construction and finally covers the reef. The result is a thick layer of thrombolite, which can be interpreted as being related to an ecological crisis in coral-reef evolution. A semi-quantitative analysis of the relative abundance of microbolite types and associated

micro-encrusters permits to better constrain the processes leading to a reef crisis. Four micro-encruster associations can be distinguished, and each follows an evolutionary trend in the studied section: *Terebella-Tubiphytes* dominated, *Serpula-Berenicea* dominated, *Lithocodium* dominated, and *Bacinella* dominated. These trends are interpreted to reflect changes in environmental conditions.

General facies evolution in the section and ecological composition of microbolite, micro-encrusters and bioerosion, in association with the taxonomical study of corals and macrofauna, made it possible to highlight trends in palaeo-environmental evolution, as a function of water turbidity, oxygenation, sedimentation, and nutrient content. Thus, the evolution towards a coral-reef crisis takes place in four main phases: (1) An oligotrophic to low mesotrophic phase when low water turbidity and good oxygenation allow a phototrophic metabolism. This leads to maximum coral diversity and development of light-dependent micro-encrusters. (2) A low-mesotrophic phase when increased turbidity and slack water circulation reduce the photic zone and favor heterotrophic micro- and macrofauna. Bioerosion through bivalves increases. (3) A high-mesotrophic phase when environmental conditions are so bad that only microbolite can be produced. (4) A eutrophic phase when carbonate production is inhibited by high nutrient input and clay flocculation as a result of increased terrestrial run-off.

The confinement inducing trophic evolution is linked to terrigenous run-off, which introduces nutrients and increases water turbidity, alkalinity, and sometimes siliciclastic accumulation. The terrigenous availability is a function of tectonics (responsible for emerged land) and climate (mainly humidity and seasonality components). The heterogeneity (function of platform morphology, water circulation, and sea-level fluctuations) induces variations in space and time of chemical and physical confinement. Thus, using high-resolution sequence stratigraphy and cyclostratigraphy, it can be concluded that reef settlement, growth and crises are controlled by climatic fluctuations, linked to orbital cycles in the Milankovitch frequency band.

AVANT-PROPOS

Au terme de cette période qui restera importante dans ma vie, je tiens à remercier toutes les personnes qui, de près ou de loin, ont rendu ce travail possible.

Durant mes années à l'Institut, j'ai eu la chance de travailler à cheval entre deux spécialités géologiques soeurs que sont la sédimentologie et la paléontologie. Cela m'a permis de rencontrer et de travailler avec deux personnes, André Strasser et Jean-Pierre Berger, qui m'ont apporté énormément de choses, humainement et scientifiquement.

En premier lieu, je voudrais remercier André Strasser, mon directeur de thèse, pour m'avoir donné la possibilité d'effectuer ce travail de recherche. Je le remercie pour la confiance qu'il a mise en moi. Il m'a totalement intégré dans son groupe de recherches, en me laissant une parfaite liberté pour entreprendre mes démarches scientifiques propres. Il m'a appris une certaine façon d'aborder le monde scientifique, faite de rigueur, d'honnêteté et surtout d'enthousiasme, lors de toutes nos discussions et de nos voyages à travers le monde. De plus, il ne manque pas une occasion de m'apporter son soutien et son aide pour ma vie future. J'espère que l'on aura encore l'occasion d'aller déguster ensemble une "key lime pie" en Floride ou une "Damassine" dans les gorges de Moutier. Merci pour tout!

Je tiens à remercier en premier lieu (aussi), Jean-Pierre Berger, dont j'ai été l'assistant pendant toutes ces années. J'ai appris énormément de choses à son contact. Il m'a confirmé que la paléontologie n'était pas cette science poussiéreuse, que l'on présente trop souvent. Le dynamisme et la bonne humeur étaient permanentes lors de cours, des travaux pratiques ou encore de nos excursions en commun. J'ai beaucoup appris (et j'espère retenu) de ses dons d'orateur et de vulgarisateur. Il m'a aidé et encouragé pendant tout ce temps. Je lui souhaite plein de bonheur avec son petit Marc dans les années à venir, et j'espère que nos routes se croiseront à nouveau dans le futur. Merci Jean-Pierre!

Christian Caron, directeur de l'Institut de Géologie, m'a confié un poste d'assistant à l'université pendant la durée de ma thèse et, par ce fait, m'a fourni une très grande liberté de travail et bien entendu, une sécurité matérielle. Son souci de fournir à ses collaborateurs le meilleur matériel et le meilleur environnement de recherche et d'enseignement au sein de l'Institut, a permis de créer une qualité de travail que l'on ne rencontre que rarement dans d'autres universités.

Je remercie Bernard Lathuilière d'avoir pris de son temps pour m'initier au monde difficile et broussailleux, mais non moins fascinant, des coraux fossiles. Par son expérience et son souci de didactisme, il a donné une nouvelle direction à ma recherche en me fournissant d'autres pistes d'investigation dans mon étude paléoécologique. De plus, je le remercie d'avoir bien voulu relire mon manuscrit en tant qu'expert externe.

Je remercie également Gilbert Camoin d'avoir effectué la critique de mon manuscrit dans sa qualité d'expert externe. De plus, en ayant organisé un workshop à Chichilianne, il m'a ouvert d'autres approches dans le domaine des croûtes microbiennes, par ses communications et par la rencontre des plus grands spécialistes de la carbonatogénèse microbienne.

La collaboration avec le groupe de recherches sur les récifs oxfordiens de Stuttgart m'a été d'un appui inestimable dans la poursuite de mes travaux. Je remercie tout particulièrement Reinhold Leinfelder qui m'a accueilli très gentiment en stage dans son université, en me faisant partager ses connaissances sur les récifs oxfordiens. Je remercie également Dieter Schmid pour sa disponibilité à regarder mes types d'encroûtement, Manfred Krautter pour ces nombreuses informations sur les éponges, Martin Nose pour les fructueuses conversations. Je remercie aussi Winfried Werner (Munich) pour les discussions sur le terrain.

Je remercie Michèle Caron qui m’a accueilli dans son bureau pendant les premières années de la thèse. Par sa gentillesse et ses conseils, elle a contribué à me sentir chez moi dans cet Institut.

Bernard Pittet, par son foisonnement permanent d’idées et son dynamisme, m’a permis de pousser mes recherches dans des directions particulières, tout en gardant un esprit critique, mais amical. Merci Bernard et bonne chance!

Je remercie mes co-locataires de “box”, Heiko Hillgärtner et Wolfgang Hug avec qui j’ai passé de très bons moments et qui m’ont beaucoup aidé dans mes recherches par de nombreuses discussions et conseils. Je remercie les collaborateurs de l’Institut qui ont fourni une ambiance de travail que je vais sans doute regretter longtemps: Raymond Plancherel, Regina Hable (bonne chance pour la suite), Joe Plunkett (the crazy Irishman), Hugo Rätzo, Stephan Dall’Agnolo (bonne chance pour ton projet), Jean-Bruno Pasquier (vive Gottéron!) et Nicolas Guscioni (bientôt de retour à Fribourg, j’espère). Je souhaite bon courage et plein succès à Maksim Gjermeni pour la fin de sa thèse et le retour dans son pays natal. Pour les nouveaux, à qui je souhaite bonne chance pour leur thèse, Claude Colombier (courage dans la micrite!), Laurent Picot et Damien Becker alias “Rock et Gravillon” qui vont prendre ma suite dans les collections de l’Institut (soyez pas méchant avec Jean-Pierre), Florence Dapples et Daniel Oswald surfeurs professionnelles au Hohberg (plein succès).

Je ne veux pas oublier les collaborateurs techniques de l’Institut, Daniel Cuennet, Patrick Dietsche et Jean-Paul Bourqui pour la préparation des échantillons (trop gros, je sais...) et les lames minces, ainsi que pour la multitude de services rendus. Françoise Mauroux a toujours été disponible pour les recherches bibliographiques et pour plein d’autres petits services. Je la remercie pour son aide.

Ma reconnaissance va également au Fond National de la Recherche Scientifique (projets N° 20-46625.96) pour son soutien financier.

Beaucoup de choses ont changé dans ma vie depuis le début de ma thèse. Je tiens à remercier ma famille pour le soutien dans ces périodes très difficiles. Ma maman n’a jamais arrêté de m’aider, de m’encourager et de me soutenir à tout moment et je n’aurai jamais assez de mots pour la remercier. J’y associe bien sûr Jean-Jacques, qui m’a toujours donné de bons conseils et qui, je sais, aurait aimé devenir géologue. Je remercie encore ma soeur, Carole, qui m’a aidé moralement et toute sa famille (Yves, Jean-Baptiste et Valentine), ainsi qu’Adrien, Anya et Bénédicte qui ont émigré à Genève. Mon parrain Gabriel Dupraz et ma marraine Lyli Kaufmann m’ont beaucoup aidé depuis de longues années, et c’est aussi grâce à eux que je suis arrivé jusque-là. Finalement, Marie-Eve m’a aidé à remonter la pente et m’a appuyé et poussé à la fin de ma thèse, en passant de nombreuses heures à corriger et critiquer mon travail. Un tout grand merci!

1 - INTRODUCTION

1.1 OBJECTIF ET DEMARCHE

Les récifs de coraux font partie des écosystèmes les plus étudiés au monde. Véritables villes sous-marines, ils présentent une très grande diversité de formes de vie, ainsi qu'un excellent potentiel de conservation et d'enregistrement des données fossiles. Dans l'actuel, ils participent entre autres à la protection des lignes de côtes contre l'érosion marine, à la subsistance des peuples pêcheurs littoraux, à la diversité écologique du milieu marin, et même à la recherche médicale comme source naturelle de médicaments (BIRKELAND, 1997).

Les récifs actuels sont en danger. Un peu partout dans le monde, l'activité humaine accélère le processus de mortalité des colonies par son activité directe de polluants physico-chimiques et indirectement par le réchauffement climatique résultant de l'ère industrielle (e.g. BROWN, 1997; STRASSER, 1997). L'année 1997 fut celle du récif. Un important plan de cartographie de l'état des récifs actuels a été lancé afin d'obtenir un état réel des lieux. L'étude des récifs actuels est une des démarches essentielles à la compréhension et à la prise de mesures de protection.

Les écosystèmes anciens sont aussi d'un grand intérêt. Les récifs fossiles sont bien connus de par leur fonction de réservoir pour les ressources pétrolières. Cependant, le fossile peut et doit nous permettre de placer l'étude en perspective, en nous donnant un des paramètres les plus importants: le temps. La capacité des milieux récifaux à enregistrer les changements de conditions environnementales est énorme. L'étude du passé récent (Pléistocène) est très riche en informations et nous donne certaines clés. Le passé plus lointain peut aussi nous délivrer quelques messages. Bien qu'écologiquement différents, les paramètres de contrôle de croissance ne

devraient pas être éloignés et le temps couvert nous procure une perspective bien plus grande. Pour cela, l'étude des milieux récifaux de l'Oxfordien nous renseigne sur l'écologie et le fonctionnement des écosystèmes anciens ainsi que leur capacité de renouvellement et d'adaptation dans le temps.

L'étude taxinomique détaillée des coraux de l'Oxfordien n'est pas le but direct de ce travail, car elle constituerait un sujet de thèse à part entière. Il s'agit ici d'une étude paléoécologique et, de ce fait, elle se situe à mi-chemin entre plusieurs disciplines. Toutes les approches permettant de mieux comprendre les relations à l'intérieur d'un récif ainsi que les interactions avec son environnement seront intégrées. A cet effet, les paramètres propres à chaque individu (autoécologie) seront étudiés de même que leurs relations avec les autres organismes et leur environnement (synécologie). Finalement, des modèles permettront une meilleure compréhension des facteurs globaux influant directement et indirectement sur l'implantation, la croissance et la mort des récifs.

Dans quels types d'environnement se développent les récifs? Quelle est la nature et la genèse des encroûtements microbiens contenus dans ces récifs? Quel rôle joue la morphologie et le type de substrat sur la croissance des coraux? Quels sont les facteurs contrôlant la morphologie et la formation de relief dans les récifs oxfordiens? Comment s'enregistrent les changements eustatiques, trophiques et climatiques à l'intérieur des récifs? Est-il possible de trouver dans la micro- ou la macrofaune des indicateurs paléoécologiques de ces changements? Quel est le rapport entre "stabilité" et "adaptabilité" dans la dynamique du système? Voilà quelques questions qui se posent dans l'étude des récifs oxfordiens. Cette thèse essaiera, dans la mesure du possible, de donner des réponses à ces nombreuses interrogations.

1.2 CADRE GÉOGRAPHIQUE

Cette étude se situe dans le Jura central suisse dans une zone limitée par les villes de Delémont, Moutier, Bienne et La Chaux-de-Fonds (Fig. 1.1). Dix coupes comprenant en tout neuf constructions à coraux et un niveau à oncoïdes ont été utilisées. Une coupe supplémentaire a été prise dans le Jura français, incluant deux bioconstructions (Fig. 1.1). Les coupes de Savanière, Pertuis, Moutier et Pichoux ont été étudiées sédimentologiquement par PITTET (1996). La coupe de Tabeillon a été introduite dans le diplôme de BÜHLER (1997) et la coupe de Châteauvieux-les-Fossés dans celui de BARD (1999). Ces coupes ont été partiellement rééchantillonnées à titre de contrôle et leurs parties récifales étudiées en détail.

1.3 CADRE PALÉOGÉOGRAPHIQUE GÉNÉRAL ET RÉPARTITION RÉCIFALE

1.3.1 Distribution des récifs fossiles et actuels

Les récifs de coraux actuels se cantonnent dans un espace entre 30°N et 30°S de latitude, dans une zone délimitée par l'isochryme (température de l'eau en hiver) de 20°C de température des océans et préférentiellement sur les marges ouest des grands océans (Fig. 1.2). Cette répartition est en partie due au fait que des températures élevées abaissent le

en nutriments (système oligotrophique) (HUBBARD, 1997). Un stress trop important (température trop élevée, trop forte salinité, irradiation solaire, polluants) entraîne le développement de nombreuses maladies comme par exemple le "bleaching", qui est l'expulsion des zooxanthelles hors du polype (BROWN, 1997).

La répartition des récifs sur le globe a varié au cours des temps géologiques (FLÜGEL et al., 1996). Au Jurassique supérieur, des récifs se situaient certainement au-delà de la ligne de 30° de paléolatitudes (Fig. 1.3). Bien que biaisée par l'étude plus importante des récifs européens, la paléolatitudes moyenne a varié sans cesse depuis le Carbonifère où elle était d'environ 10° S pour atteindre un maximum de 25° au Jurassique supérieur (Fig. 1.4).

1.3.2 Les récifs au Mésozoïque

Le Mésozoïque fut le témoin de la "modernisation" des récifs. Après "l'âge des bactéries" du Protérozoïque, les récifs du Primaire étaient principalement constitués de tabulés et de stromatopores en alternance avec des passages stromatolitiques rythmés par les extinctions (Fig. 1.5). L'évolution des récifs au Mésozoïque suit une histoire en trois parties (STANLEY, 1988): (1) après l'extinction massive de la fin du Permien, la production carbonatée ne reprend qu'à partir du Trias moyen avec les faunes

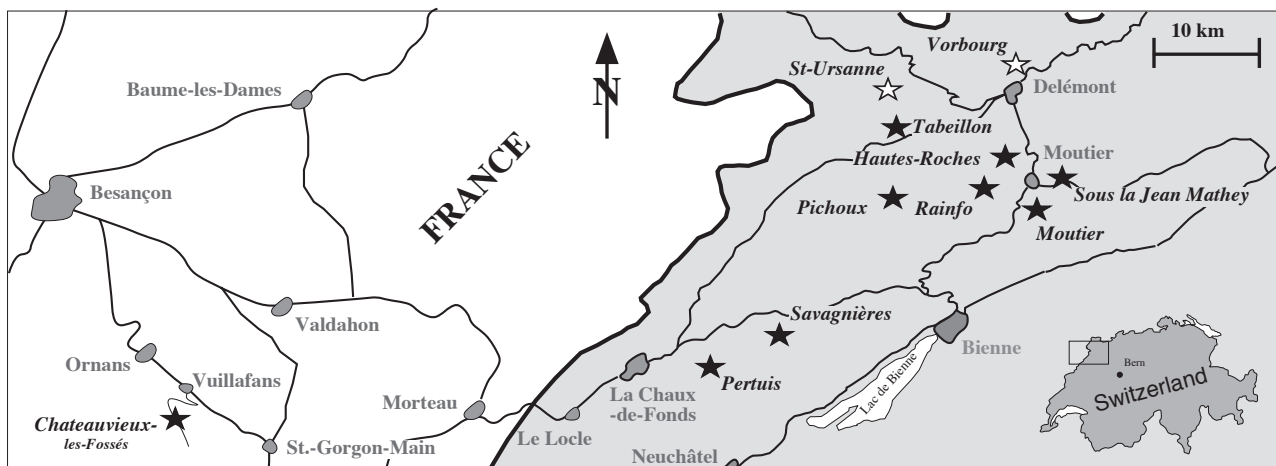


Fig. 1.1: Location map of the studied sections (★ not studied in detail)

point de saturation de l'eau en carbonate dissout (HCO_3^- et CO_3^{2-}), favorisant la précipitation de carbonate (HALLOCK, 1997). En plus de la température de l'eau (entre 18°C et 25°C), les conditions générales pour la présence de coraux sont une bonne circulation de l'eau (oxygénation suffisante et drainage des particules diminuant la clarté de l'eau), une salinité normale (environ 35‰) ainsi qu'une eau pauvre

"reliques" ("holdover" *sensu* STANLEY) du Permien. Ces faunes sont principalement constituées par des *Tubiphytes*, des calcisponges, des bryozoaires et des algues calcaires. (2) Une petite extinction au début du Trias supérieur à pour effet de bouleverser la faune. Il en résulte une première explosion des coraux constructeurs (scléractiniaires), liée à l'apparition des premières formes à symbiotes (Fig. 1.5).

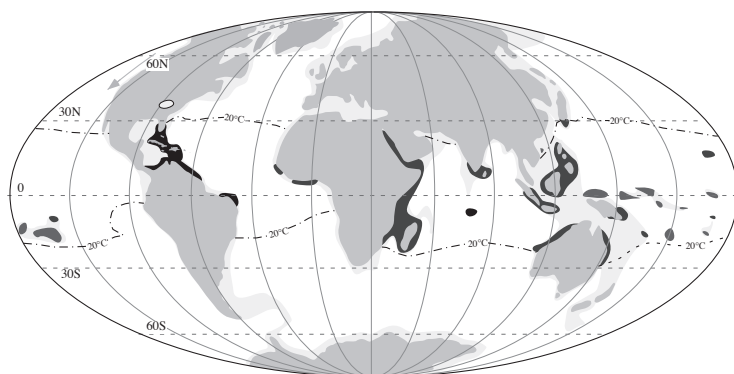
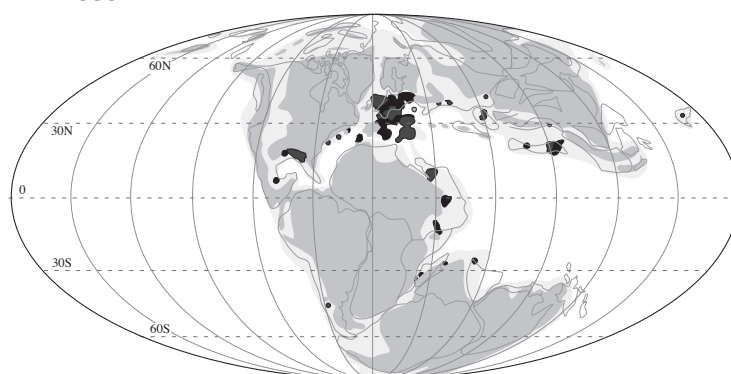


Fig. 1.2: Distribution map of present coral reefs (data from Flügel et al., 1996 and Hallock, 1997)

Present



Upper Oxfordian

Fig. 1.3: Distribution map of upper Jurassic reefs (data from Flügel et al., 1996)

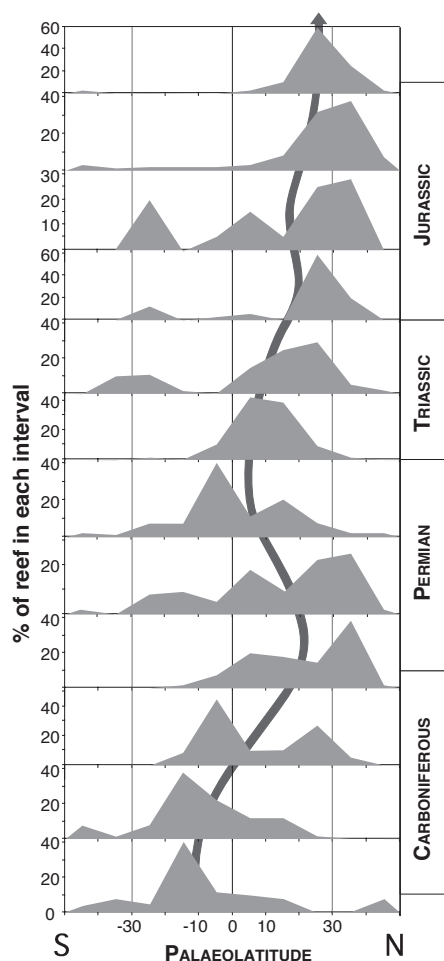


Fig. 1.4: Migration of the average palaeolatitude of reefs through geological time (data from Flügel et al., 1996)

Une autre extinction décime les milieux récifaux à la fin du Trias et il s'en suit une nouvelle période sans récifs. (3) La production carbonatée reprend au début du Jurassique (Pliensbachien) avec des communautés composées de framestone à dominance de coraux et d'algues. Suite à une autre extinction à la fin du Jurassique, les principales niches écologiques qu'utilisaient les coraux ont été colonisées par les rudistes, ceci étant peut-être lié aux températures excessives qui sévissaient sur les plates-formes à cette époque.

Les atolls et îles volcaniques situés dans la Panthalassa (ancêtre du Pacifique actuel) semblent avoir joué un rôle de refuge pour les espèces " survivantes " durant les principales crises qui décimèrent les récifs (BEAUVAIS & STANLEY, 1994; STANLEY, 1988). La migration de certaines espèces a été observée, utilisant pour cela le corridor hispanique, connectant l'Ouest de la Téthys avec le " Pacifique " (Fig. 1.6).

1.3.3 Paléogéographie du Jura Suisse

Durant l'Oxfordien, la marge nord de la Téthys Ligure en extension était occupée par une plate-forme carbonatée qui s'étendait de l'Aquitaine à la Bohème (ZIEGLER, 1988). Le domaine jurassien en faisait partie, formant une zone de transition entre la plate-forme et les dépôts pélagiques de bassin (Fig. 1.6). Le Nord du Jura suisse était représenté par une plate-forme peu profonde accommodant une sédimentation mixte carbonaté-siliciclastique. Plus à

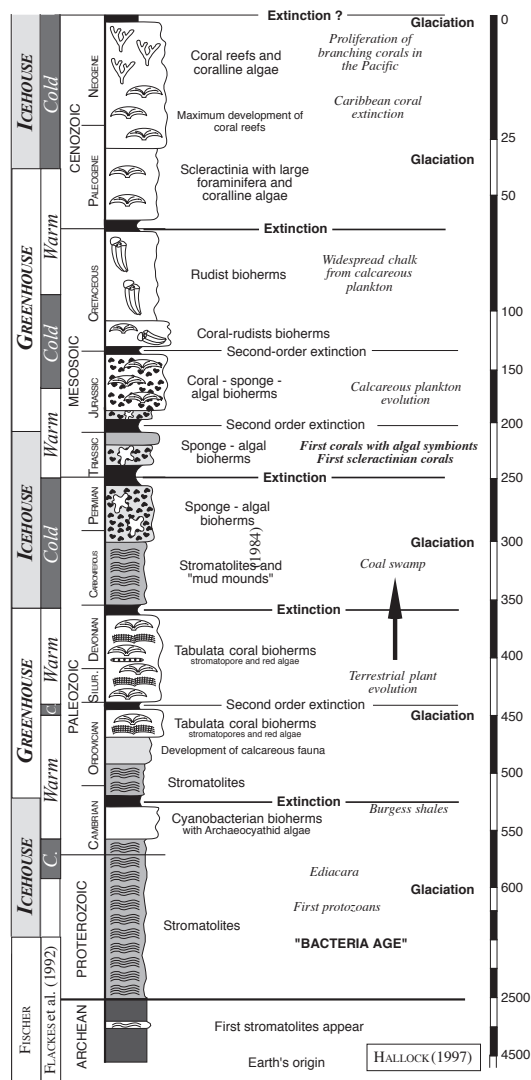


Fig. 1.5: Major reef events on the geological time scale (data from Fischer, 1992; Hallock, 1997).

l'Est et au Sud, elle passait progressivement à un bassin intra-plate-forme selon un modèle de rampe s'ouvrant sur le domaine ultrahelvétique (Leinfelder et al., 1994).

1.4 CADRE STRATIGRAPHIQUE

La paléogéographie du nord-ouest du Jura suisse est caractérisée par une sédimentation de plate-forme carbonatée soumise à des apports terrigènes périodiques. Ces changements de régime sédimentaire produisent de grandes variations de faciès latérales et verticales. La biostratigraphie a été établie par GYGI (Fischer & GYGI, 1989; GYGI, 1969, 1990, 1995; GYGI & Persoz, 1986). La nomenclature utilisée est celle de GYGI & Persoz (1986) en y ajoutant les modifications de GYGI (1995).

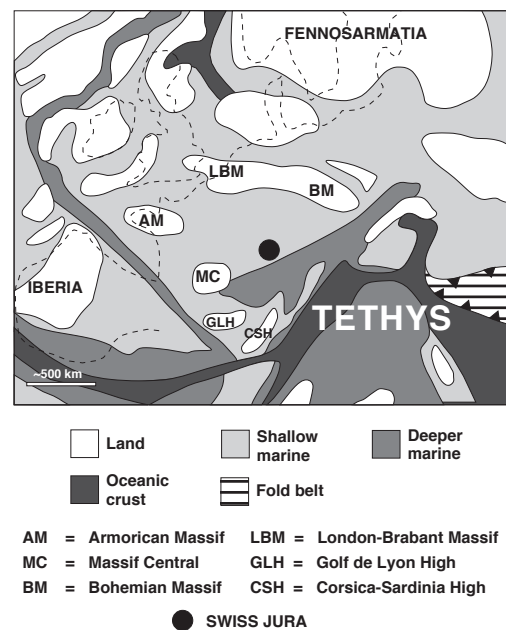


Fig. 1.6: Palaeogeographical map of the northern Tethys

L'intervalle de temps englobant les coupes récifales étudiées correspond aux sous-zones d'ammonites allant de *Parandieri* à la fin d'*Hypsolum*. Cet intervalle a fait l'objet d'une étude de stratigraphie séquentielle et de cyclostratigraphie très fine, permettant la comparaison temporelle des différentes coupes et constructions récifales (Pittet, 1996). Outre le cadre temporel, ce travail nous donnera une meilleure compréhension de l'impact tectonique, climatique et eustatique sur la sédimentation de la région. Les constructions récifales et oncoïdes étudiés proviennent principalement de la partie supérieure de la Formation de St-Ursanne et de la majeure partie de la Formation de Vellerat.

1.5 ENVIRONNEMENTS DE DÉPÔTS

La Formation de Vellerat constituera le noyau de l'étude, car cette période est caractérisée par une plate-forme peu profonde soumise à de nombreux apports terrigènes et à de fréquentes émergences. Des morphologies lagunaires variables en découlent, accompagnées par des systèmes de courants complexes, ainsi que des changements fréquents de conditions écologiques. Les environnements de dépôts pour la croissance de coraux sont ainsi très variés. Les constructions de la Formation de Vellerat seront généralement plus petites et présenteront un faciès plus sombre que celles contenues dans la Formation de St-Ursanne qui est dépourvue de siliciclastiques.

1.6 HISTORIQUE

L'étude des récifs de coraux fossiles a donné lieu à un grand nombre de publications (FLÜGEL & FLÜGEL-KAHLER, 1992; LÖSER et al., 1994).

Pour ce qui est plus spécialement lié à l'étude de la région, nous pouvons citer les ouvrages initiaux de THURMANN (1851), de GREPPIN (1867, 1870) ainsi que de HEER (1865). Les écrits de KOPY (1881 à 1889, 1894) sur la monographie des polypiers jurassiques de la Suisse sont incontournables. Dans les travaux suivants, nous pouvons citer BEAUVAIS (1963) dans l'Argovien et surtout PÜMPIN (1965) qui est ciblé sur St-Ursanne. Pour un bon historique plus spécifique sur la région de Delémont, il est conseillé de regarder WANNIER & PANCHAUD (1977). Dans les titres plus récents, on peut citer GEISTER (1984) et BERSET (1986).

Pour les aides à la taxinomie, on peut se référer entre autres aux travaux de ALLOITEAU (1948, 1952, 1957, 1960), BEAUVAIS (1964, 1976, 1994), ERRENST (1990), GEISTER & LATHUILIÈRE (1991), MORYCOWA & RONIEWICZ (1995), RONIEWICZ (1966, 1975, 1976, 1979), RONIEWICZ & RONIEWICZ (1971) et WELLS (1956). D'autres ouvrages donnent des précisions importantes sur le mode de fonctionnement et la structure du squelette

de certains polypiers (GILL, 1967, 1971, 1982; GILL & SANTANTONIO, 1995; SCHLICHTER, 1992) ainsi que des regroupements morphologiques qui seront utilisés dans ce travail (GILL, 1977). Une meilleure compréhension de l'évolution ontogénétique et morphologique liée à la détermination d'espèce est fournie par les travaux de LATHUILIÈRE (1984, 1988, 1989, 1996a, 1996b) et PANDEY & LATHUILIÈRE (1997). Le répertoire objectif des coraux jurassiques (LATHUILIÈRE, 1989) est un outil indispensable pour se retrouver dans les synonymies et autres problèmes taxinomiques.

Peu d'études paléocéologiques détaillées sont à signaler sur le terrain étudié (DUPRAZ, 1994; PITTET & DUPRAZ, 1994; PITTET et al., 1995; STRASSER et al., 1996). Un très grand travail a été effectué par l'école de Stuttgart pour classer et décrire les récifs du Jurassique supérieur et pour comprendre les facteurs contrôlant leur croissance (KEUPP et al., 1990; KRAUTTER, 1997; LEINFELDER et al., 1993a, 1993b, 1994, 1996; LEINFELDER & WERNER, 1993; NOSE, 1995; NOSE & LEINFELDER, 1997; SCHMID, 1995, 1996; SCHMID & LEINFELDER, 1996; WERNER et al., 1994). Enfin, des études plus générales sur la classification et la paléocéologie ont été produites pour la meilleure compréhension des récifs européens du Jurassique supérieur (INSALACO, 1996a, 1996b, 1999; BERTLING & INSALACO, 1998).

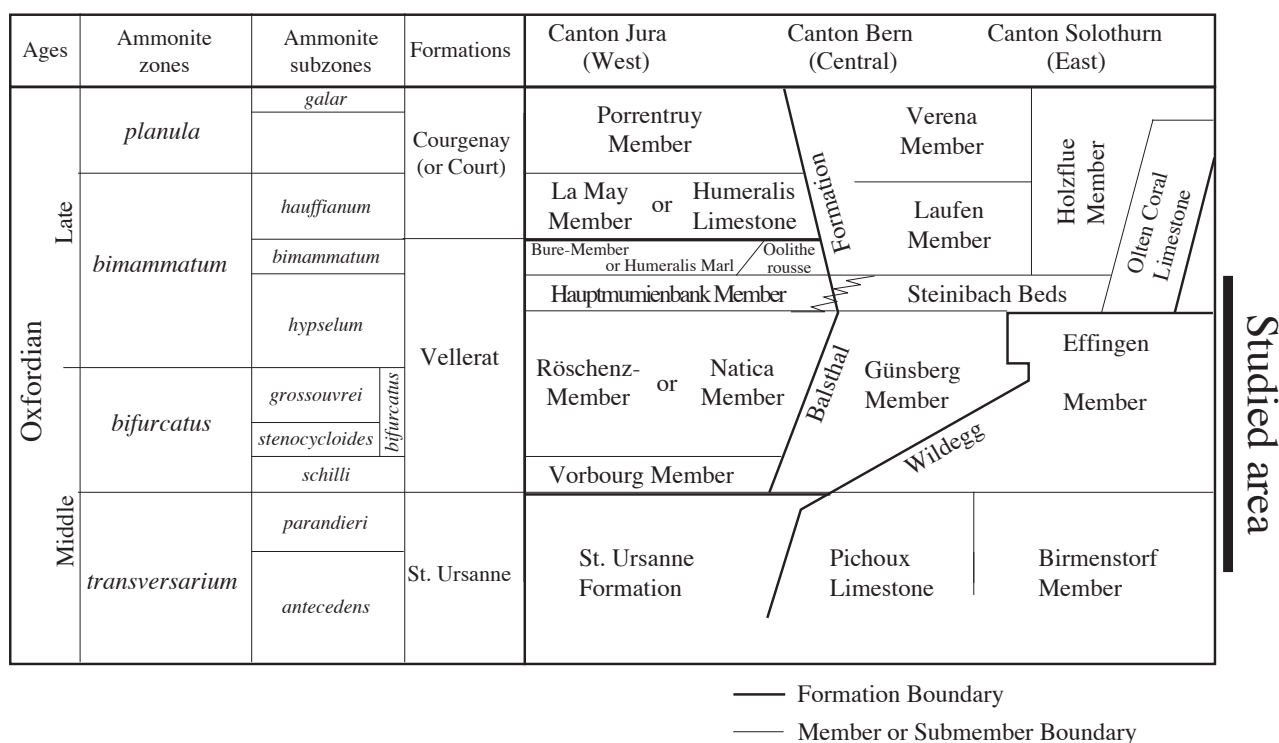


Fig. 1.7: Stratigraphy and biostratigraphy of the Middle to Upper Oxfordian (after GYGI & PERSOZ, 1986; GYGI, 1995)

1.7 MÉTHODOLOGIE

Les études sur les récifs se comptent par milliers. La particularité du travail présentée ici réside dans sa méthodologie. Le but n'est pas de prendre le plus de récifs possibles, d'en faire une classification générale et de l'inscrire dans la stratigraphie de l'Oxfordien. Tout en gardant la mise en perspective stratigraphique des récifs étudiés, il est important de ramener la résolution de l'étude écologique à celle utilisée par la biologie dans l'actuel. C'est ainsi qu'il sera possible de reconstruire l'histoire d'un seul corail, de la construction qui le contient, de l'environnement de dépôt et finalement de l'ensemble des récifs contenus dans l'aire géographique et la période de temps étudiée. Le travail de stratigraphie séquentielle et de cyclostratigraphie de PITTET (1996) nous permettra de caler ces différentes constructions les unes par rapport aux autres. Ce dernier travail est lui-même rendu possible par un important travail biostratigraphique (FISCHER & GYGI, 1989; GYGI, 1969, 1990, 1995; GYGI & PERSOZ, 1986). Dans l'optique de cette étude paléoécologique détaillée, près de 900 échantillons ont été prélevés dans les récifs présentés. En guise d'exemple, 250 échantillons ont été pris dans le premier récif de Hautes-Roches sur une longueur de 18 mètres. Cela inclue bien entendu un échantillonnage latéral pour se rendre compte des variations. Tous les échantillons ont été polis, laqués ou encore attaqués à l'acide afin de les observer au binoculaire. Les abondances relatives ont été estimées pour les différentes formes de thrombolite, les micro-encroûteurs, la bioérosion et les particules de la matrice sont classées sur une échelle de 1 à 5 (sur les tranches pour la microbolite et la bioérosion; sur lame mince pour les micro-encroûteurs). Dans les échantillons importants, deux à trois lames minces ont été effectuées pour un contrôle de la variabilité latérale. Les log-dessins qui vont être présentés sont une compilation des données de terrain et des observations microscopiques.

Des cartes de distribution des abondances relatives des éléments jugés importants ont été établies par ordinateur. Le programme de cartographie (DeltaGraph® 4.0) n'étant pas parfaitement calibré pour la géologie, il peut introduire certains artefacts. L'intérêt de la méthode est de jeter un regard neutre sur les constructions, sans interprétation préalable. Dans la même optique, des courbes d'abondance relative des éléments précités ont été construites par "moving average" de 10 échantillons, avec un pas de 5 échantillons. L'échantillonnage étant régulier, il peut être considéré comme représentatif pour des surfaces comparables. Des courbes dérivées indiquent la pente de la droite aux différents points donnés, et donc le taux de changement dans la composition. Elles permettent de mettre en évidence des mises en place différenciées des éléments du récif. Le microscope électronique à balayage (MEB) et l'analyse par spectromètre à énergie dispersive (EDS) ont été utilisés pour identifier les structures et les compositions chimiques des encroûtements. Des courbes et des cartes de distribution d'éléments chimiques ont été produites. La cathodoluminescence a été employée pour l'étude de certains organismes.

Le thèse suivra un plan particulier. Tout d'abord, les éléments définissant les faciès récifaux (coraux, microbolite, micro-encroûteurs, etc.) seront introduits hors contexte. Des références aux coupes étudiées seront effectuées. Cette démarche permet de préciser les constituants qui seront par la suite utilisés pour la description écologique des coupes dans les chapitres 9 et 10. Ces deux chapitres établiront des évolutions et des associations avec les systèmes sédimentaires. Finalement, des modèles paléoécologiques seront présentés.

2 - SCLÉRACTINIAIRES

Les chapitres 2 à 7 vont passer en revue les principaux éléments constitutifs des faciès récifaux étudiés. Ils sont subdivisés artificiellement en chapitres selon les différentes parties d'un récif sensu lato, c'est-à-dire : les coraux, les croûtes d'origine microbienne (microbolite), les micro-encroûteurs, les autres faunes associées, la bioérosion et la matrice sédimentaire. Tous ces points ne seront pas traités avec le même détail, car l'accent a été mis sur certains éléments choisis, comme les encroûtements et les coraux.

2.1 REMARQUE PRÉLIMINAIRE SUR LA SYSTÉMATIQUE DES MADRÉPORAIRES

Les coraux constituent souvent l'armature des constructions. Leur capacité à enregistrer les variations de leur environnement dans leurs diversités morphologiques et génériques en fait un élément écologique essentiel. Le but de cette étude n'est pas de préciser la taxinomie des coraux du Jurassique supérieur du Jura suisse. Cependant, la connaissance des genres rencontrés est nécessaire pour une étude paléoécologique complète. De plus, certains regroupements semblent avoir une grande signification environnementale (voir chapitre 12).

Une étude écologique pointue imposerait une détermination spécifique des taxons. Dans ce travail, le genre a été pris comme unité de base. Le problème est que celui-ci n'a été introduit dans la classification binomiale linnéenne que pour regrouper des espèces. La démarche ainsi utilisée va à contre sens. Elle peut cependant être légitimée par le fait que le genre est souvent défini sur des caractéristiques qualitatives (présence ou absence de critères) et l'espèce sur des données quantitatives (mesures diverses). Cette façon de procéder entraîne l'explosion du nombre d'espèces et une définition bien souvent nébuleuse du genre (e.g. LATHUILIÈRE, 1988, 1989a, 1990, 1996). Un travail bibliographique est alors une quête sans fin dans laquelle contradiction côtoie souvent imprécision. La sûreté de détermination des espèces ne passe que par une étude détaillée des populations et l'élaboration statistique de variabilité à l'intérieur de l'espèce. Cette démarche induit inmanquablement la mise en évidence d'innombrables synonymies. Cette tâche colossale demande beaucoup

de temps. Pour cette raison, la détermination binomiale linnéenne a été utilisée seulement dans de rares cas où le taxon a été décrit dans la même région et où tous les critères principaux ont été comparés, ceci n'écarterait pas la possibilité d'une mauvaise diagnose originelle du taxon.

2.2 TERMINOLOGIE

La diagnose des madréporaires repose sur l'étude de leur morphologie générale du polypierite (exosquelette calcaire de la colonie), sur l'organisation de leurs polypiers, sur l'ornementation du squelette et sur la microstructure (arrangement des fibres). La figure 2.1 présente différents éléments composant le squelette calcaire d'un madréporaire et la figure 2.2 montre leurs organisations en colonie.

2.2.1 Le squelette et la microstructure

Les trabécules sont les "piliers" qui construisent les septes (Fig. 2.1). Ils seraient composés de sclérodermites qui représentent les briques élémentaires du sept. Celles-ci sont composées d'un centre de calcification entouré de calcite (aragonite à l'origine) fibreuse. Elles forment ce que l'on appelle la microstructure. Très tôt dans ce siècle et de façon plus aiguë dans les études plus récentes, la microstructure du squelette a été intégrée afin de déterminer les grands groupes jusqu'à l'espèce. Sauf exception (e.g. Plate 1/10, 1/12 et 3/6), les coraux étudiés ne présentent que de pâles vestiges de ces microstructures, résultant d'une recristallisation très intense. Beaucoup de déterminations sont donc souvent approximatives. La perforation des septes, la grosseur indirecte des trabécules ainsi que leur ornementation sont parfois visibles en moule, même recristallisé. Selon qu'ils sont étroitement liés ou espacés, les septes seront compacts ou poreux (Fig. 2.1). Cet élément départage déjà différents groupes dans les madréporaires, par exemple le sous-ordre des Fungiina et des Microsolenina qui regroupent une grande quantité de formes à septes perforés. L'ornementation septale et la structure de la muraille sont autant de clés de diagnose (Fig. 2.1; aussi e.g. ALLOTEAU, 1952, 1957; GILL, 1967, 1977; MOORE et al., 1956; MORYCOWA & RONIEWICZ, 1995).

2.2.2 La morphologie

Les madréporaires se scindent en deux groupes principaux: les solitaires et les coloniaux. Les premiers ne forment pas de récif physique. On en trouve dans les patch-reefs étudiés mais en très faible quantité. La plupart de ces formes ne possède pas de symbiontes (algues unicellulaires contenues dans l'endoderme des polypes, e.g. MULLER-PARKER & D'ELIA, 1997) ce qui leur permet de vivre à de plus grandes profondeurs et dans des eaux troubles.

déjà utilisée pour les foraminifères, intégrant la variation morphologique comme autant de genres différents affiliés à la même espèce. C'est ainsi que *Complexastraea zolleriana* donne dans sa forme phacéloïde *Thecosmilia mg zolleriana* (mg = morphogénre) et *Montlivaltia mg zolleriana* dans sa forme non-récifale (solitaire), et ainsi de suite pour les autres morphogénres. Toutes ces formes proviennent d'une espèce unique mais transgénérique. Ce modèle pourrait se transposer à d'autres familles, comme les *Microsolenidae*, les *Fungiidae* ou encore les *Stylinidae* (LATHUILIÈRE, 1996a, 1996b).

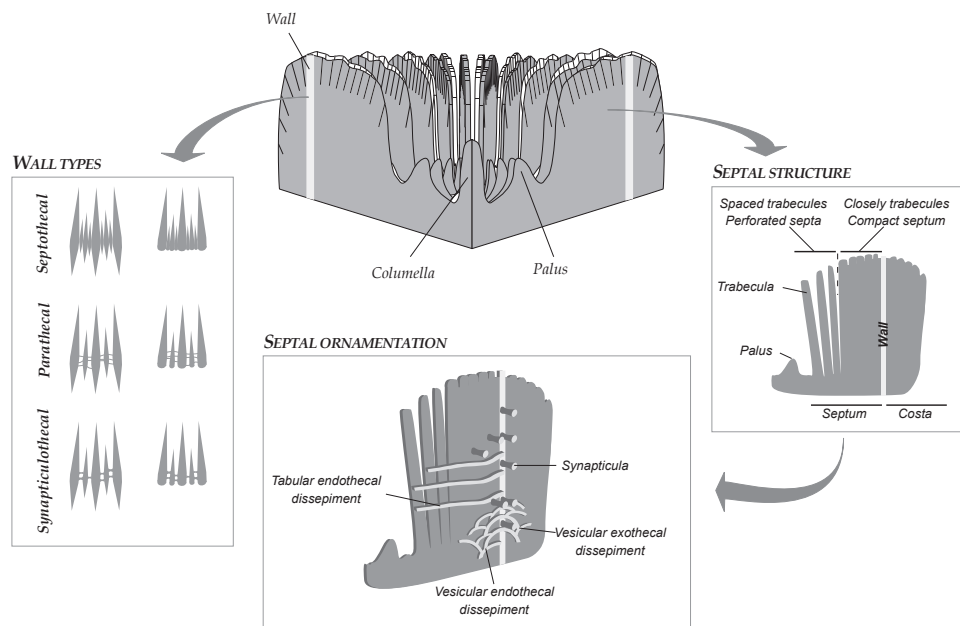


Fig. 2.1: Different structural elements of the corallite (wall types, septal structure, septal ornamentation)

Ces formes libres sont capables de coloniser des substrats meubles et elles possèdent une certaine variabilité de formes en fonction de l'environnement de dépôt (e.g. ALLOITEAU, 1957; ERRENT, 1990). Les formes coloniales peuvent arbitrairement être séparées en deux groupes (Fig. 2.2). Le premier réunit les formes possédant des polypiers non soudés les uns aux autres (phacéloïde ou dendroïde) ou alors formant une série simple libre latéralement (flabelloïde). Le second groupe englobe toutes les autres morphologies formées par des polypiers étroitement liés (Fig. 2.2). Ceux-ci s'organisent selon différents systèmes, selon qu'ils sont reliés par un coenosteum (plocoïde), étroitement liés par leur muraille polygonale (cérioïde), unis pas bourgeonnement intratentaculaire non partitionné (méandroïde) ou enfin sans muraille, relié directement par des septes confluent (thamnastéroïde) (Fig. 2.2). Cette séparation est arbitraire, car il a même été prouvé qu'une seule espèce pouvait être attribuée à plusieurs morphogénres, comme *Complexastraea zolleriana* chez les *Montlivaltiidae* (LATHUILIÈRE, 1996b). Pour cette raison, LATHUILIÈRE propose une nomenclature spectrale

Dans les coupes étudiées, les formes dégagées sont très rares. Certains spécimens peuvent être trouvés dans des environnements marneux et peuvent être raisonnablement déterminés. Cependant, l'échantillonnage se pratique souvent à l'aveugle dans des faciès carbonatés très recristallisés, rendant difficile une première étude morphologique sur le terrain. Il rend aussi difficile une détermination basée sur la structure des calices à la surface de la colonie, où se trouve généralement le plus grand nombre de critères utiles. La plupart des types présentés dans la littérature est photographiée en forme dégagée.

Les formes branchues sont très répandues dans les récifs étudiés. Les morphologies phacéloïdes rencontrées sont le résultat d'une adaptation à des milieux particuliers contrôlés principalement par la sédimentation (cf. chap. 12). Cette observation est en accord avec les informations tirées de la littérature et en particulier de RONEWICZ & RONEWICZ (1971) et RONEWICZ (1975). Les morphologies lamellaires sont fréquentes dans les premiers stades d'implantation des récifs, indiquant des milieux de vie particuliers.

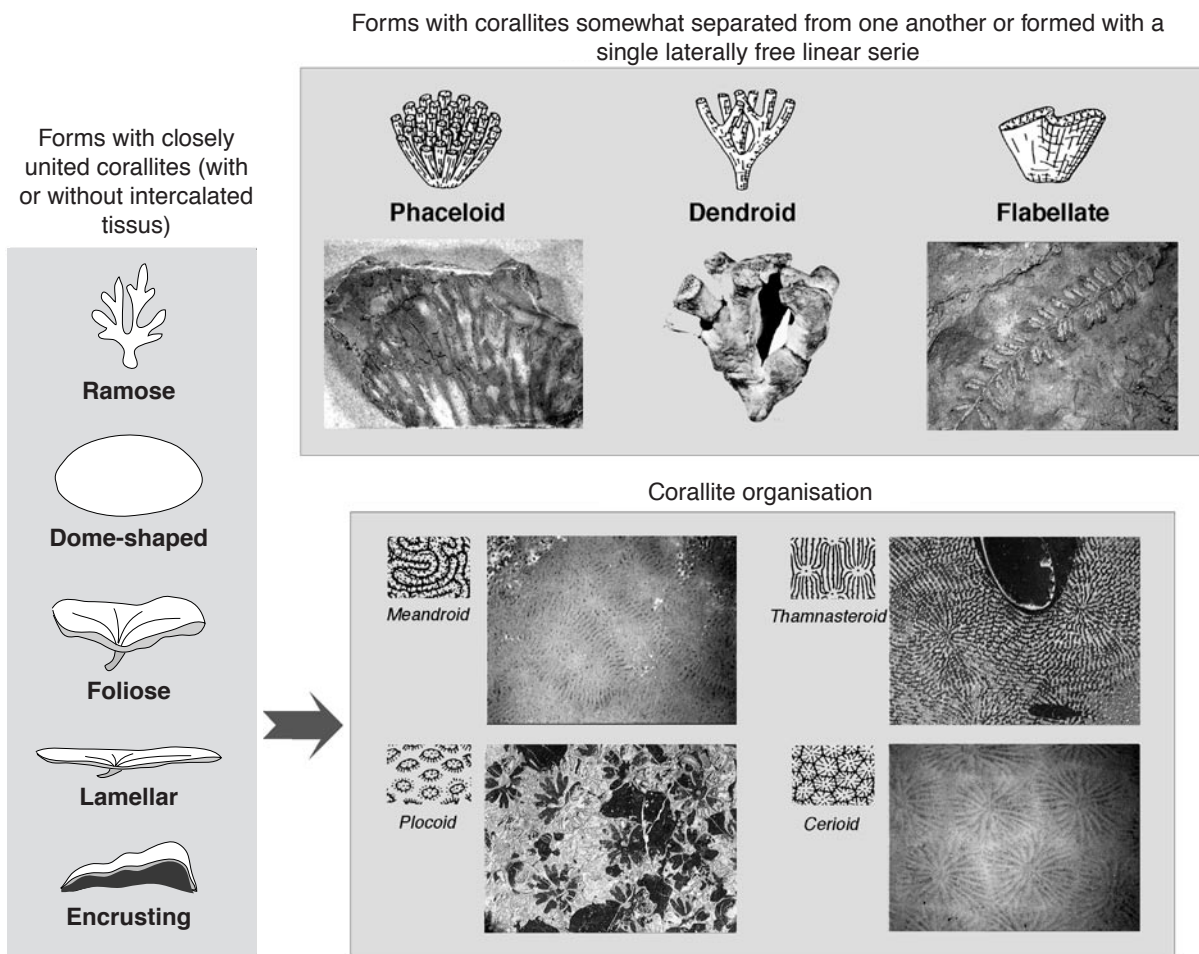


Fig. 2.2: Main coral morphologies and corallite organisations

2.3 SYSTÉMATIQUE

La figure 2.3 nous présente une classification partielle des genres qui ont été reconnus dans le présent travail. Toutes les familles ne vont pas être détaillées, seules les plus importantes seront développées. La systématique s'appuie en grande partie sur les travaux de RONIEWICZ (e.g. 1966, 1975, 1976) basée sur ALLOITEAU (1952), en y ajoutant des compléments d'autres auteurs plus spécifiques à certains groupes.

2.3.1 Madréporaires mésozoïques

Les faunes coralliennes du Jurassique supérieur représentent un stade évolutif intermédiaire entre les formes primitives du Primaire et celles du Cénozoïque et de l'Actuel (RONIEWICZ, 1976). Leur diversité est très grande par rapport aux faunes du Trias (cf. introduction). Elles présentent du reste des formes héritées du Jurassique inférieur avec des morphologies et des microstructures particulières, à côté de familles possédant de grandes ressemblances avec les formes modernes.

Selon STANLEY (1988), les conditions difficiles du Trias après l'extinction massive de la fin du Permien induisent la domination des formes solitaires et phacéloïdes dans les écosystèmes coralliens. Cependant, de nombreux exemples de colonies ayant développées une bonne intégration sont présents dans la littérature (e.g. BHARGAVA & BASSI, 1985; RONIEWICZ, 1989; RONIEWICZ & STANLEY, 1998). Au Jurassique, une augmentation de la diversité des colonies intégrées par bourgeonnement intra-tentaculaire peut être observée. Les morphologies rameuses (Fig. 2.2) à organisation plocioïde, cérioïde, méandroïde et thamnastéroïde se développent (RONIEWICZ, 1976). Elles sont les ancêtres des formes actuelles qui évolueront vers une plus grande porosité de septes (e.g. *Porites*).

Comme l'introduit RONIEWICZ (1976), la plupart des familles du Jurassique ne présentent pas de particularités morphologiques qui permettraient de les différencier nettement des formes modernes (organisation plocioïde, cérioïde et thamnastéroïde, Fig. 2.2). Trois familles se distinguent par leur morphologie particulière: les *Microsolénidés* (longs septes régulièrement perforés)

SUB-ORDER	Family	Genus
ARCHAEOCAENIINA	Actinastraeidae	<i>Allocoenia</i> <i>Stephanastraea</i>
AMPHIASTRAEINA	Amphiastraeidae	<i>Amphiastraea</i> <i>Pleurophyllia</i>
STYLININA	Cyathophoridae	<i>Cyathophora</i>
	Stylinidae	<i>Pseudocoenia</i> <i>Stylosmilia</i> <i>Stylina</i>
	Cladophylliidae	<i>Cladophyllia</i>
	Agatheliidae	<i>Heliocoenia</i> <i>Stylohelina</i>
	Euheliidae	<i>Enallhelina</i>
ASTRAEOINA	Montlivaltiidae	<i>Montlivaltia</i> mg <i>Thecosmilia</i> mg <i>Complexastraea</i> mg <i>Clausastraea</i>
	Isastraeidae	<i>Isastraea</i>
	Placosmiliidae	<i>Placophyllia</i>
	Dermosmiliidae	<i>Dermosmilia</i> <i>Calamophylliopsis</i>
RHIPIDOGYRINA	Rhipidogyridae	<i>Rhipidogyra</i> <i>Aplosmilia</i> <i>Phytogyra</i>
MICROSOLENINA	Microsolenidae	<i>Dermoseris</i> <i>Microsolena</i> <i>Comoseris</i> <i>Dimorpharaea</i>
	Latomeandridae	<i>Latomeandra</i> <i>Dimorphastraea</i> <i>Fungiastraea</i> <i>Latiastraea</i>
FUNGIINA	Haplaraeidae	<i>Meandraraea</i>
	Actinacididae	<i>Actinaraea</i>
	Thamnasteriidae	<i>Thamnasteria</i>
INCERTAE SEDIS		<i>Solenocoenia</i>

Fig. 2.3: Coral genera recognized in the studied sections

qui n'ont pas d'équivalent actuel, les Rhipidogyridés (squelette épais) très modernes dans leur morphologie flabelloïde et méandroïde et les Amphiastraeidés liés par leur morphologie aux polypiers paléozoïques (microstructure fibreuse et non trabéculaire, présence de septes lonsdaléïdes et bourgeonnement parricidal) (RONIEWICZ, 1966).

2.3.2 Sous-ordre Archaeocaeniina ALLOITEAU, 1952: petites formes cérioïdes

Ce sous-ordre englobe les petites formes cérioïdes. De même que les petites formes plocoides posent certains problèmes de détermination (cf. 2.3.4), les critères de reconnaissance des petites formes cérioïdes à septes compacts ne sont pas toujours clairs. La famille des Actinastraeidae, qui est traitée dans ce travail, regroupe entre autres les genres *Actinastraea*, *Stephanastraea*, *Stephanocoenia*, *Allocoenia* et *Enallocoenia*. *Stephanastraea* est placé par ALLOITEAU (1957) dans les Columnastraeidae, mais RONIEWICZ (1976) le place chez les Actinastraeidae principalement à cause de ses trabécules robustes. Elle présente aussi un tableau des principaux éléments constituant les genres précités, que l'on peut aussi trouver chez BEAUVAIS (1964). Le genre *Enallocoenia* se distingue par une muraille parathécale, alors que les genres *Stephanastraea* et *Allocoenia* semblent identiques. RONIEWICZ s'interroge sur la présence de palis pour *Stephanastraea*, bien que la diagnose originelle de THURMANN & ETALLON (1864, cf. ERRENST, 1990) en inclu 2 cycles. RONIEWICZ (1976) nous présente une anastomose relativement forte des septes, avec des systèmes réguliers et irréguliers chez *S. jurassica*. A cause de cela et par l'absence des palis, MORSCH (1996) pense que le taxon décrit par RONIEWICZ (1976) n'appartient pas à *Stephanastraea*.

Dans ce travail, les formes possédant une organisation cérioïdes à sub-thamnastéroïdes avec une muraille fine, des septes compacts fins à anastomoses très développées et sans couronne de palis visible ont été attribués au genre *Stephanastraea* (Plate 1.1). Les formes clairement cérioïdes, avec de rares passages plocoides, à murailles plus épaisses, avec des septes plus "robustes" souvent soudés à la columelle styloforme avec des palis clairs et présentant dans quelques rares cas des bords externes rhopaloïdes (renflé en T), détachés ou soudés au septes seront placés dans le genre *Allocoenia* (Plate 1.2). Le genre *Actinastraea* se distingue par l'absence de palis et par des septes non confluent. Le genre *Stephanocoenia* est donné en synonymie du genre *Allocoenia* (e.g. BEAUVAIS, 1964; ERRENST, 1990; RONIEWICZ, 1976). La figure 2.4 nous présente un exemple de disposition des septes chez un taxon appartenant au genre *Stephanastraea*.

2.3.3 Sous-ordre Amphiastraeina ALLOITEAU, 1952

Ce sous-ordre semble être à cheval entre les formes du Primaire et les formes post-paléozoïques (BEAUVAIS, 1976; ELIASOVÀ, 1975; RONIEWICZ, 1976). Ce sous-ordre comporte deux familles selon ELIASOVÀ, (1975; repris dans RONIEWICZ, 1976). Mais elles ne sont pas pareilles à celle de BEAUVAIS (1976) qui redéfinit le sous-ordre en y présentant (1) les Amphiastraeidae ALLOITEAU, 1952, possédant une

muraille multilamellaire, un marginarium et une gemmation intracalicinale marginale dans les poches du marginarium (bourgeonnement de type “Taschenknospung”) et (2) les Pruvostastraeidae BEAUVAIS, 1970, ayant une muraille unilamellaire et donc pas de marginarium. Les auteurs ne semblent pas être d'accord sur la définition des familles.

Le sous-ordre des Stylinina ALLOITEAU (1952) regroupe entre autre les petites formes plocoides avec des septes en lamelles compactes. Elles furent aussi classées dans le sous-ordre hétérogène et aujourd'hui abandonné des Astrocoeniina (e.g. WELLS 1956). Les familles ont régulièrement évolué au cours des temps. Le sous-ordre des Stylinina regroupe les familles Cyathophoridae

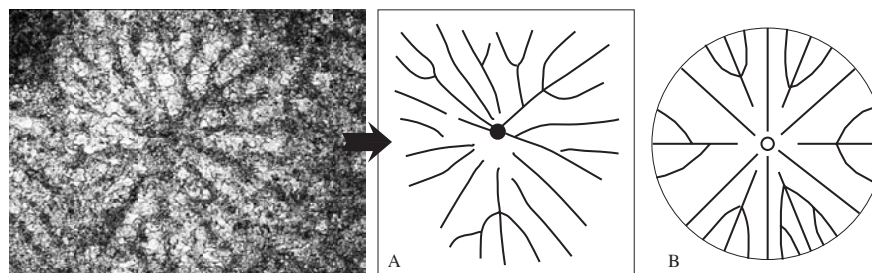


Fig. 2.4: Septal disposition of *Stephanastraea* sp.. A/ Irregular (sample HR91''). B/ Regular (from Roniewicz, 1976).

Seule la famille des Amphiastraeidae est présente dans les coupes étudiées. Outre les caractères décrits plus haut on peut y ajouter des traits qualifiés d'archaïques comme la symétrie bilatérale et des dissépiments lonsdaléoïdes (RONIEWICZ, 1976). Deux genres ont été reconnus dans les récifs étudiés: (1) une forme phacéloïde, *Pleurophyllia trichotoma* (Plate 1/3 et 1/4), l'espèce étant définie principalement sur la taille, et (2) une forme massive cérioïde, *Amphiastraea piriformis* (Plate 1/5 à 1/11). Le premier est reconnaissable par son septe cardinal plus imposant, son marginarium (assez recristallisé) dans lequel on distingue les poches caractéristiques. Le second se remarque par sa structure cérioïde irrégulière, son septe cardinal parfois visible (Plate 1/7), une muraille fine et tranchante et ce qui pourrait être interprété comme des septes lonsdaléoïdes (Plate 1/8 et 1/9). La microstructure est conservée, montrant une ligne claire, plus ou moins épaisse, au milieu des septes (Plate 1/10 et 1/11). *Amphiastraea piriformis* peut-être dominant dans certains contextes turbides avec de possibles remaniements et pouvant coloniser des substrats mous et grossiers (sommet de chenail; cf. coupe Sous-la-Jean Mathey; FÜRSICH et al., 1994).

2.3.4 Sous-ordre Stylinina ALLOITEAU, 1952: petites formes plocoides

Ces formes sont très répandues au Jurassique supérieur. Elles posent de grands problèmes de détermination, car elles présentent une grande variabilité générique et spécifique. Les critères utilisés dans la diagnose sont souvent nébuleux ou peu stables, ce qui rend les distinctions difficiles. Ce paragraphe ne prétendra pas résoudre le problème. Il va plutôt le poser et expliquer la démarche utilisée.

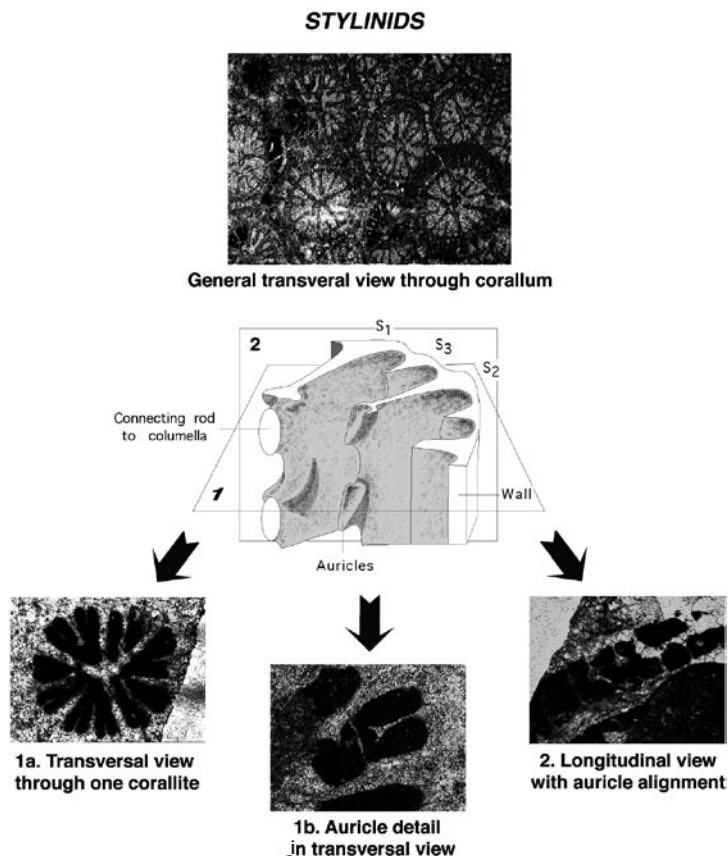
(endothèque tabulaire), Stylinidae, Euheliidae, départagées par leur structure de l'endothèque et de l'épithèque. BEAUVAIS (1975) y ajoute la nouvelle famille des Agatheliidae basée principalement sur la structure et la disposition des éléments radiaires. La situation présentée dans la figure 2.3 n'est donc qu'un instantané destiné à évoluer.

Stylinidae d'ORBIGNY, 1851 et Cyathophoridae VAUGHAN & WELLS, 1943, emend. ALLOITEAU, 1952:

Pseudocoenia, Cyathophora et Cryptocoenia:

Pseudocoenia a été mis pendant longtemps en synonymie avec Stylinina (e.g. WELLS, 1956), mais étant réintroduit par ALLOITEAU (1948). RONIEWICZ (1976) propose de réétudier sa possible synonymie avec Cyathophora et Cryptocoenia. Ces deux genres regroupent en général les formes plocoides ayant des septes peu développés, voire rudimentaires. RONIEWICZ (1976) rapproche Cryptocoenia et Pseudocoenia, ce dernier constituant une forme à septes plus développés. RONIEWICZ (1966) inclut dans la synonymie de *Pseudocoenia*, le genre *Adelocoenia* (e.g. BEAUVAIS, 1964). BARON-SZABO & BERTLING (1995) proposent de garder *Pseudocoenia* malgré le fait qu'il représente un synonyme plus récent d'*Adelocoenia*, principalement car *Pseudocoenia* est bien connu des auteurs tandis qu'*Adelocoenia* n'est que peu utilisé (le matériel type étant perdu). Plus récemment, LÖSER (1998) indique que (1) *Pseudocoenia* est valide, mais que le type montre toutes les caractéristiques du genre *Stylinina*, (2) *Cyathophora* et *Adelocoenia* sont des genres incertains et que (3) *Cryptocoenia* est un genre valide.

Les investigations sur ces genres n'étant pas terminées, le genre *Pseudocoenia sensu* RONIEWICZ (1976) a été utilisé



*Fig. 2.5: Stylinid septal organisation, with details about the auricles.
(central picture modified from GILL, 1977).*

dans ce travail pour les petites formes plocoides à septes compacts développés et dépourvus de columelle (e.g. GEISTER & LATHUILIÈRE, 1991; Plate 1/12). Les formes montrant des septes rudimentaires et une forte endothèque tabulaire seront groupées dans le genre *Cyathophora* (e.g. ERRENST, 1990; Plate 1/13).

Un taxon présente des particularités qui rendent la diagnose difficile (Plate 1/14). Il montre beaucoup de caractéristiques communes au genre *Pseudocoenia*. Cependant, il s'approche aussi du genre *Pseudocoeniopsis* par sa muraille parathécale, ses septes semblant bicunéiformes et son ornementation rhopaloïde des premiers septes, mais en diffère par son absence de columelle pariétale. Les septes d'ordre supérieur présentent des auricules marquées ainsi que des granules sur les faces septales qui n'apparaissent pas dans la description des deux genres. Ceci tendrait à le rapprocher des Stylinidae. Le spécimen étant complètement recristallisé, la microstructure est effacée ce qui ne permet pas de trancher.

***Heliocoenia* et *Stylina*:** Les deux genres se ressemblent beaucoup. Sans une très bonne conservation, il est très difficile de les départager. Le genre *Heliocoenia* (Plate

1/15 et 2/1), qui était préalablement placé dans la famille des Euheliidae (RONIEWICZ, 1976; ERRENST, 1990), a été étudié en détail par BEAUVAIS (1994). Elle le rattache à la famille des Agatheliidae BEAUVAIS, 1975 à cause de la structure de la périthèque et des éléments radiaires. Le travail de BEAUVAIS simplifie nettement le nombre d'espèces qui passe de 35 à 10 en écartant toutes celles basées sur les symétries septales particulières que peut prendre ce genre. Elle propose la possibilité d'un genre presque monospécifique comme chez les *Isastraea* du Bajocien jurassien (LATHUILIÈRE, 1988). Les particularités de ce genre résident selon BEAUVAIS (1994) en sa double muraille, la première parathécale fine et la deuxième septothécale (Plate 2/2). Cependant, il se pourrait que cette double muraille ne soit en vérité qu'un effet de coupe dans deux cycles de croissance successifs, ayant comme conséquence une première coupe dans la muraille du cycle supérieur et une section de la périthèque du cycle inférieur (LATHUILIÈRE, comm. orale). Les trabécules dissociées dans la partie costale donnent à la périthèque un aspect granuleux. Des "épines costales lonsdaléoides" sont visibles sur les lames périthécales en coupe transversale (cf. BEAUVAIS, 1994, p.893, fig. 8). La columelle aplatie est un critère de diagnose chez ALLOITEAU 1948, mais, RONIEWICZ (1976, p.58) présente un *Stylina* sp. à columelle

aplatie. Les caractéristiques de *Stylina* (plate 2/3) semblent être une périthèque costulée, des septes confluent, une endothèque subtabulaire à vésiculeuse et une columelle styloforme (TURNSEK, 1972). De grandes ressemblances persistent entre les différentes diagnoses. Les critères de reconnaissance les plus marquants restent peut-être la “pseudo-double muraille et une périthèque pouvant montrer des lamelles concentriques. Pour les spécimens mal conservés, le nom *Stylina* a été utilisé, faute de conservation de la périthèque.

***Stylosmilia*:** Ce genre représente une morphologie phacéloïde chez les Stylinidae (Plate 2/4). *Aplophyllia* entre dans sa synonymie, tandis que *Proaplophyllia* est une forme ressemblante mais dépourvue de columelle (RONIEWICZ, 1976). Deux groupes d'espèces peuvent être départagés selon qu'ils présentent une symétrie par six ou par huit ou dix.

Cladophylliidae, MORYCOWA & RONIEWICZ, 1990

***Cladophyllia*:** ce genre est proche de *Stylosmilia*, mais en diffère par son bourgeonnement intracalical et son absence de costoseptes (voir MORYCOWA & RONIEWICZ, 1990). *Aplocladophyllia* ressemble à *Cladophyllia*, mais présente des liaisons entre les polypierites (apophyses). Avec la recristallisation des taxons, il est parfois difficile de différencier *Cladophyllia* de *Stylosmilia*.

Agatheliidae BEAUVAIS, 1975 et Euheliidae VAUGHAN & WELLS, 1943:

Selon BEAUVAIS (1975), le genre *Heliocoenia* fait partie de la famille des Agatheliidae (BEAUVAIS, 1994; critère de diagnose: Annexe A, *Stylohelina*). Une autre forme, pouvant être affiliée à cette famille, a été également trouvée dans le récif de Chateaufort-les-Fossés (Plate 2/5 et 2/6). Elle présente une affinité avec le genre *Stylohelina* (cf. annexe A et BEAUVAIS, 1964, 1975). En coupe transversale, elle montre des ressemblances avec les Stylinidae (septes compacts, petites formes plocoides, columelle styloforme, ornementation septale du bord interne rhopaloïde). Cependant, elle possède une périthèque feuilletée et lamellaire très bien marquée avec un bourgeonnement intracalical. La structure de la périthèque (lames périthécales) rappelle beaucoup celle du genre *Bracthelia* introduit par BEAUVAIS (1975). Cependant le diamètre calical du taxon semble trop petit comparé à celui de l'espèce type *Bracthelia collignoni* BEAUVAIS, 1975.

Les Euheliidae sont représentés dans les récifs étudiés par la présence du genre *Enallhelina* (Plate 2/7). Il est proche du genre *Stylosmilia* (Plate 2/4) au niveau des caractéristiques calicinales, mais s'en éloigne par sa morphologie rameuse.

2.3.5 Regroupement des Stylines

GILL (1977) propose de regrouper toutes les formes possédant des septes majeurs soudés à la columelle selon un mode particulier et surtout ayant une caractéristique morphologique au bord interne des septes appelée *auricula*. En effet, une “légère dépression axiale” dans les bords internes des septes secondaires leur donne une structure rhopaloïde en coupe transversale, leur conférant un aspect fourchu (Fig. 2.5). GILL englobe ainsi dans les Stylines les genres *Stylina*, *Heliocoenia*, *Stylosmilia*, *Enallhelina* et *Goniocora*. Il semble que le genre *Allocoenia* possède de temps à autre une telle structure, mais étant dépourvu de columelle, il ne peut entrer dans ce groupe. Il possède une signification paléoécologique importante pour l'interprétation des conditions environnementales de dépôt, cela par sa relative anti-corrélation avec les Microsolénidés (AILLUD & DUPRAZ, 1998; DUPRAZ & STRASSER, 1999; chapitre 12). Pour la mesure de la diversité, les différents genres seront pris en compte. Cependant, des regroupements seront effectués dans l'analyse paléoécologique, et parmi ceux-ci, les Stylines sensu GILL seront souvent utilisées.

2.3.6 Sous-ordre Astraeoïna ALLOTEAU, 1952

Parmi tous les traits caractérisant ce sous-ordre, on peut citer les éléments radiaires compacts ou rarement perforés au bord interne, un bord distal pourvu de dents égales, aiguës et fortes, une ornementation septale très développée, de même qu'une endothèque souvent abondante et vésiculeuse (ALLOTEAU, 1952). Ce sous-ordre comprend de nombreuses familles, dont quatre sont présentes dans les coupes étudiées: Montlivaltiidae, Isastraeidae, Placostomidae et Dermostomidae.

Montlivaltiidae DIETRICH, 1926: Cette famille se différencie principalement par la structure septale (GILL & LAFUSTE, 1971; LAMBELET, 1968) qui est bien résumée par LATHUILIÈRE (1996b; voir aussi annexe A). En ayant étudié des populations de Montlivaltiidae du Bajocien français, LATHUILIÈRE (1996a, 1996b) prouve que les genres jusqu'ici acceptés ne sont que des morphogénères différents d'une même entité spécifique. Il propose d'utiliser la nomenclature spectrale simplifiée introduite par RUGET (1985) sur les Nodosariidés (foraminifères) du Lias, afin de caractériser ces taxons (voir aussi 2.2.2). C'est ainsi que les morphogénères sont régis par des caractères paléoécologiques produisant des formes solitaires (*Montlivaltia*), phacéloïdes (*Thecosmilia*), méandroides (*Latiphyllia*) ou encore massives (*Complexastraea*; Plate 2/8 et 2/9). Cette nomenclature imposant la détermination de l'espèce, il est difficile de l'utiliser telle quelle dans ce travail. Pour cela, seul le terme “mg” sera ajouté après le nom du morphogénère (ex: *Complexastraea* mg sp.). Quand il sera possible, l'espèce y sera adjointe.

Clausastraeidae ALLOITEAU, 1952: Bien qu'ALLOITEAU (1952, 1960) trouve au genre *Clausastraea* des caractères communs aux *Isastraeidae*, mais en raison de caractères particuliers à ce genre il crée une famille monogénérique. Il n'est pas suivi en cela par RONIEWICZ (1976) et ERRENT (1990) qui mettent le genre dans les *Montlivaltiidae*. Un grand flou demeure dans la nature de ces familles (LATHUILLÈRE, 1996b). Le genre *Clausastraea* n'est pas rattaché à un spectre connu et garde donc jusqu'à nouvel ordre son caractère de genre. Son appartenance à la famille des *Montlivaltiidae* n'est pas prouvée. En plus des critères déjà cités pour la famille, il se distingue principalement par son endothèque tabulaire extrêmement développée (Plate 2/10). Elle se compose de vrais planchers, de pseudo-planchers et de dissépiments incomplets (ALLOITEAU, 1960). Ces planchers ont une fonction d'assise sur laquelle s'appuie et s'ancre le polype. Le genre présente une organisation cériode au Jurassique moyen et évolue vers un caractère thamnastéroïde au Crétacé (RONIEWICZ, 1976) par une modification du bourgeonnement d'extra à intra-tentaculaire. Le taxon présenté dans la Plate 2/11 et 2/12 appartient sans doute à l'espèce *C. parva* (Annexe A).

Isastraeidae ALLOITEAU, 1952: Ils sont représentés en grande quantité par le genre *Isastraea* dans les récifs étudiés (Plate 2/13). Les caractéristiques de ce genre ont été définies par PELLETIER (1950) et largement précisées par LATHUILLÈRE (1988). Le genre montre une colonie massive, mais peut évoluer en de rares cas en morphologie phacéloïde (Fig. 2.2) par mort partielle de la colonie (LATHUILLÈRE, 1989a). La muraille peut présenter un aspect en "zigzag" (e.g. RONIEWICZ, 1983). *Isastraea* possède une endothèque très développée (Plate 2/14). ALLOITEAU (1952) incluait le genre *Complexastraea* dans cette famille. Depuis, les auteurs ont tendance à le placer dans la famille des *Montlivaltiidae* (e.g. MORYCOVA, 1974; ERRENT, 1990; LATHUILLÈRE, 1996). Ce genre est souvent entré en synonymie avec *Isastraea* et *Confusastraea*. Les différences avec ce dernier semblent assez claires (ALLOITEAU, 1957; tableau dans LATHUILLÈRE 1981; Annexe A). La comparaison avec *Isastraea* est plus délicate. La structure de la muraille, l'opposition "septes/costo-septes", le type bicunéiforme des septes, le caractère plocioïde de la colonie ne semblent pas être déterminant pour la distinction des deux genres (LATHUILLÈRE, 1988). Les genres *Montlivaltia*, *Isastraea* et *Complexastraea* présentent des torsions dans les septes induisant une symétrie bilatérale (GILL & LAFUSTE, 1977; LATHUILLÈRE, 1996b). Des critères comme l'angle que font les trabécules interceptant un même bord distal (en moyenne de 40° pour *Complexastraea* et 20° pour *Isastraea*) ne sont pas toujours facile à employer et donc ne seront pas utilisés dans ce travail. Ce qui différenciera les deux genres sera plutôt le diamètre des calices qui est plus important pour *Complexastraea*. LATHUILLÈRE (1988) établit une nouvelle synonymie pour les *Isastraeidae*

bajociens en réduisant drastiquement le nombre d'espèce des populations étudiées. Le même travail permettrait de simplifier certainement le nombre d'espèces du Malm. Par exemple, LATHUILLÈRE (1988) suggère que l'espèce type *I. helianthoides* pourrait être mise en synonymie de *I. bernardiana* du Bajocien.

Placosmiliidae ALLOITEAU, 1952: Cette famille est peu représentée dans les coupes. Un taxon ayant une affinité avec le genre *Placophyllia* (Plate 2/15; annexe A) a été observé. La conservation des polypiers n'étant pas très bonne, les critères de diagnose sont difficiles à mettre en évidence.

Dermosmiliidae Koby, 1889: RONIEWICZ (1976) déplace cette famille du sous-ordre des *Fungiina* au sous-ordre des *Astraeoïna* à cause des trabécules minces ornées d'épines latérales et d'une absence de synaptiques. Elle est représentée par deux formes phacéloïdes. Le genre *Callamophylliopsis* (Plate 3/1 et 3/2) est très répandu dans les coupes étudiées. Il est bien reconnaissable par sa morphologie phacéloïde dense, sa columelle pariétale, sa muraille épicoïtale (anneaux épithécaux ou pellicule enveloppant tout le calice), ses granules alternantes sur les faces septales donnant aux septes un aspect "en zigzag" (Plate 3/3). Le genre *Dermosmilia* est présent dans les coupes étudiées (Fig. 3/4).

2.3.7 Sous-ordre Rhipidogyra RONIEWICZ, 1976

Les critères du sous-ordre sont les suivants (RONIEWICZ, 1976): "...costoseptes constitués de minces trabécules ramifiées. Présence de septes apophysaux et de septes ressemblant aux lonsdaléoïdes. Muraille septothécale et para-septothécale.... columelle lamellaire ou rudimentaire, styloforme ou absente. Endothèque et périthèque bien développées, dissépimentales. Bourgeonnement intra et extracalical." Ce sous-ordre ne possède qu'une famille.

Rhipidogyridae Koby, 1905: Cette famille fut placée par ALLOITEAU (1952) chez les *Meandriina* et par BEAUVAIS (1964) chez les *Amphiastreaeina*. Vu la particularité de la microstructure septale avec trabécules ramifiées, neorhipidacanthes (RONIEWICZ, 1976, p.80-81; Annexe A) RONIEWICZ crée un nouveau sous-ordre. Un des principaux critères réside en la grosseur septale pour des éléments radiaires généralement bicunéiformes.

Le genre *Aplosmilia* est présent dans les coupes étudiées. Deux spécimens posent cependant des problèmes de diagnose. Le premier (Plate 3/5) présente plusieurs caractéristiques typiques du genre, comme des costoseptes bicunéiformes épais, quatre cycles d'insertion septale, un diamètre suffisant. Cependant, il montre une périthèque en lamelles successives proche de celle observée chez la

famille des Agathelidae BEAUVAIS (cf. 2.3.4), par exemple chez le genre *Agathelia* (BEAUVAIS, 1975, p.578, fig. 2). Des restes de microstructure particulière sont visibles en lame mince, montrant une ligne blanche zigzagante à ramification, souvent chaotique courant le long de la lame septale en coupe transversale (Plate 3/6). Le deuxième spécimen présente une structure septale épaisse se resserrant près de la muraille dans la partie la plus large de la morphologie bicunéiforme et possède une muraille fine à parathèque dissépinementale (Plate 3/7) comparable à celle décrite pour le genre par BEAUVAIS (1964).

Le genre *Rhipidogyra* n'est pas très éloigné d'*Aplosmilina*. Le premier est un polypier simple en forme de lame courbée flabelloïde et le second montre un polypier phacéloïde aplati à sub-flabéloïde. Le taxon représenté dans la Plate 3/8 ressemble énormément à *Phytogyra magnifica* D'ORBIGNY décrit dans BEAUVAIS (1964, 1976, p. 29 et Planche VII, Fig. 3). Ce genre présente une grande ressemblance avec *Rhipidogyra*; il est du reste présenté par ALLOITEAU (1957) comme "un *Rhipidogyra* à lames très basses et très allongées".

2.3.8 Sous-ordre Microsolenina MORYCOVA & RONIEWICZ, 1995

Ce nouveau sous-ordre a été introduit par ces auteurs sur la base de la diagnose suivante: éléments radiaires composés de costoseptes ou de lame biseptale, denses, formés de trabécules composées et structurellement poreuses. Trabécules avec une striation longitudinale. Les faces septales sont ornementées de pennulae, qui peuvent fusionner par l'intermédiaire de ménianes. Présence de synapticules trabéculaires en bâtonnets. Il est composé des familles Microsolenidae, Latomeandridae, Synastraeidae et Cunnolitidae. MORYCOVA & RONIEWICZ (1995; resp. p. 377, p. 379 et p. 380) ont publié trois tableaux avec les références bibliographiques ayant trait à la microstructure et à l'ornementation des septes de ces quatre familles. Les deux premières sont présentes dans les coupes étudiées. L'accent sera mis particulièrement sur les Microsolenidae à cause de leur importance paléocéologique dans les reconstitutions des environnements de vie.

Microsolenidae Koby, 1890: Cette famille a été élargie par RONIEWICZ (1995). Elle est caractérisée par des formes solitaires ou coloniales à septes fins, régulièrement perforés, anastomosés. Le bord des pennulae est dirigé vers le haut et orné par des dents arrondies (Fig. 2.6). Les synapticules sont abondantes et distribuées régulièrement. La columelle est pariétale ou styliforme. La microstructure a été bien étudiée par GILL (1967, 1982, 1995). La figure 2.6 reprend le dessin de GILL (1967 et 1982) en présentant trois coupes typiques qui introduisent les différents éléments de l'organisation et de l'ornement du squelette. Parmi les nombreux genres décrits dans cette famille, le genre *Microsolena* (Plate 3/9 et 3/10), forme thamnastéroïde, et le genre *Comoseris*

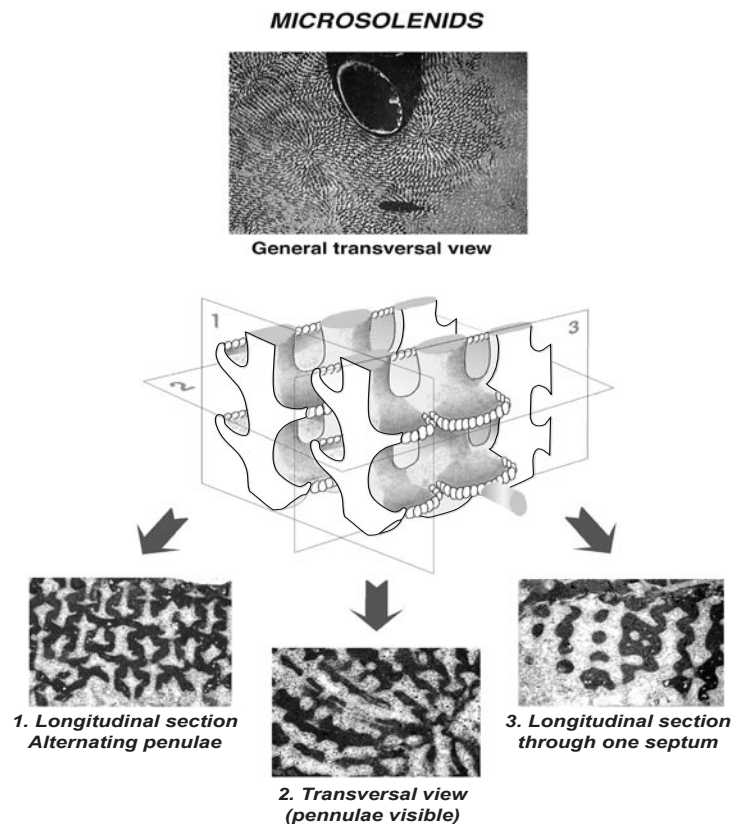
(Plate 3/11 et 3/12), forme méandroïde, ont été trouvés dans les coupes étudiées. Nous pouvons y ajouter le genre *Dimorpharaea* et le genre *Meandraraea*. Le premier ressemble beaucoup à *Microsolena*, mais en diffère par une organisation concentrique des polypiers. Le deuxième est proche de *Comoseris*, mais présente au contraire de celui-ci, des collines droites et tectiformes (e.g. GEISTER & LATHULIÈRE, 1991).

Latomeandridae ALLOITEAU, 1952: Cette famille est aussi élargie par RONIEWICZ (1995). Elle diffère de la famille précédente par des septes plus compacts, souvent régulièrement perforés dans leur partie distale, des synapticules rares et des dissépiments vésiculeux abondants. Les genres reconnus dans les coupes étudiées sont *Latomeandra* (Plate 3/13), *Dimorphastraea* (Plate 3/14), *Fungiastraea* (Plate 3/15) et de possibles *Latiastrea* (Plate 4/1). Pour les définitions de ces genres, le lecteur est prié de se référer à l'annexe A.

2.3.9 Sous-ordre des Fungiina DUNCAN, 1884

Les membres de ce sous-ordre ont les septes "généralement perforés et constitués de trabécules simples ou composées et toujours réunies par des synapticules simples ou coalescentes, associées ou non à des dissépiments" (ALLOITEAU, 1952). RONIEWICZ (1995) discute les familles de ce sous-ordre et en écarte quatre pour les placer dans le nouveau sous-ordre des Microsolenina (cf. 2.3.8). Les autres familles ne présentent pas de structures pennulaires (voir aussi RONIEWICZ, 1983) et montrent plutôt des trabécules avec des granulations dirigées vers l'espace interseptal (vepreculae, JELL 1974). Elles sont à rapprocher des familles du sous-ordre Faviina dont elles sont sans doute issues (RONIEWICZ, 1995). Trois familles sont présentes dans les récifs étudiés.

Thamnasteriidae VAUGHAN & WELLS, emend. ALLOITEAU, 1952: RONIEWICZ (1970) a repris la diagnose de cette famille. On peut la retrouver dans ERRENST (1990). Les principales caractéristiques peuvent être résumées ainsi: septes parfaitement confluent et peu perforés, bord supérieur orné de dents égales, columelle petite et styliforme aplatie, synapticules en couronne dans la région de la muraille, endothèque tabulaire. Le genre *Thamnasteria* (Fig. 4/2) est sans doute présent. En tout cas, l'observation de barre adtrabéculaire (Plate 4/2), de reliques d'endothèque tabulaire (Plate 4/4), et de granules (Plate 4/3) nous indique la présence de la famille dans les coupes étudiées. Le rapport du genre *Thamnasteria* avec le genre *Kobyastrea* a été discuté par RONIEWICZ (1970). Beaucoup d'espèces de *Kobyastrea* entrèrent en synonymie avec *Thamnasteria* et une nouvelle définition du genre a été introduite (*Kobyastrea* RONIEWICZ, 1970). Il est difficile de départager les deux genres dans les taxons trouvés dans les coupes car la conservation est souvent insuffisante. Etant donné qu'il s'agit de genres homomorphiques, ils seront



*Fig. 2.6: Septal organisation of microsolenid corals, with detail about the penulae
(central picture modified from GILL, 1967, 1982)*

groupés dans ce travail sous le nom *Thamnasteria* pour l'étude paléocéologique.

Actinacididae VAUGHAN & WELLS, 1943: Cette famille ressemble passablement à la sous-famille des Meandrophyllinés RONIEWICZ, 1976, qui appartient à la famille des Haplaraeidae VAUGHAN & WELLS (RONIEWICZ, 1976). Cette dernière famille, qui se rapporte au sous-ordre des Fungiina, n'a pas été trouvée dans les coupes étudiées. Elle se dissocie par la nature des éléments radiaires (RONIEWICZ, 1976, p.90). Les Actinacididae se distinguent relativement facilement des Microsolenidae par leur absence de pennulae. Le genre *Actinaraea* semble présent dans les récifs étudiés. Il est principalement caractérisé en coupe transversale par des éléments transversaux subéquidistants et tabuloïdes (e.g. GEISTER & LATHUILIÈRE, 1991; Plate 4/5).

2.3.10 Incertae sedis

***Solenocoenia* RONIEWICZ & GILL, 1976:** Longtemps décrit comme un *Convexastrea*, les caractéristiques et l'historique de ce genre sont publiés en détail dans RONIEWICZ (1976). Il semble que ce genre possède de nombreuses ressemblances avec le genre *Pseudocoenia* (cf. 2.3.4). Il en diffère par la structure de son endothèque qui est tabulaire chez *Pseudocoenia* et constituée de dissépiments allongés contre la muraille et subhorizontaux dans la partie axiale. Cette structure de l'endothèque est proche des Faviidae du sous-ordre des Astreaeina. La diagnose du genre est donnée dans l'annexe A, mais on

3 - MICROBOLITE

3.1 INTRODUCTION

Différentes sortes de croûtes microbiennes existent dans la nature. Elles se développent dans les environnements marins, d'eau douce et dans les zones subaériennes (zones de dessiccation ou dominées par une diagenèse vadose) (RIDING, 1991a). Les croûtes étudiées dans ce travail sont généralement marines, avec parfois des domaines saumâtres supposés. Des exemples complémentaires, échantillonnés dans les flaques hypersalines des Bahamas ou dans la rivière de la Sarine, permettront d'illustrer les différents environnements de dépôts.

Les encroûtements microbiens sont omniprésents dans les récifs oxfordiens étudiés. Ils constituent souvent la plus grande partie des échantillons récoltés, rivalisant de ce fait avec les coraux. Ils font l'objet actuellement d'une grande attention et d'une explosion bibliographique conjointe, attendue que l'on en découvre maintenant dans tous les domaines d'études. Ce qui avant était interprété comme précipitation chimique abiotique, commence à montrer de sérieux signes d'activité organique, comme par exemple dans les "mud mounds" (e.g. BOSENSE & BRIDGES, 1995; CAMOIN, 1995; CAMOIN & MAURIN, 1988; PRATT, 1995), la formation de certains péloïdes et micropéloïdes (CHAFETZ, 1986; CHAFETZ & BUCZYNSKI, 1992; SCHUMANN-KINDEL et al., 1997), environnements extrêmes d'hyperacidité et de hautes températures (e.g. STETTER, 1996, 1997). L'activité microbienne intervient dans la formation d'ooïdes (e.g. CASTANIER ET AL., 1989; MITTERER, 1971; REITNER et al. 1997; SUESS & FÜTTERER, 1972; voir aussi STRASSER, 1986) et même dans la précipitation de minéraux où les types de bactéries semblent même induire la formation de tels ou tels types de cristaux (e.g. FREYTET & VERRECCHIA, 1998; PERTHUISOT et al., 1997). Des travaux sur l'Actuel proposent que certaines macromolécules subordonnées à des structures de biofilms induisent la précipitation de carbonate et conduisant par leur agencement chimique à la précipitation des différentes formes de carbonate (voir 3.3.2). Des communautés microbiennes sont responsables de la conservation exceptionnelle des faunes d'Ediacara (Vendien), produisant une "enveloppe" protectrice

autour des organismes mous (GEHLING, 1999). L'activité microbienne aurait été à l'origine d'un style de vie "non-actualiste" dans les premières manifestations de vie complexes sur la planète. Ainsi, des tapis microbiens auraient permis l'installation et la stabilisation des premières formes de vie très étranges du Protérozoïque ("mat encrusters"), en scellant la surface du sédiment meuble des fonds marins, la protégeant de l'érosion (SEILACHER, 1999).

3.2 DEFINITIONS

BURNE & MOORE (1987) introduisent le terme microbialite pour les dépôts organosédimentaires formés par piégeage ou liaison de particules détritiques (parfois associés à une précipitation). Cependant, RIDING (1991a) propose le terme de "microbolite" à la place de "microbialite" pour tous les dépôts benthiques d'origine microbienne. Il argumente ce changement principalement pour des raisons linguistiques et aussi parce que cette définition est trop proche de celle que l'on utilise pour les stromatolites (e.g. MONTY, 1981; RIDING, 1991a). On peut ajouter que pour le géologue non spécialiste en carbonate microbien, le terme de microbialite est souvent synonyme de tapis microbien se situant dans la zone intertidale. Pour toutes ces raisons, le terme microbolite sera utilisé dans ce travail.

3.3 PROCESSUS DE BIOMINÉRALISATION

Les processus de biominéralisation sont divers. Ils peuvent être regroupés en processus passifs et actifs (ou encore directs et indirects). Chez le premier, un organisme contribue par une activité métabolique à la modification du milieu induisant une précipitation. Dans le second, une molécule ou un organisme contrôle la croissance de cristaux en produisant un nucléus qui générera tel ou tel minéral. La frontière entre ces deux processus n'est pas nette et les auteurs ne sont pas toujours d'accord entre eux.

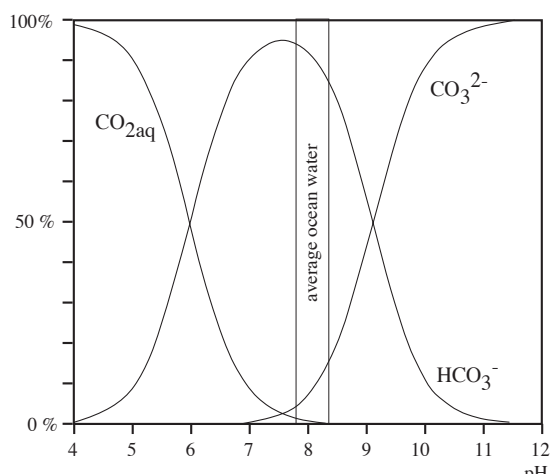


Fig. 3.1: Distribution in water of the different inorganic carbon forms, expressed in terms of pH (modified from NEUMEIER, 1998)

Le principal facteur contrôlant la précipitation de carbonate est la saturation de CaCO_3 dans un micro-environnement. Elle peut être augmentée par accroissement de la concentration de Ca^{2+} et/ou de CO_3^{2-} . Ce dernier est, avec le $\text{CO}_{2\text{aq}}$ et le HCO_3^- , l'une des formes de carbonate inorganique dissout (CID). La répartition de ces formes dans l'eau de mer se fait en fonction du pH. La concentration de CO_3^{2-} dans l'eau de mer est relativement faible sous des valeurs de pH équivalent au milieu marin, le carbonate dissout se trouvant préférentiellement sous la forme de HCO_3^- (NEUMEIER, 1998). Cependant, le pourcentage de CO_3^{2-} augmente très rapidement avec l'accroissement du pH (Fig. 3.1). Une augmentation du pH de quelques dixièmes entraîne un doublement de la concentration en CO_3^{2-} . Les oxydes de métaux alcalins tels que le sodium (Na) ou le potassium (K) sont basiques (e.g. GILL, 1989, p. 202). Une augmentation de l'alcalinité a donc pour effet l'accroissement de la concentration de CO_3^{2-} . Ainsi, tous les processus ayant comme résultat une alcalinisation du milieu liée à une augmentation de pH peut entraîner une précipitation de carbonate. Durant l'érosion des dépôts continentaux, les métaux alcalins, très solubles par nature, sont parmi les premiers à être lessivés (GILL, 1989). L'apport important dans un lagon marin de siliciclastiques, produit de l'érosion de sol riche en feldspaths, augmente l'alcalinité du milieu et peut favoriser de manière générale la précipitation de carbonates (KRUMBEIN & SWART, 1983; NEUWEILER, 1993; NEUWEILER et al., 1996). Certains métabolismes microbiens sont responsables de l'augmentation micro-localisée de l'alcalinité et donc entraînent la précipitation indirecte de carbonates. D'autres processus biochimiques qui ne font pas intervenir des bactéries sont à l'origine de précipitation directe de carbonate benthique dans des environnements particuliers. Les points suivants vont rapidement passer en revue ces processus microbiens et non-microbiens.

3.3.1 Biominéralisation microbienne

Sous le terme microbien, on englobe l'ensemble des organismes de taille microscopique comme les algues, les champignons, les virus et les bactéries. Il est prouvé que les algues eukaryotiques entrent dans la composition de certains stromatolites actuels comme ceux de Shark Bay (RIDING, 1997), mais ils ne semblent participer qu'en faible proportion à la production des formes fossiles. De plus, la photosynthèse qui pourrait être à l'origine de précipitation de carbonate (voir plus bas) est contrebalancée par la respiration (CASTANIER et al., 1997). Certains champignons produisent du carbonate (e.g. VERRECCHIA et al., 1990), bien qu'ils soient plus souvent présentés comme des bioérodeurs (e.g. SCHNEIDER, 1977). Jusqu'à nouvel avis, les virus ne participent pas à la biominéralisation.

Il est maintenant établi que les bactéries induisent la précipitation de carbonate à travers des métabolismes extrêmement variés (e.g. BERNER, 1971; CHAFETZ, 1986; CHAFETZ & BUCZYNSKI, 1992; CHAFETZ et al., 1998; CASTANIER, 1987; CASTANIER et al., 1989, 1997; EHRLICH, 1996; KRUMBEIN, 1974; NEUMEIER, 1998; SCHULTZE-LAM, 1996). Cette production est considérable si l'on pense déjà aux énormes falaises constituées de stromatolites précambriens qui sont à l'origine de l'oxygène gazeux sur terre (e.g. BRACK & RAULIN, 1991; EHRLICH, 1996; LOCQUIN, 1987).

Prokaryotes (Bacteria):

- Rigid wall
- Diam. 1-2 μ
- Photosynthesis:
 - non-oxygenic (sulfur bacteria)
 - Oxygenic (cyanobacteria)
 - None (most bacteria)
- Move by simple rotation of the flagella

Protists (eukaryotes):

- Fungi:**
 - Rigid wall
 - Diameter greater than prokaryotes
 - No photosynthesis
- Algae:**
 - Rigid wall
 - Cell size greater than prokaryotes
 - Oxygenic photosynthesis
 - Many large, multicellular, plantlike forms
- Protozoa:**
 - Flexible cell membrane
 - No photosynthesis

Fig. 3.2: Classification of single cell organisms

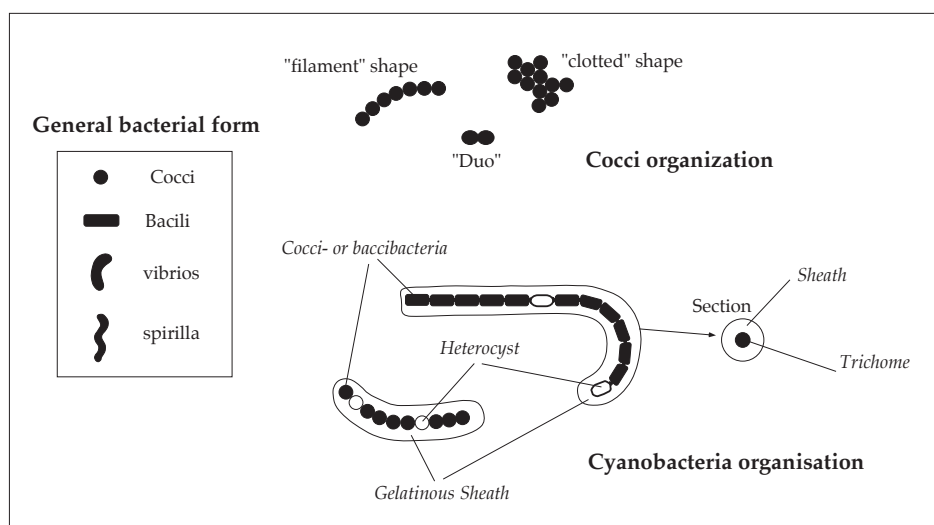


Fig. 3.3: Morphology of bacteria and cyanobacteria

Les bactéries

Il n'est pas lieu ici de rentrer trop en détail dans la composition et la classification des bactéries, mais certaines informations sont intéressantes pour la compréhension des futurs environnements de dépôts et pour les interprétations paléocéologiques déduites de l'écologie des formes actuelles. Les bactéries sont des organismes unicellulaires prokaryotiques (Fig. 3.2) utilisant de multiples métabolismes pour obtenir leur énergie. Elles présentent quatre principales formes: cocci (sphériques), bacilli (formes en bâtonnet), vibrios (courbées,) et spirilla (ondulées) (Fig. 3.3; e.g. DAVIS et al., 1990, p.21). Deux principaux groupes de bactéries existent: les Archaea (ou archaebactéries) et les eubactéries. Ces deux groupes se distinguent principalement par une composition différente de la membrane plasmique et des lipides spécifiques (EHRlich, 1996; PURVES et al., 1994). Dans la phylogénie des bactéries basée sur l'horloge moléculaire ("16s rRNA universal analysis"), les Archaea sont les formes les plus primitives (STETTER, 1997; MARTI & ERNST, 1998, chap. 3). Ce groupe se distingue par une colonisation des milieux extrêmes (hyperthermophile, hyperacidophile) en obtenant leur énergie par l'oxydation et la réduction du soufre ou des nitrates (STETTER, 1996, 1997). C'est ainsi que l'on peut trouver des bactéries vivant à des températures entre -20°C° et 113°C° (avec un record à 121°C° sous certaines conditions expérimentales) et sous des pH allant de 1.5 à 13 avec des salinités de 0 à 300‰. Elles vivent même à des profondeurs insoupçonnées entre 50 et 100 m dans des failles ouvertes de socles cristallins en utilisant divers métabolismes comme la réduction du fer, des sulfates ou produisant encore de l'acétate ou du méthane (PEDERSEN, 1997; PEDERSEN et al., 1996, 1997a, 1997b).

Métabolisme lié à la carbonatogénèse

Pour vivre, les bactéries ont besoin d'eau, d'une source d'énergie et d'une source de carbone. L'énergie peut provenir du soleil ou de l'oxydation ou la réduction de composés chimiques, le carbone du CO₂ ou de composés organiques. Ainsi, les bactéries peuvent être regroupées dans quatre catégories de métabolismes: les photoautotrophes, les photohétérotrophes, les chimioautotrophes, les chimiohétérotrophes (Cf. Glossaire). Chaque catégorie comporte des organismes potentiellement capables de précipiter indirectement du carbonate. Voici les principaux mécanismes (Fig.3.4):

- En général, la consommation de CO₂ a pour effet une alcalinisation du milieu (KRUMBEIN & SWART, 1983) et tout ce qui enlève du CO₂ d'un système peut, sous des conditions appropriées, entraîner une minéralisation. Les organismes photoautotrophes se procurent leur énergie par photosynthèse qui consomme du CO₂ et entraîne une précipitation de carbonate (e.g. PENTECOST & RIDING, 1986; PENTECOST & BAULD, 1988; VERRECCHIA et al., 1995). Cette minéralisation a lieu chez les cyanobactéries (Fig. 3.3) par biominéralisation de leur enveloppe (RIDING, 1991; MERZ, 1992). La photosynthèse a lieu dans le trichome (Fig. 3.3) et conduit à une alcalinisation et un gradient de pH dans l'enveloppe (ou gaine) de la cyanobactérie (VERRECCHIA et al., 1995). La vitesse de diffusion, à travers la gaine ou la paroi de la bactérie, des éléments produits par le métabolisme est un facteur important (MERZ & ZANKL, 1993; SCHULTZE-LAM et al., 1996). MERZ-PREISS (1997) propose que dans un milieu super-

saturé en carbonate, la précipitation se ferait à l'extérieur du filament cyanobactérien entraînant la fossilisation de tubes calcitiques, tandis qu'une saturation normale favorise une imprégnation de la gaine par diffusion, suscitant la formation de microcristaux à l'intérieur de l'organisme.

Les cyanobactéries effectuent la photosynthèse à l'aide de la chlorophylle-A et produisent de l' O_2 . D'autres bactéries photosynthétiques, comme les bactéries sulfureuses, utilisent de la bactériochlorophylle comme "capteur" d'énergie solaire (Fig. 3.2 et 3.4) et peuvent précipiter du carbonate (CASTAGNIER et al., 1997). D'une manière générale, la consommation photosynthétique du CO_2 est l'un des mécanismes qui produit le plus de carbonate organique dans des environnements non-confinés (EHRlich, 1996). Dans les environnements particuliers soumis à la restriction lumineuse ou à l'apport de Matière Organique (MO) et de nutriments, des processus hétérotrophiques doivent prendre le relais.

- L'oxydation de composés organiques a pour effet de libérer de l'énergie. Ce processus dégaze du CO_2 , impliquant une acidification du milieu (phénomène inverse de la photosynthèse). Cependant, une précipitation de carbonate peut avoir lieu sous des conditions particulières d'alcalinisation ou en présence d'un tampon pH, associée à une concentration adéquate de Ca^{2+} , et ceci sous des conditions aérobiques ou anaérobiques (EHRlich, 1996). Ce phénomène a été illustré par KRUMBEIN (1974) dans de l'eau de mer avec une concentration en MO de 0.01 à 0.1%. Cette relation entre MO et carbonatogenèse a aussi été soulignée par CASTAGNIER (1987), CASTAGNIER et al. (1997) et MITTERER (1971), l'augmentation de la MO induisant le développement des bactéries hétérotrophes (chimiohétérotrophes). Cependant, un trop fort taux de MO et surtout de nutriments s'y rattachant (principalement le phosphate) peut inhiber la formation de ce carbonate (EHRlich, 1996).

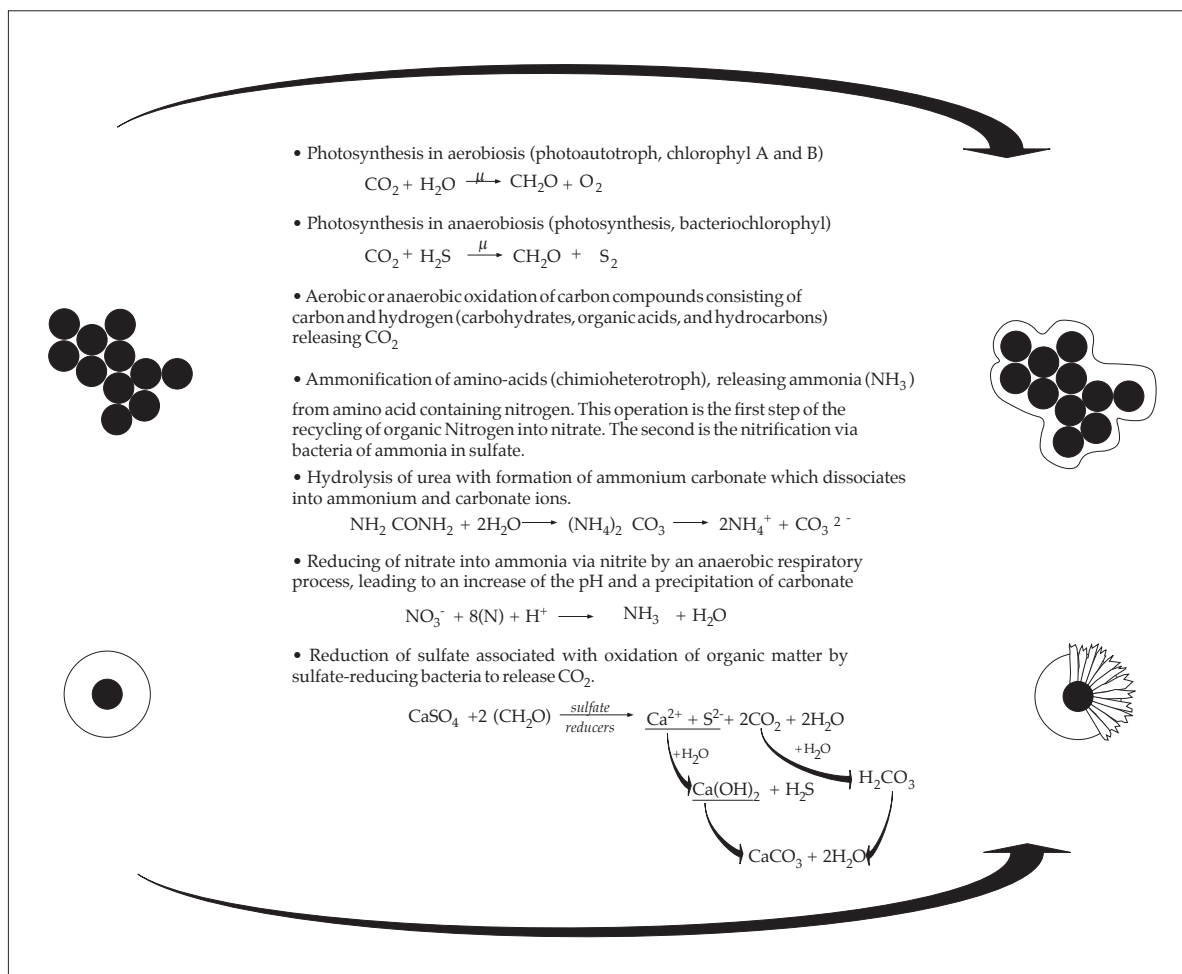


Fig. 3.4: Main bacterial metabolisms inducing carbonate precipitation

- L'oxydation de composés organiques azotés (principalement les acides aminés: déamination) a pour effet de dégazer du CO_2 et du NH_3 (ammoniaque) (Fig. 3.4 et 3.5). Dans un milieu anaérobique, l'ammoniaque s'hydrolyse (NH_4OH) et se dissocie partiellement en ions ammonium (NH_4^+) et en ions hydroxyde (OH^-), induisant une augmentation du pH qui en présence de cations correspondant (e.g. Ca^{2+}) provoque une précipitation à partir d'une fraction du CO_2 dégazé. Ce processus a été mis en évidence dans l'eau de mer avec des concentrations en nutriments de 0.01 à 0.1% ou alors en présence de cyanobactéries mortes (KRUMBEIN, 1974). Les cyanobactéries servent alors de source organique pour l'activité des bactéries hétérotrophes qui sont responsables de la minéralisation.

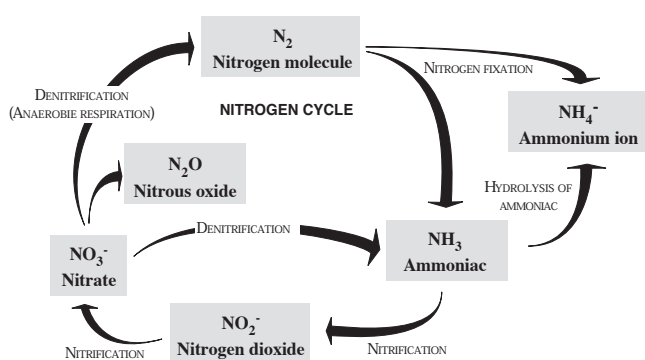


Fig. 3.5 Nitrogen cycle. Some kinds of bacteria carry out the reduction of N_2 by changing it into a useful form for biosynthesis. The ammoniac produced by organic-matter decay is fixed by nitrifying bacteria, which produce nitrate. The denitrifying bacteria carry out the opposite process in degassing N_2 by reducing nitrates.

- La réduction des nitrates (ammonification) par les bactéries dénitrifiantes au moyen d'une respiration anaérobique (Fig. 3.5) conduit via les nitrites (NO_2^-) à une production d'ammoniaque. En s'hydrolysant, l'ammoniaque forme l'ion ammonium (NH_4^+) qui alcalinise le milieu et peut provoquer, avec la présence d'ions adéquats, la formation de carbonate. D'autres bactéries effectuent le chemin inverse en oxydant l'ammoniaque en nitrite ou en nitrate (Fig. 3.5). Les bactéries dénitrifiantes et celles qui décomposent la MO vivent essentiellement dans les zones confinées (CASTAGNIER, 1987).
- La réduction des sulfates associée à l'oxydation de MO (pouvoir réducteur de la MO) par des bactéries sulfato-réductrices entraîne une alcalinisation du milieu et la précipitation de

carbonate (EHRlich, 1996). La figure 3.6 introduit le cycle du soufre simplifié. Le CaSO_4 est réduit en CaS qui s'hydrolyse en $\text{Ca}(\text{OH})_2$ et en H_2S . Le CO_2 , produit lors de l'oxydation de la MO, s'hydrolyse également pour former des ions CO_3^{2-} . La combinaison finale produit du CaCO_3 et de l'eau (Fig. 3.4). Cette formation ne se fait que sous des conditions anaérobiques strictes (CASTANIER, 1987) et se trouve à l'origine de grandes quantités de carbonate (EHRlich, 1996, CHAFETZ & BUCZYNSKY, 1992).

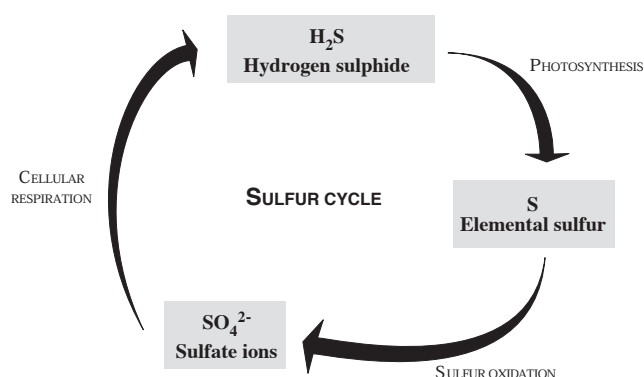


Fig. 3.6: Sulfur cycle: Some kinds of bacteria carry out the anaerobic photosynthesis in producing S in place of O_2 . Other bacteria obtain their energy by oxidising sulfur into sulphate, which is used by other bacteria for respiration.

- Une théorie très controversée ferait intervenir des nannobactéries dans la précipitation de carbonate (FOLK, 1993, 1997; GOURNAY et al., 1997). La surface de la plupart des bactéries est chargée négativement (à cause du groupe carboxyle COO^- , voir chap.3.3.2) et pourrait donc fixer des cations Ca^{2+} (ou autres) pour former un cristal graine qui servirait de nucléus à la précipitation de carbonate dans un milieu propice. Une aiguille d'aragonite serait le produit de l'activité d'une nannobactérie se trouvant à son extrémité et progressant en même temps que la minéralisation. Certains biologistes n'acceptent pas l'existence de ces nannobactéries (sphère $< 0.2 \mu\text{m}$) qui auraient une taille trop petite pour effectuer les processus de métabolismes élémentaires (MANILOFF, 1997).
- L'hydrolyse de l'urée (produit des vertébrés) peut mener à la formation de carbonates, qui peut ou non faire intervenir des bactéries (EHRlich, 1997). Cependant, il ne semble pas que ce mécanisme soit responsable d'une grande production de carbonates, vu que l'urée n'est pas une substance très répandue.

3.3.2 Processus “non-microbiens” ou hybrides

Cette subdivision est arbitraire et sert uniquement à la clarté de l'exposé. Le terme hybride est utilisé du fait que parfois des bactéries peuvent participer aux mécanismes de minéralisation. Les processus liés à la formation de coquilles d'organismes complexes (e.g. LOWENSTAM & WEINER, 1989), ainsi que les processus de précipitation purement physico-chimiques (par exemple l'évaporation) ne seront pas traités. Certains mécanismes qui vont être décrits peuvent être qualifiés d'actifs, bien que les auteurs ne s'entendent pas sur le terme.

- De récentes investigations sur certains lacs salés et dans les cavités de récifs actuels tendraient à indiquer que des macromolécules organiques acides (MOA) seraient responsables de précipitation carbonatée (REITNER, 1993; REITNER & NEUWEILER, 1995; REITNER et al., 1996a). Ces molécules sont des polymères de plus petits composés organiques comme les sucres ou les acides aminés et sont visibles en fluorescence. Elles sont riches en acide aspartique et glutamique qui ont la particularité de posséder deux groupes carboxyles (COO^-), groupes présents dans tous les acides aminés, composants de base des protéines. Un groupe carboxyle est utilisé lors de la formation de ces protéines et l'autre charge la molécule négativement. Ces groupes carboxyles ont une organisation très proche de celui de l'anion carbonate (MITTERER & CUNNINGHAM, 1985). Ces groupes sont ainsi capables de capturer des ions Ca^{2+} et former un cristal graine qui servira de nucléus pour une précipitation. La précipitation de carbonate par l'intermédiaire de ces groupes a été mise en évidence expérimentalement par BERNAN et al. (1995). La capture de ions de calcium entraîne la formation d'une “couche” à l'interface entre la macromolécule et le cristal inorganique selon le plan cristallin 001, perpendiculaire à l'axe C (REITNER, 1993). La position du Ca^{2+} dans cette couche détermine la forme cristalline du carbonate précipité (aragonite, calcite, vaterite). Cependant, des molécules très acides inhibent la formation de carbonate.

Les MOA sont associées à un mucilage organique appelé biofilm qui est composé d'une structure complexe de microorganismes englués dans une sorte de “gélatine”. Ce biofilm forme la surface des croûtes calcaires que l'on trouve dans les cavités récifales actuelles. La calcification a lieu à la base du biofilm, là où se trouvent des MOA (REITNER, 1993; REITNER & NEUWEILER, 1995; REITNER et al., 1996a). REITNER et al. (1997) suggèrent même que de telles matrices organiques (avec macromolécules acides) seraient à l'origine de la formation de certains ooïdes. Des MOA commencent à être

mis en évidence dans des croûtes fossiles et semblent constituer une source non-négligeable de formations carbonatées (NEUWEILER et al., 1996; REITNER et al., 1995).

3.3.3 Formation des micropéloïdes

Les microbolites présentent souvent une microstructure péloïdale (Plate 4/12 à 4/14). Bien que certains auteurs donnent leurs préférences à une précipitation abiogénique pour leur genèse (e.g. MACINTYRE, 1985; MARSHALL, 1983), des évidences existent pour une précipitation biogénique. CHAFETZ (1986) favorise une médiation par les bactéries hétérotrophes, tandis que REITNER (1993) a étudié la précipitation via des mucus organiques à macromolécules acides, sans faire intervenir nécessairement des bactéries. Ce mucus étant souvent composé de bactéries décomposées, les deux processus ne s'opposent pas et sont probablement complémentaires.

L'étude d'éponges méditerranéennes actuelles a démontré que ces organismes contiennent une très grande quantité de bactéries symbiotiques hétérotrophes (jusqu'à 60 % du volume) comme les sulfato-réductrices et autres bactéries anaérobiques (SCHUMANN-KINDEL et al., 1996, 1997). Durant la dégradation des tissus de l'éponge, l'activité des bactéries sulfato-réductrices accroît l'alcalinité, induisant la calcification du corps de l'éponge et la formation de micropéloïdes (REITNER, 1993; REITNER & SCHUMANN-KINDEL, 1997; SCHUMANN-KINDEL et al., 1997). Ce dernier processus est l'un des mécanismes possibles pour expliquer la microstructure péloïdale de la thrombolite, souvent associée dans cette étude à de petites éponges siliceuses de type démosponge (englobant une grande quantité de bactéries, e.g. KRAUTTER, 1997). Des matrices organiques riches en macromolécules acides capables de fixer les ions Ca^{2+} peuvent aussi intervenir dans la minéralisation d'éponges actuelles (REITNER & GAUTRET, 1996).

3.4 COMPOSITION ET CLASSIFICATION

Dans la classification des microbolites, l'aspect macroscopique et microscopique est pris en compte (Fig. 3.7). La structure macroscopique est divisée en trois différentes organisations: laminée, coagulée et sans structure. Elle permet de subdiviser les microbolites respectivement en stromatolites, thrombolites et léiolites (RIDING, 1991a; BRAGA et al., 1995; LEINFELDER et al., 1996; SCHMID, 1996; Fig. 3.7). La microstructure est, elle aussi, subdivisée en trois groupes: en particules agglutinées, péloïdales ou encore micritiques denses. Pour chaque macrostructure, on peut trouver les trois types de microstructures décrites (Fig. 3.7). Bien que beaucoup d'auteurs relient la structure péloïdale à la microbolite de type thrombolite, cette microstructure peut se retrouver

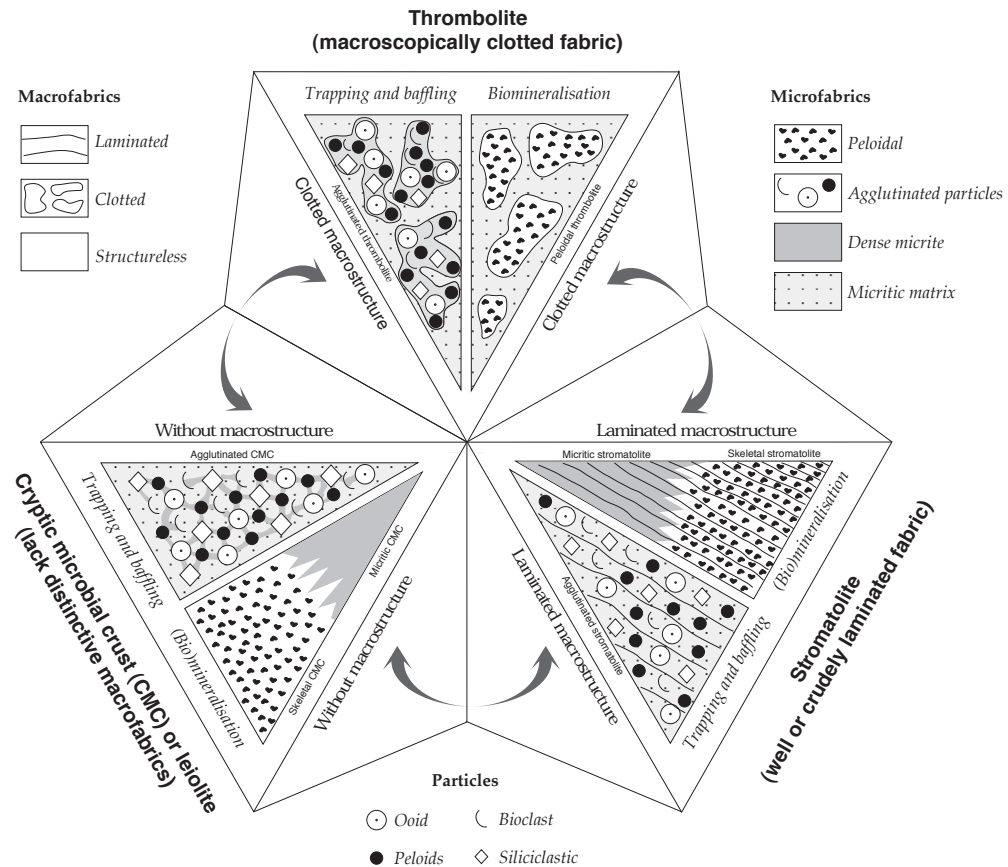


Fig. 3.7: Classification of Jurassic microbolites according to their macro- and microfabrics (based on KENNARD & JAMES, 1986; RIDING, 1991; SCHMID, 1996; and own observations).

chez les stromatolites et les léiolites. La macrostructure thrombolitique peut aussi présenter une microstructure dense ou alors faite de particules agglutinées, comme c'est le cas dans l'exemple des Bahamas (Chap. 13, Fig. 13.4). Les triangles grisés représentés dans la figure 3.7 sont les stades typiques de chaque macrostructure. Des structures intermédiaires sont souvent visibles (schématisées par les flèches reliant les triangles) et peuvent porter des noms hybrides, tel que thrombolite à pauvre structure (Strukturarmer Thrombolith) ou encore léiolite laminée (Lagiger Leiolit) (SCHMID, 1996).

3.4.1 Type stromatolitique

Le terme "stromatolite" a été introduit par KALKOWSKY en 1908 (voir MONTY, 1977), mais sa définition a évolué au cours du temps. Le stromatolite peut être défini macroscopiquement comme une structure de croissance sédimentaire benthique, laminée et lithifiée (simplifiée par SEMIKHATOV et al., 1979). Cette construction est le résultat d'une capture ("trapping"), d'une "liaison" ("binding") ou/et d'une précipitation, produisant une microstructure agglutinée, péloïdale ou micritiquement dense (Fig. 3.7; voir RIDING, 1991a, 1991b; SCHMID, 1996;).

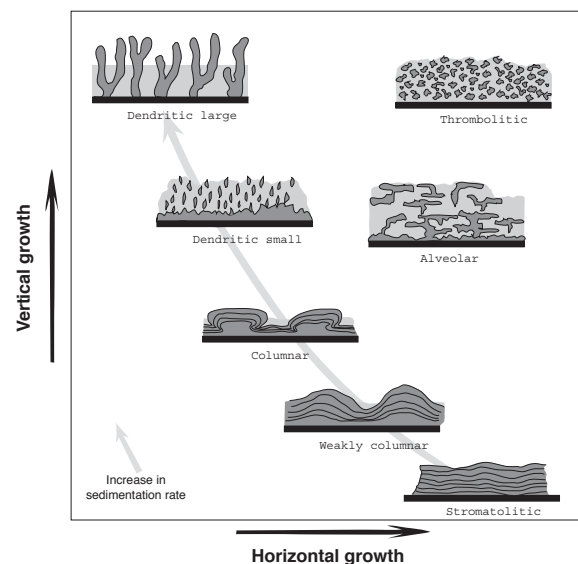


Fig. 3.8: Several microbolite growth morphologies in fonction of vertical and horizontal compounds and supposed sedimentation rate

Les stromatolites peuvent avoir une composition très hétérogène (microbes, algues, métazoaires) (e.g. RIDING, 1997; FELDMANN & MCKENZIE, 1998). Les formes actuelles sont faites de couches possédant une composition variée, dépendant de l'oxygénation, de l' H_2S dissout et de l'intensité lumineuse (BAULD, 1981). Dans l'eau douce, les cyanobactéries participent à la précipitation de carbonate par la biominéralisation de leur gaine (e.g. RIDING, 1991a, 1991b; MERZ, 1992; FREYTET & VERRECCHIA, 1998; VERRECCHIA et al., 1995). Selon des approches expérimentales, la formation de carbonate semble être importante quelques centimètres sous la surface dans une zone dépourvue de lumière. Dans ce secteur, les cyanobactéries sont mortes, mais les bactéries hétérotrophes sont abondantes, formant la microstructure péloïdale typique pour les stromatolites "skeletal" fossiles (CHAFETZ & BUCZYNSKI, 1992; KNOLL & AWRAMIK, 1983). Dans des cavités récifales actuelles (Lizard Island) et dans des lacs salés (Lac Thetis), des structures stromatolitiques plus ou moins laminées ont été observées et interprétées comme une biominéralisation et une capture de particules via des biofilms à macromolécules acides souvent associés avec des bactéries hétérotrophiques (REITNER, 1993; REITNER et al., 1996a).

Peu de vrais niveaux de stromatolites ont été observés dans les récifs oxfordiens étudiés. Les seuls niveaux ont été trouvés à Hautes-Roches et présentent une microstructure péloïdale à micritique dense assimilée au "skeletal" stromatolite (Plate 4/8, 4/9). Les laminations sont souvent soulignées par de très fins niveaux de minéraux argileux visibles seulement au MEB et avec la cartographie EDS (présence de AL, Si et K; voir Fig. 3.9a). L'apport périodique d'argile et l'absence générale de micro- et de macrofaune suggèrent une formation dans la zone intertidale (voir aussi FELDMANN & MCKENZIE, 1998). Aucun stromatolite agglutiné grossier n'a été observé. Des petits passages plus ou moins laminés, sans extension latérale, ont été observés dans les encroûtements thrombolitiques et ne sont pas appelés à proprement parler des stromatolites. Ils font partie de la variabilité à l'intérieur de la structure thrombolitique.

3.4.2 Type thrombolitique

Le terme thrombolite a été introduit par AITKEN (1967) et englobe les microbolites possédant une structure macro- et mésoscopiquement coagulée (Fig. 3.7). Une représentation typique d'une thrombolite montre des mésostructures internes étant composées de "caillots" ("clots") millimétriques à centimétrique séparés par des zones de micrite, de sédiment sableux ou de ciment sparitique (Plate 4/10 et 4/11; KENNARD & JAMES, 1986). Les organismes et les processus liés à la production de la thrombolite sont multiples et variés. Cependant, ces mésostructures ("caillots") sont accompagnées d'une microstructure dense à micropéloïdale visible en lame mince (Plate 4/12 à 4/14

et 5/1), pouvant être notamment attribuée à la précipitation de carbonate stimulée par les métabolismes variés de cocci- ou baci-bactéries hétérotrophes dans des environnements aérobique ou anaérobique (voir 3.3; e.g. KENNARD & JAMES, 1986; LEINFELDER et al., 1996; RIDING, 1991a). Selon CAMOIN et al. (1997, 1998), LAURENTI & MONTAGGIONI (1995) et LEINFELDER et al. (1996), la thrombolite peut être formée par une variété d'organismes bactériens sciaphiles (préférant l'ombre) dans des environnements caractérisés par une énergie hydraulique très faible et un taux de sédimentation allochtone très faible, voir nul, sous des conditions aérobiques ou anaérobiques. Ces processus pourraient être associés à des macromolécules acides et de biofilms provenant de la décomposition de MO, qui peut produire de la thrombolite sans intervention d'une activité microbienne (e.g. REITNER, 1993), donc dans des environnements complètement anaérobiques.

La thrombolite est souvent alliée à de la microfaune qui ne supporte pas une énergie hydraulique trop forte et qui peut vivre dans des environnements dépourvus de lumière. Tolérant une intensité lumineuse très faible, voir une absence totale de lumière, la thrombolite peut être communément observée dans des milieux d'eau profonde, dans les cavités de récifs et sous des eaux présentant une forte turbidité.

3.4.3 Type léiolitique

AITKEN (1967) introduit le terme "cryptalgal" pour les carbonates qui sont produits par l'activité des "algues bleu-vertes", les distinguant ainsi de la production des algues vertes et rouges. RIDING (1991a) propose d'utiliser "cryptic microbial carbonate" (CMC) pour les "benthic microbial carbonates which have micritic, clotted, peloidal or sparitic microfabrics, but lack distinct macrofabric". Cette définition englobe toutes les croûtes qui ne sont pas laminées ou coagulées (stromatolite ou thrombolite). La léiolite, terme introduit par BRAGA et al. (1995), est définie sur des croûtes agglutinant des particules (ooïdes par exemple) et ne possédant pas de structure macroscopique distincte. SCHMID (1996) a généralisé l'utilisation du terme léiolite pour toutes les croûtes microbiennes sans structure macroscopique et garde CMC pour des léiolites possédant une microstructure extrêmement dense. Dans ce travail, léiolite sera utilisée pour toutes les croûtes qui ne présentent pas de macrostructure typique (laminée, coagulée).

3.4.4 Type de croissance

Les trois types de microbolite décrits plus haut sont des cas idéaux, mais toutes les organisations intermédiaires sont possibles. Des variations de morphologies et de texture apparaissent. Elle sont dues aux contraintes du substratum, à l'espace disponible et à l'influence des facteurs environnementaux.

SCHMID (1996) a produit une étude très détaillée des morphologies que peuvent prendre les croûtes du Jurassique supérieur d'Espagne, de la plate-forme au bassin. La figure 3.8 présente sept types de morphologies différentes de microbolites provenant de la plate-forme suisse, en fonction de leur croissance verticale et horizontale. Des évolutions peuvent se produire à l'intérieur d'un récif en fonction de l'environnement de dépôt. La sédimentation, par exemple, semble être l'un des facteurs les plus importants pour le contrôle des formes de croissance. Au moment où elle est trop importante, la formation de microbolites est arrêtée. Avant ce point, les croûtes peuvent rentrer en phase d'adaptation successive, passant de morphologies colonnaires (Plate 5.2 et 5.3) faiblement démarquées, à nettement dendritiques (Plate 5.4 et 5.5). Lorsque la pression environnementale est neutralisée, les croûtes poussent à leur rythme, en remplissant l'espace disponible (thrombolite). C'est le cas des zones cryptiques protégées.

3.5 RESULTATS COMPLEMENTAIRES PAR EDS

Les niveaux de microbolite ont été systématiquement étudiés au microscope électronique à balayage, et les principaux éléments chimiques ont été cartographiés au moyen de la spectrométrie à énergie dispersive.

Les parois des bactéries possèdent un potentiel de fixation de métaux (e.g. BEVERIDGE & FYFE, 1985). L'existence de concentration importante d'aluminosilicates, accompagnée par la présence d'éléments tels que le plomb, le cuivre ou le manganèse, a été mise en évidence en Australie dans des colonies de cocci et de bactéries filamenteuses d'environnements de chapeau de fer (BISCHOFF, 1995). Le premier but de l'étude par la cartographie EDS était de déceler si les colonies microbiennes à l'origine des microbolites étaient capables de fixer des éléments chimiques particuliers dans leurs tissus.

Les résultats ont démontrés une certaine disparité chimique entre les coupes. Les valeurs en Ca atteignent des moyennes de 60 % dans les microbolites des coupes à faible contenu siliciclastique (Tabeillon, Pertuis, chap. 10) et descendent jusqu'à 50% dans certaines coupes très exposées aux apports terrigènes (Pichoux). Les éléments présents sont presque toujours les mêmes, avec dans l'ordre d'importance en pourcentage: Si (4 à 10 %), Al (1 à 5%), Mg (1 à 4%), K (1 à 3%). Le soufre, le phosphore, le fer, le titane et le chrome sont peu fréquents ou très localement représentés.

Les échantillons des coupes sans siliciclastiques offrent une structure homogène, où seuls de très rares composés silicatés (quartz et feldspaths) viennent rompre la monotonie du calcium et de l'oxygène. Des niveaux

plus intéressants sont observés à Hautes-Roches avec une présence plus importante de quartz, de feldspaths, et de minéraux de fer. Le niveau stromatolitique au milieu de la coupe (Fig. 9.2b) est intéressant par le fait que les laminations sont soulignées par des aluminosilicates, sans doute des argiles (Fig. 3.9a). Cependant, la teneur en autres éléments est faible. Le cas de la construction à dominance microbolitique de Pichoux offre un contraste plus intéressant. La densité en minéraux silicatés est beaucoup plus importante, associée avec des traces de chrome, de fer et de titane (Fig. 3.9b). Le titane provient sans doute d'un oxyde comme le rutile. La microbolite peut aussi comporter des quantités non négligeable de Fe, de S, ainsi que des traces de phosphore et de cuivre (Fig. 3.10). Ces éléments n'ont été observés que dans cette coupe, qui représente l'un des cas de conditions environnementales les plus difficiles pour les récifs de coraux étudiés (voir chapitre 10).

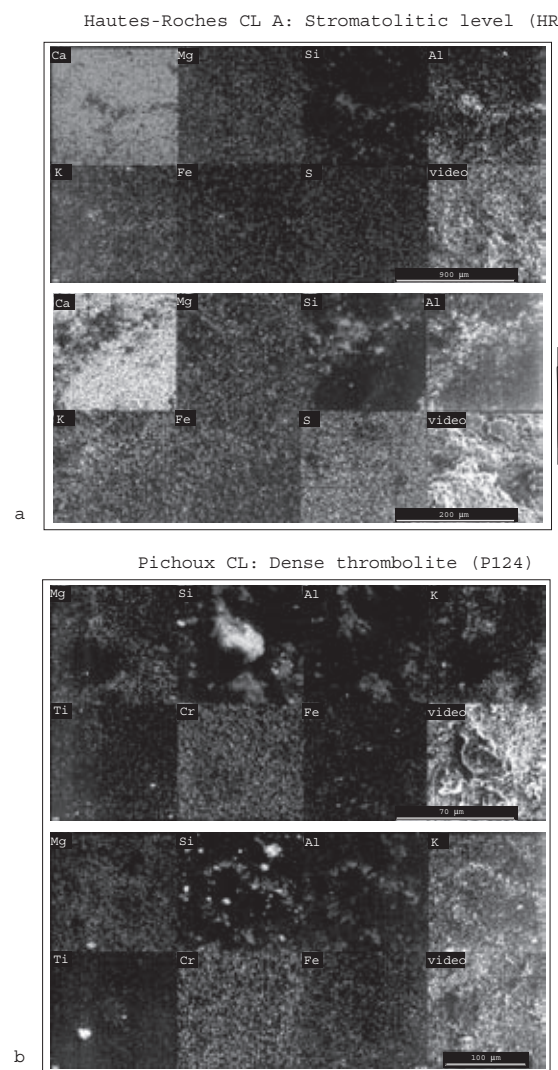


Fig.3.9: EDS mapping of two microbolite samples. a. stromatolitic layer of Hautes-Roches showing siliciclastics underlining laminations. b. Quartz-rich thrombolite from Pichoux section (see chap. 9 and 10)

Pichoux CL: Dense thrombolite (P87b)

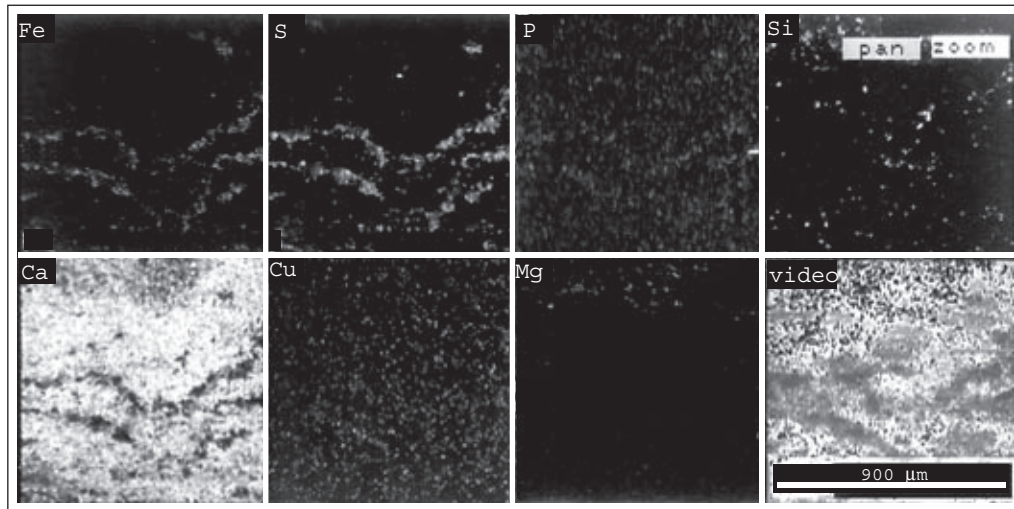


Fig. 3.10: EDS mapping on a sample of Pichoux. High siliciclastic content is associated with Fe, S and P in the microbolite.

En conclusion, l'étude n'a pas pu démontrer la fixation massive de métaux dans les croûtes microbiennes. Les cas cités dans la littérature sont généralement des exemples extrêmes de concentration en minerais, expliquant les grandes quantités absorbées. Cependant, un parallèle a pu être tiré entre la quantité de croûtes, leur couleur et la teneur en siliciclastiques trouvée à l'intérieur. Les microbolites les plus développées et montrant un fort contraste de couleur (Hautes-Roches, Rainfo et surtout Pichoux) possèdent une forte composante silicatée, tandis que les croûtes claires (Tabellon, Pertuis), moins étendues, ne présentent que peu d'éléments terrigènes. La couleur plus foncée peut également provenir de la MO qui peut être introduite

dans le système en même temps que les siliciclastiques. La MO est fixée sur les carbonates par adsorption dans des milieux pauvres en oxygène et alcalins, comme dans le cas des "black pebbles" (STRASSER, 1984; STRASSER & DAVAUD, 1983). Cette conservation de MO peut être ainsi l'indication de conditions dysoxiques.

Dans les environnements interprétés comme les plus difficiles, comme à Pichoux, ("récif microbolitique"), les tapis microbiens très développés semblent fixer des métaux. Les apports terrigènes et peut-être les nutriments liés ont ainsi un contrôle certain sur la croissance de la microbolite.

4 - MICRO-ENCROÛTEURS

4.1 GÉNÉRALITÉS

Les micro-encroûteurs sont des organismes de petites tailles qui soit encroûtent directement la surface du corail ou d'un autre substrat, soit se trouvent à l'intérieur de l'encroûtement microbien, vivant sous des modes commensalismes ou symbiotiques. Les organismes vivant dans des cavités sont aussi appelés "coelobites" (GINSBURG & SCHROEDER, 1973), ou "cryptobionts" (KOBLUK, 1988). Les micro-encroûteurs peuvent être très abondants, associés à la thrombolite ou à la léiolite, mais extrêmement rares, voir absents, dans les stromatolites. Certains auteurs proposeraient même que la différence de macrostructure entre thrombolite et léiolite viendrait d'une destruction des laminations par incorporation d'organismes. Cependant, le chapitre 3 démontre que ce ne sont pas forcément les mêmes organismes qui produisent ces deux types d'encroûtement et que les conditions environnementales de croissance sont différentes.

Les chapitres suivants vont présenter les différentes formes qui ont été rencontrées dans les récifs étudiés.

4.2 DESCRIPTION

4.2.1 Cyanophyta (Cyanobactéries)

RÈGNE: EUBACTERIA
PHYLUM: CYANOPHYTA
CLASSE: CYANOPHYCEAE

RIDING (1991b) introduit au mode de calcification des cyanobactéries et présente une classification des formes calcifiées. Dans le fossile, les cyanobactéries sont très présentes dans les domaines marins. Dans l'Actuel, elles semblent y être plus rares et colonisent principalement des rivières ou certains lacs d'eau douce, où les modes de calcification sont bien étudiés (e.g; FREYTET & VERRECCHIA, 1998; MERZ, 1992; MERZ & ZANKL, 1993; VERRECCHIA et al., 1995). Les traces fossiles des cyanobactéries sont difficiles à trouver, car elles fonctionnent souvent comme "piégeuses ou lieuses" de sédiment fin et ne calcifient pas. Ceci

entraîne un dépôt de micrite laminée. Une calcification de la gaine peut s'opérer et provoquer ce que RIDING (1991b) appelle un "skeletal" stromatolite, caractérisé par une microstructure péloïdale (cf. 3.4). Cependant cette microstructure peut aussi être expliquée par l'activité de bactéries sulfato-réductrices en dessous des couches de cyanobactéries (CHAFETZ, 1986; cf. 3.3 et 3.4).

Algues "cayeuxides"

Les "algues"¹ formées par des petits tubes calcaires denses à coupes subcylindriques ou des filaments sont regroupés sous l'appellation "Porostromatae" (PIA, 1927). Un premier type de classification simplifiée de ces formes à tubes a été fourni par RIDING & VORONOVA (1985). Elles appartiennent à des phyla aussi différents que les Chlorophyta, Rhodophyta ou Cyanophyta. Leur attribution n'est pas aisée et ne fait pas l'objet d'un consensus chez les spécialistes. Des genres de cyanobactéries calcifiées fossiles peuvent cependant être reconnus (RIDING, 1991b) et les types de filament et l'angle que font les tubes bifurqués avec les tubes principaux sont les principaux critères de détermination (e.g. DRAGASTAN, 1993).

Cayeuxia et *Girvanella* ont été illustrées dans les travaux de LEINFELDER et al. (1993b, 1996) et SCHMID (1996) sur des récifs oxfordiens où ils apparaissent principalement dans les lagons à oncoïdes. Leur présence anecdotique dans les récifs étudiés, où seules quelques *Cayeuxia* ont été observées, vient renforcer cette observation. *Cayeuxia* montre une grande affinité avec le genre actuel *Rivularia* (DRAGASTAN, 1993) qui est décrit comme cyanobactérie. Certaines formes sont difficiles à attribuer. LEINFELDER (1986) englobe plusieurs genres assignés à *Cayeuxia* dans une nouvelle espèce d'algues rouges, *Solenopora cayeuxiformis*. Ce nom indique déjà leur ressemblance. Au contraire de *Cayeuxia*, *Solenopora* (voir Plate 6/5) possède des segmentations dans les tubes qui sont visibles en coupe longitudinale. Une forte recristallisation peut estomper ce caractère, rendant la diagnose difficile. Pour cette raison, le terme générique d'"algues cayeuxides" sera utilisé dans ce travail pour ce type d'algues porostromates.

¹ Le mot "algue" est pris ici dans son sens large; étant donné que les cyanobactéries sont aussi appelées par certains auteurs algues bleu-vertes, bien qu'étant des bactéries.

Bacinella irregularis RADOICIC, 1959

Bacinella irregularis a été longtemps associé avec *Lithocodium* ELLIOT (cf. foraminifère) et considéré comme les parties d'un seul et même individu (une algue codiacée par exemple). Les travaux de SCHMID (1996) et SCHMID & LEINFELDER (1995, 1996) ont clairement démontré qu'il s'agissait de deux individus. Si *Lithocodium* est assez bien cerné comme foraminifère (cf. 4.2.3), *Bacinella* reste difficile à attribuer. Les différents auteurs s'accordent pour lui trouver une affinité avec les cyanobactéries (CAMOIN & MAURIN, 1988; SCHMID, 1996).

Description: *Bacinella* présente une structure vésiculeuse irrégulière (Plate 5/6). Les vésicules sont toujours vides, impliquant un cloisonnement plus ou moins hermétique interdisant l'infiltration de micrite. A très fort grossissement (Plate 5/7), les murs sont constitués de petits points noirs qui représentent autant de centres de calcification, d'où semble partir des "aiguilles" sombres (Fig. 4.1). Celles-ci pouvaient être à l'origine en aragonite, puis remplacées et englobées dans le premier ciment sparitique tapissant les murs de la cavité lors des premiers stades de diagenèse d'eau douce. Les centres de calcification noirs pourraient être des bactéries photosynthétiques ou alors des cyanobactéries qui calcifieraient par une activité de photosynthèse (cf. 3.1.3). Ces bactéries développeraient une gaine ou seraient prises dans un mucus organique formant une sorte de paroi, cloisonnant l'espace. Cette "membrane" riche en MO induirait ou contrôlerait la croissance d'aragonite fibreuse très sombre (riche en MO) dans une diagenèse précoce qui donnerait une rigidité à la construction. Cela expliquerait la bonne tenue de ces *Bacinella* dans des environnements à moyenne énergie en compagnie des *Solenopora*.

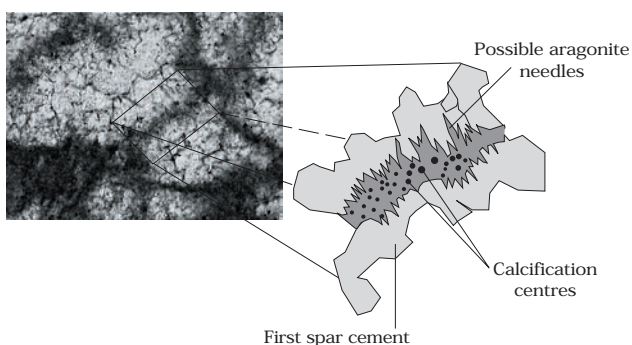


Fig. 4.1: Microstructure of *Bacinella irregularis* (sample HR113")

Si l'on excepte sa forme typique, elle peut présenter des aspects différents comme celui trouvé intercalé entre des "séquences" de croissances successives chez

un *Thamnasteria* (Plate 5/8 et 5/9). Les filaments sont plus épais et les loges plus étroites. Il s'agit d'un effet de diagenèse, d'une espèce différente ou alors d'un autre organisme. Cette forme colonise les coraux sur une grande surface mais avec une faible épaisseur. Elle se voit rapidement recouverte par la croissance d'un autre corail. Il s'agirait d'une forme opportuniste, à extension rapide, n'ayant pas le temps de produire des croûtes épaisses, ce qui expliquerait la grande densité des loges. Lorsque la place et le temps d'encroûtement est suffisant, elle développe la forme classique de *Bacinella*.

4.2.2 Algues

Les algues rouges et vertes sont faiblement représentées dans les faciès étudiés. Des possibles fragments d'algues vertes extrêmement mal conservés peuvent être trouvés dans la matrice. Un des seuls représentant de ce groupe est *Thaumatoporella* PIA, trouvé à de rare reprises comme algue encroûtante. De bonnes représentations sont fournies dans la thèse de SCHMID (1996, Abb. 130 et 131).

Les algues rouges sont principalement représentées par les *Solenopora*, avec les espèces *S. jurassica* BROWN & NICHOLSON (Plate 6/3) et *S. cayeuxiformis* LEINFELDER, 1986 (Plate 6/4). De petites formes très recristallisées sont difficiles à déterminer (Plate 6/5). *Solenopora* est classifiée dans les algues rouges, bien qu'un doute subsiste sur sa position systématique (POIGNANT, 1991).

S. jurassica (voir aussi HARLAND & TORRENS, 1982) présente des spécimens de grandes tailles (Plate 6/6) montrant la structure typique laminée et parfois "columnaire" avec des bandes de couleurs différentes rosacées. La structure est souvent parcourue par des fissures remplies de sédiment. Les tubes sont très serrés avec de rares bifurcations et un diamètre aux environs de 50 μm . Des filaments concaves segmentent horizontalement le tube. La coloration rose qui est observée dans certains spécimens proviendrait d'un pigment organique (la porphyrine) ce qui indiquerait une préservation partielle de la couleur originale de l'algue (HARLAND & TORRENS, 1982). Ce phénomène s'accroît avec un enfouissement rapide.

S. cayeuxiformis a été introduit par LEINFELDER (1986) pour des formes d'algues porostromates ayant une grande affinité avec la cyanobactérie *Cayeuxia*, mais développant des microstructures propres à *Solenopora* (voir 4.2.1). La présence des structures horizontales segmentant les tubes est l'un des critères possible de reconnaissance.

L'algue *Solenopora* est trouvée très fréquemment en compagnie de *Bacinella* (Plate 6/7) et ceci dans des niveaux à énergie moyenne à forte. Elle se développe bien dans des

dépôts d'arrière-récif et comme élément allochtone dans des niveaux riches en ooïdes. Comme les autres algues rouges et les algues corallines actuelles, elle affectionne les milieux peu profonds, liées à une turbidité très faible, du fait de leur activité photosynthétique. *Solenopora* est souvent trouvée dans des sédiments de grainstone à rudstone venant chapeauter les constructions récifales (e.g. GEISTER & LATHUILIÈRE, 1991; HELM & SCHÜLKE, 1998; SCHMID, 1996).

4.2.3 Foraminifères

CLASSE: FORAMINIFERA
ORDRE: LITUOLIDA
FAMILLE: CYCLAMINIDAE

Lithocodium ELLIOT, 1956

Bacinella et *Lithocodium* (Plate 6/8) ont longtemps été considérés comme les deux stades ontogéniques successifs d'un même organisme, le premier étant *Bacinella* (SEGONZAC & MARIN, 1972). Pour BANNER et al. (1990), *Bacinella* représenterait la medula et *Lithocodium* la couche corticale d'une algue codiacée. Une étude détaillée de cet organisme a été fournie par SCHMID (1996) et SCHMID & LEINFELDER (1995, 1996). Il en résulte que *Lithocodium* est un organisme à part entière et qu'il doit être dissocié de *Bacinella* qui posséderait une affinité avec les cyanobactéries. *Lithocodium* est un foraminifère de la famille des Cyclaminidae qui développerait une relation de "consortium" avec le foraminifère *Troglotella incrustans* WERNLI & FOOKES, 1992 (SCHMID & LEINFELDER, 1996, Text-Fig. 8). La détermination comme foraminifère est basée sur le "partial coiling of the test, alveolar, imperforate and microgranular wall and ability to agglutinate". Des structures de type "phrénothécale" ont été observées à l'intérieur de la cavité du *Lithocodium*, ayant une certaine ressemblance avec *Bacinella* (voir Fig. 12.6).

Dans les coupes étudiées, *Lithocodium* est souvent associé à *Bacinella* (Plate 6/9). Cependant, ils apparaissent aussi séparément dans différents échantillons. Leur évolution dans les coupes, bien que très proche, suit des "trends" légèrement différents, indiquant une subtile différence dans les milieux de vie. Selon SCHMID (1996, Abb. 92), *Lithocodium* posséderait des algues symbiotiques dans les alvéoles de son épiderme, ce qui expliquerait sa distribution bathymétrique dans des environnements peu profonds à faible turbidité. L'étude des encroûtements de l'Oxfordien suisse tendrait à confirmer cette observation en mettant l'accent sur la qualité de l'eau. L'association des encroûtements à *Bacinella* - *Lithocodium* et les zones à plus grande diversité corallienne indiqueraient des conditions de milieu de vie très proche.

CLASSE: FORAMINIFERA
ORDRE: LITUOLIDA
FAMILLE: TELAMMINIDAE

Troglotella incrustans WERNLI & FOOKES, 1992

Lithocodium est souvent trouvé en compagnie d'un foraminifère de la famille des Telamminidae, *Troglotella incrustans* (Plate 6/10). Dans son premier stade d'ontogénèse, ce foraminifère acquiert une forme régulière et peut perforer le substratum calcaire (Plate 6/11). Dans les stades ultérieurs, il développe des loges irrégulières jusqu'à adopter des morphologies aberrantes (Plate 6/12 à 6/15). De nombreux échanges interviendraient entre les algues symbiotiques photosynthétiques, le *Lithocodium* et *Troglotella* (SCHMID, 1996, Abb. 93)

CLASSE: FORAMINIFERA
ORDRE: MILIOLIDA
FAMILLE: NUBECULARIIDAE

"*Tubiphytes*" *morronensis* CRESCENTI, 1969

Cette forme problématique est très abondante dans les encroûtements des faciès récifaux oxfordiens et en général dans le Jurassique et le Crétacé. *Tubiphytes morronensis* (Plate 7/1) développe un test en deux couches: une première calcitique porcelanée et une seconde micritique à micropéloïdale. FLÜGEL (1981) avait proposé une construction symbiotique constituée d'un foraminifère du genre *Nubeculinella* et d'une enveloppe microbienne dense. RIDING & GUO (1992) parlent d'une structure d'éponge avec un tube central (osculum) pour l'espèce *T. obscurus* du Primaire, que RIDING (1993) suggère de rebaptiser *Shamovella obscura*, pour des raisons de synonymie antérieure. Ne disposant pas de cette forme dans les coupes étudiées, le terme *Tubiphytes* sera utilisé dans ce travail, partant du fait que le nom est généralement connu de la plupart des géologues. SCHMID (1996, Abb. 99) présente *Tubiphytes morronensis* comme un foraminifère de la famille des Miliolidae développant un test double (Fig. 4.2). Il introduit une association entre ce foraminifère et des algues symbiotiques qui serait responsable de la formation du test externe (micritique à péloïdal). Les algues endosymbiotiques, situées dans l'ectoplasme du foraminifère, précipiteraient un test externe à structure micropéloïdale porcelanée. PRATT (1995) favorise aussi l'interprétation de plusieurs sortes d'encroûtement microbien autour d'un foraminifère tubulaire. Les principaux arguments contre l'hypothèse de l'éponge sont le manque de porosité du corps et notamment du mur, et l'absence de spicules. Ce foraminifère peut former des colonies, s'enroulant autour d'un axe, laissant une structure en cheminée au centre de l'édifice (SCHMID,

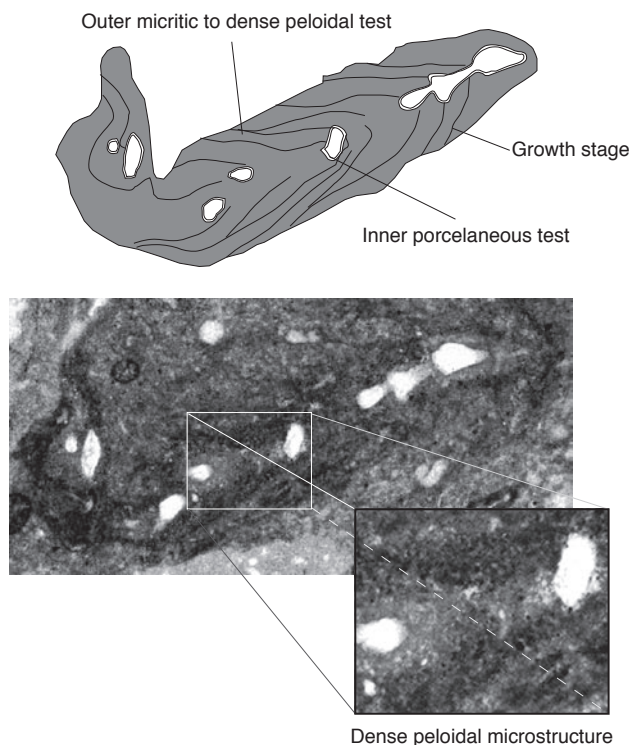
Tubiphytes morronensis

Fig. 4.2: Microstructure of *Tubiphytes morronensis*, showing the two-fold test (sample HR108)

1996, Abb. 102 et suivant). Des “récifs” à *Tubiphytes* ont été observés dans le Jurassique Supérieur d’Allemagne (POMONI-PAPAIOANNOU et al., 1989). Dans l’Oxfordien suisse, de petites formes non-coloniales, montrent une structure en cheminée (Plate 7/2 et 7/3).

Les formes encroûtant directement un substrat corallien sont rares. Elles sont souvent contenues à l’intérieur de croûtes thrombolitiques et certains signes indiqueraient qu’elles étaient dans certains cas contemporaines à la croûte (Plate 7/4).

SCHMID (1996; repris dans LEINFELDER et al., 1996) propose une interprétation bathymétrique basée sur le rapport des diamètres du test externe sur le test interne. De grands rapports parleraient en faveur d’une tranche d’eau plus faible, selon l’hypothèse que les bactéries responsables du test externe seraient phototrophes. L’utilité de ce rapport ne semble pas confirmée dans les récifs de plate-forme étudiés. Les *Tubiphytes* sont généralement trouvés dans des masses de thrombolite, remplissant des cavités. Le rapport calculé pour ces formes est très variable. Des formes à test externe très et peu développés ont été observées dans ces environnements où le contrôle par la lumière est négligeable. Cette observation tendrait à interpréter les algues symbiotiques associées aux *Tubiphytes* comme des hétérotrophes, un peu comme celles trouvées dans les éponges méditerranéennes (SCHUMANN-KINDEL et al.,

1996, 1997; voir 3.3.3). Le contrôle de l’épaisseur du test externe serait alors à rechercher dans la teneur en MO disponible, dans les nutriments ou encore dans le contenu en oxyde alcalin de l’eau, étant donné que les formes les plus épaisses se retrouvent plus facilement dans les niveaux riches en thrombolite péloïdale.

Dans les coupes étudiées, une relation étroite a été observée entre *Tubiphytes* et les vers agglutinés *Terebella lapilloïde*. Ces deux micro-encroûteurs ont une grande signification écologique et semblent être de bons indicateurs de milieux particuliers, généralement confinés et sciaphiles (chap. 9 et 12).

CLASSE FORAMINIFERA

ORDRE: LITUOLIDA

FAMILLE: PLACOPSILINIDAE

Placopsilina D’ORBIGNY, 1850

Ce foraminifère encroûtant agglutine en particulier le quartz (Plate 7/5). Parfois, il peut utiliser des spicules ronds de *Rhaxella* (démospone) pour construire son test (Plate 7/6). Cette forme est abondante dans les biohermes étudiés ainsi que dans les niveaux à oncoïdes et appartient à l’espèce *P. cenomana* (LOEBLICH & TAPPAN, 1988, p.80). Dans les premiers stades ontogéniques, un enroulement est visible, puis il développe une morphologie plutôt rectiligne. Certaines formes ont une affinité avec l’espèce crétacée *Acruliammina* sp. décrite par LOEBLICH & TAPPAN (1988), par la texture du test et la morphologie beaucoup plus droite (Plate 7/7). Le quartz est parfois absent aux alentours immédiats du foraminifère (encroûtement ou matrice) et concentré dans le test (Fig. 4.3). De telles observations ont déjà été effectuées par SCHMID (1996) et FÜRSICH & WERNER (1991). Ce fait est difficilement compréhensible, car cet organisme ne vit pas dans le sédiment. Cependant, ces foraminifères possèdent des pseudopodes pouvant atteindre jusqu’à trois fois le diamètre de l’habitation (HAYNES, 1981), ce qui rendrait possible une sélection des grains autour de l’organisme et expliquer cette différence. Cela n’explique pourtant pas le manque de quartz dans le sédiment couvrant le foraminifère.

Placopsilina est trouvé en alternance avec des croûtes microbiennes, impliquant une croissance simultanée dans un même environnement, surtout dans les formes colonnaires (Plate 7/5). Certains autres taxons développent une certaine affinité avec *Placopsilina* (Plate 7/8 et 7/9). Ils agglutinent du quartz, mais présentent une structure plus fine et plus enroulée.

Statistiquement, les *Placopsilina* encroûtent plus facilement les surfaces supérieures des substrats colonisés, tandis que les bryozoaires *Berenicea* se placent plutôt en dessous. Ces foraminifères pourraient développer une

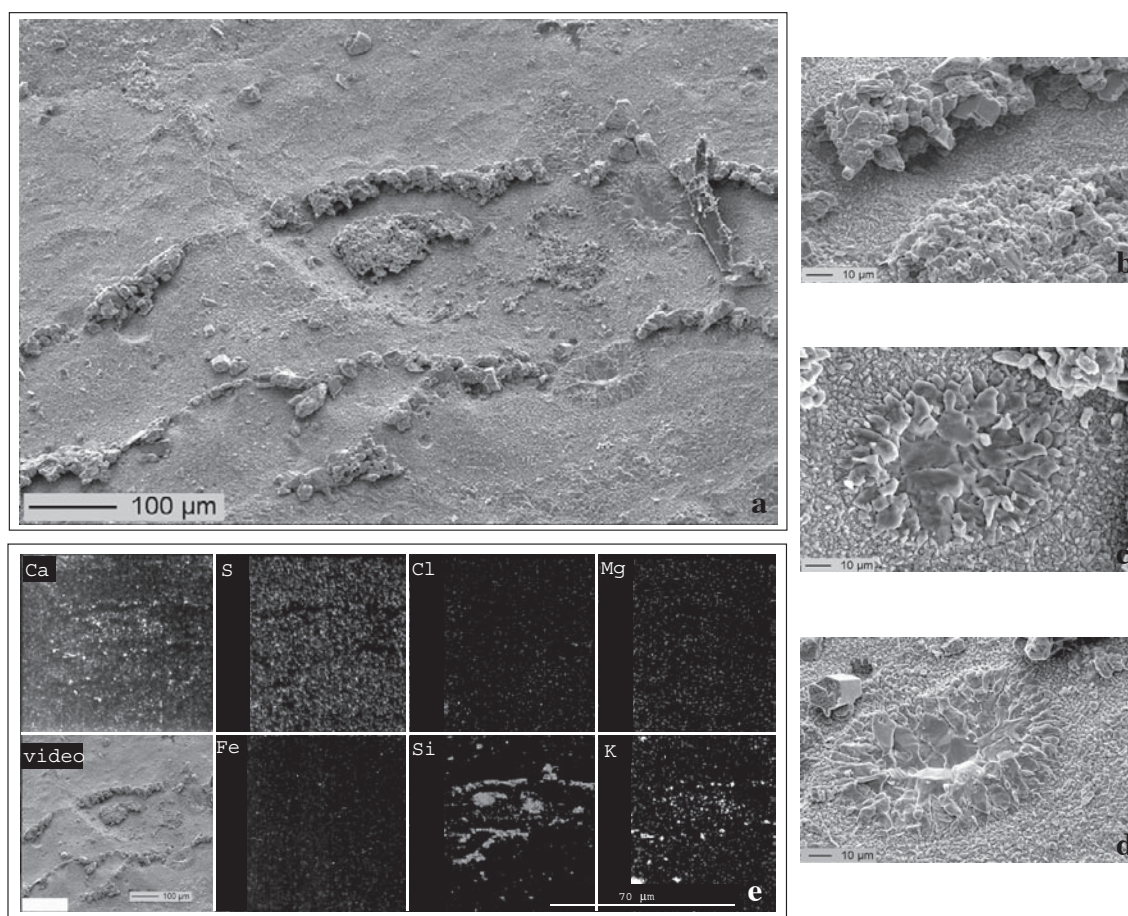


Fig. 4.3: *Placopsilina* agglutinating quartz, feldspath and *Rhaxella* microscleres. a. SEM picture, etched samples, showing only the non-carbonate particles of the test. b. Detail of the test. c. and d. *Rhaxella* microscleres trapped in the test. e. EDS mapping of the sample, implying that quartz and feldspath build the test (sample HR86(1))

sorte de dépendance à la lumière par utilisation d'algues symbiotiques dans leur test. Il manque des arguments supplémentaires, mais cette hypothèse ne doit pas être écartée.

Dans le genre *Placopsilina* peut être rangé *Subbdelloidina* FRENTZEN (SCHMALZRIEDT, 1991) bien que SCHMIDT & JÄGER (1993) leur trouvent quelques différences.

CLASSE: FORAMINIFERA
ORDRE: LITUOLINA
FAMILLE: AMMODISCIDAE

Tolypammina RHUMBLER, 1895

Ce foraminifère agglutine également du quartz, comme *Placopsilina* et *Thurammina*. Il adopte une morphologie en "tuyau" simple qui peut se "tortiller" dans tous les sens (voir description dans SCHMALZRIEDT, 1991 et LOEBLICH & TAPPAN, 1988). L'espèce type est *T. vagans*, qui est

représentée encroûtant l'intérieur d'un foraminifère *Bullopore* par GAILLARD (1983, Pl. 19, Fig. 8).

CLASSE: FORAMINIFERA
ORDRE: MILIOLINA
FAMILLE: NUBECULARIIDAE

Vinelloidea CANU, 1913
(= *Foraminifère nubéculaire*)

Vinelloidea est un foraminifère de l'ordre des Miliolida et est connu dans la littérature sous le nom de *Nubeculinella bigoti* CUSHMAN, 1930. Ce dernier nom a été mis en synonymie de *Vinelloidea crussolensis* CANU, 1913 (VOIGT, 1973) dont la description était antérieure, et qui était définie à l'origine comme un bryzoaire. En lame mince, il est souvent très difficile de déterminer ce genre avec exactitude. Pour cette raison, le terme général de "foraminifère nubéculaire", ou de nubéculaire seul, sera utilisé dans ce travail (Plate 7/10). Il est parfois difficile de différencier un nubéculaire d'un *Tubiphytes* avec un test externe très peu développé.

Les “foraminifères nubéculaires” se trouvent en grande quantité dans les récifs étudiés et, d’une manière générale, dans les croûtes du Jurassique (e.g. ADAMS, 1962; GAILLARD, 1983, pl. 20 fig. 5 à 8 et pl. 22; LANG, 1989, Tafel 61, Fig. 5) de telle sorte que certains auteurs voient une relation symbiotique entre ces foraminifères et les croûtes microbiennes associées (e.g. BRUDER, 1968). La morphologie détaillée des formes holocènes a été publiée par CLARK (1990).

CLASSE: FORAMINIFERA
ORDRE: MILIOLIDA
FAMILLE: NUBECULARIIDAE

Nodophthalmidium MACFADYEN, 1939

Ce genre est très proche de *Vinelloidea*, mais s’en distingue par ses loges pyriformes et par ses ouvertures en forme de fente (voir aussi SCHMID, 1996, et AGARWAL-PREM, 1990). Dans les couches étudiées, ce foraminifère est regroupé dans les nubéculaires.

CLASSE: FORAMINIFERA
ORDRE: LAGENIDA
FAMILLE: POLYMORPHINIDAE

Bullopore QUENSTEDT, 1856

Bullopore QUENSTEDT est très répandu dans les coupes étudiées et existe sous différentes espèces dans le Jurassique supérieur, comme *B. rostrata* QUENSTEDT, *B. laevis* (SOLLAS) and *B. tuberculata* (SOLLAS) (e.g. ADAMS, 1962; GAILLARD, 1983; POMONI-PAPAIOANNOU et al., 1989; SCHMID, 1996). Cette dernière est facilement reconnaissable par ses épines sur le test, caractérisant l’espèce (Plate 7/11). Sa distribution bathymétrique est très large, allant de la rampe interne à intermédiaire (WERNER et al., 1994). *Bullopore* est composé de petites chambres en forme de “balle” liées par des “tubes” (cols en forme de stolon) avec un test calcaire perforé (Plate 7/12). Ce foraminifère est attaché au substratum et montre rarement une morphologie régulière. Certaines formes colonisent l’intérieur du corail mort (Plate 7/13) ou encore se logent dans les porosités résiduelles de barres de grainstone (Plate 7/14), stabilisées par des tapis microbiens ou par des foraminifères agglutinant les ooïdes (HILLGÄRTNER & al., 1999).

CLASSE: FORAMINIFERA
ORDRE: ASTORRHIZIDA
FAMILLE: SACCAMMINIDAE

Thurammina BRADY, 1879

Ce foraminifère agglutine généralement du quartz et présente des loges plutôt sphériques développant des

protubérances (description du genre dans SCHMALZRIEDT, 1991). Sa rareté dans les récifs étudiés peut s’expliquer par le fait qu’il est plus souvent associé à des faciès à spongiaires. De bonnes représentations ont été données par GAILLARD (1983, p.213, Pl. 19, Fig. 9) et BRACHERT (1992, Fig. 5).

4.2.4 Bryozoa

PHYLUM: BRYOZOA
CLASSE: STENOLAEMATA
ORDRE: TUBULIPORATA
(CYCLOSTOMATA)

Berenicea LAMOUROUX

Les bryozoaires sont généralement représentés dans les récifs étudiés par le genre *Berenicea* (Plate 7/15). Les genres *Plagioecia*, *Oncousoecia*, *Stomatopora*, qui sont aussi des bryozoaires tubuliporates (=cyclostomes), sont groupés ici dans le terme “groupe *Berenicea*” (voir aussi Plate 8/1), du fait de la difficulté à les déterminer en lame mince. Par exemple, *Berenicea* et *Stomatopora* se distinguent par leur organisation spatiale, difficile à mettre en évidence au microscope.

Berenicea montre une morphologie “en échelle”, dans laquelle l’ouverture des zoécies n’est pas visible la plupart du temps (voir SCHMID, 1996, Abb. 121). Pour cette raison, il a souvent été présenté dans la littérature comme un “*Microproblematicum*”; cependant d’autres auteurs ont déjà décrit son attachement aux bryozoaires (CANU, 1913; CUFFEY & EHLEITER, 1984; LANG, 1989; WALTER, 1969). TAYLOR (1979) propose une interprétation écologique des genres *Stomatopora* et *Berenicea*, le premier ayant un caractère d’opportuniste, alors que le second affectionneront un contexte environnemental optimal.

D’autres fragments de bryozoaires indéterminables ont été parfois observés. Ils seront groupés sous le terme “bryozoaires ind.” dans les analyses paléocéologiques de ce travail. Leur nombre est assez négligeable et “*Berenicea*” est le groupe de bryozoaires prédominant dans les constructions.

4.2.5 Annelida

CLASSE POLYCHAETA
ORDRE: SEDENTARIA
FAMILLE: SERPULIDAE

Serpules (*Serpula* LINNÉ)

Les annélides marins formant un tube en calcite précipitée sont regroupés sous le nom générique de “serpules” (Plate 8/2). Ce terme englobe une foule de genres différents dont *Serpula* LINNÉ.

JÄGER (1983) donne une systématique très détaillée de la famille des Serpulidae. Des travaux récents ont été effectués sur des serpules du Jurassique supérieur en comparaison avec l'Actuel, en présentant notamment des constructions (“récifs”) conséquentes de serpules dans la zone intertidale (TEN HOVE & HURK, 1993). Un opercule permet de refermer le tube de la serpule et ainsi de le protéger de la dessiccation. De tels récifs, dans la même position tidale, existent dans la baie de Floride (Plate 8/3). Des bioconstructions à serpules et microbialite au Trias, trouvées dans des environnements habituellement colonisés par des constructeurs plus classiques (coraux), pourraient indiquer un stress dû à l'excès de nutriments (mésotrophie) (IANNACE & ZAMPARELLI, 1996).

Les serpules récentes ne supportent pas un grand apport de boue en suspension ni une oxygénation faible (BOSENCE, 1979). Dans les récifs étudiés, les serpules et de la microbialite encroûtent des coraux Microsolenidés contenus dans des marnes. Ce phénomène peut s'expliquer par des interruptions épisodiques dans les apports détritiques permettant une colonisation par ces organismes.

Un certain type de serpule adoptant un tube “mixte” a été observé dans les récifs étudiés. Il présente une partie calcitique précipitée et une autre agglutinée.

CLASSE: POLYCHAETA
ORDRE: SEDENTARIA
FAMILLE: TEREBELLIDAE

Terebella LINNÉ

Certains annélidés forment un tube agglutiné et sont regroupés sous le nom générique de “térebelles”. Il existe beaucoup de genres différents qui agglutinent du sédiment fin comme grossier en formant des tubes de tailles variables. Parmi ceux-ci, *Terebella lapilloides* est présente en grande quantité dans les microbialites oxfordiennes suisses (Plate 8/4). D'autres formes, plus anecdotiques, ont été observées, agglutinant des éléments variés comme des ooïdes, des grains de quartz ou encore des spicules d'éponge rhaxellide (Plate 8/5, 8/6 et 8/7). *Terebella* colonise des environnements de cavités diverses, comme l'intérieur de perforations de lithophages (bivalves) (Plate 8/8 et 8/9). *Terebella lapilloides*, dans la plupart des cas observés agglutine, préférentiellement des aluminosilicates (des argiles) pour construire son tube (Fig. 4.4). Il est un indicateur environnemental important (cf. Chap. 9 et 12) dans les faciès récifaux oxfordiens et est souvent associé au foraminifère *Tubiphytes morronensis*.

4.2.6 Porifera

Les éponges sont une composante importante de plusieurs biohermes oxfordiens et contribuent à leur encroûtement et à leur bioérosion. Leur classification évolue selon les auteurs. Les trois groupes importants sont les Calcarea, les Demospongia et les Hexactinellida. Des travaux récents tendraient à supprimer la classe des Sclerospongia (qui regroupaient les éponges corallines actuelles, les stromatopores et les Chaetetida). Les membres de ce groupe seraient distribués dans les classes Calcarea (pour les formes à spicules calcaires) et Demospongia (pour celles présentant des spicules siliceux). Pour les principaux types de classification ainsi qu'un aperçu plus complet de l'écologie et de la structure squelettique des éponges post-paléozoïques, le lecteur pourra se référer au travail détaillé de KRAUTTER (1997).

De nombreuses études ont été effectuées sur les récifs d'éponges et sur leur relation avec les récifs de coraux et de microbialite (e.g. KEUPP et al., 1996, KRAUTTER, 1997, LEINFELDER et al., 1993a, 1993b, 1994, 1996, WERNER et al., 1994). Elles montrent des zonations relatives à la bathymétrie, le taux de sédimentation et le niveau trophique. Parmi tous les points présentés dans ces études, notons en particulier (1) que les récifs de coraux vivent dans des eaux moins profondes que les récifs d'éponges; (2) les éponges calcaires colonisent les environnements peu profonds; (3) les éponges “lithistides” (démospouges) supportent des conditions plus profondes, un taux de sédimentation relativement élevé et une grande variation dans le niveau trophique; (4) les éponges hexactinellides colonisent le substrat dans des eaux plus profondes, avec un taux de sédimentation proche de zéro. Des récifs d'éponges n'ont pas été observés dans les coupes étudiées, ce qui s'explique par le fait que la bathymétrie restait toujours peu profonde (Chap. 9; PITTET, 1996; PITTET & DUPRAZ, 1995; PITTET et al., 1995b). Les conditions pour la présence d'éponge hexactinellides ne sont jamais rencontrées. Les seules formes trouvées sont les suivantes:

PHYLUM: PORIFERA
CLASSE: CALCAREA

Eponges calcaires de type pharétronide

Ce sont les éponges calcaires les plus répandues dans les récifs étudiés. Elles développent un squelette typique composé de fines spicules reliées par un tissu calcitique massif et fibreux “labyrinthiforme” (Plate 8/10). Les formes rencontrées dans cette étude sont petites (moins de 2 cm). Deux types différents peuvent être remarqués: un premier type constitué d'un squelette relativement dense et épais avec des tailles d'éponges dans la moyenne supérieure (plate 8/11), et un deuxième type composé

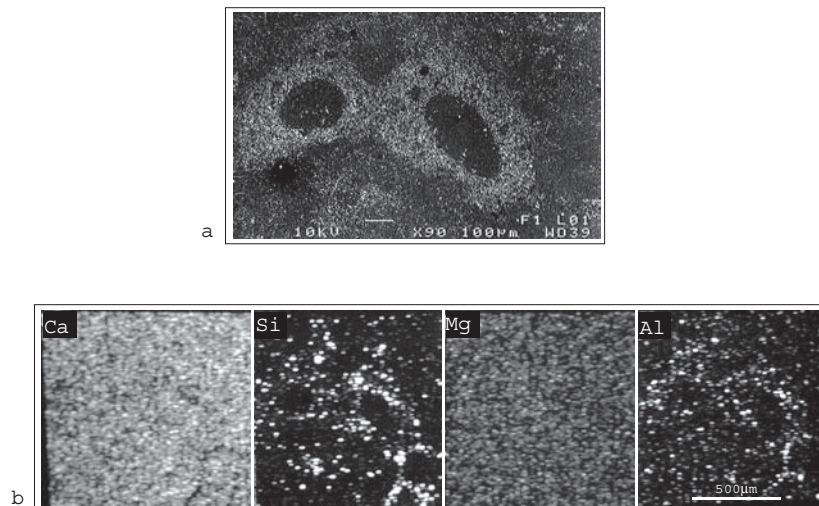


Fig. 4.4: *Terebella lapilloides*. a. SEM picture. b. EDS mapping, showing that this worm agglutinates preferentially siliceous particules (clay minerals) to build its wall (sample HR24)

d'un squelette moins dense et plus fin, avec des tailles inférieures (Plate 8/12).

PHYLUM: PORIFERA
CLASSE: CALCAREA

Les Éponges calcaires de type sphinctozoaire

Ce type est extrêmement rare dans les constructions étudiées. Il se présente comme un empilement de corps poreux avec un canal central (Plate 8/13). Les coupes effectuées dans les échantillons ne permettent pas de voir le tube central. Pour le Mésozoïque, les intéressés pourront consulter les travaux de GAUTRET (1985), SENOWBARI-DARYAN (1991; 1994), SENOWBARI-DARYAN & STANLEY (1988) et SENOWBARI-DARYAN & DI STEPHANO (1988).

PHYLUM: PORIFERA
CLASSE: DEMOSPONGIA

Les Éponges siliceuses de type démosponge

Ces éponges se caractérisent par un squelette en spongine renforcée par des spicules siliceux. Cette classe comprend près du 90 % des éponges actuelles. Pour les formes fossiles, deux ordres importants peuvent être cités: (1) Les Lithistida, avec leurs spicules renforcées par plusieurs couches de silice formant ce que l'on appelle le "desme" (e.g. BURTON, 1929); (2) Les Haplosclerida regroupant le type d'éponge perforateur répandu dans les récifs, avec le genre *Aka* (autrement appelé *Siphonodictyon*), aux spicules en forme de boomerang (Chap. 6; e.g. REITNER & KEUPP, 1991).

La matrice (Chap. 5) et l'encroûtement peuvent souvent contenir de petits corps ronds ou en forme de haricot

que l'on nomme "rhaxes" ou en allemand "Rhaxen" (HASLETT, 1992; REIF, 1967). Il s'agit de microscières produits par une démosponge du nom de *Rhaxella* qui se détachent facilement du corps de l'éponge morte. Il existe extrêmement peu de reproduction de cette éponge entière dans la littérature. Une révision du genre est actuellement en préparation par KRAUTTER & SCHWEIGERT (1999) basée sur les calcaires lithographiques du Jura Souabe. La représentation de la figure 4.5 a été généreusement fournie par ces auteurs. Les microscières de *Rhaxella* sont utilisées pour la confection de différentes constructions d'organismes, comme dans le test des *Placopsilina* (Plate 7/6), ainsi que dans les murs des *Terebella* (Plate 8/5). A l'origine en silice, les spicules sont toujours préservées en calcite.

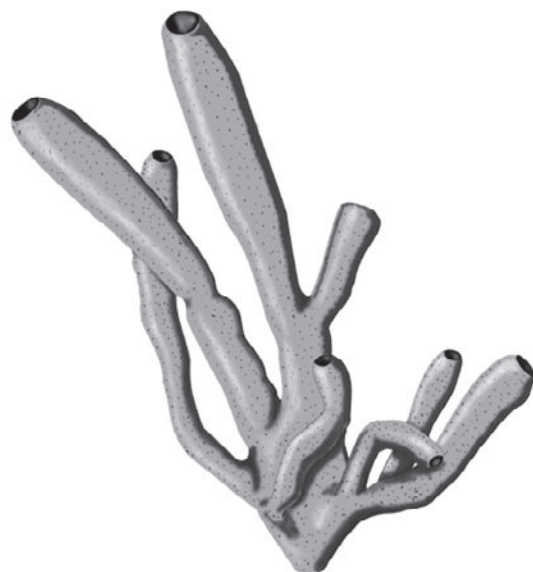


Fig. 4.5: Reconstruction of demosponge *Rhaxella* (photograph generously furnished by KRAUTTER & SCHWEIGERT, 1999)

Dans les récifs étudiés, de nombreuses petites démosponges sont souvent associées à la thrombolite péloïdale (Plate 9/1). Une partie de la formation de micropéloïdes peut être induite par les bactéries qui contiennent ce type d'éponges (voir. 3.3.3). En général, les démosponges "lithistides" sont de très bons filtreurs actifs, avec une préférence pour le nannoplancton (rétention de 90 à 100%; REISWIG, 1990). Cependant, la symbiose avec les bactéries leur permettent de compenser une baisse dans les apports de nutriments et donc palier des fluctuations trophiques importantes. Elles sont de plus capables de résister à une augmentation de sédimentation en "nettoyant" la surface et les pores par éjection d'eau, ce que les hexactinellides ne font pas (KRAUTTER, 1997; LEINFELDER et al., 1996). La préservation des démosponges est améliorée par l'activité de calcification de bactéries contenues dans leur mésenchyme (ou mésohyle). La présence de ces bactéries décroît avec la profondeur (RHEINHEIMER, 1980), impliquant une vie sous plus faible tranche d'eau que les hexactinellides (LEINFELDER et al., 1993a, 1996).

4.2.7 *Incertae cedis*

Koskinobullina socialis CHERCHI & SCHROEDER, 1979

Koskinobullina est un organisme énigmatique composé de plusieurs petites "chambres" hémisphériques à sphériques (50 à 100 μm) possédant une paroi calcitique ou micritique perforée (Plate 6/1 et 6/2). Quelquefois, le mur perforé n'est pas clairement visible et seule une couche micritique sombre est observée. Quelques auteurs ont jugé que cette structure développe une grande affinité avec les foraminifères acervulidés (e.g. GISIGER, 1967, Pl. I, Fig. 8; WERNLI & SEPTFONTAINE, 1971). Sa ressemblance avec l'algue du Primaire *Wetheredella* WOOD a conduit CHERCHI & SCHROEDER (1985) à les regrouper dans la famille des *Wetheredellidae* VACHARD. *Wetheredella* est classée par COPPER (1976) dans les cyanobactéries. RIDING (1977) infirme cette hypothèse, car les tubes de l'organisme auraient un diamètre trop grand et les murs seraient trop minces pour une cyanobactérie. Cependant, KAZMIERCZAK & KEMPE (1992) tirent un parallèle entre la structure formée par des cyanobactéries et celle de *Wetheredella*. En effet, la formation de structures similaires à *Wetheredella* a été observée dans des lacs alcalins ayant une connexion avec la mer. Ces structures sont formées par des agrégats de cyanobactéries subglobuleuses associées à de la biominéralisation microbienne. Les formes produites sont d'une étrange ressemblance avec *Koskinobullina socialis* (KAZMIERCZAK & KEMPE, 1992, Fig.3). SCHMID (1996) ne tranche pas le problème, mais il trouve plus d'affinité avec un foraminifère rotaliidae comme *Milletia* par exemple. Il a observé que les chambres les plus grandes de *Koskinobullina* montrent des resserrements

(SCHMID, 1996, Abb. 120), qui apparaissent aussi dans le genre *Milletia* ("chamberlets by longitudinal partitions" (LOEBLICH & TAPPAN, 1988, p. 529). Dans les coupes étudiées, *Koskinobullina* présente toujours un aspect globuleux avec des resserrements très rares. L'absence de connexion entre les chambres ferait tendre l'interprétation vers une colonie d'organismes plutôt que vers une forme à plusieurs loges.

Les conditions de grande alcalinité rencontrées dans les cratères indiens par KAZMIERCZAK & KEMPE (1992) ne correspondent pas aux environnements généraux de dépôt des *Koskinobullina* du Jurassique (donnés par les coraux par exemple). Cependant, des micro-environnements de cavités peuvent remplir les conditions précitées. Sans faire de l'actualisme à outrance, les conditions d'alcalinisation du milieu sont sans doute rencontrées pour la précipitation de thrombolite par des bactéries hétérotrophes ou des mucus organiques dans les cavités récifales oxfordiennes. Certains fluides riches en matériel du continent pourraient alcaliniser localement le milieu, comme le propose NEUWEILER et al. (1996), favorisant la précipitation de thrombolite et permettant en parallèle la minéralisation de cyanobactéries particulières.

Autres

- Un certain type de structure, appelé ici Microproblematicum 1, "tapisse" parfois l'intérieur des cavités vides de certains coraux (Fig. 4.6a, 4.6b, 4.6c). Bien que "moulant" relativement bien la cavité, cette structure ne représente pas les caractéristiques d'un ciment diagénétique particulier. Il faudrait alors expliquer le manque de ciment dans les cavités adjacentes et la structure inhomogène convexe (constrictions). La paroi en calcite montre une structure prismatique (Fig. 4.6a' et 4.6a'') qui est parfois nettement perforée. Ce type de paroi, associé à de nombreuses "constrictions" fait penser aux *Koskinobullina socialis*. Cependant, ces dernières ne forment jamais de paroi continue le long du substrat. Il reste que la nature perforée peut être compatible avec un foraminifère de type *Bullopore* (Fig. 4.6d), bien que la morphologie soit moins globuleuse. Ainsi, cette structure énigmatique semble d'origine organique et elle doit sans doute être rattachée à des foraminifères.
- Une autre structure énigmatique (Microproblematicum 2) a été trouvée dans des niveaux de microbolite. Il s'agit d'un type de porosité curieux à l'intérieur d'un tapis microbien (Fig. 4.7a). Au-dessous, des algues rouges à morphologie plane et fine encroûtent le corail en produisant des lignes entrelacées (Fig. 4.7b). Vers la droite un foraminifère de type nubéculaire vient s'appuyer sur la porosité (Fig. 4.7c), impliquant que le "toit

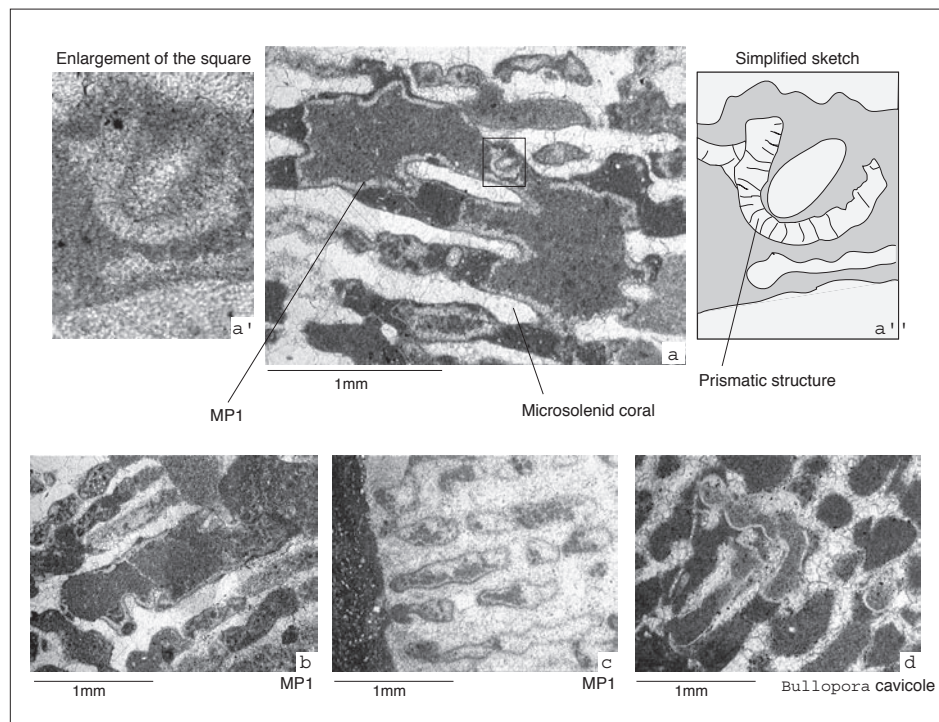


Fig.4.6: *a, b and c: Microproblematicum 1 (MP1): foraminifera-like structure inside coral pores. d: Bullopore (cavicole)*

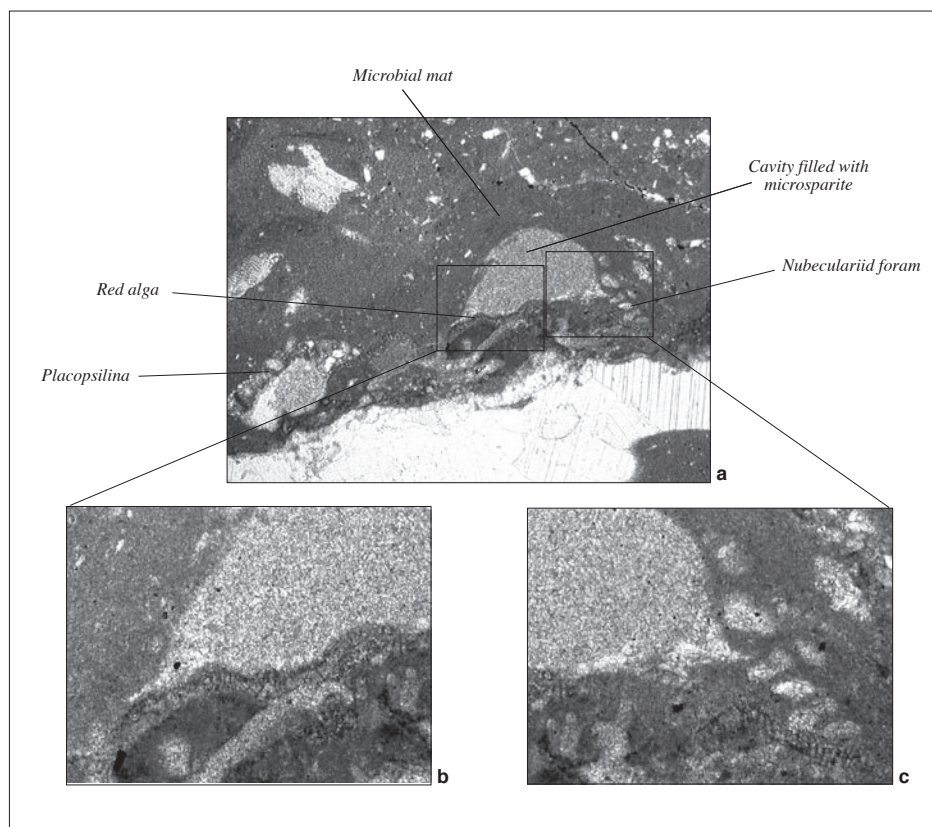


Fig.4.7: *Microproblematicum 2: strange porosity surrounded by micro-encrusters*

“ de celle-ci était résistant. A droite une loge de *Placopsilina* est visible et remplie de la même microsparite que le Microproblematicum 2. Il n’y a pas d’évidence de paroi formant le toit de la cavité (Fig. 4.7b). La base est formée d’algues rouges. On pourrait imaginer que la structure d’algue rouge, formant le toit, a été détruite et recristallisée.

- Un type d’encroûtement (Microproblematicum 3), montrant de petites loges minuscules et très denses, a été remarqué à plusieurs reprises en association avec *Bacinella*, entre les structures de tubes de serpules (Plate 9/2), ou bien encore

avec des algues rouges. Ce type d’encroûtement a été appelé “Krustenproblematikum” par SCHMID (1996, Abb. 125 et 126), qui ne se prononce pas sur la nature de celui-ci. Il pourrait s’agir d’une forme juvénile, par exemple d’une algue rouge ou de foraminifères coloniaux.

- Microproblematicum 4 a été observé à plusieurs reprises (Plate 9.3). Il présente une affinité avec l’algue du Primaire *Archeolithoporella* ENDO. La position systématique de cette algue n’est pas encore fixée. Elle oscille entre algue rouge et cyanobactérie (FLÜGEL et al., 1991).

5 - MACROFAUNE

5.1 INTRODUCTION

Ce travail a mis l'accent sur l'étude des coraux, des microbialites et des micro-encroûteurs. Cependant, l'étude sur le terrain a permis de prélever quelques échantillons de faunes associées aux récifs, donnant des éclairages complémentaires. Les macrofaunes présentées n'ont pas été étudiées en détail au niveau de la taxinomie, mais leur description permet de compléter la vision faunistique et paléoécologique des récifs oxfordiens.

5.2 PRINCIPAUX GROUPES

5.2.1 Bivalves

Les bivalves sont assez fréquents dans les coupes étudiées. Ils ne sont pas tous déterminables, principalement les fragments dans la matrice. On peut cependant reconnaître des morceaux de *Pinna* sp. et des prismes de *Trichites* et d'inocérames.

Deux niveaux d'inocérames bien conservés (Fig. 5.1) ont été observés. Ce bivalve, éteint à la fin du Crétacé, possède un ostracum très grossier composé de prismes de calcite orientés verticalement. Dans la littérature, on parle d'épifaunes fixées à un substrat dur par leur byssus, mais aussi d'autres exemples reposant librement sur le sol meuble (e.g. STANLEY, 1970; HATTIN, 1982). La morphologie extrêmement plate est sans doute une protection contre l'enfouissement dans un fond marin boueux (SELLWOOD, 1981). Les inocérames s'adaptent à une grande gamme de bathymétrie et de types de sédiment, ainsi qu'à des fluctuations d'oxygénation (e.g. MACLEOD & HOPPE, 1992). Au Crétacé, dans le Santonian et le Campanian, la majorité des inocérames vivaient à des profondeurs supérieures à 4000 m (BARRON & SALTZMAN, 1980). Des évidences isotopiques ont permis à MACLEOD & HOPPE (1992) de proposer que ces bivalves développaient une collaboration avec des symbiontes chimiohétérotrophes. Dans cette étude, les prismes sont fréquents dans la matrice. Des formes complètes ont été

trouvées dans des sédiments à haute énergie, comme par exemple à la base des faciès à sandwaves dans le deuxième niveau à coraux de Hautes-Roches (Chap. 9).

Dans les environnements très boueux, les bivalves sont principalement représentés par les huîtres (*Praeexogyra* et *Ostrea*) et des *Pholadomya* sp.

Les huîtres sont des organismes euryhalins et peuvent représenter la seule faune dans des milieux extrêmement confinés. Avec les précautions d'usage, l'absence de faune autre que les huîtres et quelques possibles ostracodes, peut indiquer un milieu saumâtre. La présence de rhynchonellides avec les ostracodes peut indiquer un milieu moyennement confiné, tandis que la présence d'échinodermes, de gastéropodes, de térébratules et de coraux indique un contexte de mer ouverte (SELLWOOD, 1981).

Dans les études sur les *Pholadomya* au Jurassique, on peut citer FÜRSICH (1980), FÜRSICH & al. (1995), LATHUILLÈRE (1981), et ZEISS (1955), dont on peut tirer que ces bivalves vivent dans le sédiment marneux, dans un contexte marin plutôt sténohalin, à des bathymétries variables allant jusqu'au delà de 100m dans certaines couches bajociennes du Jura du Sud, en association avec des *Pseudomelania* (gastéropode; LATHUILLÈRE, 1981). Les pholadomyoïdes appartiennent à la guildes des endofaunes filtreuses (ABERHAN, 1994).

5.2.2 Gastéropodes

Les gastéropodes qui ont donné initialement le nom au Membre à *Natica* ne font pas partie de ce genre. Ceci explique le changement en Membre de Röschenz (cf. Fig. 1.7) effectué par GYGI (1995). Cependant, des gastéropodes très proches morphologiquement des *Natica* sont assez fréquents dans ces niveaux marneux, mais aussi dans les niveaux stratigraphiquement plus élevés (HUG, communication orale).

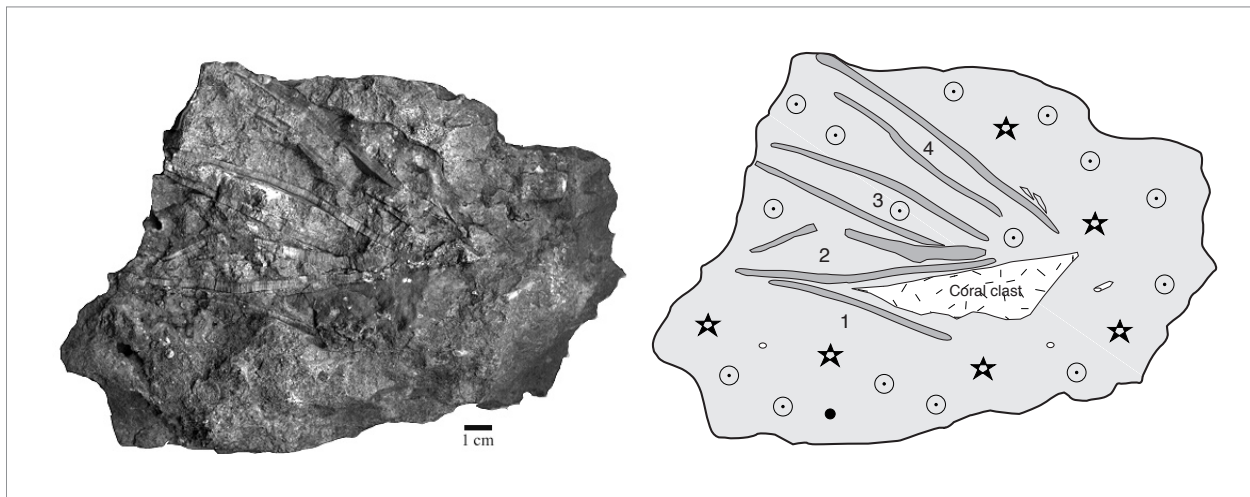


Fig. 5.1: Superposed inoceramid bivalve shells in grainstone matrix

On peut également citer plusieurs espèces de *Nerinea* (voir PÜMPIN, 1965) aux alentours des récifs.

De nombreux petits gastéropodes et des fragments sont souvent trouvés dans les lagons restreints et sont comparables aux formes actuelles que sont les *Cerithium* ou les *Hydrobia*. On peut citer aussi des remplissages de fond de chenaux extrêmement riches en *Pseudomelania* aff. *liesbergensis*, notamment dans la coupe de Hautes-Roches (voir aussi PÜMPIN, 1965 et LATHUILIÈRE, 1981).

Deux niveaux évoluant de marneux à marno-calcaires contiennent une grande quantité de *Bourguetia striata* (Plate 9/4), gros gastéropodes de la famille des Coelostylinidae (récifs de Hautes-Roches 2 et de Rainfo). Ces gisements sont très riches et sont écologiquement comparables dans leur succession jusqu'à l'implantation de colonies coralliennes (cf. Chap. 9). *Bourguetia striata* vit dans des lagons boueux à forte composante marno-calcaire. Il y a très peu de littérature sur ce genre, et donc peu d'indications paléoécologiques. SELLWOOD (1978) parle d'un brouteur d'algues souvent associé avec des Trochidés. Ce taxon sera donc intéressant dans l'interprétation des "guilds" paléoécologiques en fonction des changements environnementaux.

Pour de plus amples précisions sur les gastéropodes jurassiques, le lecteur pourra consulter d'une part les travaux taxinomiques de, BASSE ET AL. (1950), DELPEY (1939), JANIKE (1970) et SZABO (1994), et d'autre part les travaux de paléoécologie en domaine récifal de NOSE (1995) et LATHUILIÈRE (1981).

5.2.3 Brachiopodes

Les brachiopodes sont souvent associés aux faciès récifaux. Ils prennent leur substrat souvent directement sur le corail mort. En général, les brachiopodes sont directement associés aux coraux, mais ils peuvent être trouvés dans les faciès marno-calcaires précédant ou recouvrant les épisodes récifaux. Les brachiopodes sont des organismes sténohalins, affectionnant les eaux claires et ayant besoin d'un substrat durci. Ils colonisent les milieux lagunaires ou de plate-formes externes.

La présence de térébratulides dans les environnements marno-calcaires implique des arrêts périodiques de sédimentation argileuse dans le lagon. Ceci est corroboré par l'existence conjointe de microsolenides souvent encroûtés. Durant ces arrêts de flocculation argileuse, des dépôts de "wash-over" bioturbés relativement distaux servent de substrat aux différents organismes. Cette courte période de production carbonatée est recouverte par la sédimentation siliciclastique suivante et nodulisée par la bioturbation.

Les types rhynchonellides sont eux plus sensibles aux mauvaises conditions environnementales (turbidité élevée) et au manque de substrat durci (GAILLARD, 1983). Ils sont ainsi trouvés dans des faciès fortement carbonatés et riches en faunes.

De façon générale, ABERHAN (1994) a publié une synthèse des différentes structures de guildes et décrit l'évolution durant tout le Mésozoïque des communautés

benthiques de plate-forme. Les différentes espèces de bivalves, de gastéropodes et de brachiopodes y sont distribuées selon les différents facteurs environnementaux et selon les âges stratigraphiques. On peut y ajouter les travaux de BOULLIER (1976) sur les brachiopodes de l'Oxfordien moyen du Jura.

5.2.4 Echinodermes

Les échinodermes sont généralement représentés par des débris d'oursins ou de crinoïde.

Quelques oursins entiers (possible *Hemicidaris* sp.); Plate 9/5, relativement bien conservés ont été trouvés dans les coupes. Un grand nombre de radioles d'oursin y est généralement associé et notamment des spicules massues de *Balanocidaris* (voir LATHUILLÈRE, 1981, pl. 14, Fig. 10).

Le fait que ces spicules soient entières indique un faible transport et des faunes quasiment "in situ". Pour ces formes, la représentation schématique dans les coupes n'est plus une étoile noire, mais le dessin d'un oursin. La différence est importante pour l'analyse paléoécologique.

De nombreux débris de crinoïdes, principalement des milléricrinidés (Plate 9/6) ont été observés dans divers environnements. On en trouve associés aux oursins et au *Bourguetia striata* dans les marnes et en grandes quantités dans certaines barres oolithiques. Vu la grande fragmentation de la plupart des échantillons, un transport important doit avoir eu lieu avant le dépôt.

Pour d'autres indications sur les échinodermes du Mésozoïque (spécialement Crétacé), les magnifiques travaux de SMITH & WRIGHT (1989a, 1989b) sont conseillés.

6 - BIOÉROSION

6.1 INTRODUCTION

La bioérosion est un processus mécanique ou chimique, effectué par des organismes vivant sur ou dans une substance durcie, qui modifient ou même détruisent leur substrat. Ceci peut se faire par une activité de broutage, d'attaque chimique ou de perforation. Ce phénomène joue un rôle très important dans le budget du carbonate d'un récif. La vie dans une bioconstruction est en équilibre permanent entre la production et la bioérosion de carbonate. Des expériences en laboratoire ont démontré que les coraux consommaient relativement rapidement les réserves de carbonate contenues dans l'eau de mer. La bioérosion des coraux morts permet de restaurer ou d'accroître le CaCO_3 dissout (PEYROT-CLAUSADE et al., 1995). L'augmentation significative de la bioérosion peut, dans certains cas, donner une indication sur le niveau trophique, en étant une preuve indirecte d'un apport de nutriments (HALLOCK, 1988).

Les organismes responsables de la bioérosion sont abondants. Ils peuvent être classés en organismes épilithiques (vivant sur le substrat) et endolithiques (vivant dans le substrat). Les endolithobiontes peuvent être subdivisés en faunes euendolithique (perforeur), cryptoendolithique ("nicheur" passif, squatter), chasmoendolithique (dans les microfractures naturelles) et les paraendolithique (enfermé "involontairement") (GOLUBIC et al., 1981). Les spécialistes des traces fossiles ont développé toute une nomenclature avec des ichnogenres et des ichnoespèces (formant des "ichnofabrics") pour décrire les différentes morphologies résultant de l'activité des bioérodeurs (BROMLEY, 1992, 1994; BROMLEY & ASGAARD, 1993A, 1993B; BROMLEY & MARTINELL, 1991). Celles-ci donnent lieu à une zonation ("tiering") des traces de bioérosion en fonction de leur profondeur dans le substrat, partant des épifaunes en direction des endofaunes profondes (BROMLEY, 1994, Fig. 5.1; BROMLEY & ASGAARD, 1993a, Fig. 1).

6.2 EPILITHOBIONTES

La faune épilithique est généralement représentée par les brouteurs, comme les échinodermes ou les gastéropodes. Cette sorte de bioérosion joue un rôle certain dans le budget des carbonates, mais est difficile à mettre en évidence dans le fossile, surtout quand les formes dégagées sont rares. Une estimation indirecte peut s'opérer par une étude des fossiles ou bioclastes associés aux récifs.

Parmi les traces connues, la marque laissée par le pédoncule des brachiopodes, s'attachant au substrat, porte le nom de *Podichnus* (BROMLEY, 1994, Fig. 5.3D). Les gastéropodes laissent des traces de broutage (*pascichnia*) et quelques traces de prédation (*praedichnia*; comme le carnivore *Natica*). Les bivalves anomiides laissent des traces appelées *Centrichnus*. Les chitons et les patelles produisent des marques dues à leur activité de broutage à l'aide d'une radula comportant souvent de la silice (*Radulichnus*; BROMLEY & ASGAARD, 1993a). Les échinodermes font des marques de type *pascichnia* (broutage) avec leur "lanterne d'Aristote" sous la forme de petits traits convergents, montrant souvent une symétrie par cinq (*Gnathichnus*, BROMLEY, 1994, Fig. 5.3C).

6.3 ENDOLITHOBIONTES

Les faunes endolithiques représentent la plus grande partie de l'activité de bioérosion. Ces perforations sont le résultat de différentes stratégies propres à chaque organisme, la plupart du temps due à la recherche de protection. Les motivations qu'a un organisme de "manger" son substrat sont diverses, ce qui a fait écrire à BROMLEY (1992) que c'était pour le plaisir et par profit. Le présent travail sur l'Oxfordien a essayé, dans la mesure du possible, de tenir compte de tous les aspects de la bioérosion. Cependant, deux formes se détachent par leur bonne répartition dans les récifs étudiés et par leur bonne

préservation, rendant possible une estimation d’abondance relative dans les échantillons. Il s’agit des perforations de lithophages (ichnogenre: *Gastrochaenolites*) et celles produites par les éponges (ichnogenre: *Entobia*). Les autres formes seront décrites, mais n’apparaissent que sporadiquement dans les bioconstructions de l’Oxfordien du Jura suisse.

6.3.1 *Gastrochaenolites*

Les lithophages sont des bivalves mytilides qui perforent chimiquement et mécaniquement (GOHAR & SOLIMAN, 1963a, 1963b) les substrats durs. Le fait qu’ils ne calcifient pas leur byssus, leur permet de le briser et de le reformer à mesure qu’ils avancent dans la roche. L’ichnogenre, pour la cavité qu’ils produisent, se nomme *Gastrochaenolites* (e.g. BROMLEY, 1994). Ce terme se rapporte à la forme de cette cavité et non pas au genre de l’organisme qui la produit. Une cavité vide possédant la morphologie en torpille classique peut ainsi être nommée, bien que le perceur reste inconnu. L’équivalent de cette forme dans le bois (“woodground”) se nomme *Teredolites* (BROMLEY et al., 1994). L’acide produit attaque le carbonate (mais pas le proostracum du lithophage qui est corné) et peut donc perforer les “hardgrounds”, les coraux, les coquilles de bivalves, et les encroûtements généralement non-laminés, bien que des exemples aient été décrits dans des stromatolites de l’Albien du Nigeria (AKPAN, 1991). Le fait que les croûtes microbiennes étudiées soient souvent perforées implique une consolidation par diagenèse précoce sans doute induite par le métabolisme des organismes la composant (voir Chap. 3). Les croûtes microbiennes jouent ainsi un rôle de “ciment” entre les coraux, ce qui favorise la formation de relief.

Les premières traces de *Gastrochaenolites* sont datées du Pennsylvanien inférieur (WILSON & PALMER, 1998), mais

leur réelle explosion commence dans les récifs mésozoïques (KLEEMANN, 1990a). Il fait partie de l’ichnofacies des Glossifungites (Fig. 6.1), dont un bon exemple a été donné dans l’Actuel par PEMBERTON & FREY (1985). Les ichnofaciès (Fig. 6.1) sont principalement contrôlés par la profondeur et la nature du substrat. La plupart des formes appartenant à la zone à *Glossifungites* vivent dans des substrats mous à semi-consolidés. Les *Gastrochaenolites* sont généralement trouvés dans des substrats plus durs et *Gastrochaenolites torpedo* (l’ichnoespèce pour les lithophages) colonisent exclusivement les substrats durs.

Dans les coupes étudiées, certains *Gastrochaenolites* peuvent atteindre des tailles respectables (Plate 9/9). De très nombreuses marques de perforation par des lithophages ont été observées dans la microbolite (Plate 10.1 et 10.2). Ce phénomène indique que ces encroûtements se sont cimentés relativement vite et qu’ils peuvent ainsi représenter un facteur important dans la stabilité des constructions et la formation de relief.

Structure en “poupées russes”: paraendolithisme ou squattage?

De manière générale, la larve de lithophage se pose sur un substratum durci et le lithophage perce à mesure qu’il grandit. Une fois la taille adulte atteinte, le bivalve ne bouge plus. Il peut cependant se produire une cause externe qui pousse l’organisme à réagir. La croissance du corail dans lequel il fore en est une. Ce phénomène d’association entre bivalve et corail a été illustré dans l’Actuel pour des Pectinidae en Mer Rouge (*Pedum spondyloideum*; KLEEMANN, 1990b), pour des lithophages en Floride (KRUMM & JONES, 1993), mais aussi pour des lithophages dans le fossile (KLEEMANN, 1982, 1994).

Ces observations impliquent que les lithophages ne

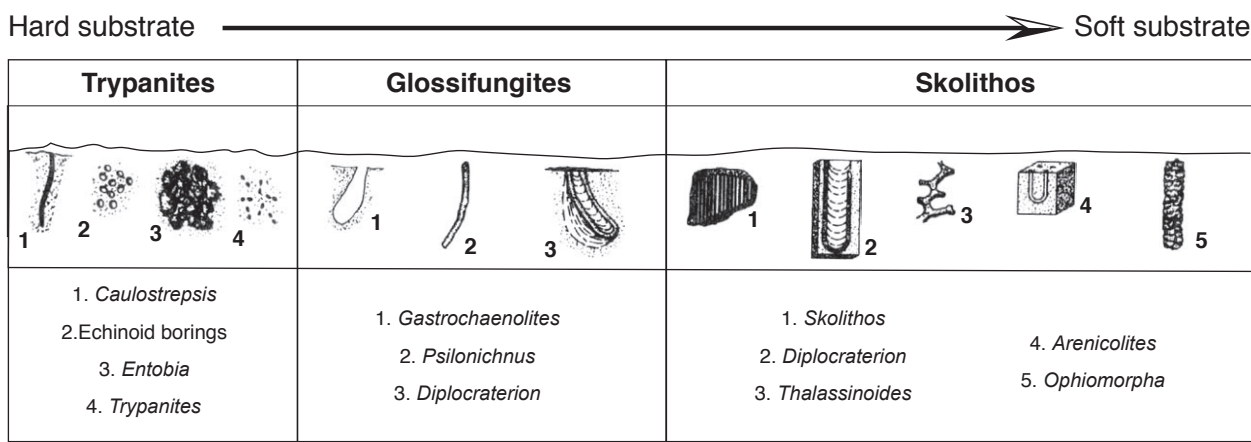


Fig. 6.1: Zonation of trace fossils in function of the bathymetry and substrate (simplified FROM FREY & PEMBERTON, 1985).

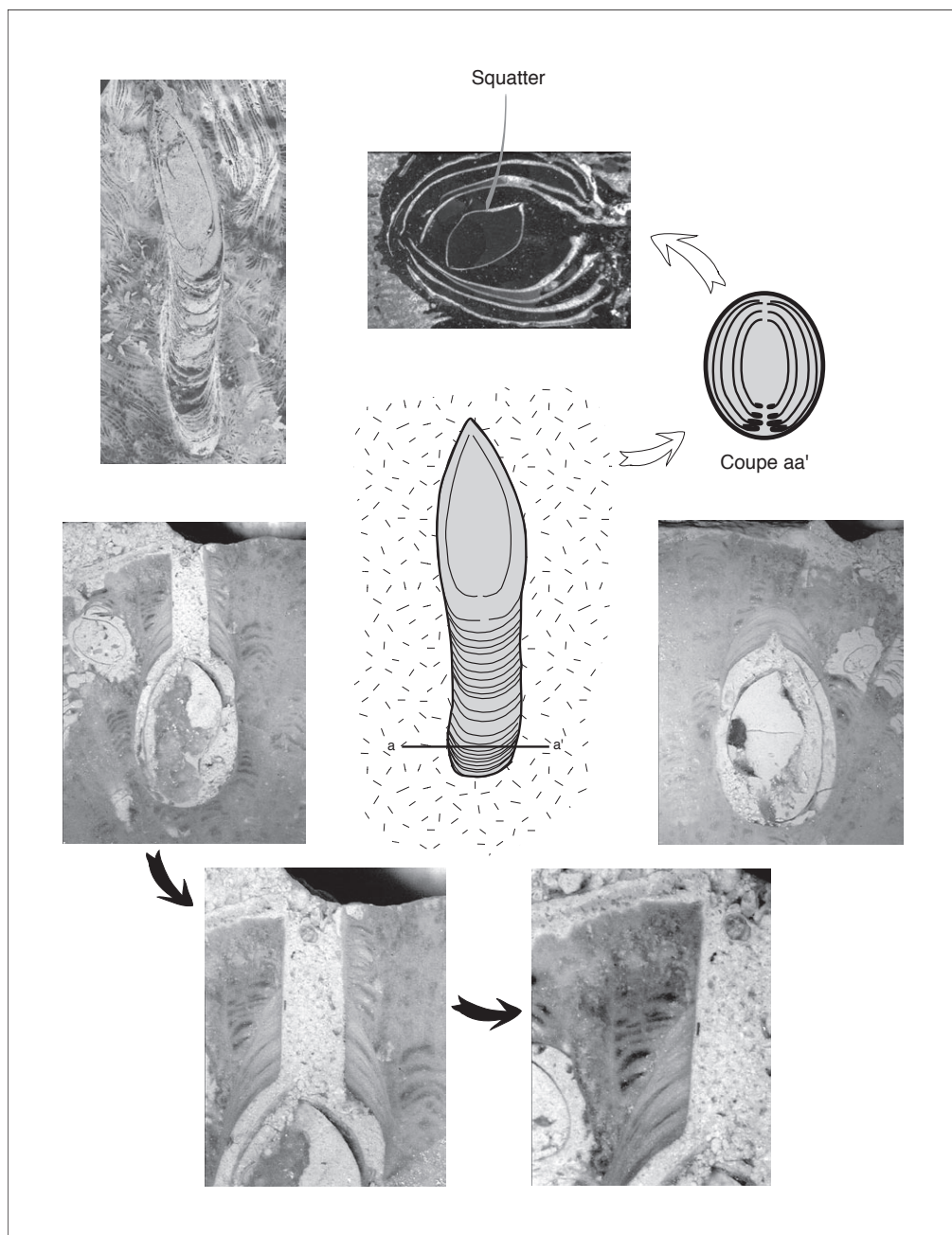


Fig.6.2: Possible paraendolithic boring bivalves (upper left picture from KLEEMAN, 1994).

perforent pas uniquement les parties mortes du corail, mais s'insèrent sur la surface de la colonie où ils sont capables de s'adapter à l'évolution de leur substrat.

Dans les récifs étudiés, des exemples d'association entre bivalves perforeurs et coraux ont été observés. Des lithophages montrent parfois une structure en "poupées russes" (Plate 9/7). Cet arrangement est difficilement explicable, car aucune des coquilles plus grandes, donc supposées être les premières venues dans la cavité, ne portent de marque de dissolution par le passage d'un autre lithophage. Les coquilles successives semblent provenir

du même genre, ce qui impliquerait que chaque nouveau "logeur" deviendrait de plus en plus petit, par respect de la taille de la coquille du prédécesseur. Une autre solution ferait intervenir une structure de progression de lithophage (comme décrit par KLEEMANN, 1994, Pl. 16/7), mais en coupe perpendiculaire à la direction de parcours (Fig. 6.2). C'est ainsi que les différents "planchers" que le lithophage produit sous lui lors de son avancement, seraient autant de coquilles recoupées par le plan de coupe. D'autres exemples viennent corroborer cette hypothèse mais cette fois en coupe parallèle au chemin du lithophage (Fig. 6.2).

Cependant, cette progression n'est pas toujours une réaction directe à une croissance corallienne, et cette réaction peut se matérialiser d'une autre manière. Le cas de la planche (9/8) présente un bivalve qui a visiblement perforé un corail (*Cyathophora*), mais en progressant vers l'intérieur de la colonie. La dernière coquille qui tapisse la cavité terminale se prolonge vers la sortie, comme si le lamellibranche avait calcifié le passage de son siphon. L'hypothèse suivante peut être formulée:

- Suite à une perte locale du tissu biologique corallien (par maladie ou encore broutage), une partie du squelette se retrouve sans polype et ainsi à la merci de la bioérosion (les lithophages ne perforent pas le tissu vivant du corail, bien que certains bivalves (*Pedum spondyloideum*) sont suspectés de le faire KLEEMANN, 1990b).
- Une larve de lithophage s'installe, et l'organisme commence à produire une cavité.
- Après qu'une certaine taille ait été acquise par le lithophage, le corail reprend sa croissance et s'approche du bord de la cavité. Les cnidoblastes du *Cyathophora* sont relativement toxiques pour le lithophage, qui peut réagir par un mouvement d'enfoncement dans la partie morte du corail.
- Le corail continuant sa croissance, le bivalve réagit pour ne pas se faire recouvrir, en protégeant l'ouverture où passe son siphon par une calcification du tube de sortie. Les planchers du corail, très développés chez le genre *Cyathophora*, s'adaptent le long du tube calcifié, attestant que le corail était encore vivant.
- A la mort du lithophage, un squatter s'installe, laissant la dernière coquille au milieu de la cavité (sans doute *Hiatella*, voir plus bas).

Cette hypothèse a le mérite d'expliquer tous les traits morphologiques de la structure. Le squatter cité à la fin est responsable de nombreux cas de doubles voir de triples coquilles dans les *Gastrochaenolites*. KELLY (1980) a démontré que *Hiatella* (bivalve) possédait deux types de coquilles différentes dans l'Actuel et qu'on retrouvait les deux mêmes types dans le Jurassique supérieur. Le premier type est caractérisé dans l'Actuel et dans le Jurassique par une coquille plus grande épilithique, tandis que le deuxième type montre une coquille plus petite qui semble être euendolithique. Cependant, la plupart des formes trouvées dans les *Gastrochaenolites* n'avaient pas produit la cavité et donc développaient un comportement de squatter (cryptoendolithique).

Ce type de comportement a été observé à maintes reprises dans les bioérosions étudiées. Les structures en "poupées russes" doivent ainsi être étudiées en détail et sous différents angles de coupe pour indiquer une structure de progression durant la vie du corail. La plupart du temps et en l'absence de coupes complémentaires, les structures en "poupées russes" semblent devoir être interprétées comme un comportement cryptoendolithique.

6.3.2 *Entobia*

Les éponges encroûtent le substrat, mais elles le perforent aussi. La structure de perforation effectuée par les éponges se nomme *Entobia* (ichnogène; Plate 10/3; voir aussi BROMLEY & ASGAARD, 1993b, Fig. 6 et 9). Il est responsable d'une grande quantité de bioérosion. *Aka* (Plate 10/4), démosponge de l'ordre des Haplosclerida et de la famille des Adociidae ou *Siphonodictyon* (synonyme plus jeune), est l'éponge perforante la plus répandue depuis le Jurassique jusqu'à l'Actuel (KEUPP & REITNER, 1988; REITNER & KEUPP, 1991). Elle se caractérise par ses spicules monaxones en forme de "boomerang". Ces éponges ne perforent que des substrats calcaires. Elle peuvent forer dans des éponges siliceuses, sous réserve que celles-ci soient recristallisées en calcite, impliquant bien entendu une perforation post-mortem. Les *Aka* affectionnent les environnements protégés. Les formes récentes se situent entre 10 m et 70 m de profondeur (en dessous de l'action des vagues). On peut les trouver dans certains cas d'exception entre 1 m et 2 m. Les zones plus turbulentes sont généralement colonisées par les *Cliona*, un autre genre d'éponge perforante présentant des spicules en forme d'aiguille. REITNER & KEUPP (1991) proposent que *Cliona* colonise les eaux entre 0 m et 10 m, bien que GOREAU & HARTMAN (1963) indique des bathymétries plus importantes pour cette forme de bioérosion.

Dans les bioconstructions étudiées, la bioérosion par les éponges n'est pas très importante en quantité de matière érodée; cependant, elle est fréquente. La superposition de plusieurs traces de bioérosion (plusieurs "tier", e.g. BROMLEY, 1994, Fig. 5.1) peut avoir naturellement masqué les traces d'éponges qui comptent parmi les premières à attaquer le substrat.

6.3.3 Les foraminifères

Les foraminifères peuvent perforer un substrat pour plusieurs raisons: par protection, parasitisme, construction de leur test, ou encore pour manger (VÉNEC-PEYRÉ, 1996).

Dans plusieurs bioconstructions, des perforations par *Troglotella incrustans* WERNLI & FOOKES ont été observées

(Plate 6/10 et 6/11; voir Chap. 4). Ce foraminifère développe une relation plus ou moins symbiotique avec le foraminifère *Lithocodium aggregatum* (voir Chap. 4.2.3). Dans les premiers stades ontogéniques, *Troglotella* développe un comportement euendolithique. Cependant, la quantité de carbonate recyclée par ce foraminifère reste peu importante.

Quelques situations de paraendolithisme ont été constatées. Des foraminifères agglutinés complexes

ayant une affinité avec les *Placopsilina*, ont été retrouvés à l'intérieur de cavités creusées dans un corail (Plate 10/5). Il est exclu que ces foraminifères aient eux-mêmes produits leur cavité. Il s'agit plutôt d'une situation de cryptoendolithisme (squatter), ou mieux d'une croissance corallienne autour des organismes (paraendolithisme). La dernière hypothèse est la plus logique, car les perforations correspondent trop parfaitement au pourtour des foraminifères pour qu'elles soient antérieures.

7 - MATRICE SÉDIMENTAIRE

7.1 INTRODUCTION

Les éléments constituant les faciès récifaux ont été divisés arbitrairement selon leur caractère “bioconstructeur”. C’est ainsi que les coraux, la microbialite et les micro-encroûteurs occupent une place privilégiée. La macrofaune (sans les coraux), qui joue aussi son rôle de constructeur, vient compléter le tableau des relations paléoécologiques de la “cité” récifale. Cependant, l’aspect sédimentaire est aussi un élément essentiel, mais indirect, de la croissance du récif. Tantôt inhibiteur, tantôt incitatif, il représente l’un des facteurs de contrôle les plus importants.

Le terme de matrice, ou matrice sédimentaire, sera utilisé pour l’ensemble du sédiment, à caractère principalement microscopique, qui remplit les porosités restantes dans le récif. Elle donne des indices indirects sur l’environnement de dépôt des constructions. La composition de cette matrice ainsi que du sédiment qui entoure les récifs est hétérogène, et sera classifiée comme n’importe quel autre sédiment, en considérant les particules, la matrice micritique, la faune et le type de ciment. Les classifications de DUHNAM (1962) et FOLK (1962) seront utilisées. Il est clair qu’une grande quantité de ce sédiment est autochtone, provenant de la bioérosion du récif. Cependant, de nombreux éléments allochtones viennent s’y adjoindre, l’énergie de l’eau et la bioturbation se chargeant de l’homogénéisation du mélange. Les points suivants présenteront rapidement les différents composants ainsi qu’un tableau des principaux faciès et microfaciès rencontrés sur la plate-forme oxfordienne.

7.2 DÉFINITIONS ET COMPOSITIONS

7.2.1 Définitions

Seuls les types de faciès utilisés dans ce travail ont été présentés dans ce chapitre. Pour une présentation sédimentologique plus systématique, le lecteur se référera aux travaux de PASQUIER (1995) et PITTET (1996), dont les classifications ont servi à ce travail.

Les éléments figurés sont les éléments qui composent le sédiment et qui donnent des indications sur le milieu de formation et sur la paléoécologie. Ces éléments servent à définir des microfaciès qui regroupent l’ensemble des données paléontologiques et sédimentologiques recueillies par l’étude de lames minces (voir FLÜGEL, 1982). Le faciès est défini sur la description des données macroscopiques de paléontologie et de lithologie (GRESSLY, 1838, TUCKER & WRIGHT, 1990). Les faciès sont regroupés en zones (“facies belts” FLÜGEL, 1982, et WILSON, 1975; “facies associations” TUCKER & WRIGHT, 1990) qui définissent des environnements de dépôts (Fig. 7.1).

7.2.2 Éléments figurés inorganiques (“non-skeletal grains”)

Péloïdes

Dans le chapitre 3 (3.3.3), la formation biogénique d’un certain type de micropéloïdes (de 20 à 80 μm) a été décrite. Les péloïdes sont eux décrits comme des particules micritiques sphériques ou elliptiques plus petites que 1 mm (en moyenne entre 100 μm et 500 μm). Ils sont le résultat de pellets fécaux (annélides, crustacés, gastéropodes), de micritisation par des bactéries de bioclastes ou autres particules, de désagrégation d’algues, ou enfin de lithoclastes micritiques divers. Les péloïdes ont une meilleure conservation dans les zones d’énergie faible, subtidales ou intertidales inférieures. Ils sont très fréquents dans les milieux lagunaires où les bactéries abondent et leur activité de micritisation est importante. Dans les milieux récifaux, des morceaux de coraux ou d’encroûtement arrachés ou bioérodés et ensuite micritisés forment de nombreux péloïdes.

Ooïdes

La plus grande partie des ooïdes se forme dans les milieux marins, bien qu’ils puissent se développer en milieu lacustre ou fluvial. L’optimum environnemental pour les formes fossiles sont les mers chaudes et peu profondes (entre 1 m et 15 m) saturées en carbonate dissout (exemple des Bahamas Actuel) (TUCKER & WRIGHT, 1990).

Dans les niveaux étudiés, les oôides possèdent le plus souvent un cortex radiaire, bien que les autres types définis par STRASSER (1986) aient été observés. HUG (in prep.) prépare une étude plus détaillée des oôides de l'Oxfordien supérieur du Jura Suisse, dans laquelle les différents types seront présentés.

Les oôides sont le résultat d'une précipitation physico-chimique, mais aussi microbienne (e.g. RICHTER, 1983; REITNER et al. 1997; Suess & Fütterer, 1972). L'hydrodynamisme, la température et la salinité sont des facteurs prépondérants dans cette formation (LEES, 1975; STRASSER, 1986; TUCKER & WRIGHT, 1990). Des lagons ouverts, avec leur environnement un peu plus calme à énergie alternante et leur salinité variable, sont propices à la formation d'oôides radiaires. Bien qu'il est possibilité de formation d'oôides dans des milieux calmes, la présence fréquente d'oôides dans des milieux protégés, relativement éloignés de leur lieu de formation, pourrait s'expliquer par les courants de marées et surtout par l'action des tempêtes, par wash-overs et tempestites.

De possibles "spiny ooids" (DAVAUD et al., 1990) ont été observés dans des faciès de barres, accompagnés par des "keystone vugs" (faciès D4, Fig. 7.2). Ils sont l'indication d'une exposition subaérienne et d'une diagenèse précoce.

Lithoclastes

Il existe deux types de lithoclastes: les intraclastes et les extraclastes.

Les intraclastes sont des particules formées par remaniement synsédimentaire d'un sédiment généralement faiblement consolidé et provenant du même milieu. L'érosion de récifs produit souvent ce type de particules qui se retrouvent dans la matrice. L'abrasion et la bioérosion de croûtes microbiennes donnent aussi une grande quantité d'intraclastes. Dans les milieux intertidaux, le remaniement des dépôts d'argiles ou de boue carbonatée dans des sédiments plus grossiers donne lieu à la formation de galets mous. Dans certains sommets de bancs oolithiques, les microbialites qui commençaient à stabiliser la barre et qui sont remaniées par une reprise de l'énergie, forment des intraclastes. Dans un cadre intertidal, l'arrachement de tapis microbien riche en MO provoque l'apparition de galets noirs (STRASSER, 1985).

Les extraclastes sont relativement rares dans les faciès récifaux étudiés. Parfois, des débris récifaux (coraux, microbialites) arrachés par les tempêtes se retrouvent dans les chenaux tidaux. Les dépôts d'arrière - ou d'avant-récif ne sont pas à considérer comme des extraclastes, si leur lieu de dépôt et de formation sont très étroitement juxtaposés. chaux et peu profonds. Une autre partie peut

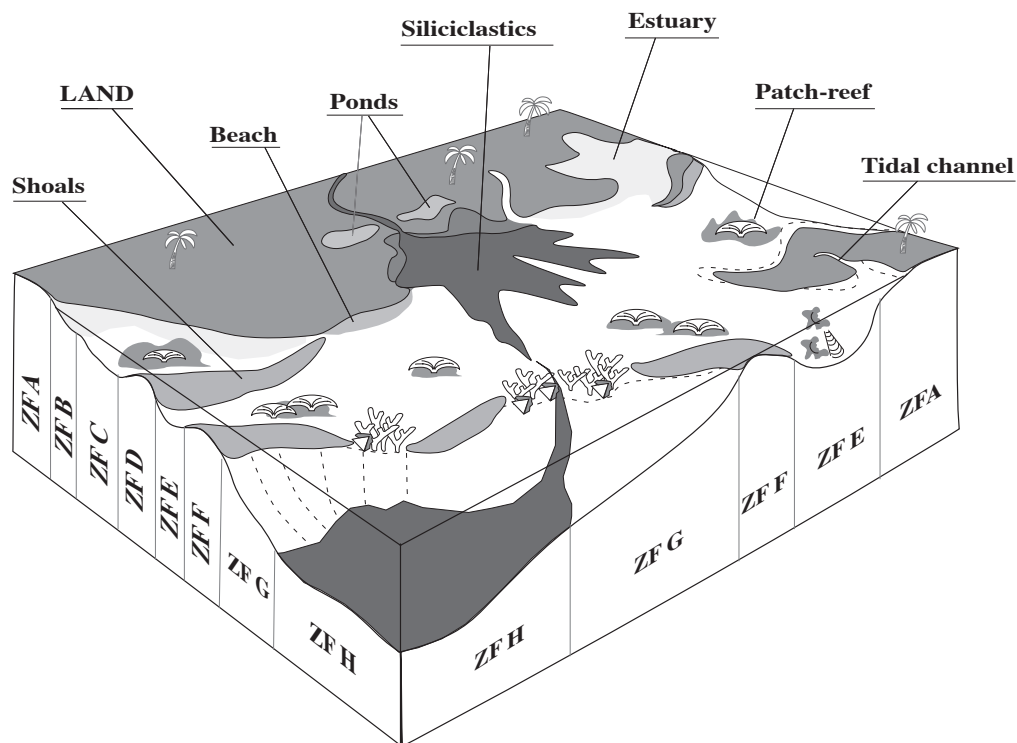


Fig. 7.1: Diagram showing the different facies zones, represented in the studied Oxfordian outcrops.

Terrigènes

L'ensemble du matériel provenant de l'érosion continentale, transporté dans les milieux marins carbonatés (principalement par les rivières), est appelé "terrigenes". Ils se retrouvent parfois en grande quantité sur la plate-forme oxfordienne et jouent un rôle clé dans la répartition des constructions et sur leur composition. L'érosion de minéraux alcalins par l'eau douce a pour effet une augmentation de l'alcalinité de l'eau, favorisant sous certaines conditions la précipitation de carbonate microbien (voir Chap. 3.3). Il a été démontré que les terrigènes dans le Jura ont été principalement apportés par les rivières (GYGI & PERSOZ, 1986), bien que l'on ait longtemps privilégié le transport éolien (BOLLIGER & BURRI, 1970). Les principaux composants de ces apports sont les minéraux argileux, le quartz, les feldspaths et aussi des minéraux lourds, comme le grenat, la tourmaline, le zircon, l'anatase et le rutile (BOLLIGER & BURRI, 1970). Des feldspaths potassiques et des quartz authigènes ainsi qu'un minéral riche en Ti (rutile) ont été observés au SEM dans les microbialites (Chap. 3.5; voir aussi PLUNKETT, 1997).

Les cortèges argileux ont été étudiés par PITTET (1996) dans le secteur de l'étude et pour le Membre à Natica, respectivement de Günsberg. Les principaux résultats sont: (1) une forte corrélation négative entre l'illite et la kaolinite, (2) des cortèges argileux indépendants du faciès, (3) une très faible présence de smectite, dont la formation est interprétée en terme de saisonnalité (4) une minéralostratigraphie, qui est relativement efficace dans les grandes tendances (GYGI & PERSOZ, 1986), mais difficilement utilisable dans le détail, (5) un contrôle climatique possible sur la composition des cortèges argileux, mais difficilement identifiable. PITTET (1996) et PITTET & STRASSER (1998) ont montré que les périodes pluvieuses, avec un accroissement des apports terrigènes, coïncidaient avec les bas niveaux marins, dans une périodicité de 100 ka, liée aux cycles d'insolation dans la bande de fréquence de Milankovitch (voir chap. 11). Une relation pourrait ainsi être esquissée entre input terrigène et climat global, bien que de nombreux effets de tectonique locale soient envisageables. Il est intéressant de noter que la même observation effectuée sur les cycles de 100 ka, peut être effectuée dans les bas niveaux marins observés à l'intérieur de ces cycles, matérialisés par la fermeture des systèmes et l'eutrophisation des environnements sous l'apport terrigène. Ce phénomène n'est pas directement lié à des fluctuations d'humidité à petites échelles, mais plutôt dans une phase humide générale, l'accumulation de terrigènes étant facteur de la circulation sur la plate-forme.

L'érosion du continent entraîne en plus des siliciclastiques, le lessivage des nutriments, éléments essentiels à la productivité organique. Les nutriments sont des substances inorganiques ou organiques, dont

les principaux composants sont l'azote et le phosphore. Sous certaines conditions, le fer et les silicates jouent aussi un rôle important. L'azote est indispensable à la synthèse des aminoacides et des protéines, tandis que le phosphore est particulièrement utile dans le métabolisme des organismes.

Certains niveaux sont riches en débris de charbon. Des exemples de coraux vivant dans des environnements proches de la plaine côtière ont été observés (voir coupe de "Sous-la-Jean Mathey", chap. 10.3), et ainsi que des niveaux de thrombolite surmontés par des dépôts lagunaires riches en éléments carbonneux. Des traces de racines possibles sont visibles dans la coupe française de Chateauvieux-les-Fossés (voir chap. 10.8).

7.2.3 Eléments figurés organiques ("skeletal grains")

Les principaux groupes de fossiles présents dans les faciès récifaux ont déjà été décrits dans les chapitres précédents. Il reste juste quelques éléments annexes qui n'ont pas été introduits et que l'on retrouve dans la matrice, comme les bioclastes indéterminables parce qu'à moitié micritisés ou trop fragmentés. Des morceaux de bivalves et d'échinodermes ainsi que quelques charophytes souvent "ooidifiés" se retrouvent dans la matrice. Les ostracodes sont relativement fréquents, ainsi que les foraminifères type miliolidé.

7.2.4 Micrite

Il existe deux types de micrite: une automicrite (formée *in situ*) et une allomicrite (transportée d'un autre milieu). MILLIMAN et al. (1993) proposent que plus de 60% de la production de micrite dans le "Great Bahamas Bank" est le résultat d'une précipitation chimique. De plus, une très grande quantité est exportée dans des environnements plus profonds. La micritisation de grains de carbonate par des processus de diagenèse précoce est aussi une grande source de micrite. Bien que cette micritisation puisse s'opérer seulement par l'activité de micro-perforeurs (e.g. BATHURST, 1966, 1975), REID & MACINTYRE (1998) suggère une production de micrite par une recristallisation progressive des bâtonnets ou aiguilles, formant l'organisation primaire du bioclaste, en "minimicrite", "pseudomicrite" et finalement en micrite. Cette recristallisation peut commencer déjà lors de la vie de l'organisme (MCINTYRE & REID, 1998) et se poursuivre dans le sédiment sur les fonds marins peu profonds.

Les deux formations étudiées dans ce travail (Formation de St-Ursanne et Formation de Vellerat, voir Fig. 1.7) contrastent par la nature de leur micrite. On peut raisonnablement proposer qu'une partie de la micrite fabriquée durant la Formation de St-Ursanne provienne de précipitation inorganique dans des environnements

ZONES DE FACIES	FACIES	DESCRIPTION	DUNHAM	STRUCTURES SEDIMENTAIRES	INTERPRETATION ENVIRONNEMENTALE
ZF A	A1	Niveaux à racines			Intertidal supérieur, supratidal
ZF B	B1	Niveaux à charbon			Sandflat, tidal creek
	B2	Marnes à charophytes, huîtres et ostracodes			Marnes de milieux plutôt saumâtres, proches des terres émergées, aussi ponds
	B3	Grès avec micrite. Parfois débris charbonneux, galets mous, bioclastes de forams agglutinés	P	Erosion, chenalisation, bioturbation	Tidal creek
	B4	Tapis microbiens stromatolitiques, alternance de niveaux péloïdaux et siliciclastiques. Parfois birdseyes ou keystone vugs dans les niveaux plus grossiers	M/W et P/G Bindstone	Laminations plane-parallèles à onduleuses, fenestrées, dessication (polygones)	Tidal flat, avec parfois influence des tempêtes
	B5	Bio-oo-onco-pelsparites, beaucoup de quartz, débris de charbon et galets mous		Erosion, chenalisation	Tidal creek (petits chenaux tidaux)
	B6	Oo-pelsparites gréseuses	G	Petites accumulations, wavy bedding, rides de courant	Mixed-flat à sandflat
	B7	Oo-pelsparites gréseuses	G	Laminations plane-parallèles, parfois keystone vugs	Plage
ZF C	C1	Marnes à Cyclaminidae, autres forams agglutinés, petits bivalves et gastéropodes, quartz			Marnes de milieux protégés et relativement restreints
	C2	Marnes stériles, parfois gréseuses. Rares traces de faunes			Marnes de milieux restreints
	C3	Grès avec micrite. Parfois débris charbonneux, galets mous, bioclastes de forams agglutinés	P	Erosion, chenalisation, bioturbation	Tidal creek
	C4	Bio-pelmicrite fortement gréseuse		Erosion, chenalisation, bioturbation	Tidal creek
	C5	Onco-pel(oo)micrite-sparite à faune peu diversifiée et restreinte, foram. aggl. complexes	M à W	Parfois flaser-bedding	Lagon fluctuant entre semi-ouvert et restreint
	C6	Bio-pel(oo-onco)micrite à Cyclaminidae, parfois avec ostracodes et/ou gastéropodes	M à P	Parfois flaser-bedding	Lagon semi-restreint à vasière
	C7	(Bio-pel-oo-onco)micrite à serpules	M (à W)		Lagon semi-restreint à vasière
	C8	Onco-pelmicrite à miliolles, aussi Cyclaminidae et gastéro. possible	W à P		Lagon semi-restreint, protégé
	C9	(Bio-pel)micrite parfois gréseuse parfois miliolles, ostracodes, pas de bioturbation	M (à W)	Possible wash-over	Lagon restreint
	C10	Micrite dolomitisée	M		Lagon restreint, estran
	C11	Bio-onco-pelmicrite, possible quartz dans micrite pauvre en faune	W à P	Base érosive, possible granoclassement	Tempestite de wash-over dans lagon confiné
ZF D	D1	Grès à ciment calcitique, péloïdes, galets mous, bioclastes de forams agglutinés	G		Barres internes, tempestites ou chenal tidal
	D2	Oo-onco-pel-biomicrite/sparite. Peut contenir du quartz	W à P/G	Flaser-bedding, rides de courant cross-bedding	Sandflat à barres subtidales peu profondes
	D3	Oo-onco-pel-biosparite(micrite) à échinodermes, algues rouges et débris périrécifaux	G (à P) Rudstone	Cross-bedding, pas toujours très visible	Barres périrécifales
	D4	Oo-onco-pel-biosparite(micrite) à keystone vugs. "Spiny ooids" possible	G (P)	Cross-bedding	Barres intertidales ou proches de l'intertidal
	D5	Sand-waves oo-pelmicrite à débris d'échinodermes	G	Sand-waves	Sand-waves subtidales peu profonds à intertidaux. Remaniement de plage possible
	D6	Dunes oo-onco-pel-biomicrite-sparite parfois quartz	P à G.	Flaser-bedding, rides de courant, cross-bedding	Dunes subtidales peu profondes
ZF E	E1	Marnes à Cyclaminidae, autres forams agglutinés, petits bivalves et gastéropodes, un peu de quartz, <i>Thalassinoides</i>			Marnes de milieux protégés
	E2	Oncomicrite ou bio-onco-pelmicrite à débris de coraux et échinodermes et à faunes diversifiées. Bancs plutôt massifs, parfois gréseux	W à P		Lagon relativement ouvert, non-restreint, marin
	E3	Oncomicrite à très grandes oncoïdes contenant souvent <i>Bacinnella</i> et <i>Lithocodium</i> .	Bindstone		Lagon ouvert à semi-ouvert, bonne oxygénation et qualité d'eau
	E4	Bio-onco(oo)micrite à débris de coraux,	W à P.		Lagon d'arrière ou d'avant récif
	E5	Bio-pel(oo-onco)micrite à algues vertes et faune diversifiée	M/W à P		Lagon protégé à semi-ouvert, non-restreint
	E6	Oo- et /ou pel- biomicrite	W à P	Laminations planes-parallèles parfois léger cross-bedding, possible érosion	Tempestite dans lagon
ZF F	F1	Oo-onco-pel-biosparite (micrite) quartz possible	P à G.	Cross-bedding, pas toujours très visible	Barres subtidales
	F2	Oo-onco-pel-biosparite(micrite) à échinodermes, algues rouges et débris périrécifaux	G, (P) Rudstone	Cross-bedding, pas toujours très visible	Barres périrécifales
	F3	Oo-onco-pel-biosparite(micrite) à keystone vugs. "Spiny ooids" possible	G (P)	Cross-bedding	Barres intertidales ou proches de l'intertidal
ZF G	G1	Marnes avec débris d'échinodermes, bryozoaires, brachiopodes, coraux			Marnes de milieux ouverts
	G2	Biopelmicrite	M à W	Rides de vagues <i>Zoophycos</i>	Lagon ouvert, marin
	G3	Bio-onco-pelmicrite à débris de coraux et échinodermes. Bancs plutôt massifs	W à P		Lagon ouvert, marin,
	G4	Biomicrite à échinodermes, algues rouges, coraux	W. à P.		Lagon ouvert marin
	G5	Pelmicrite-sparite gréseuse, parfois charbon	P à G	Hummocky cross-stratification	Tempestite de mer ouverte à lagon marin
	G6	Bio-onco(pel)micrite à éléments récifaux	W-P à G. et/ou Rud-Floatstone	Base érosive parfois rides de vagues	Tempestite pré-récifale
	G7	Bio-onco(pel)micrite à éléments récifaux	Floatstone	Base érosive Chenalisation	Chenal de tempête
ZF H	H1	Marnes à pholadomides et huîtres			Marnes de milieux de lagon ouvert, en dessous de l'action des vagues

Fig. 7.2: Table showing the facies zones and the different related facies.

chauds et peu profonds. Une autre partie peut aussi résulter de la micritisation de bioclastes par recristallisation ou micro-perforation et bien entendu de la bioérosion du récif lui-même. Cette micrite, par son transport latéral, contrôle en grande partie la croissance des récifs de corail dans la Formation de St-Ursanne (voir chap. 10.4). Les variations du niveau marin représentent un moteur à la migration de ce sédiment, sans parler du déplacement des zones de production elles-mêmes. La Formation de Vellerat est caractérisée par de mauvaises conditions environnementales qui induisent une production de micrite moins importante. La micrite produite est principalement due à l'activité bactérienne durant la carbonatogenèse des croûtes (automicrite). Les apports terrigènes qui favorisent jusqu'à un certain point cette carbonatogenèse (alcalinisation, nutriments), inhibent la production carbonatée quand ils sont trop importants. Une grande activité de bioérosion est observée, ce qui représente une source secondaire de micrite. Dans la Formation de St-Ursanne, les lagons peu profonds ne se remplissent pas de marnes, mais représentent une grande usine à micrite.

7.3 ZONES DE FACIÈS

Les principales zones de faciès rencontrées dans ce travail sont schématisées dans la figure 7.1. Les principaux faciès, associés à ces zones et établis sur les coupes étudiées dans ce travail (basé sur près de 900 échantillons) sont introduits dans la figure 7.2. Une étude plus élargie et détaillée des faciès et zones de faciès sur le secteur d'étude peut être consultée chez PITTET (1996). Les deux figures donnent une idée du type de sédimentation correspondant aux différents milieux de dépôts sur la plate-forme oxfordienne. Les milieux récifaux seront décrits dans les chapitres 8 et 9. Une classification des récifs oxfordiens du Jura suisse sera présentée en fonction de leur morphologie et de leur composition. Ils seront introduits dans des reconstitutions environnementales plus localisées et détaillées.

7.4 DIAGENÈSE

La diagenèse en milieu de plate-forme carbonatée peu profond dans l'Oxfordien du Jura suisse a été étudiée par PLUNKETT (1997). Il en ressort que la diagenèse précoce s'est principalement produite dans un environnement phréatique d'eau douce, avec des indices de milieux vadoses (marins et d'eau douce). La diagenèse a suivi de très peu le dépôt. L'étude en cathodoluminescence a permis de définir une vingtaine de lentilles de cimentation sur les coupes étudiées par PITTET (1996) qui servent de cadre stratigraphique à cette étude. Ces lentilles ne semblent pas se superposer directement. La géochimie et les isotopes donnent aux fluides interstitiels un caractère météoritique phréatique. Bien que l'influence locale soit importante, il

semble possible de corréliser quelques zones diagénétiques sur une région plus importante et de les lier à l'histoire du niveau marin absolu. Les lentilles de cimentation seraient rattachées avec les fluctuations eustatiques très rapides, induits par les variations d'insolation liées aux cycles orbitaux dans la bande de fréquence de Milankovitch (BERGER et al., 1989).

La dolomitisation est importante dans les faciès récifaux. Deux types de dolomie ont été mis en évidence par PLUNKETT (1997): une saccharoïde et une rhomboédrique. La première serait due à une diagenèse très précoce dans une zone émergée et liée à l'évaporation. La seconde serait tardive et même liée à la re-inondation des dépôts sous-jacents. Certaines micrites sont remplacées complètement par de la dolomie rhomboédrique. La porosité dans les constructions récifales peut rester importante et les fluides diagénétiques y circulent facilement. Il a souvent été observé que les contours de certaines porosités (*Gastrochaenolites*, tubes de ver) sont dolomitisés dans les coraux très denses et les encroûtements ("auréole de dolomitisation") alors que le reste ne l'est pratiquement pas.

La silicification est sélective dans les faciès récifaux. Elle se concentre particulièrement sur les tubes de serpule et parfois des coquilles plutôt épaisses (huîtres). Ces structures servent de centre de nucléation à la précipitation et, pour les serpules, de conduit de circulation.

Le terme de recristallisation est souvent employé pour les coraux dont le squelette primaire en aragonite a été remplacé par de la calcite. Cependant, une recristallisation implique une conservation de la minéralogie primaire. Les coraux de cette étude ont donc subi un processus de dissolution-reprécipitation, avec destruction partielle ou totale de la microstructure. Celle-ci est extrêmement forte et il n'est pas rare que les organismes soient seulement présents sous la forme d'une cavité remplie à moitié de sparite. Ce phénomène rend la diagnose difficile, impliquant souvent une certaine réserve.

Les croûtes microbiennes calcifient relativement vite, par l'activité des organismes qui les composent. Elles jouent certainement un rôle de liant entre les organismes constructeurs, permettant de produire un certain relief. Cette carbonatogenèse rapide est attestée par un grand nombre de perforations de type *Gastrochaenolites*. Ce rôle de "cimentation" a déjà été invoqué par plusieurs auteurs (e.g. CAMOIN et al., 1997; LAURENTI & MONTAGGIONI, 1995; LEINFELDER et al., 1993b, 1996).

8 - RÉCIF: ENTITÉ ÉCOLOGIQUE

8.1 INTRODUCTION

Maintenant que les principaux composants des récifs oxfordiens ont été introduits, ce chapitre va aborder le sujet global du récif en tant qu'entité écologique. Pour cela, un parallèle va être tiré entre les récifs actuels et ceux du Jurassique afin d'y voir leurs principales différences et leurs points communs. Une brève introduction paléoécologique va être fournie, présentant les concepts de base, et notamment l'organisation de la faune et de la microfaune en fonction de leur mode de nutrition, de leur lieu de vie et accessoirement de leur morphologie.

8.2 DÉFINITION D'UN RÉCIF

Un récif peut signifier différentes choses selon les personnes. Pour la plupart des gens, il est pris comme entité physique développant un relief et ainsi une capacité de résistance au courant. Il est aussi vu par les pétroliers comme un "simple" réservoir d'huile.

La définition qui va être utilisée dans ce travail est l'entité écologique, c'est-à-dire un milieu biologique où les interactions entre les organismes ainsi que des organismes avec leur environnement sont prises en compte. Un récif est souvent comparé à une ville sous-marine dans laquelle chaque élément joue son rôle. Il s'organise spatialement et verticalement et il est régi par un équilibre permanent entre production et destruction. Il se définit dans sa capacité d'adaptation aux pressions environnementales externes (e.g. apports terrigènes, température, variation du niveau marin) et dans sa capacité à influencer sur son environnement par son activité biologique.

Un récif possède généralement une forme constructrice dominante. Elle donne le nom à l'édifice. C'est ainsi qu'à l'Oxfordien, on distingue trois types de récifs: les récifs coralliens, les récifs d'éponges et les récifs microbiens (LEINFELDER et al., 1994). Comme précédemment introduit, les récifs étudiés dans le Jura suisse et français sont des récifs à forte composante corallienne, possédant d'épais épisodes de domination microbienne. Il s'agit maintenant

de discuter quelques points de comparaison avec les constructions actuelles et de poser les différents arguments paléoécologiques qui vont être utilisés.

8.3 POINTS DE COMPARAISON ENTRE RÉCIFS ACTUELS ET JURASSIQUES

8.3.1 Actualisme

Bien que partageant certains aspects avec les constructions actuelles, les récifs oxfordiens n'offrent pas un modèle actualiste. Les récifs actuels permettent de comprendre une partie des problèmes soulevés par le fossile. Cependant, les conditions géochimiques de l'eau à l'Oxfordien ne sont pas connues, ou alors supposées par rapport à l'Actuel. Les organismes responsables de la construction, ainsi que les environnements de dépôts des édifices ne sont pas identiques. Les algues corallines actuelles n'ont que de faibles correspondances dans les bioconstructions fossiles. A l'Oxfordien, les encroûtements microbiens jouent un rôle prépondérant dans les écosystèmes récifaux. Ce rôle est presque inconnu dans l'Actuel, où ces croûtes sont généralement cantonnées dans des environnements extrêmes de milieux hypersalins ou de cavités récifales. Les Bahamas offrent quelques exemples de dépôt microbolitique dans la mer ouverte. Ils apparaissent dans des milieux subtidaux de haute énergie, comme à Lee Stocking Island (DILL et al., 1986) et Schooner Cays dans les Exuma Cays (DRAVIS, 1983), dans des contextes intertidaux de récifs frangeant à Stocking Island (REID & BROWNE, 1991), ainsi que dans plusieurs types d'environnements allant du subtidal peu profond à l'intertidal (entre 0 et 10m) dans les Exuma Cays (REID et al., 1995).

8.3.2 Zonation dans l'Actuel

Dans l'Actuel, il existe plusieurs types de constructions récifales. En partant du continent pour aller vers la mer ouverte, il y a par exemples les récifs frangeants (directement accolés à la ligne de côte), les récifs de barrière (qui matérialisent le récif physique, et qui

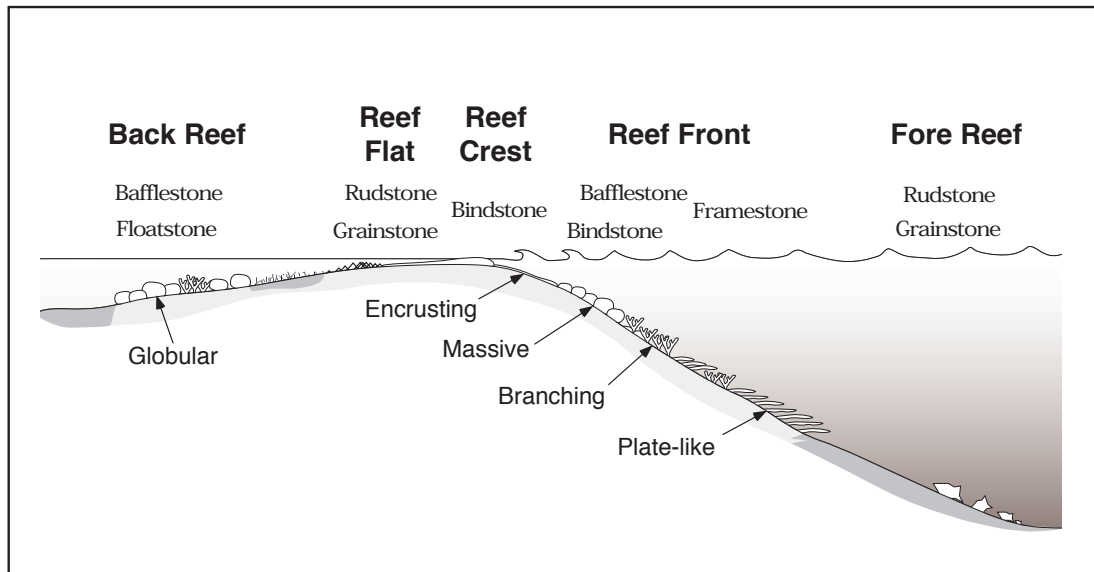


Fig. 8.1: Zonation of the main coral morphologies and the associated reefal facies, in function of the position on the platform (modified from GINSBURG & SCHROEDER, 1969 in JAMES, 1983)

délimitent généralement un lagon) et les atolls (qui se construisent autour d'un ancien volcan disparu). Les récifs de barrière présentent une zonation particulière de formes de coraux en fonction principalement de l'énergie et de la luminosité (Fig. 8.1). Les petites constructions qui s'installent dans les lagons sont appelées patch-reefs. Ils existent plusieurs morphologies de patch-reefs en fonction leur taille (GINSBURG & SCHROEDER, 1969 dans JAMES, 1983).

8.3.3 Haute-énergie, barrière

Selon RONIEWICZ (1976), certains critères indiqueraient que les récifs jurassiques ne peuplaient que les environnements à faible énergie. Il s'agit de la grande quantité de boue carbonatée dans les récifs, l'absence de grande masse de débris, la présence en grande quantité de morphologies fragiles et à croissance lente. Ainsi les constructions du Jurassique n'auraient pas formé de grandes barrières et l'adaptation à des zones de fortes énergies se serait produite ultérieurement. Cependant, LEINFELDER et al. (1996) décrivent à cette époque de nombreux récifs formés de débris. La haute énergie empêchant la formation d'une grande quantité de microbialite et d'algues rouges corallines n'étant qu'à leur forme de précurseur (LEINFELDER & WERNER, 1993), les récifs se formant dans ces environnements sont généralement préservés comme dépôts de débris non stabilisés, sans réelle formation de framestone (LEINFELDER, 1992; NOSE, 1995).

Les récifs étudiés ici sont généralement de petites tailles. Bien que soumis de temps à autre à une forte énergie, le milieu de dépôt est lagunaire souvent relativement confiné. Aucune grande construction de barrière n'a été observée

dans les coupes étudiées. La morphologie de la plate-forme est un facteur contrôlant. D'une manière générale, la plate-forme prograde en direction du sud-est durant l'espace de temps étudié, établissant une grande surface relativement plane à morphologie complexe (GYGI & PERSOZ, 1986). Les faciès de "barrière" sont repoussés plus vers le sud (ENAY et al., 1988), en dehors de la région étudiée. Quelques niveaux à débris récifaux ont été observés, mais ils doivent plutôt être rattachés à des dépôts de back-reef ou alors à des barres périrécifales.

8.3.4 Patch-reefs de lagon

Les apports terrigènes sont répartis d'une manière inhomogène sur la région étudiée où les zones à plus forte subsidence semblent les drainer. La répartition et la composition des récifs de lagon en sont directement affectées par l'augmentation de la turbidité, les effets directs d'étouffement et l'eutrophisation des systèmes (voir chap. 12). Les constructions de lagon actuelles sont la plupart du temps trouvées en milieux carbonatés francs. Celles de l'Oxfordien ont développé une grande adaptation aux milieux mixtes siliciclastiques-carbonatés. On les retrouve dans des contextes très différents à turbidité, sédimentation et niveaux trophiques variables (voir Chap. 9 et 11). Bien que cela ne soit pas accepté par tout le monde, cette adaptation est interprétée comme un mode de nutrition autotrophique symbiotique pas encore optimale et une utilisation plus accrue du mode hétérotrophique (LEINFELDER et al., 1996; NOSE & LEINFELDER, 1997). Ce dernier mode semble moins efficace impliquant une croissance plus faible du corail (densification des stries de croissance). Ceci explique aussi la difficulté de coloniser des environnements à haute énergie.

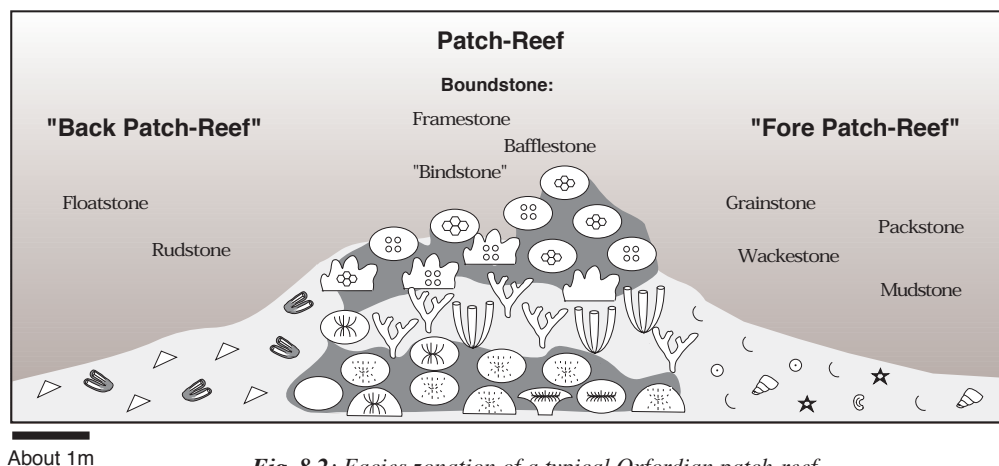


Fig. 8.2: Facies zonation of a typical Oxfordian patch-reef

La figure 8.2 introduit schématiquement la zonation d'un patch-reef oxfordien type. Les dénominations seront utilisées dans les descriptions des patch-reefs (Chap. 9). La nouvelle classification d'INSALACO (1998) ne sera que sporadiquement utilisée.

Framestone

Les niveaux à framestone sont à prendre au sens large. Il s'agit de constructions denses de coraux et d'encroûtements. Les coraux ne sont pas toujours directement en contact les uns avec les autres (pour autant que l'on puisse le voir avec différentes coupes perpendiculaires), mais souvent étroitement liés par une couche d'encroûtement "interstitiel". Ces niveaux montrent en général une bonne diversité de coraux, bien que parfois des conditions environnementales particulières entraînent une composition presque monospécifique. La matrice, quand elle est présente, remplit les dernières porosités restantes.

Bindstone

Les niveaux à "bindstone" sont à manier avec prudence, car il s'agit là souvent d'une appellation descriptive qui n'implique pas un mode de formation en "liaison". Des coraux en forme d'assiettes plates superposées, comme le présente quelques fois *Thamnasteria*, sont ensuite encroûtés par un front de microbolite (voir Chap. 11) donnant des "sandwichs" successifs qui peuvent être décrits comme bindstone, mais qui n'ont rien à voir avec des fossiles "liés" entre eux par des tapis microbiens. Les niveaux à bindstone introduits dans les récifs étudiés sont généralement une construction faite de coraux plats, sans connexion les uns avec les autres (quand il est possible de vérifier) et qui sont complètement englobés dans de la microbolite. Les dépôts de "back patch-reef" et de "fore patch-reef" sont définis par rapport au sens du courant, quand il est possible de le déterminer (comme par exemple dans la coupe de Tabeillon A, voir chap. 10.4). Souvent, il ne sera pas possible de les départager et le terme "dépôt périrécifal proximal" sera utilisé.

Bafflestone

Les niveaux de bafflestone sont généralement liés à des formes de coraux branchus. Certains types de micro-encroûteurs (principalement serpules, *Berenicea*, nubéculaires) réussissent à coloniser ces substrats verticaux. Mais, la sédimentation importante remplit assez rapidement l'espace laissé entre les branches, empêchant le développement postérieur de microbialite. Cependant, au sommet de ces niveaux branchus, des dépôts de "rubble" à composante branchue ont été observés, résultant sans doute d'événements tempestiques importants. Postérieurement, ces dépôts ont été fortement colonisés par de la microbolite, et dans ce cas entreraient plutôt dans la classification des bindstones.

8.4 PRINCIPES PALÉOÉCOLOGIQUES DE BASE

8.4.1 Autoécologie

L'autoécologie est l'étude des modes de vie des organismes, de la relation entre des individus et l'environnement. Elle met l'accent sur la croissance et la forme des organismes, ainsi que sur l'incidence de la stratégie de vie et de l'habitat sur la morphologie. Pour les coraux, l'étude se porte sur différents points :

Le squelette

- La morphologie générale
- L'orientation des polypiers
- La connexion des polypiers (thamnastéroïde, cérioïde etc.; ainsi que les variations à l'intérieur de ces types)
- Le type de polypier (capacité de nettoyage)
- Les bandes de croissance (densité, période de crise, saisonnalité)
- Histoire de la colonie (morphologie de la base, mortalité partielle, changement d'angle de croissance, "toppling").

Données complémentaires

- Type de sédimentation (classification de la matrice)
- Préservation (in situ, roulé, cassé,...), indication sur l'hydrodynamisme

Les coraux se prêtent relativement bien à ce type d'étude, d'une part à cause de leur sédentarité qui leur impose une adaptation suivie sous peine de disparition, et d'autre part, par leur bonne "plasticité" de morphologie (un genre pouvant prendre différentes formes ou plusieurs genres étant en réalité les morphotypes d'un seul genre (e.g. Montlivaltiides: LATHUILIÈRE, 1996a, 1996b). Cependant, la morphologie des colonies encroûtées, fortement recristallisées et prises dans une matrice dense, n'est pas toujours facile à déterminer.

8.4.2 Populations, communautés et associations

La hiérarchie est un élément clé en paléocéologie. Elle définit des niveaux à l'intérieur du système écologique en introduisant des notions d'individus, de populations, de communautés (ou associations) et d'écosystèmes. Les données fournies par l'étude autécologique offrent des indications sur un individu ou une population d'individus. Elles doivent être complétées par la description, la compréhension et l'interprétation des organismes par rapport aux autres organismes avec lesquels ils coexistent. Cette étude des communautés (ou associations) est appelée synécologie par certains auteurs (e.g. DODD & STANTON, 1981). Cette dénomination est de moins en moins utilisée dans les travaux paléocéologiques, vu la diversité de facteurs qu'elle regroupe (e.g. ROGER, 1977).

Une communauté est caractérisée par une association de populations ayant développé une même tolérance aux facteurs environnementaux et ayant des interactions au niveau de la nourriture ou de l'habitat. La communauté est la partie biotique d'un écosystème qui englobe aussi l'environnement de cette communauté. L'écosystème corallien est un système où la communauté est dominée par les coraux qui sont contrôlés par des facteurs déterminés comme la température, la salinité, l'oxygénation et l'approvisionnement en nutriments.

La définition de la communauté est parfaite pour les écosystèmes actuels. Cependant, les problèmes taphonomiques impliquent une interprétation lacunaire des communautés passées. Ainsi, une "communauté de fossiles" est souvent tout sauf une "communauté fossilisée". Ainsi, le terme plus général d'"association" sera utilisée dans les descriptions et interprétations à venir. La notion de fossile "in situ" est alors déterminante au niveau de la définition des associations.

La richesse et la complexité d'une communauté sont reflétées par la mesure de sa diversité. Celles-ci se calcule

par des algorithmes et est représentée par différents index (Shannon-Wiener-Index, Simpson Index, "régularité" ("evenness"); coefficients de Fischer, etc.; voir e.g. ROGER, 1977, p. 109 et suivantes). Pour chaque individu (genre ou espèce), des rapports relativement simples de comptage de taxons et de divisions par le nombre total peuvent être calculés et ainsi donner une carte d'abondance de chaque taxon. La diversité globale (GD pour "Global Diversity") d'une construction est le rapport entre les genres déterminés dans la dite construction et le nombre de genres découvert dans tous les récifs étudiés (37 genres pour l'Oxfordien suisse et français). Il est exprimé en pourcentage. L'indice DO/DI (Global DO/DI Index: 3%) a été créé dans cette étude pour représenter le stade écologique de la construction. Il s'agit du rapport entre le nombre de genres dépassant 3% (chiffre choisi pour cette étude, indiquant une représentation minimale) sur le nombre global de taxons. Cet indice est à un maximum de 1 si la construction comprend l'ensemble des 37 genres trouvés dans les récifs et que ceux-ci dépassent un pourcentage de 3% dans la construction. Ce stade est bien entendu hypothétique et n'est jamais rencontré dans les constructions. L'indice DO/DI le plus haut est celui de Hautes-Roches avec un niveau de 0.32. Plus l'indice est haut, plus la construction est diversifiée ("Diversified Stage"), plus il est bas plus le récif est dominé par quelques taxons seulement ("Dominated Stage"). Une échelle est fournie dans la figure 8.3, permettant de subdiviser les constructions en quatre sous-groupes en fonction de leur indice comparé à la valeur la plus haute de l'étude (Hautes-Roches, Coral Level A, Fig. 9.2). Cet indice peut être interprété comme une mesure indirecte du rapport entre la sélection "K" et "r".

Dominated		Diversified		
DO	DO/di	DI/do	DI	
0	0.1	0.2	0.3	0.4

Fig. 8.3: Distribution scale for the Do/Di Index (DO = Dominated; DO/di = Rather Dominated; DI/do = Rather Diversified; DI = Diversified). «0.4» is an arbitrary value, established for this study, which can evolve from one studied area to another.

Il convient de bien définir les ensembles ou micro-environnements écologiques, car tout n'est pas comparable. Ainsi, les coraux et autres macrofaunes peuvent être décrits macroscopiquement sur la base de tranches polies. Les microbialites représentent un sous-ensemble particulier ou micro-environnement non fermé, mais où les métabolismes de certains organismes modifient les données physico-chimiques du milieu. Ce micro-environnement doit être étudié en lame mince. C'est ainsi que dans un écosystème

corallien, une multitude de micro-environnements, bien que contemporains, sont à traiter séparément. L'emploi de la notion d'abondance relative (semi-quantitatif) est très commode pour ce genre de microfaciès, car le seul comptage brut peut fausser l'interprétation. Un taxon peut être important en taille et donc constituer le plus grand pourcentage en masse de la lame et masquer de plus petits éléments à valeur écologique importante. L'abondance relative (ou estimée) est une estimation sur une échelle donnée (1 à 5) qui ne fait pas cas de la taille des éléments mais considère plutôt le nombre des individus. Elle permet de dégager des trends à l'intérieur des constructions. Cependant, du fait que les estimations obtenues ne sont pas linéaires pour un taxon et pour les valeurs entre les taxons, elles ne permettent pas de pratiquer des calculs statistiques avancés comme les régressions multiples ou les analyses factorielles poussées. Ces méthodes peuvent être utilisées comme instrument de travail afin d'orienter certaines recherches, mais elles doivent être maniées avec prudence.

8.4.3 Organisation de la communauté

Structure trophique

A l'intérieur d'un écosystème, la manière dont les organismes utilisent la nourriture se nomme la structure trophique. L'énergie entre dans le système par l'intermédiaire de la production primaire (phytoplancton, algues benthiques). Chaque passage d'un maillon de la chaîne alimentaire à l'autre entraîne une perte d'énergie de 20 à 30% (pouvant aller jusqu'à 90%), ce qui limite souvent la chaîne à quelques liens (BRENCLEY & HARPER, 1998, p. 140). La structure trophique est constituée par les groupes trophiques que sont les suspensivores, les détritivores (limivores et nécrophages), les herbivores (les brouteurs), les carnivores (et mixotrophes) et les parasites (Fig. 8.4). Les membres de ces groupes trophiques peuvent occuper une grande diversité de position par rapport au sédiment et peuvent prendre leur nourriture de différents niveaux à l'intérieur de leur environnement (Fig. 8.4).




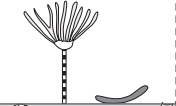

	Photoautotrophic metabolism (+ photoheterotrophic chemo- autotrophic and heterotrophic)	Herbivores	Deposit feeders and scavengers	Suspension feeders	Carnivores (and mixotroph)
	Primary production	Primary consumers	Primary/secondary consumers	Primary/secondary consumers	Secondary/tertiary consumers
					
General definition	Acquire food mainly by photoautotrophic metabolism or other chemical heterotrophic processes	Acquire food by scraping plant material from surfaces	Remove food from sediment either selectively or non-selectively or eat larger particles of dead organism	Remove food from suspension in the water mass	Capture live prey
Habitat - Location of food collection - Food resources	Phyto- and zooplankton Epi- and cryptic crusts Light and chemical energy	Epifaunal Sediment-water interface Benthic flora	Epifaunal/Infaunal Sediment-water interface Particulate organic detritus, living and dead smaller members of benthic flora and fauna, and organic-rich grains	Epifaunal/Infaunal Sediment-water interface Swimming and floating organisms, dissolved and colloidal organic molecules, some organic detritus	Epifaunal/Infaunal Sediment-water interface Benthic infaunal, meso- and macrofauna
Organism types	Primary producers (phytoplankton, cyanobacteria, other bacteria, algae)	Grazing gastropods (<i>Bourguetia</i>) Echinoids (Urchins)	Deposit feeding gastropods Shallow infaunal bivalves, crustaceans	Deep infaunal bivalves Semi infaunal byssally attached bivalves Shallow infaunal bivalves Epifaunal bivalves Crinoids (Oysters, <i>Pinna</i> , <i>Pholadomya</i> , Brachiopods)	Infaunal gastropod Echinoids (Starfish) Epifaunal gastropods (Corals, Naticids, Starfish, Echinoids)

Fig. 8.4: Description of the different nutrition modes, their relation to the substrate and main associated fauna for the studied reefal facies. (Data from ABERHAN, 1994; BRENCLEY & HARPER (1998); DODD & STANTON (1981); GALL (1995); SELLWOOD (1978) and own study)

Guildes

D'autres notions peuvent être utilisées pour caractériser la structure trophique d'une communauté. La notion de guildes englobe un groupe d'organismes, n'étant pas nécessairement taxonomiquement associés, qui exploite la même classe de ressources environnementales et ceci de la même manière (e.g. ABERHAN, 1994; BRENCHLEY & HARPER, 1998; ROOT, 1967). La classification des guildes tiendra compte du lieu de vie (endo- ou épifaune), du mode d'acquisition de la nourriture et de l'adaptation morphologique à l'environnement. Une grande variété de guildes a été définie dans les communautés benthiques du Mésozoïque par ABERHAN (1994). Elles peuvent être

en partie reprises dans les faciès récifaux et périrécifaux étudiés, en développant certains groupes, comme les coraux et en y introduisant d'autres, comme les bryozoaires et les micro-encroûteurs de type foraminifère (cf. Fig. 8.5). Cette classification de guildes doit être scindée en plusieurs sous-ensembles ou sous-systèmes pour être utilisée simplement: sous-systèmes de patch-reefs macroscopiques (macrofaune récifale), de patch-reefs microscopiques (micro-encroûteurs et microbolite) et de lagons non-construits (macrofaune de lagon). Ces différents sous-systèmes sont superposés, juxtaposés ou encore se succèdent dans le temps. Ainsi, les communautés de récifs peuvent être subdivisées en 5 guildes principales: les constructeurs, les piégeurs, les "lieurs", les destructeurs

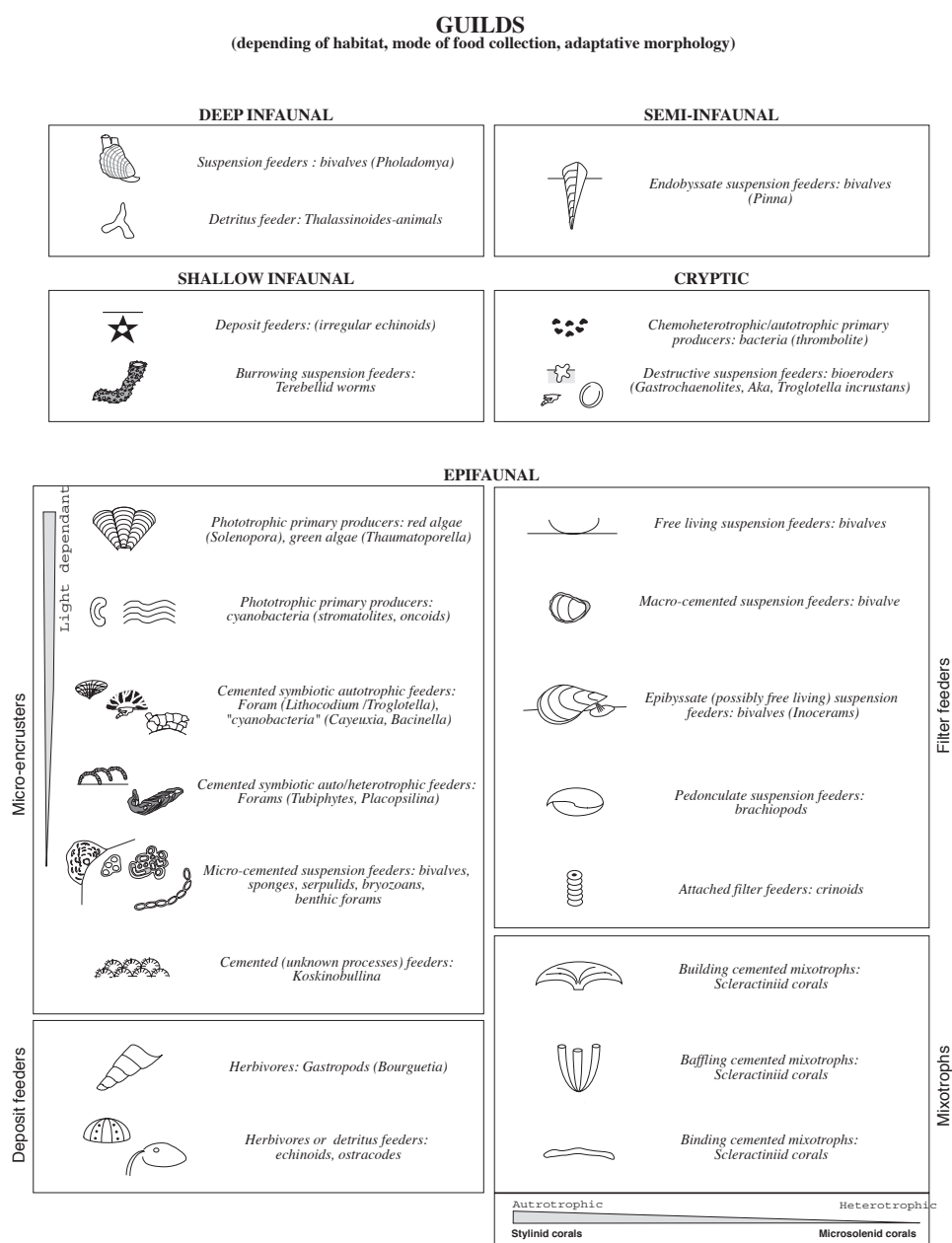


Fig. 8.5 : Guild distribution for the Oxfordian reefal facies of the Swiss Jura mountains

et les “habitants passifs” (voir FAGERSTROM, 1988). Ces derniers sont constitués principalement par les micro-encroûteurs qui peuvent être subdivisés eux aussi au niveau de la structure trophique.

“Tiering”

La notion de “tiering” introduit une hiérarchie par rapport à la hauteur au dessus du sédiment ou à la profondeur sous ce sédiment. Le “tiering” est la zonation en couches imbriquées des communautés marines benthiques en fonction de la hauteur ou de la profondeur à laquelle elles se nourrissent. Il est souvent régi par une compétition pour la nourriture en suspension ou pour la lumière. C’est ainsi que COOPER (1988) introduit chez les filtreurs actuels un

niveau bas (jusqu’à 5 cm) pour la plupart de brachiopodes, les bivalves et les bryozoaires, un niveau moyen (jusqu’à 25 cm) pour les bivalves géants, les coraux, les éponges, etc., et finalement un niveau haut pour les crinoïdes, les mangroves, l’herbier et les faunes épibenthiques associées (bryozoaires, foraminifères, etc.).

Chez les coraux et chez les microbialites de certaines constructions étudiées, une fuite vers le haut de certaines morphologies branchues ou dendritique semble être contrôlée par un taux de sédimentation important. D’un autre côté, la nature du substrat peut aussi être un facteur inhibant dans la croissance verticale de colonies, un sol boueux donnant souvent lieu à un développement d’assise plutôt large et en cône inversé.

9 - COUPE DE RÉFÉRENCE: HAUTES-ROCHES

9.1 INTRODUCTION

Plusieurs récifs ont été étudiés dans ce travail (Fig. 1.1). La coupe de Hautes-Roches a été choisie comme coupe de référence, car elle recouvre la plupart des faciès rencontrée dans l'ensemble des constructions. Elle va être ainsi présentée en détail dans ce chapitre. Les autres coupes ont été étudiées avec le même détail, mais seront regroupées dans le chapitre suivant, en faisant de nombreuses références à Hautes-Roches.

Les coupes étudiées vont comporter deux parties de résolution différente. Une première partie va présenter l'évolution générale de la section comportant les faciès récifaux. Elle sera représentée sous la forme d'un profil sédimentologique montrant les principales structures sédimentaires, les données de lames minces, une représentation de l'aspect de terrain et une représentation de la classification de DUNHAM (1962). La deuxième partie présentera en détail les faciès récifaux sous la forme d'un log-dessin qui concentre les données recueillies sur le terrain et celles de laboratoire (tranches polies et lames minces). Chaque construction fera l'objet d'une étude paléocéologique de détail, tenant compte du contenu en coraux, de microbolites et des micro-encroûteurs, de la bioérosion, de la macrofaune et de la matrice. Elles ont été choisies pour leur particularité propre, c'est-à-dire de leur singularité environnementale, permettant de saisir la complexité des bioconstructions de la plate-forme oxfordienne.

9.2 COUPE GLOBALE DE HAUTES-ROCHES

9.2.1 Cadre général

Située sur le flanc Sud de l'anticlinal du Mont Raimeux (Combe de la Belle Face), la coupe de Hautes-Roches (Fig. 1.1) est une section qui est parallèle au profil de La Belle Face décrit par PFIRTER (1982; voir aussi PFIRTER & GOUFFON, 1996). En partant de Roches (Nord Ouest de Moutier) par une route secondaire vers l'ouest, on aboutit à Hautes-Roches. Dans ce hameau, une petite route

passant entre deux maisons conduit à travers les pâturages en direction de la forêt. La route monte ensuite dans la forêt, suivant une coupe qui traverse une partie du Lias, tout le Dogger jusqu'au Malm. Juste avant la redescende sur la combe de la Belle Face (100 m après une double courbe), une route non carrossable monte vers la droite. Il faut ensuite monter environ 150 m pour atteindre le début de la coupe qui se situe 3 m en dessous des premiers événements marneux.

Après un début dans la Tiergarten-Oolith (partie supérieure de la Formation de St-Ursanne), la plus grande partie de la coupe montre des faciès à tendance marneuse, entrecoupés par des épisodes récifaux et de haute énergie. Ces faciès ont une bonne affinité avec le membre de Günsberg, équivalent latéral du Membre de Vorbourg et de Röschenz (Natica) (Fig. 1.7). Le haut du profil montre des faciès de barres oo-biosparitiques bien développés affiliés aux Couches de Steinibach.

Cette coupe a été levée avec le concours de Bernard Pittet qui l'a utilisée dans sa thèse comme coupe complémentaire à son travail dans le Jura. Il a ainsi effectué l'interprétation séquentielle sur le profil (PITTET, 1996), qui a été ensuite renumérotée dans ce travail (voir chap. 11) et précisée en quelques points par l'étude paléocéologique des constructions récifales.

9.2.2 Description et interprétations sédimentaires

Les premiers bancs (Fig. 9.1a) indiquent des dépôts de lagons ouverts à forte énergie. Parfois, des systèmes de barres sont visibles. Ensuite, des faciès de lagons relativement protégés alternent avec des faciès de dunes hydrauliques et de lagons plus ouverts à débris de coraux. Un petit niveau plus condensé (à 4.5 m), enrichi en fer et incrusté d'huîtres, fait place aux premiers dépôts marneux sans faunes particulières du Membre de Günsberg. Le niveau relativement grossier et très bioturbé à débris de coraux peut ensuite être assimilé à des niveaux de tempestite de wash-over amalgamés.

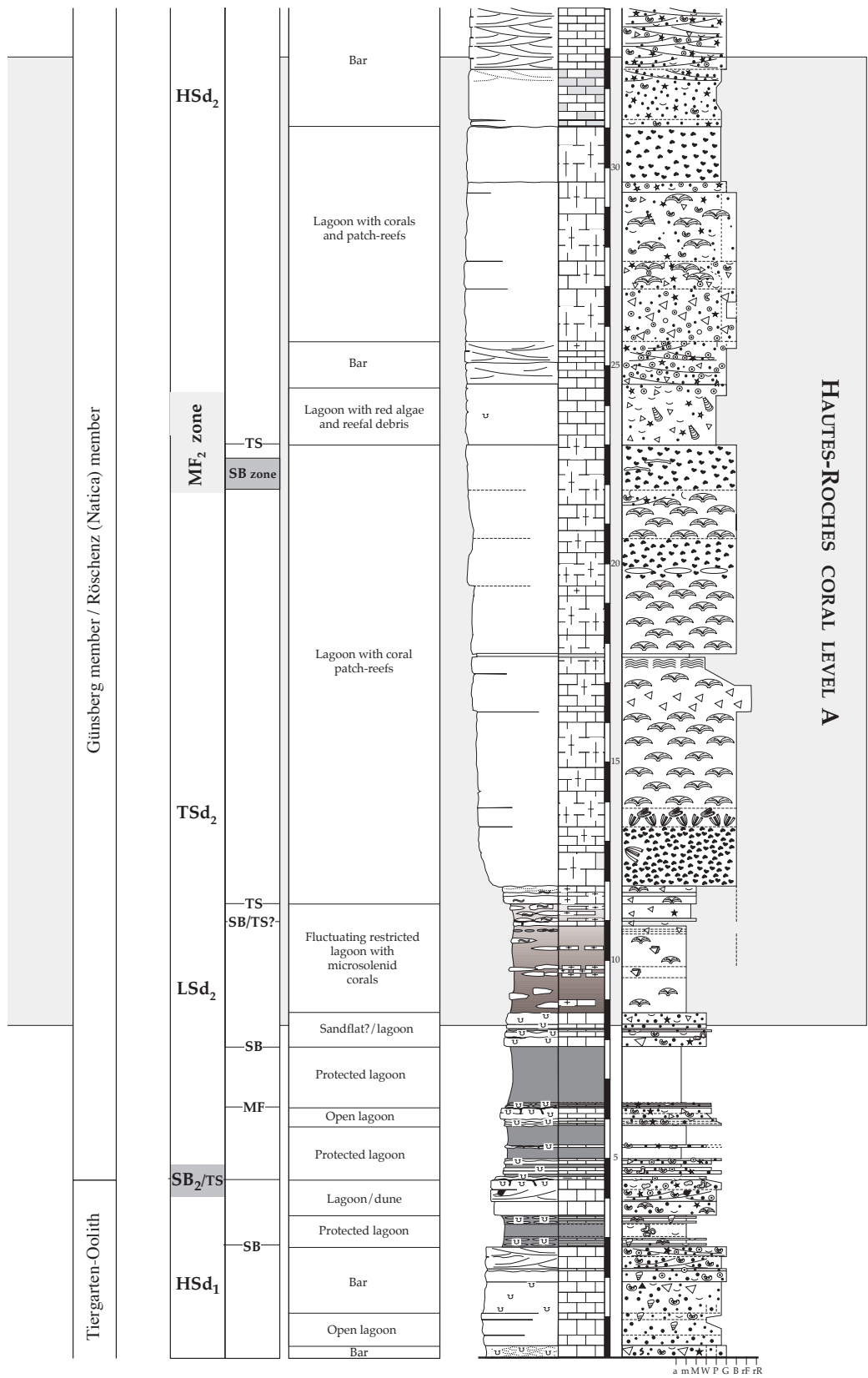


Fig. 9.1a: First part of the Hautes-Roches section, showing the first reefal part (Hautes-Roches CL A). Legend in Fig. 9.3

Hautes-Roches (complete section)

(594.950 / 238.250)

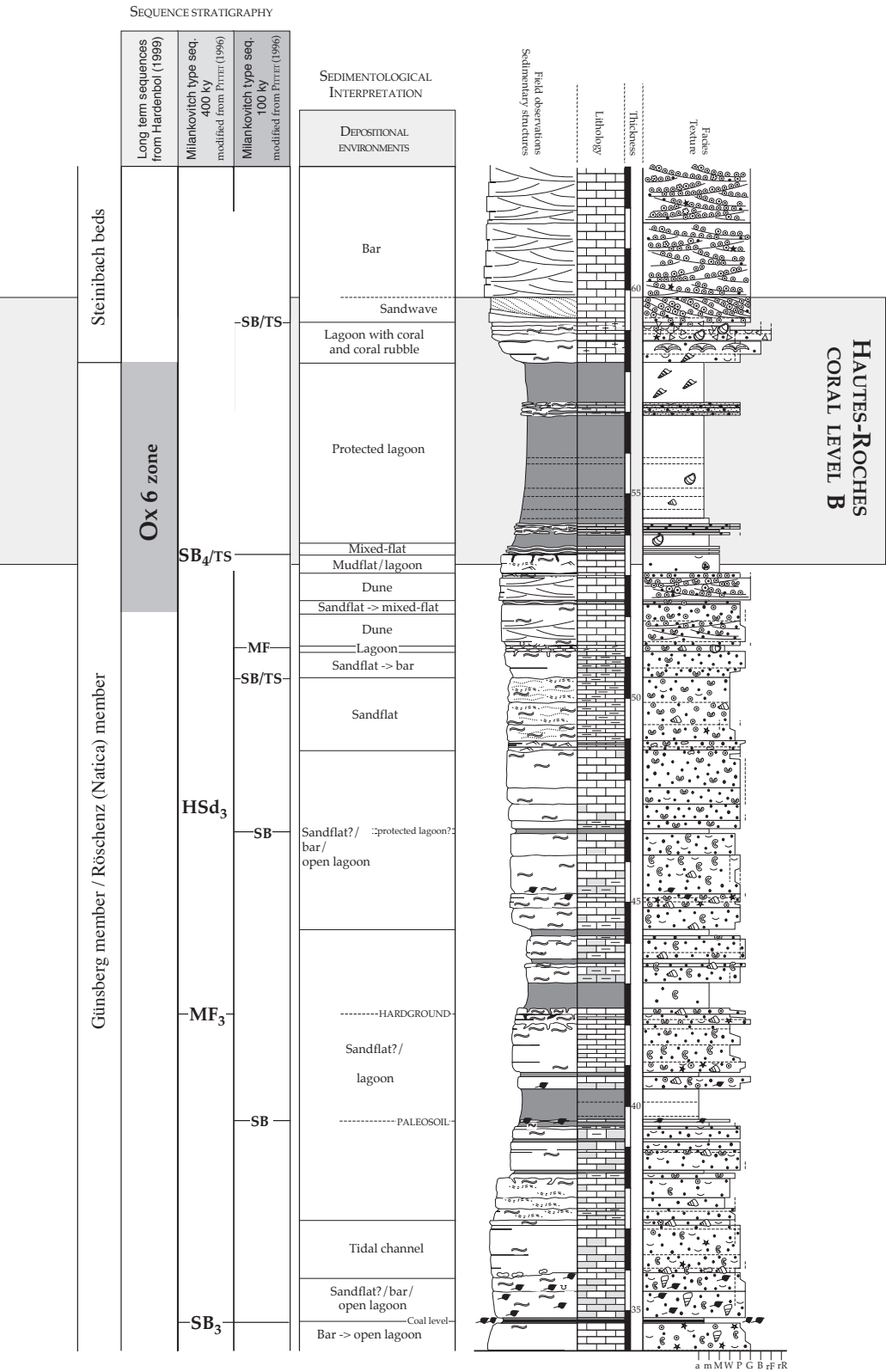


Fig. 9.1b: Second part of the Hautes-Roches section, showing the second reefal part (Hautes-Roches CL B)

Les vingt mètres suivants vont faire l'objet d'une étude détaillée dans le point 9.3. En résumé, une sédimentation de lagon très protégée à coraux de type *Microsolenidés* s'installe, faisant place par la suite à des alternances de niveaux de framestone à coraux, thrombolitiques et stromatolitiques, avec de temps à autre des événements à plus forte énergie. Ces niveaux à boundstone sont suivis d'un changement de sédimentation net (à 31 m), représenté par des dépôts à haute énergie, plus gréseux et à nombreux débris charbonneux. Un niveau de charbon de 2 à 3 cm se dépose même dans des marnes fortement argileuses (Fig. 9.1b, à ~ 35 m). Quelques niveaux condensés sont visibles et la sédimentation reste très proche de l'émersion. Des dépôts plus grossiers peu épais et bioturbés sont assimilés à des dépôts de wash-over.

Le niveau très marneux au sommet du membre de Günsberg (ou Natica) ainsi que les dépôts à coraux surmonter de barres bio-oosparitiques des Couches de Steinibach représentent le deuxième niveau qui sera étudié en détail dans le point 9.4 (HAUTES-ROCHES CL B). La première hypothèse supposée par PITTET (1996) faisait intervenir des dépôts de platier avec des coraux tronqués. Une étude plus approfondie indique plutôt que ces couches riches en coraux sont un mélange de rubble très grossier et proximal ("toppling" de coraux entiers) et de formes *in situ* sans troncation (voir 9.4). Les dépôts sont très riches en huîtres et de nombreux inocérames ont été trouvés. Les premiers niveaux à haute énergie sont des sandwaves à influence tidale.

9.2.3 Interprétation en fonction du niveau marin

Le découpage de stratigraphie séquentielle, ainsi que l'interprétation cyclostratigraphique sont ici anticipés sur les corrélations des coupes effectuées dans le chapitre 11. Il en sera de même pour toutes les coupes présentées dans le chapitre 10.

Après les faciès ouverts à haute énergie de la Tiergarten-Oolith, la tendance est à la fermeture avec des niveaux de marnes de lagons protégés qui aboutissent à un niveau plus ferrugineux probablement émersif. C'est ici que se place une limite de séquence importante (SB2). Les environnements suivants sont très peu profonds, soumis à de grands apports siliciclastiques (marnes). Une augmentation régionale de l'accommodation permet la mise en place des premiers niveaux de patch-reef riches en microbolite (HAUTES-ROCHES CL A; voir 9.3). Cependant, cette montée du niveau marin reste raisonnable, car la production carbonatée la compense facilement dans une phase de "keep-up" permanente. Des fluctuations du niveau marin sur une bande de fréquence plus petite viendraient même moduler l'enregistrement sédimentaire en distillant des environnements plus ou moins fermés

dans le contexte régional transgressif (petites séquences de shallowing-upward, voir 9.3 et Chap. 10).

Les dépôts de plus forte énergie observés dans le milieu de l'équivalent du Membre de Günsberg, caractérisent des milieux plus ouverts pouvant être assimilés à un haut niveau marin (échelle régionale). Le sommet de ce membre montre tout d'abord une section calcaire à tendance régressive avec une augmentation progressive des faciès intertidaux. Une zone de limite de séquence (voir Chap. 11) d'importance régionale est définie en son sommet (Ox 6), peut-être matérialisée par un niveau plus ferrugineux (SB4).

Les niveaux marneux à argileux qui suivent sont interprétés comme dépôt de bas niveau marin, qui font place par la suite à une ouverture générale du système produisant des faciès à haute énergie. Entre les niveaux siliciclastiques et ces barres oolithiques, un bref événement récifal s'intercale (HAUTES-ROCHES CL B, voir 9.4).

9.3 HAUTES-ROCHES CL(CORAL LEVEL)A

9.3.1 Description et interprétation

L'étude par un échantillonnage très serré (250 échantillons) de la bioconstruction a permis de dégager des faciès différents (pas directement visibles à l'affleurement) à l'intérieur de ce qui était observé auparavant comme un monolithe récifal (Fig. 9.2a à 9.2.d). Ces faciès seront détaillés séparément et l'interprétation suivra directement la description à l'intérieur d'un même paragraphe, ceci évitant de lourdes répétitions. Une interprétation sommaire de la coupe est déjà publiée par DUPRAZ & STRASSER (1999).

Marnes à Microsolenidés (Fig. 9.2.a)

Le log-dessin du patch-reef de Hautes-Roches A débute au milieu de l'épisode marneux décrit au début de l'équivalent de la Formation de Günsberg (Fig. 9.1a). Le commencement de cet épisode ne comporte pas de coraux. Les lavages n'ont fourni que peu de faunes, notamment quelques ostracodes et débris de serpules.

Le début de la coupe détaillée est représenté par un dépôt de rudstone, avec des passages de packstone dus à la bioturbation. Par la suite, un régime marneux se met en place avec, dans les premiers mètres, la présence de *Microsolena* montrant une morphologie de base plutôt convexe ("mushroom shape"). La face inférieure des colonies est encroûtée de microbolite à tendance colonnaire, tandis que la surface en est dépourvue. Parfois, la colonie semble prendre racine sur

des morceaux d'huîtres encroûtés. Quelques formes ont été retournées ou brisées, ceci étant peut-être la conséquence de tempêtes. Des bases relativement plates avec une croissance initiale à expansion latérale rapide ont aussi été observées. Les bases convexes peuvent indiquer un substrat meuble, tandis que ces bases plates sont révélatrices de substrats plus fermes associés à un taux de sédimentation faible (e.g. BERTLING, 1993). Les niveaux à base plate sont accompagnés souvent par des niveaux nodulés de matrice carbonatée plus grossière. Ainsi, deux stratégies peuvent être dégagées.

- La première fait intervenir des coraux prenant racine dans un substrat meuble en s'implantant sur des bouts de coquilles ou autres fragments bioclastiques présents. La sédimentation est réduite mais pas nulle, donnant une base convexe.
- La seconde introduit des tempestites de wash-over à l'intérieur d'un lagon protégé, voir restreint. Les planula peuvent être apportées en même temps. Elles s'implantent sur le sédiment grossier déposé. La sédimentation doit alors stopper, permettant une morphologie plus plate du corail. Ces formes dépassent rarement les 10 cm. Dans l'hypothèse où les stries de croissance soient le résultat de fluctuations saisonnières dans le Jurassique (e.g. GEISTER, 1995), elles indiqueraient une moyenne d'environ 1 mm/an (bande noire + bande blanche) et ainsi des phases d'accalmie minimale d'une dizaine d'années dans l'accumulation des siliciclastiques.

Dans les deux cas, la floculation d'argile doit être réduite drastiquement et les conditions environnementales ne sont pas optimales, étant donné la monospécificité des dépôts. Les *Microsolena* jouent un rôle de précurseur, souligné par la présence d'encroûtement par des organismes opportunistes comme les serpules et les bryozoaires du groupe des *Berenicea*. Les niveaux plus calcaires sont nodulés sous l'action de la bioturbation. Celle-ci peut aussi être un facteur d'instabilité des colonies ("tilt").

Un niveau carbonaté plus important apparaît au milieu de l'intervalle marneux (à 1.40 mètre), indiquant une reprise partielle de la sédimentation carbonatée. Par la suite, le contenu en microbolite augmente (Fig. 9.2a) et les *Microsolenidés* sont accompagnés par quelques *Stylinas* plats et massifs. La morphologie de la base se stabilise vers la forme plane et certaines formes s'implantent directement sur de la microbolite, qui par sa minéralisation rapide offre un bon substrat. Ensuite, la production carbonatée reprend en produisant des marnes de plus en plus calcaire.

Microbolite 1

(Fig. 9.2a)

Le faciès suivant est à dominance de microbolite. Après un niveau constitué de matrice mudstone à packstone bioturbée, de la thrombolite se développe, présentant une structure coagulée typique. À l'intérieur, on trouve des *Microsolenidés* et des encroûtements d'huîtres. De nombreux débris de coraux, généralement rameux ont été observés. Un bloc de coraux phacéloïdes *Calamophylliopsis* basculé s'intercale latéralement dans la thrombolite. Il contient peu de microbolite et représente un faciès bafflestone, bien qu'au dessus de celui-ci, des *Calamophylliopsis* aussi couchés sont entièrement recouvert par de la microbolite (Plate 10/6).

L'extension de l'épisode thrombolitique est proche de 1.5 m et ne présente pas de caractéristique de cavité ou de caverne. Les quelques coraux trouvés sont généralement petits, très plats et aucun signe de framestone dense à coraux n'a été observé. Des structures en "sandwich" microbolite/corail sont souvent constatées (Plate 10/7). Il est difficile de voir si ces formes sont réellement des coraux plats ou des structures plus larges de type foliacé. Cependant, aucune structure de fusion des colonies vers un tronc commun n'a été observée, même si des perforations de la face inférieure indiquent des morphologies décollées du substrat, sous forme d'assiette épaisse. La base et le sommet de cet épisode ne montrent pas les caractéristiques de mur d'une cavité. Cette thrombolite s'est donc formée dans la colonne d'eau libre, à l'interface eau-sédiment et non dans des environnements cryptiques.

Les perforations à l'intérieur des coraux sont colonisées par des micro-encroûteurs de type serpules et les parois sont souvent tapissées de microbolite colonnaire (Plate 10/8). Les faciès présentent souvent un cœur noir résultant de la réduction de MO provenant des encroûtements microbiens (Plate 10/9). Ces dépôts sont riches en pyrite.

La deuxième partie (3.30 à 3.90 mètres) de cet épisode microbolitique est un peu plus riche en coraux, généralement massif et peu épais. La diversité est un peu plus grande, mais le contenu en microbolite reste élevé. La matrice qui était rare jusqu'ici et composée uniquement de boue carbonatée, passe dans des faciès de wackestones à packstone. Les faunes trouvées sont des débris de bivalves et de petits gastéropodes non déterminables. La diversité est faible ce qui indiquerait des milieux assez restreints. Les huîtres sont toujours présentes. Cependant, de petites ouvertures du système permettent l'implantation de colonies autres que *Microsolenidés*, comme des *Pseudocoenia* et des *Thamnasteriidae* (voir chap. 12 pour l'interprétation des notions telles que "restreint", "confiné" et "ouvert").

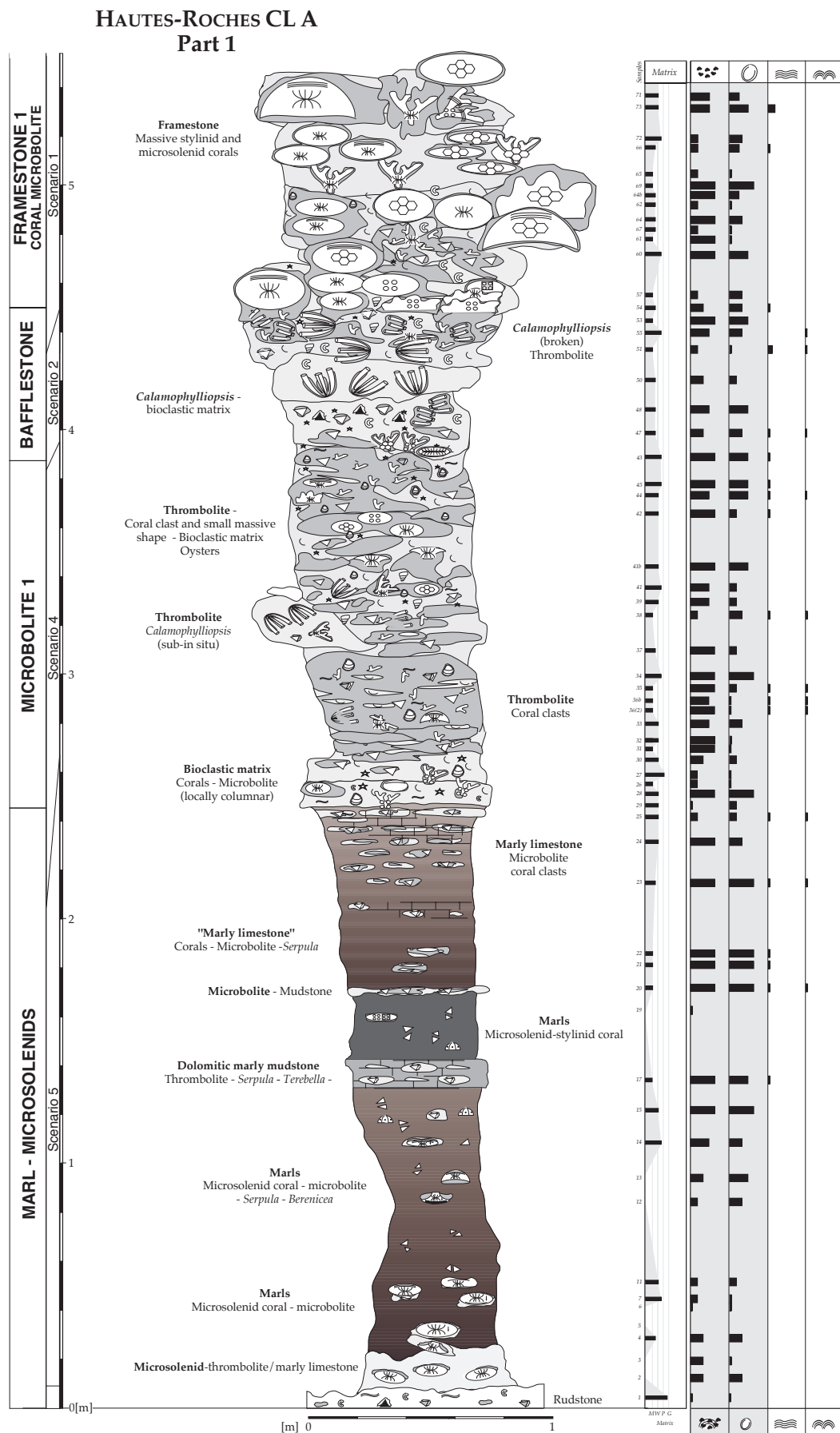


Fig. 9.2a: First part of the patch-reef of Hautes-Roches CLA (Legend in Fig. 9.3; for scenario explanation see chap. 12)

HAUTES-ROCHES PATCH-REEF
Part 2

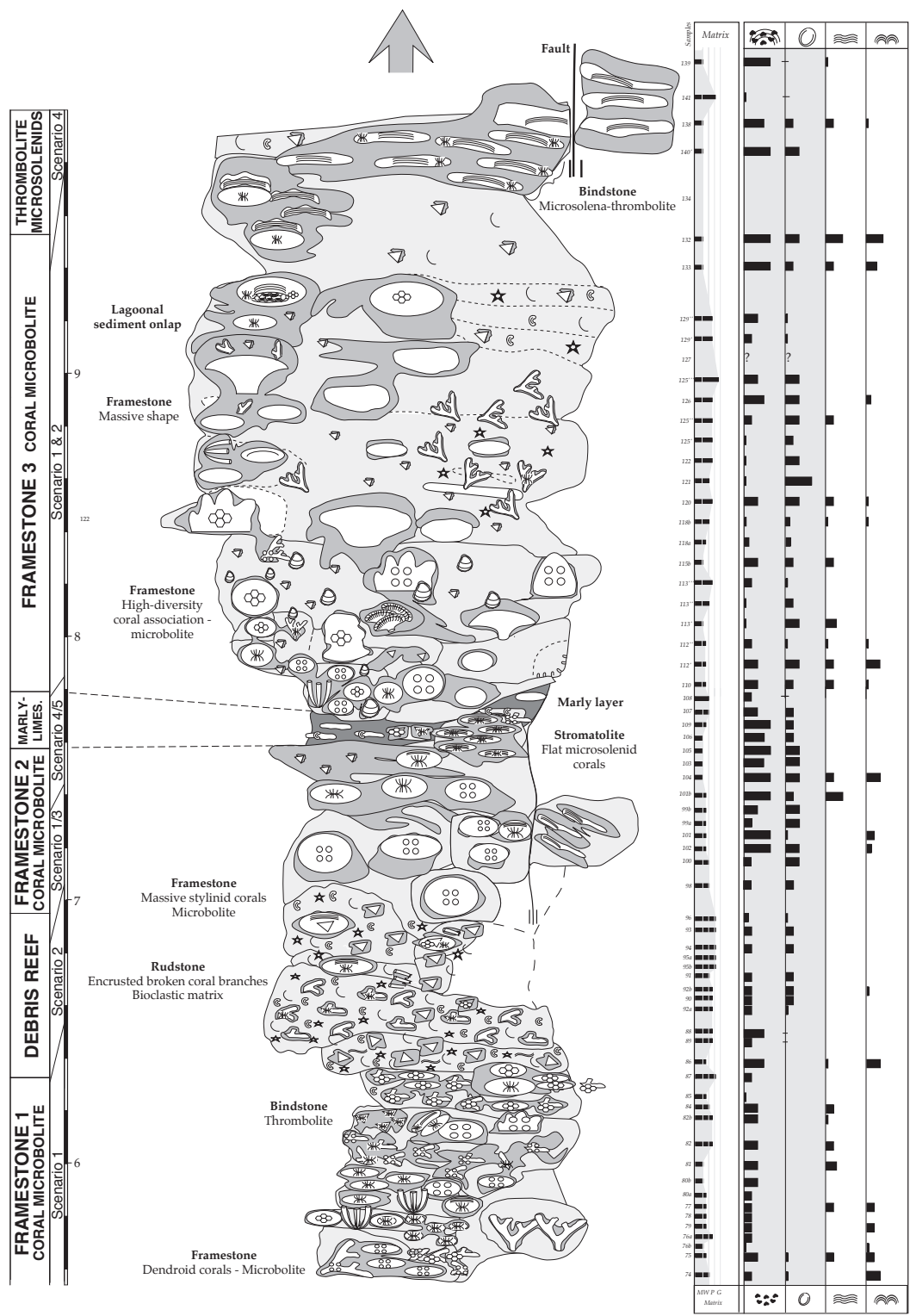


Fig. 9.2b: Second part of the patch-reef of Hautes-Roches CL A

HAUTES-ROCHES PATCH-REEF
Part 3

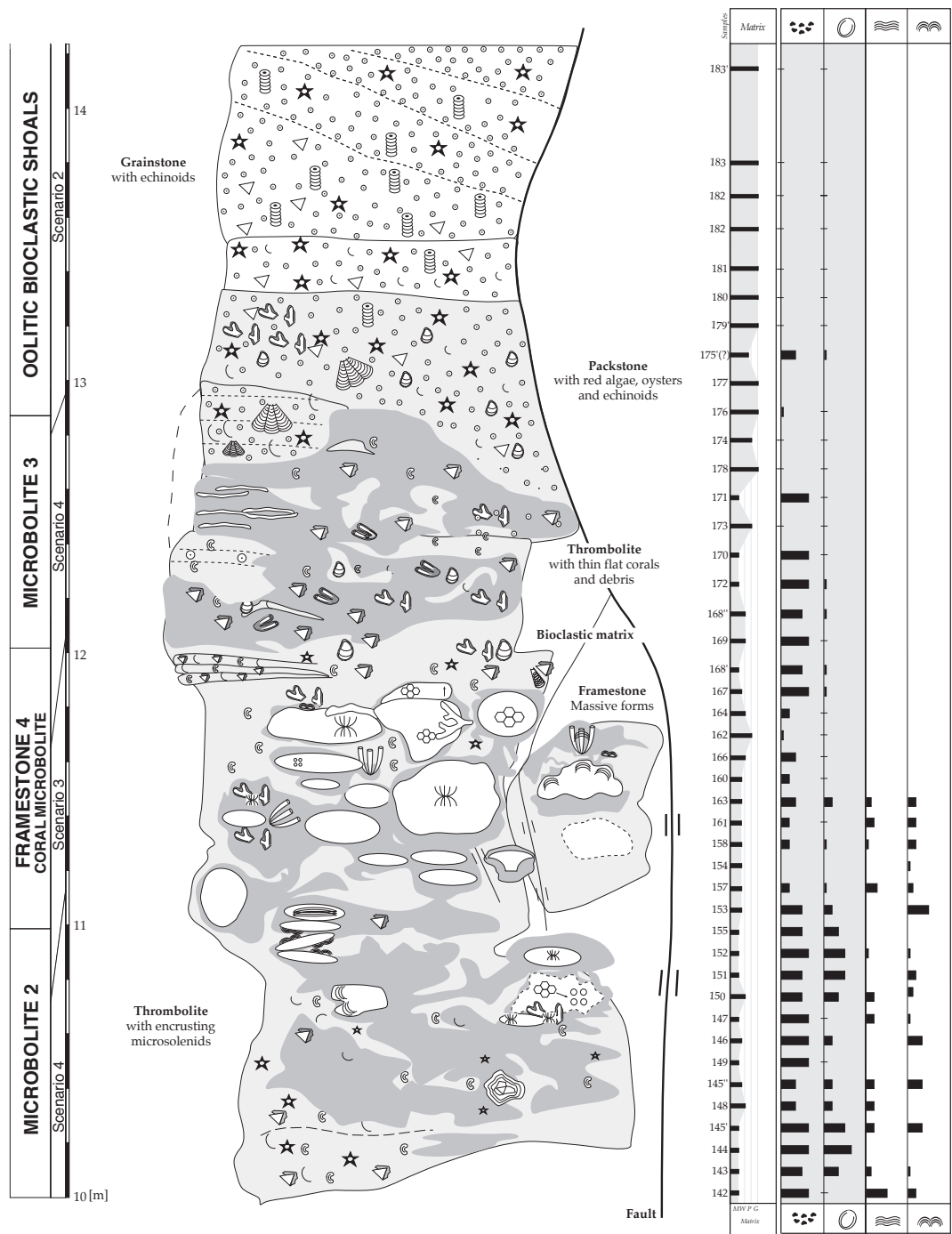


Fig. 9.2c: Third part of Hautes-Roches CLA

HAUTES-ROCHES PATCH-REEF
Part 4

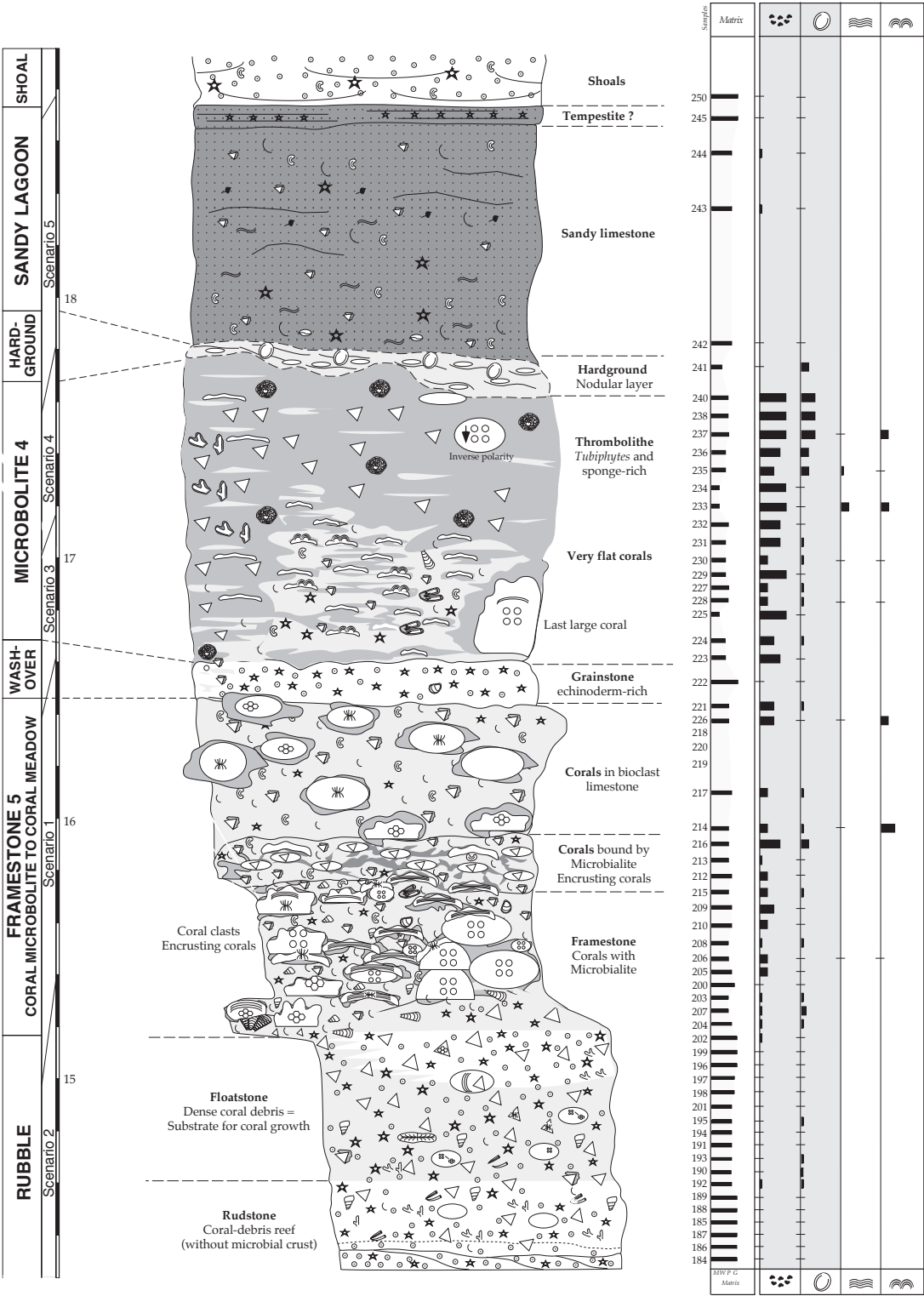


Fig. 9.2d: Fourth part of Hautes-Roches CLA

Bafflestone

Fig. 9.2a

Un niveau de bioclastes encroûtés chapeaute le niveau de Microbolite 1. Sur celui-ci, des formes phacéloïdes s'installent (*Calamophylliopsis*). Elles sont peu encroûtées et seules des serpules et des bryozoaires sont principalement présents. Les *Calamophylliopsis* suivants sont cassés, couchés et encroûtés d'une grande quantité de microbolite.

L'interprétation environnementale va en direction d'une ouverture du système avec une reprise importante

de la sédimentation de matrice carbonatée. La production de microbialite est suspendue et la forte sédimentation contrôle la morphologie des coraux. Les formes phacéloïdes permettent au sédiment de s'accumuler entre les branches, pendant que les polypes sont préservés en hauteur. Un événement de haute énergie, sans doute une tempête, vient détruire les colonies et changer le système de sédimentation. Il s'en suit une reprise de l'activité microbienne, liant les fragments. Ce processus peut parfaitement avoir eu lieu sous le sédiment, dans les environnements cryptiques protégés, et cela pendant qu'au dessus, un niveau de Framestone (1) se mettait en place.

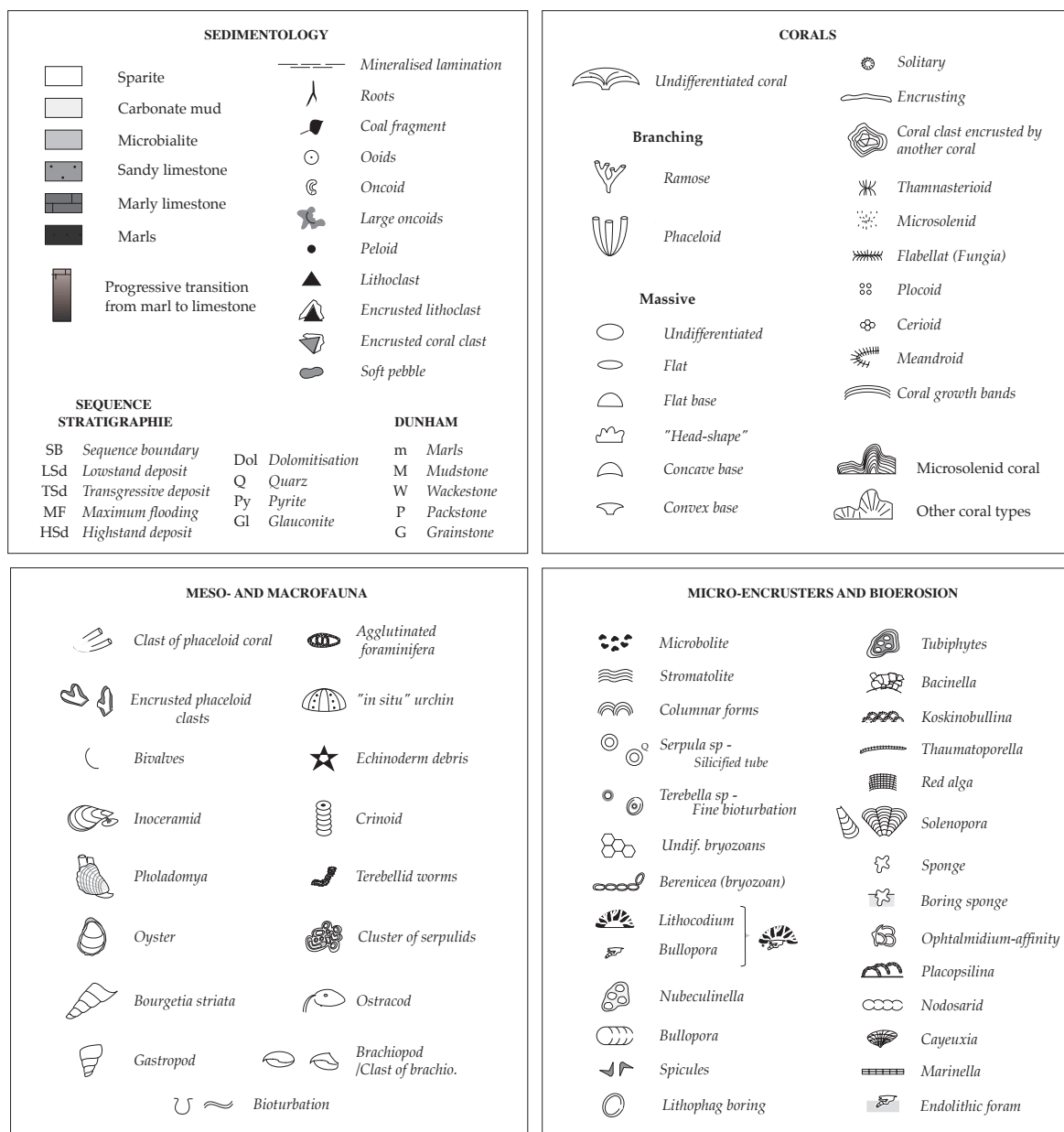


Fig. 9.3: Legend of the studied sections

Framestone 1

Fig. 9.2a et 9.2b

Les débris de *Calamophylliopsis* servent de substrat à l'édification d'un niveau construit riche en coraux.

La première partie de ce Framestone 1 est constituée de coraux massifs avec une diversité importante dominée par les stylines *sensu* GILL (1977). La matrice est micritique avec quelques oncoïdes et des débris d'organismes divers provenant du récif et de sa zone périrécifale. Bien que la microbolite est présente en permanence, semblant cimenter la construction, de nombreux coraux poussant les uns sur les autres ont été observés, fournissant une structure biohermale réellement dense. Les morphologies branchues rencontrées sont de type rameux. Lorsque la base d'une colonie massive est visible, elle est plutôt plate et même concave.

La deuxième partie (5.80 à 6.30 mètres) fournit des morphologies plus petites. Leur étude est difficile car les formes dégagées sont inexistantes et les coupes effectuées ne permettent souvent pas de trancher. Plusieurs de ces petites formes massives plates sont sans doute en réalité des morphologies rameuses plus importantes. La microbolite reste toujours très présente. Au sommet de cet intervalle, des débris récifaux encroûtés remplacent peu à peu les faciès construits. Des indices de tempestites verticales (WANLESS et al., 1988) ou en tout cas de remplissage des grandes porosités par des particules granoclassées sont visibles, indiquant un régime de haute énergie.

Debris Reef

Fig. 9.2b

Les dépôts suivants sont caractérisés par une grande quantité de débris récifaux dans une matrice plus grossière (packstone) riche en échinodermes et autres bioclastes. Les débris sont légèrement encroûtés par de la microbolite et ne forment pas de niveau de bindstone. Ils sont en général anguleux et proviennent pour la plupart de morphologies rameuses issues de plusieurs genres (Plate 11/1). Les quelques morceaux plus massifs sont à rattacher au genre *Isastraea*. On trouve souvent des restes de ciment sparitique liant des fragments qui sont ensuite remaniés, indiquant l'érosion d'un récif ayant déjà subi une première diagenèse. La matrice micritique s'insinue entre les morceaux. Des encroûtements brisés proviennent de la construction érodée et d'autres formes viennent ensuite recolonisées les débris, généralement des nubéculaires.

Framestone 2

Fig. 9.2b

A nouveau, un niveau construit riche en coraux s'installe au dessus des débris encroûtés. Les formes sont massives et à dominance de Stylines. La teneur en microbolite augmente vers le haut, où la disparition des stylines fait place à un niveau de "skeletal stromatolite", accompagné de Microsolenidés foliacés très plats (Plate 11/2). Ces coraux montrent une surface lisse, nettement abrasée et bioperforée avant le développement de la croûte stromatolitique. Du temps s'est donc écoulé entre les deux "dépôts", permettant le changement environnemental nécessaire à la formation de stromatolites. Leurs lamines sont soulignées par de fines intercalations argileuses (voir 3.4.1). Un niveau plus marneux discret et discontinu couvre cet intervalle, indiquant un arrêt de la production carbonatée.

Les différents indices évoqués plaident pour une séquence de "shallowing-upward". Sans aboutir à une émergence, la bathymétrie reste un certain temps dans l'intertidal, où les stromatolites se forment. Par la suite, une petite transgression vient remanier les tapis microbiens, expliquant les troncatures dans l'échantillon HR 101b (Plate 11/2). Il faut noter que cet échantillon est déplacé vers le bas par l'intermédiaire d'une petite faille et que sa position est bien juste au dessous du niveau de calcaires marneux.

Framestone 3

Fig. 9.2b

Ce niveau possède la plus grande diversité de coraux dans les genres et dans les morphologies (massives, phacéloïdes, flabelloïdes, rameuses). La coupe passe progressivement en domaine périrécifal, où de petites barres d'onco-biomicrocrites riches en échinodermes montrent des "onlaps" sur le flanc de la construction. Ceci indique que celle-ci présente un certain relief.

L'encroûtement se concentre à l'intérieur de la construction, où il remplit l'espace entre les madréporaires, tandis que les formes trouvées en périphérie (back patch-reef) comportent peu de microbolite (Plate 11/3). Ceci s'explique par le fait que la plus grande partie de la microbolite se forme à l'intérieur même de la construction dans des domaines cryptiques protégés de la sédimentation. Une partie de l'encroûtement, couvrant directement la surface du corail, peut se former sur la surface. C'est ce type d'encroûtement que l'on trouve dans les coraux recouverts par de la matrice de lagon. Il faut encore y ajouter les morceaux déjà encroûtés, arrachés aux récifs par la bioérosion ou l'action de tempête. La minéralisation rapide des croûtes par des processus de biominéralisation bactériennes ou autres (voir Chap. 3.3)

joue un rôle de “ciment” à l’intérieur du récif et aide à la formation de relief.

Thrombolite - Microsolenids

Fig. 9.2b

Les derniers coraux du niveau de Framestone 3 sont recouverts par des *Microsolena* encroûtants (Plate 11/4). Un changement de faune s’effectue dans les coraux et seuls les *Microsolenidés* constituent l’armature du niveau suivant. Leur morphologie est très plate et ils sont pris en sandwich dans la thrombolite. La matrice contient de petits morceaux de charbon.

Microbolite 2

Fig. 9.2c

Un court épisode de matrice riche en échinodermes couvre le niveau précédent. Par la suite, une nouvelle parenthèse beaucoup plus riche en microbolite se dépose. A l’intérieur, des morceaux de coraux très bioérodés (*Gastrochaenolites*, *Entobia*) sont complètement encroûtés par des *Microsolena* (Plate 11/5).

Framestone 4

Fig. 9.2c

Ce nouveau Framestone est assez dense et un peu moins diversifié que les autres (Fig. 9.4). Cependant, les mêmes observations sur la formation de microbolite peuvent être faites. Les coraux sont très encroûtés, mais comme pour le Framestone 3, des croissances coraux sur coraux sont observées. La quantité de microbolite décroît vers le sommet où l’espace entre les madréporaires est rempli en plus grande partie par la matrice onco-bio-pelmicrite. Le niveau construit se termine avec de petites barres de sédiment de lagon en “onlap”.

Microbolite 3

Fig. 9.2c

Celle-ci semble prendre son substrat directement sur le sédiment de lagon (Plate 11/6). Au début contenant des morphologies phacéloïdes et dendroïdes quasiment autochtones ou en débris, la construction évolue vers quelques formes très plates et très fines à morphologies encroûtantes ou folieuses plates. Le contenu en microbolite est très grand, avec une majorité de thrombolite. De petites incursions de matrice oo-oncomicrite peuvent apparaître, pouvant provenir de dépôts de wash-over. Comme pour les niveaux précédents riches en microbolite, les croûtes microbiennes ne semblent pas se former dans des environnements purement cryptiques comme dans les niveaux de Framestones. La densité en coraux reste faible et le développement de la thrombolite est importante. Il n’y a pas non plus d’évidence de relief très important

permettant de créer des cavités d’une telle ampleur.

Oolitic bioclastic shoals et Rubble

Fig. 9.2c et 9.2d

Le niveau de Microbolite 3 développe un petit relief où le sédiment de lagon vient s’accoler avec de petites laminations. Les premiers dépôts sont des oo-biomcrites à *Solenopora* et débris de coraux. De nombreux débris d’huîtres et d’échinodermes sont présents. Par la suite, ce sont de vrais barres de grainstones oo-biosparitiques qui s’installent avec de grandes stratifications obliques. Elles sont riches en échinodermes, notamment des *Milléricrinidés*.

Une ouverture du système avec des dépôts de haute énergie s’opère. Sédimentologiquement, les barrières protégeant des lagons plus ou moins ouverts sont localement doubles (Fig. 7.1). Des barres de plate-forme interne subdivisent les lagons en plusieurs sous-milieus où les constructions s’installent. La migration de ces barres par dessus les constructions peut s’opérer et peut être interprétée dans ces environnements très peu profonds et en tenant compte de la nature très restreinte des dépôts de thrombolite sous-jacents comme une ouverture associée à une possible transgression. Ceci ne peut se confirmer que par une comparaison latérale sur d’autres coupes corrélées (Chap. 10).

Ces barres, contenant déjà des débris de coraux, évoluent vers des dépôts de plus en plus périrécifaux, jusqu’à représenter un dépôt important de “rubble”. Les madréporaires rencontrés sont à contours anguleux et sont peu ou pas encroûtés. Quelques formes flabelliformes sont trouvées entières et se sont installées dans le sédiment meuble avant d’être remaniées. La matrice est parfois très nettement bioturbée et alterne entre packstone et grainstone ou d’une manière générale entre floatstone et rudstone. L’ensemble est très riche en échinodermes. Vers le sommet de l’intervalle, la sédimentation change vers des dépôts de wacke- à packstones.

Cette sédimentation confirme le milieu de barres internes périrécifales, en décrivant une évolution de dépôt distal (oo-biosparite à débris de coraux) vers proximal (rubble).

Framestone 5

Fig. 9.2d

Un lagon ouvert se met en place avec une sédimentation riche en échinodermes (surtout débris d’oursin) et en *Solenopora jurassica*. Les débris périrécifaux servent de substrat à l’implantation du dernier niveau de Framestone 4. Ce dernier est morphologiquement plus hétérogène que les trois autres. Il montre des faciès type domestone (INSALACO, 1998) déjà observés dans

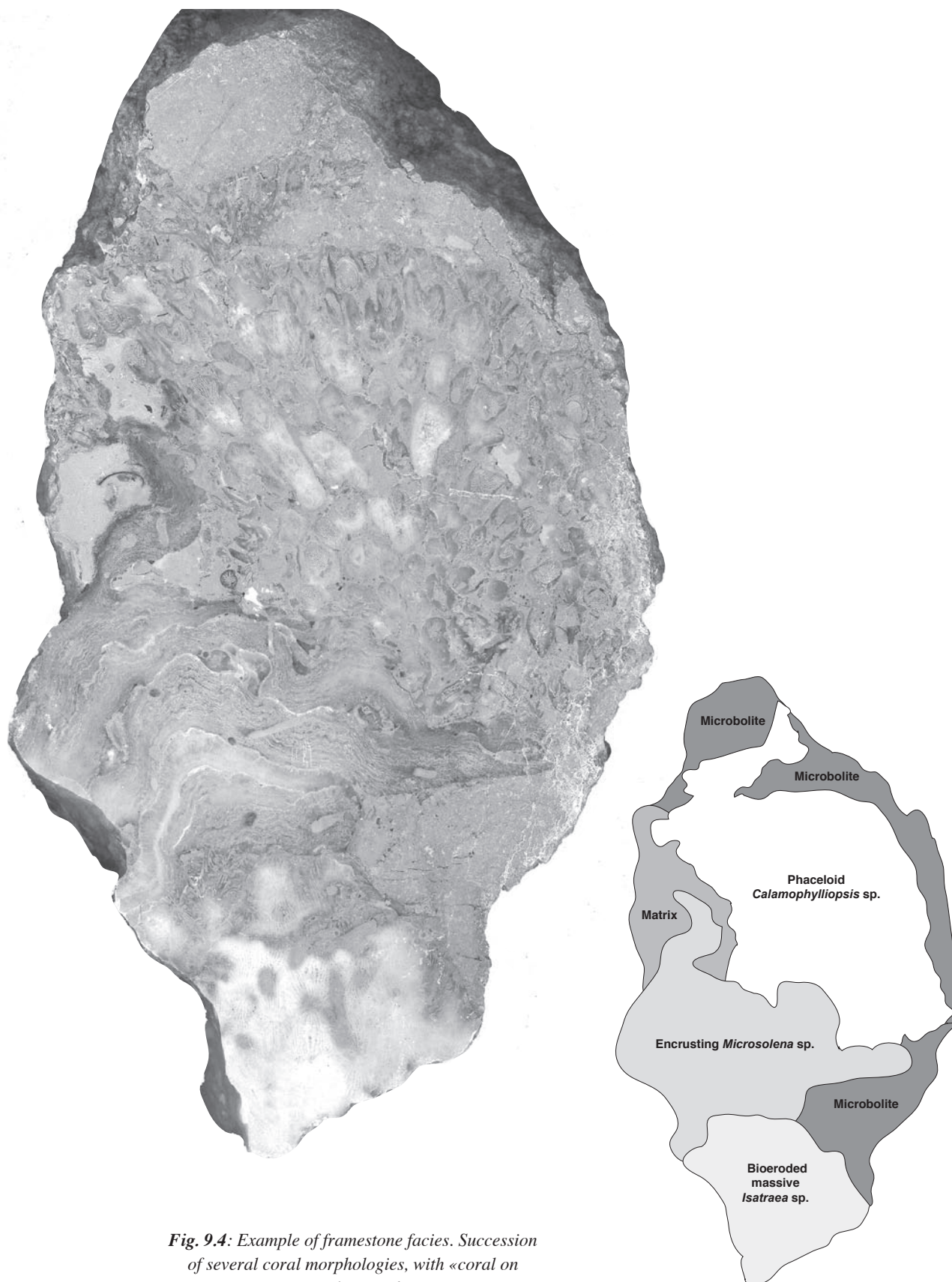


Fig. 9.4: Example of framestone facies. Succession of several coral morphologies, with «coral on coral» growth

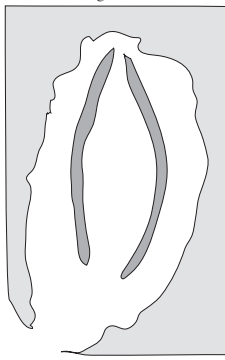
les niveaux précédents. Cette structure est encroûtée par d'autres coraux, principalement des *Microsolena*, qui couvrent les structures massives. Par la suite, un niveau de boundstone fait intervenir un liant microbien autour de coraux souvent encroûtants et de débris divers. Ce niveau présente souvent une thrombolite alvéolaire très riche en micrite. Progressivement, cette thrombolite disparaît et un dépôt de coraux moyennement encroûtés, principalement

Microbolite 4

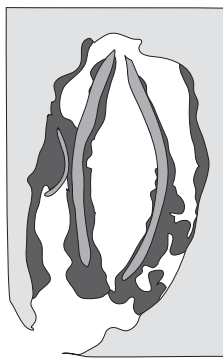
Fig. 9.2d

De la microbolite s'installe sur ces dépôts de haute énergie. A l'intérieur de celle-ci, on observe quelques coraux très plats, sans doute foliacés. La thrombolite encroûte souvent le dessous de ces morphologies, tandis que la surface supérieure est recouverte de matrice packstone. Cependant, des morphologies encroûtantes se développent entourées de microbolite. Par la suite, de la thrombolite croît et seuls des débris et de petites colonies de coraux allochtones (polarité inverse) y sont englobés. Le caractère allochtone des coraux peut être démontré par l'étude des remplissages géopétaux complexes, qui mettent en évidence des phénomènes de "toppling" (Fig. 9.5).

Bioperforation by a boring bivalve and erosion of the wall by an unknown organism or biofilm



Encrustation of the bivalve shell and cavity wall by microbial crust



Partial geopetal filling-in of the remaining porosity shows the first polarity of the coral



Toppling of the coral (polarity inversion): drop of parts of the matrix into the bottom of the cavity, but cohesion or early cementation maintains the rest of the matrix to indicate the first geopetal orientation



par de la léiolite, s'établit et ceci sans croissance "coraux sur coraux" ni connexion thrombolitique.

Après une certaine stagnation de la sédimentation carbonatée donnant lieu à un dépôt de bindstone dense (15.70 à 15.90 mètres), celle-ci reprend relativement fortement pour empêcher l'établissement d'un réseau dense de microbolite et de coraux. Il est ainsi impossible de créer un relief, mais plutôt un dépôt de "prairie" à coraux. Des liaisons locales entre les madréporaires peuvent apparaître. Toutefois, les porosités résiduelles se remplissent rapidement de matrice, interdisant la formation de thrombolite cryptique (sciaphile).

Un épisode de grainstone oo-biosparitique très riche en échinodermes couvre ce dernier dépôt. Il peut être rattaché à des tempestites de wash-over.

FINAL RESULT



Fig. 9.5: Evidence for toppling from complex geopetal fills

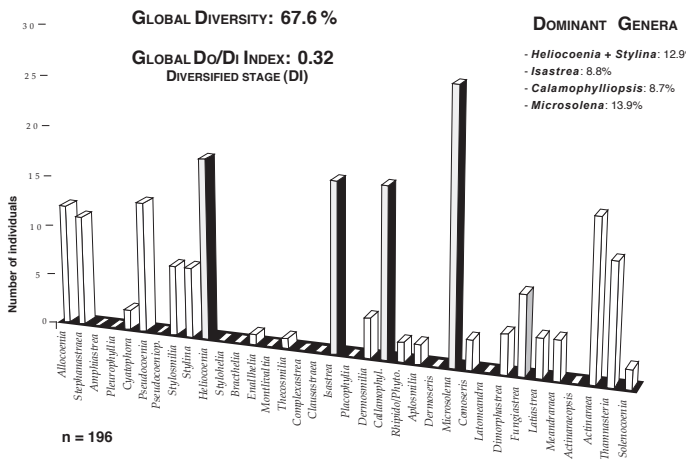


Fig. 9.6: Coral diversity of the Hautes-Roches CL A patch-reef

Hardground et Sandy lagoon
Fig. 9.2d

Un niveau condensé nodulisé montrant des *Gastrochaenolites* se trouve au sommet de ce dernier épisode microbolitique. Il précède un changement de sédimentation drastique, matérialisé par un sédiment calcaréo-gréseux riche en débris d'échinodermes et de charbon. Quelques brachiopodes peuvent être trouvés à la base du niveau. L'intervalle est globalement très bioturbé.

Au dessus, des barres oo-bio-oncosparitiques chapeautent le tout.

9.3.2 Madréporaires

Du point de vue des genres de coraux, la bioconstruction de HAUTES-ROCHES CL A présente le plus haut index de diversité globale (67.6 %) de tous les récifs étudiés. Cet index représente le rapport des genres trouvés dans la construction sur le nombre total de genres inventoriés dans ce travail. Parmi les taxons les plus représentés dans la construction (Fig. 9.6), on peut citer les genres *Microsolena* (env. 14 %), les Stylines *Heliocoenia* et *Styliina* (somme env. 13%), les *Isastrea* et les *Calamophylliopsis* (les deux env. 9 %). En général, les *Microsoléninés* sont bien représentés, ainsi que les *Actinastreaidés* et les *Stylinidés*. Les *Montlivaltidés* sont sous représentés, si bien que le sous-ordre de *Astraeoina* est principalement matérialisé par les *Isastreaidés* et les *Dermosmiliidés* (*Calamophylliopsis* et *Dermosmilia*) (Fig. 9.6). Le sous-ordre des *Fungiina* montre une belle proportion d'*Actinaraea* et de *Thamnasteria*. L'indice Do/Di (voir 8.4.2) est le plus élevé de toutes les constructions étudiées indiquant un stade général diversifié lié à de bonnes conditions environnementales (Fig. 9.6).

Comparaison des faciès à coraux (Framestone - Rubble)

La Figure 9.7 nous montre l'hétérogénéité de composition des faciès riches en coraux. A l'exception du niveau 4, les niveaux de Framestones montrent une bonne diversité de genre, avec un maximum pour le niveau 3. Les formes à septes perforés sont présentes. Chez les *Microsolénina*, ils oscillent selon les niveaux

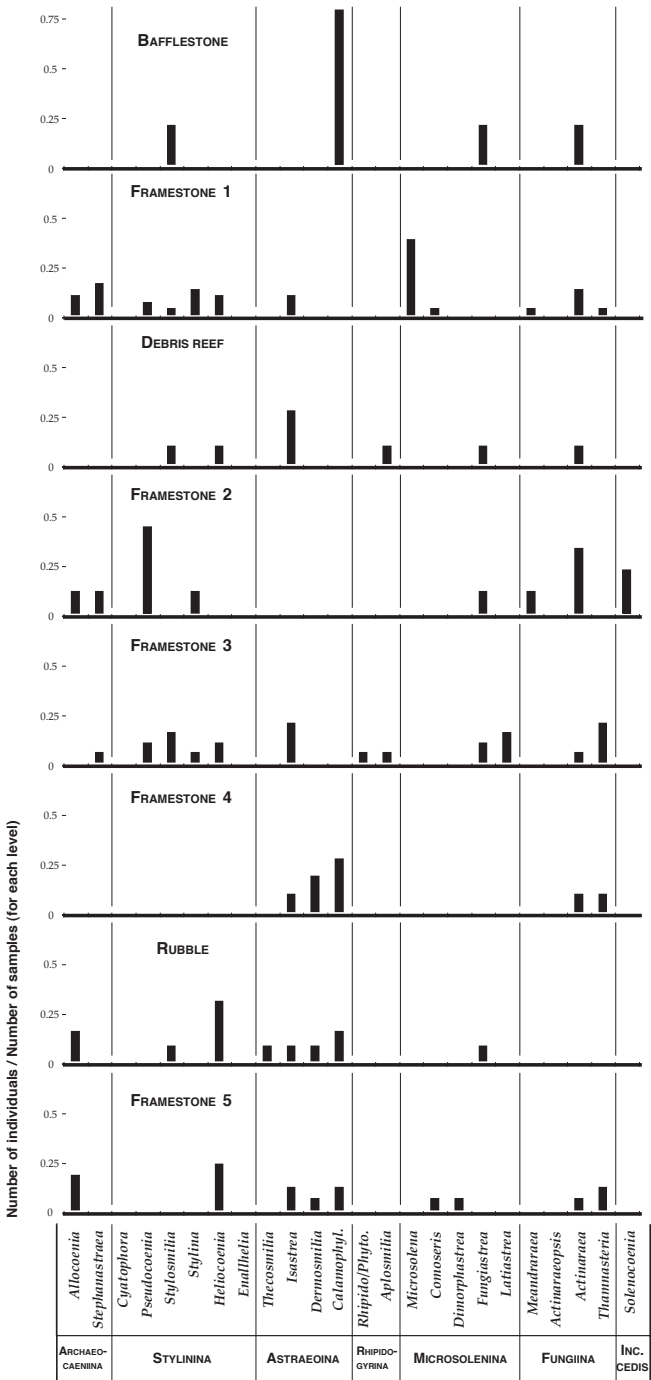


Fig. 9.7: Coral distribution for each coral level of Hautes-Roches CL A (coral levels as in Fig. 9.2)

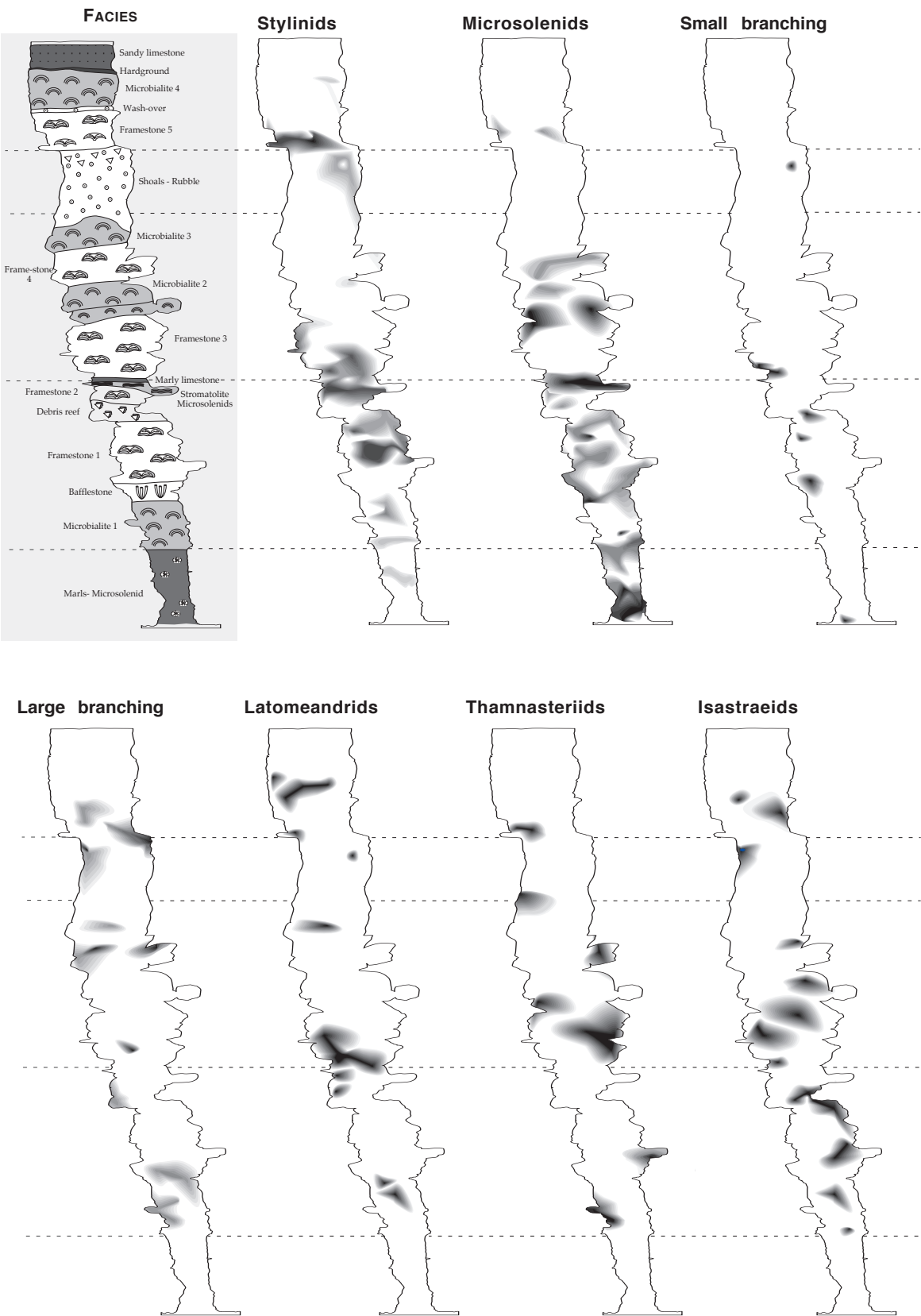


Fig. 9.8: Mapping of the main coral groups of Hautes-Roches CLA

entre les Latomeandridés et les Microsolenidés. Il faut constater l'absence presque totale de *Microsolena*, tandis que les *Actinaraea* sont abondants. On peut cependant constater une dominance des formes de la partie gauche du graphique, c'est-à-dire dans les sous-ordres à septes compacts à subcompacts que sont les Archaeocaenina, Stylinina et Astraeoïna. Le niveau de Framestone 4 est peu diversifié, comprenant une majorité de formes branchues. Il faut noter qu'il contient aussi une plus grande quantité de microbolite. Les niveaux de rubble ne sont pas radicalement différents des niveaux de Framestone, indiquant un remaniement local dû à une tempête ou une ouverture momentanée du système. Cependant, la recristallisation plus importante de ces dépôts rend la détermination difficile et la faible diversité montrée dans la figure peut être un artéfact. Le niveau à coraux branchus est principalement constitué de *Calamophylliopsis*.

Distribution des principaux groupes

Fig. 9.8 et 9.9

La cartographie numérique de constructions permet une visualisation plus concrète de la distribution des groupes de coraux (Fig. 9.8). Elle souligne le découpage en faciès de

la construction. Il peut être remarqué que certains groupes semblent s'organiser d'après les zones de faciès, tandis que d'autres sont distribués plus aléatoirement. C'est ainsi qu'une certaine anticorrélation peut être observée entre les Microsolenidés (*Microsolena*, *Comoseris*, *Dermoseris*; Fig. 2.6) et les Stylinés *sensu* Gill (1977; Fig. 2.5), tandis que les Latomeandridés et les Thamnasteriidés ont un comportement très proche. Les Isastraeidés se distribuent plus ou moins tout le long de la coupe. Les petites formes branchues (*Stylosmilia* et *Enallhelia*) sont associées aux plus grandes formes (*Calamophylliopsis*, *Dermosmilia*, *Aplosmilia*), qui sont logiquement majoritaires dans le niveau de Bafflestone à la base de la coupe, ainsi que dans certains niveaux de Framestone.

La distribution différentielle des Microsolenidés et les Stylinidés est encore plus visible sur la Figure 9.9. Les Stylinidés apparaissent principalement dans les niveaux de Framestone (Fig. 9.9, flèches). Dans les faciès microbolitiques, ce sont les Microsolenidés qui sont souvent les seuls représentants coralliens. Ils sont complétés par les Latomeandridés dans certains niveaux. La présence de *Calamophylliopsis* dans le niveau de Microbolite 1 et principalement dû à des individus non *in situ*.

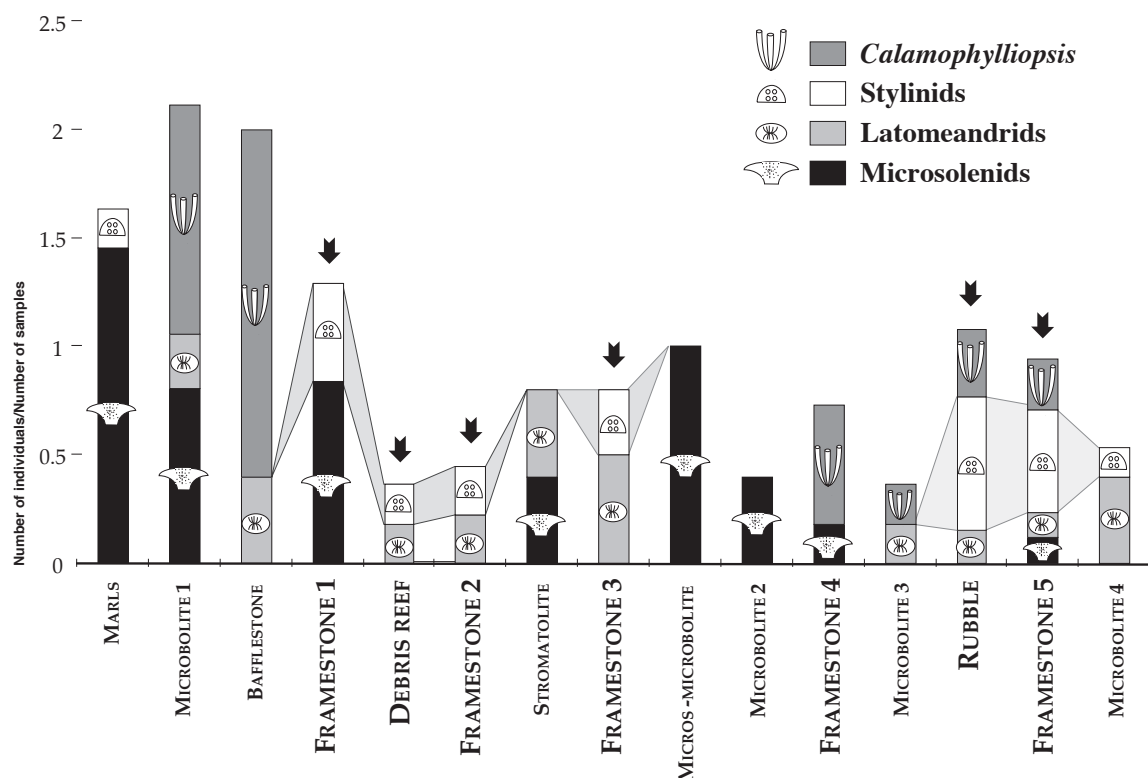


Fig. 9.9: Distribution of the main coral groups in the different Hautes-Roches reefal facies. The y axis corresponds to the sum of the ratios of each taxa constituting a family. This ratio is based on the total number of samples (and not the total number of taxa) in a type of facies.

Interprétation

Il en ressort que les Stylines massives, regroupant les principales petites formes plocoides à septes compacts, n'apparaissent que dans des niveaux construits de haute diversité, interprétés comme s'étant formés dans des conditions environnementales optimales. Les *Microsolénidés* sont présents dans les divers niveaux, mais constituent souvent la seule présence de Scléractinia dans les niveaux à dominance de microbolite, étant interprétés comme des environnements plus difficiles. Dans les environnements extrêmes (marnes et stromatolites), seuls des *Microsolena* ont été observés. Dans certains cas, les Latomeandridés, aux septes plus compacts mais comportant des pennules bien marquées, prennent place dans des environnements intermédiaires.

Il semble que la porosité et l'organisation septale ait un rapport avec cette répartition. Plus précisément, la présence de structures pennulaires semble une condition. En effet, *Actinaraea* (sous-ordre des Fungiina) possède une structure septale très poreuse, mais ne suit pas la même répartition. L'arrangement septal joue donc aussi son rôle. L'organisation thamnastéroïde poreuse à pennules est la seule présente dans les marnes. HUBBARD & POCKOCK (1972) ont déjà traité de l'importance du calice dans la tolérance de la sédimentation. L'évacuation des excréments et l'éjection du sédiment se fait avec une efficacité croissante entre l'organisation cérioïde, plocoid et méandroïde. Selon cette logique, la structure thamnastéroïde des *Microsolena*

ne serait pas efficace dans un contexte d'accumulation sédimentaire importante de minéraux argileux. Cependant, le facteur le plus important semble être la hauteur et la porosité du calice. Une structure basse et une porosité faible, comme dans le cas d'*Heliocoenia* ou de *Stylina*, entraîne une mort rapide de la colonie dans un contexte de haute sédimentation. Les *Microsolena* trouvés dans les niveaux marneux ne présentent pas de structures de calice à haut relief. Ceci associé à une base relativement plate et à une présence d'encroûtements, indique que l'apport de sédiment a dû cesser durant l'implantation des colonies. D'autres facteurs que la sédimentation doivent ainsi être invoqués pour le contrôle de la distribution corallienne particulière et notamment dans des contextes de microbolite, qui impliquent une sédimentation proche de zéro. La turbidité, la salinité, le confinement et la fluctuation trophique doivent intervenir. La vue globale des constructions étudiées va permettre de mettre en évidence ces facteurs et de mieux les comprendre (Chap. 12).

9.3.3 Microbolite et Bioérosion

Dans le récif de HAUTES-ROCHES CL A, comme dans les autres bioconstructions étudiées, la microbolite est un constituant très important. Elle est présente tout au long du patch-reef. Cependant, l'étude de la Figure 9.10 permet de constater qu'elle s'organise en niveaux de plus haute abondance relative et cela malgré les variations latérales et l'échantillonnage aléatoire. Elle n'apparaît pas dans les

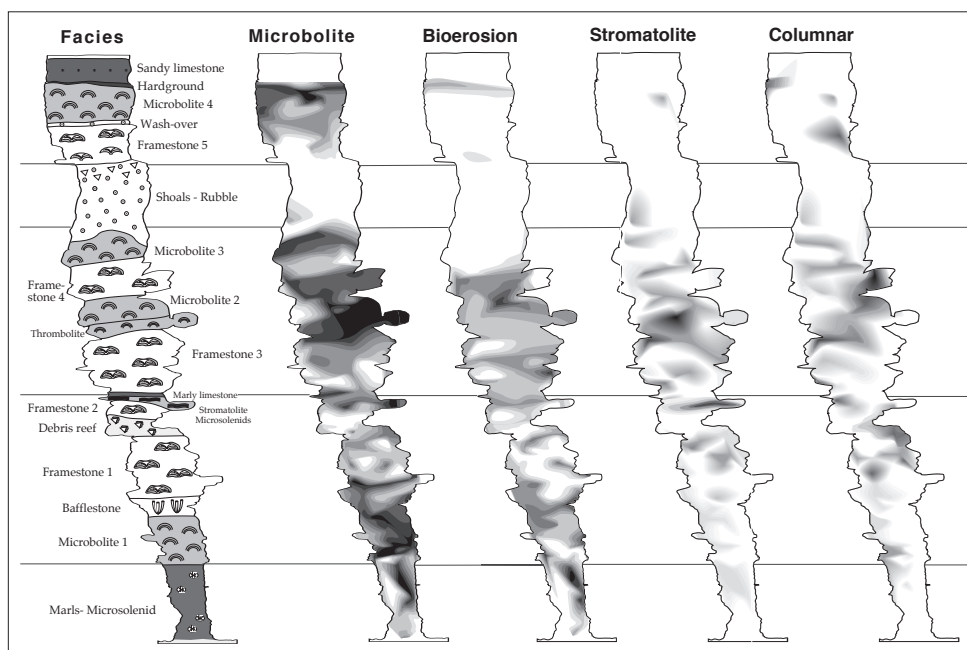


Fig. 9.10: Mapping of Hautes-Roches CL A showing the relative abundance of microbolite, bioerosion, stromatolite, and columnar encrustations (black=abundant, white=absent). Simplified facies distribution based on figure 9.2.

niveaux à haute énergie (shoals et rubble) et elle est sous-représentée dans les faciès à coraux phacéloïdes *in situ*.

Les différentes formes qu'elle peut prendre (Fig. 3.7) peuvent être observées dans différents secteurs de la coupe. On peut noter que de la microbolite est présente dans les faciès marneux, en association avec les *Microsolena*. Cette microbolite se trouve généralement sous la forme de thrombolite. Des structures laminées, donc stromatolitiques, sont souvent présentes dans les croûtes thrombolitiques (aussi observées par LEINFELDER et al., 1993, plate 41/2) et ne constituent pas de réel stromatolite. Cependant, en regardant la Figure 9.10, deux niveaux se détachent, dont un (le niveau stromatolitique à *Microsolénides*) représente un vrai dépôt stromatolitique, avec des intercalations argileuses (voir 3.4.1). Le second (dans le niveau de Microbolite 2) présente une bonne densité de niveaux laminés, pouvant s'installer sur plusieurs centimètres d'épaisseur. Parfois, ces dépôts laminés évoluent en forme colonnaire, expliquant leur relative bonne corrélation (Fig. 9.10).

Microbolite, sédimentation et énergie

La microbolite n'est pas censée tolérer une trop forte sédimentation allochtone. La sédimentation est ici interprétée comme un processus externe à la formation de la croûte, qui représente un dépôt par précipitation ou trapage. La thrombolite se forme sous une sédimentation proche de zéro. Elle peut sous certaines conditions répondre à une augmentation de sédimentation en évoluant en forme alvéolaire ou même dendroïde (voir patch-reef de Tabeillon B et 3.4.4). Les stromatolites observés ne montrent que des structures "skeletal". Il se forme donc sous très faible sédimentation, au contraire de certaines formes agglutinées englobant une grande quantité de particules. Les éléments intégrés dans les laminations des stromatolites étudiés sont de petites tailles (plaquettes d'argile).

Cette relation entre encroûtement et sédimentation peut être mise en évidence en comparant la classification de la matrice (selon Dunham), l'abondance relative de microbolite et de bioérosion (Fig. 9.11). Elle montre une anticorrélation très marquée entre la microbolite et l'évolution de la matrice. Plus la teneur en particules augmente (vers des faciès packstone ou grainstone) moins on observe de microbolite. La grande quantité de microbolite présente dans les premiers mètres de la coupe (Microbolite 1) est produite en présence d'une sédimentation de mudstone à mud-wackestone. Au moment où la sédimentation devient plus riche en particules, l'abondance relative de microbolite décroît. L'évolution de la matrice sur l'ensemble de la coupe montre une légère augmentation dans la

présence de particules, tandis que la microbolite décroît légèrement.

La sédimentation joue un certain contrôle sur la croissance des encroûtements. Une production d'allomicrite importante peut entraîner, comme dans le niveau de Bafflestone, des croissances de coraux phacéloïdes et l'absence presque complète de microbolite. La présence plus importante d'ooïdes dans les deux niveaux de wacke-packstone du Framestone 2 et à la fin du Framestone 3, ainsi que dans l'événement oolithique à grainstone, peut être interprétée comme un signe d'ouverture, englobant une augmentation de sédimentation et surtout d'énergie. Cependant, une partie du sédiment est produite par l'érosion du récif, ce qui implique de bien différencier les éléments de la matrice. De plus, une bonne partie de la production de la microbolite dans les faciès de framestone se produit à l'intérieur même du récif, dans des environnements cryptiques, en grande partie protégés de la sédimentation allochtone. Il est donc nécessaire d'englober tous les facteurs, en s'interrogeant sur les effets d'une fermeture et d'un confinement de lagon sur l'écosystème corallien dans un contexte de plate-forme très peu profonde.

Microbolite et bioérosion

La bioérosion et la microbolite sont étroitement liées et ne sont pas nécessairement un signe de crise dans un récif. Durant une phase normale de croissance, la partie vivante du corail ne représente que quelques millimètres à la surface de la bioconstruction. La partie restante est constituée d'un squelette d'aragonite, qui fournit un substrat pour l'encroûtement et la bioérosion dans les

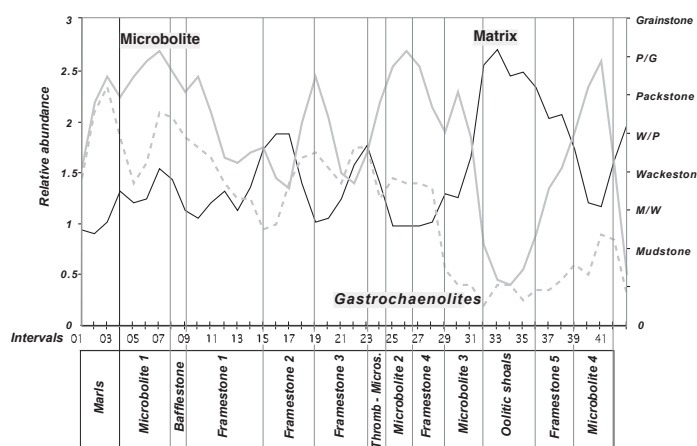


Fig. 9.11: Comparison between the content in microbolite, bioerosion (by *Gastrochaenolites*) and matrix, highlighting a good anti-correlation between matrix granulometry and the microbolite, and weak anti-correlation between matrix and bioerosion (intervals represent the steps (every 5 samples) of a 10-samples moving average, see also chap. 1.7; see Fig. 9.13 for the legend)

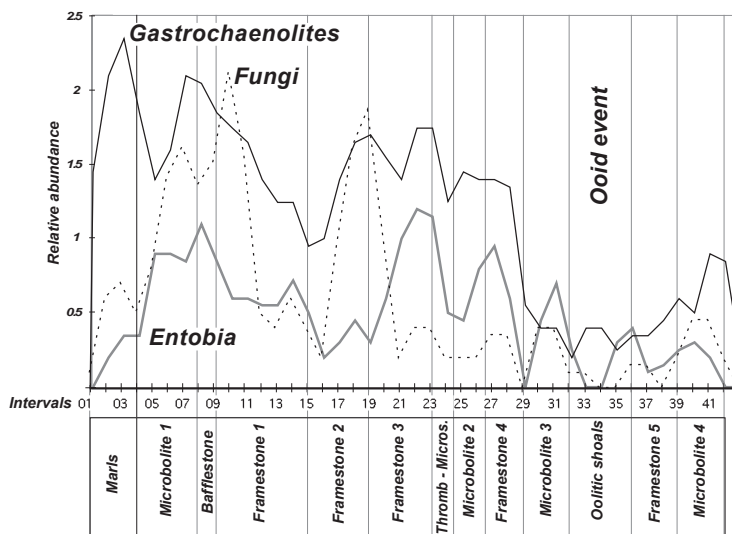


Fig. 9.12: Distribution of the main bioerosion types along Hautes-Roches CL A

anfractuosités ouvertes ou fermées, respectivement sur la surface et dans le corps du récif. Dans des encroûtements de cavités actuelles, des biofilms riches en Fe et Mn ne précipitent pas de carbonate, mais au contraire contrôlent la croissance de microbolite en exerçant une activité de corrosion des croûtes microbiennes (REITNER, 1993). Les deux grands types de bioérosion que sont les *Gastrochaenolites* et les *Entobia* développent une certaine corrélation (Fig. 9.12). La bioérosion interprétée comme provenant de champignons est abondante dans la première moitié du récif et décroît ensuite fortement. Elle développe trois pics au niveau de la Microbolite 1, au début du Framestone 1 et dans le niveau stromatolitique. Ce comportement reste difficile à expliquer, et la nature de la bioérosion demeure floue. La perforation par les bivalves reste la forme la plus répandue dans le récif.

La bioérosion est omniprésente tout au long des parties construites du récif (Fig. 9.10). Les perforations par bivalves développent une relativement bonne corrélation avec l'évolution de l'abondance relative de la microbolite (9.13a). Elle semble être en partie contrôlée par la sédimentation et l'énergie, mais paraît tolérer une plus grande énergie que les microbolites. La Figure 9.13a présente l'évolution de l'abondance relative de la microbolite et de la bioérosion (principalement représentée par *Gastrochaenolites*) dans le patch-reef de Hautes-Roches. Les courbes de la Figure 9.13b sont dérivées de la Figure 9.13a et représentent la vitesse d'accroissement (valeurs positives) ou de chute (valeurs négatives) dans la croissance de la microbolite et de la bioérosion par les bivalves. Bien que leur corrélation soit relativement bonne, la courbe dérivée montre souvent un déphasage (Fig.

9.13b): la bioérosion augmente juste avant le maximum de microbolite, accompagnée par un accroissement de la perforation durant la vie du corail (activité paraendolithique) et juste après, associée à une augmentation de la perforation sur la surface du récif (bioérosion sur le sommet du corail).

Cinq zones principales montrant une importance paléocéologique peuvent être définies, basées sur la dérivée des trends d'abondance relative de la microbolite et de la bioérosion (Fig. 9.13d):

- **ZONE a:** les deux trends sont négatifs. L'activité d'encroûtement et de bioérosion est "normale". Cette zone est généralement corrélée avec la croissance initiale des niveaux à framestone corallien et implique une communauté relativement équilibrée.
- **ZONE b:** pendant que l'encroûtement microbien reste stable ou amorce une inflexion (valeur négative, mais croissante), l'activité de la bioérosion augmente, attestant d'un changement de conditions environnementales et d'un ralentissement de la croissance corallienne.
- **ZONE c:** Les bivalves foreurs appartenant à la guilda des suspensivores souffrent du stress environnemental et décroissent leur activité, pendant que l'encroûtement microbien atteint des valeurs positives et même dominantes. Cette zone se développe dans les parties moyennes et supérieures de quelques framestones et indique une forte dégradation des conditions environnementales.
- **ZONE d:** la croissance de microbolite ralentie à nouveau, et une amélioration environnementale permet une reprise de l'activité bioérosive.
- **ZONE e:** Les deux trends décroissent et le point d'une nouvelle croissance de récif équilibrée est atteinte.

Cette analyse permet de préciser le timing de mise en place des éléments à l'intérieur d'une crise récifale, représentée par les épais niveaux de microbolite. La séquence décrite se répète quasiment périodiquement à l'intérieur du récif. Elle suggère que les changements environnementaux influencent déjà la partie supérieure des faciès de Framestone. Plusieurs intervalles de la coupe étudiée s'accordent parfaitement avec ce modèle théorique, mais d'autres intervalles ne présentent pas une séquence

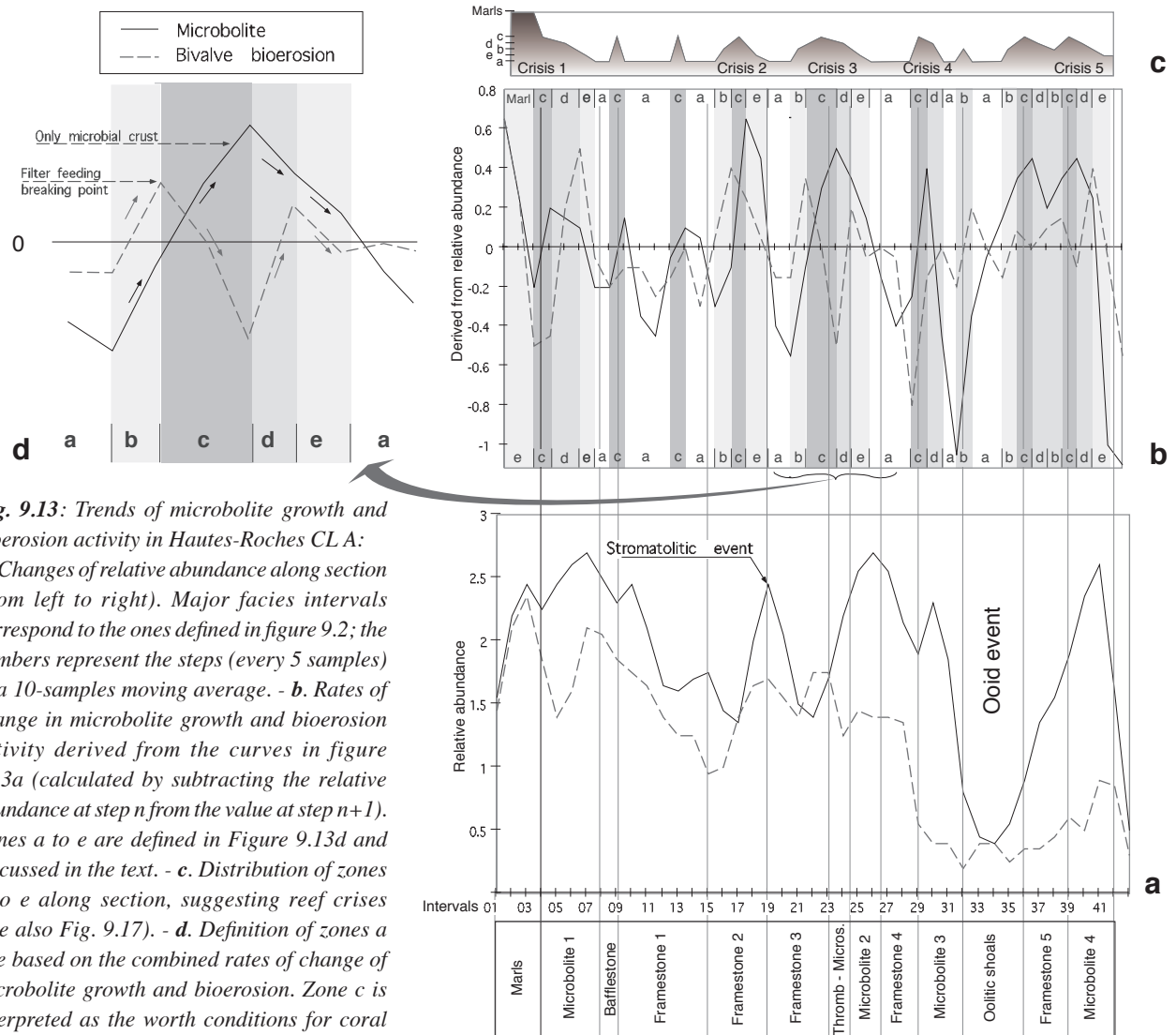


Fig. 9.13: Trends of microbolite growth and bioerosion activity in Hautes-Roches CL A: **a.** Changes of relative abundance along section (from left to right). Major facies intervals correspond to the ones defined in figure 9.2; the numbers represent the steps (every 5 samples) of a 10-samples moving average. - **b.** Rates of change in microbolite growth and bioerosion activity derived from the curves in figure 9.13a (calculated by subtracting the relative abundance at step n from the value at step $n+1$). Zones a to e are defined in Figure 9.13d and discussed in the text. - **c.** Distribution of zones a to e along section, suggesting reef crises (see also Fig. 9.17). - **d.** Definition of zones a to e based on the combined rates of change of microbolite growth and bioerosion. Zone c is interpreted as the worst conditions for coral growth. Zone d and e represent the progressive return to better environmental conditions.

de zone complète. Des événements externes peuvent intervenir et bouleverser l'évolution linéaire observée. Des paramètres additionnels doivent être considérés, et parmi ceux-ci l'évolution des micro-encroûteurs semble déterminante.

9.3.4 Micro-encroûteurs

Trends généraux

Les micro-encroûteurs sont présents tout le long des faciès de boundstone dans la coupe de Hautes-Roches. Leur abondance relative a été estimée systématiquement, ce qui a permis d'identifier quatre trends évolutifs différents (Fig. 9.14):

- **Trend I:** Il résume les abondances relatives des *Terebella*, des *Tubiphytes*, des foraminifères nubéculaires et des démosponges, qui présentent la même évolution le long de la coupe. Chaque

maximum de cette courbe composite se corrèle avec un maximum de développement de la microbolite (Fig. 9.14). Une légère diminution de l'abondance relative peut être observée depuis la base vers le sommet de la coupe.

- **Trend II:** Il décrit l'évolution de l'abondance relative des serpules, des *Berenicea* et du foraminifère *Bullopore*. Ce trend est caractérisé par une diminution générale de l'abondance relative en direction du sommet du récif, qui est relié à la transition depuis les faciès dominés par les marnes à des faciès dominés par une sédimentation carbonatée. Le pic de l'intervalle 19 est dû à la présence de marnes après le Framestone 2 (Fig. 9.2b). Comme nous l'avons déjà vu précédemment, des interruptions périodiques dans l'apport des argiles permettent l'installation de coraux microsolenides dans les faciès marneux. Ils

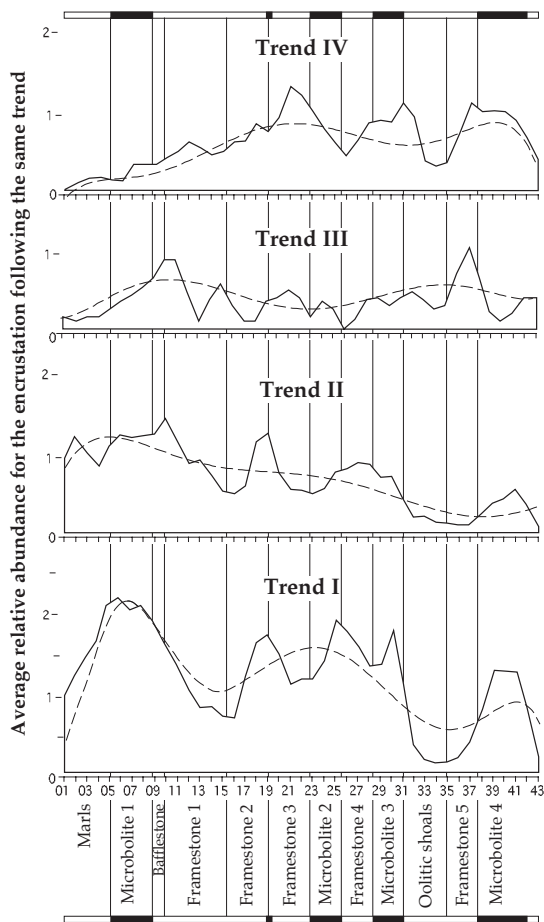


Fig. 9.14: Four main trends determined by the relative abundance of selected micro-encrusters. Trend I: *Terebella*, *Tubiphytes*, *nubeculariid* foraminifera, demosponges. Trend II: *Serpula*, *Berenicea*, other bryozoans, *Bullopore*. Trend III: *Lithocodium*, *Koskinobullina*. Trend IV: *Bacinella*, red algae, *Placopsilina*, calcisponges, rhaxellid microsclelers. Major facies correspond to the ones defined in figure 9.2, numbered intervals to the ones in figure 9.13.

offrent des substrats pour les organismes filtreurs et surtout opportunistes que sont les serpules et les bryozoaires. Les bafflestones à *Calamophylliopsis* contiennent relativement peu d'encroûtement, probablement à cause d'un taux de sédimentation trop élevé. Cependant, les serpules et les *Berenicea* colonisent rapidement les branches du corail.

- **Trend III:** Il inclue l'évolution à travers le temps des *Lithocodium* et des *Koskinobullina*. Ce trend montre une bonne corrélation avec les faciès de framestone, avec un maximum dans les faciès à coraux branchus et dans le rubble du Framestone 5. Une eau relativement claire permettant aux coraux de croître, favorise aussi l'implantation de *Lithocodium*, vivant avec des symbiontes photosynthétiques (SCHMID, 1996; voir 3.2.3).

- **Trend IV:** Il est suivi par les *Bacinella*, les algues rouges, *Placopsilina*, les éponges calcaires de type pharétrone et les microsclelers de *Rhaxella*. Ce trend est anticorrélé avec le trend I, étant donné qu'il augmente le long de la coupe et qu'il se corrèle bien avec les niveaux de framestone. Les micro-encroûteurs associés sont négativement influencés par les apports siliciclastiques et les eaux turbides.

La figure 9.15 résume la présence des micro-encroûteurs dans chaque faciès riches en coraux du patch-reef de HAUTES-ROCHES CL A. Elle présente les différentes variations à l'intérieur de chaque trend, impliquant des changements environnementaux dans l'évolution des différents niveaux. Nous pouvons constater que tous les niveaux construits possèdent une certaine quantité d'encroûtements. Le Framestone 5 est particulier car il se caractérise par un contenu faible en microbolite et en micro-encroûteurs appartenant aux trends I et II, tandis que les trends III et IV sont bien représentés. Ceci peut s'expliquer par une sédimentation et une énergie plus importantes (voir points précédents), inhibant la formation d'encroûtement et remplissant rapidement des cavités du récif qui d'ordinaire servaient à la formation des croûtes. Les organismes des trends III et IV (en partie) possèdent la même dépendance envers la lumière que les coraux et généralement apparaissent dans ces niveaux construits.

La figure 9.16 fournit la distribution des différentes associations de micro-encroûteurs, mais cette fois dans les niveaux riches en microbolite. Il faut rappeler que la diversité en madréporaires est faible et que les types de coraux dominants dans ces environnements sont les *Microsolenidés* et, en moindre mesure, les *Latomeandridés* (voir 9.2.3 et Fig. 9.9). Les micro-encroûteurs appartenant aux trends I et II sont généralement abondants, tandis que ceux des trends III et IV sont sous-représentés. Les niveaux marneux de la base du récif montrent une faible diversité, mais un important contenu en organismes opportunistes.

Trends et crises récifales

Différentes crises récifales déjà présentées dans l'analyse générale des faciès ont été mises en évidence et précisées par l'étude détaillée de la microbolite et de la bioérosion (Fig. 9.13c). La méthodologie utilisée pour l'analyse de la relation entre microbolite et bioérosion a été à nouveau employée pour l'étude détaillée des différents trends de micro-encroûteurs montrés dans la Figure 9.14. Cependant, seules les associations les plus représentatives de chaque trend sont utilisées. L'association *Terebella* - *Tubiphytes* a été choisie pour représenter le trend I et le groupe des bryozoaires *Berenicea* pour le trend II. *Bacinella* et *Lithocodium* présentent des évolutions très similaires et sont regroupés pour représenter les trends III

et IV. Les évolutions au cours du temps de ces associations sont exposées dans la Figure 9.17.

Comme il l'a déjà été démontré dans la figure 9.14, un déphasage important existe entre le trend des *Bacinella-Lithocodium* et ceux des associations de *Terebella-Tubiphytes* et du groupe *Berenicea*. Les courbes dérivées (vitesse de changements: Fig. 9.17b) montrent une bonne corrélation entre les zones c, déterminées dans la figure 9.13 et replacées sur la Figure 9.17b, et les pics de la courbe représentant l'association *Terebella-Tubiphytes*, tandis

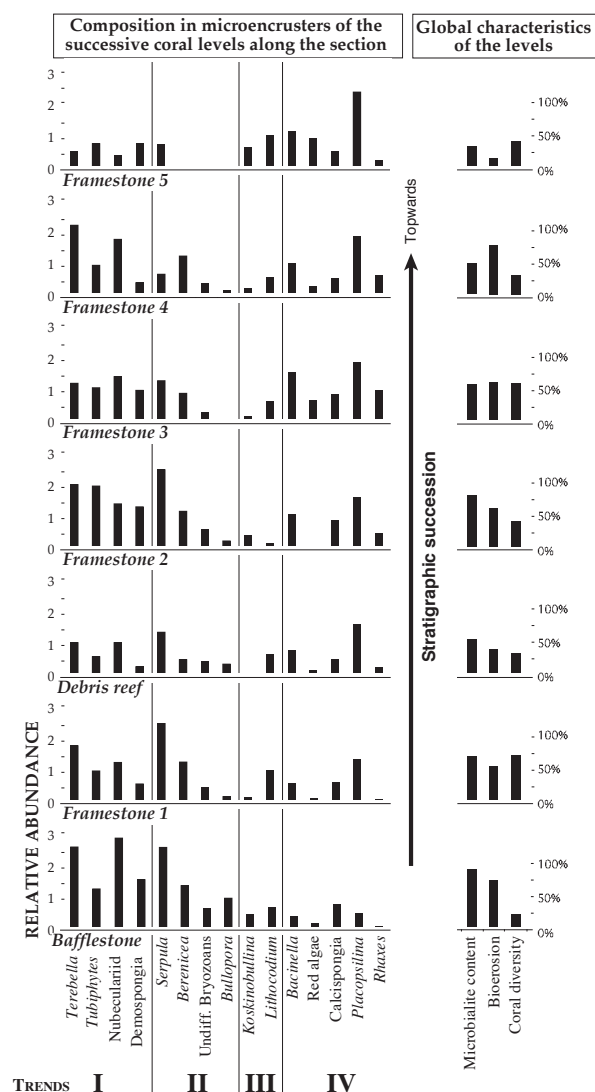


Fig. 9.15: Distribution of selected micro-encrusted for the different coral levels in the Hautes-Roches CL A (see facies distribution in Fig. 9.2) Trends I to IV (Fig. 9.14) are indicated on the x-axis. At right, general information on the coral levels (relative abundance of microbrite and bioerosion, and coral diversity based on coral genera present in the level compared to all genera found in all the sections).

que les niveaux de faciès framestone sont en phase avec l'association *Bacinella-Lithocodium*. Le groupe *Berenicea* occupe une position intermédiaire. On assiste ainsi à une succession systématique de la plus rapide augmentation de *Bacinella-Lithocodium*, puis de celle du groupe *Berenicea*, et enfin de celle des *Terebella-Tubiphytes* (Fig. 9.17c).

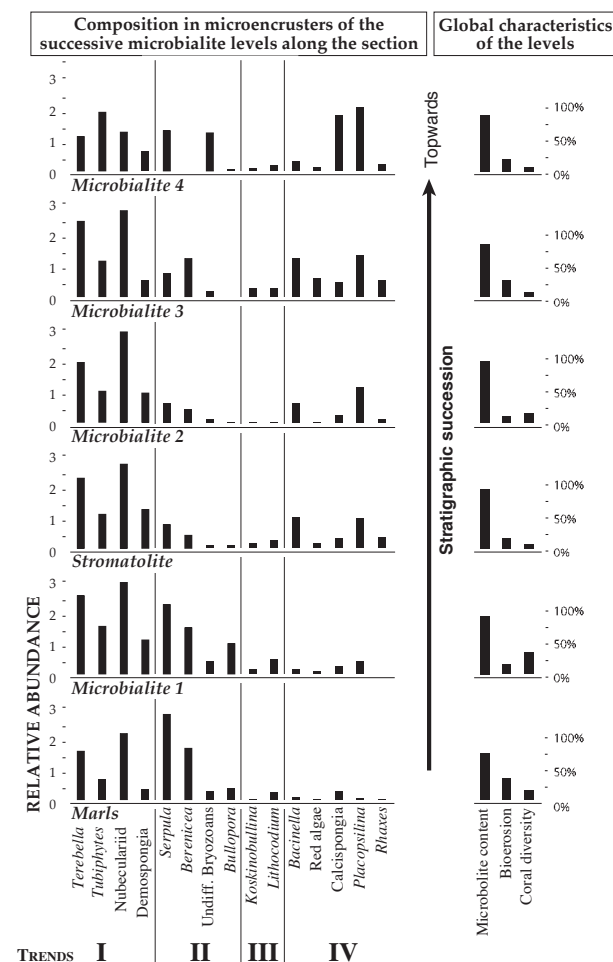


Fig. 9.16: Distribution of the selected micro-encrusters for the different microbrite levels in Hautes-Roches CL A (for explanation of parameters refer to legend of Fig. 9.15).

Les *Bacinella* et les *Lithocodium* encroûtent directement la surface du corail. Ils ne sont jamais trouvés colonisant le dessus de croûtes microbiennes importantes. De plus, ils sont parfaitement corrélés avec les épisodes de diversité maximale des coraux, tandis que les térébelles et les *Tubiphytes*, qui sont rarement trouvés directement sur la surface du corail, sont corrélés avec des croissances importantes de microbrite. Il est ainsi raisonnable de penser que les conditions de vie de ces associations ne doivent pas être très différentes de leur substrat respectif. L'association *Bacinella-Lithocodium* a besoin d'un milieu oligotrophique, oxygéné, peu profond et avec une salinité "normale" comme pour la plupart des madréporaires.

L'association *Terebella-Tubiphytes* peut tolérer les mêmes conditions que celles favorisant la croissance de microbolite. Ces associations *Bacinella-Lithocodium* et *Terebella-Tubiphytes* ont aussi été interprétées comme ayant une signification bathymétrique (e.g. LEINFELDER et al., 1993a, 1993b, 1996; WERNER et al., 1994): *Terebella-Tubiphytes* colonisant des environnements plus profonds et étant aussi trouvés sous des conditions dysoxiques où *Terebella* est dominante, tandis que l'association à *Lithocodium* et *Bacinella* représente des eaux peu profondes, lumineuses et oxygénées (LEINFELDER et al., 1996). Les filtreurs du groupe des *Berenicea* sont

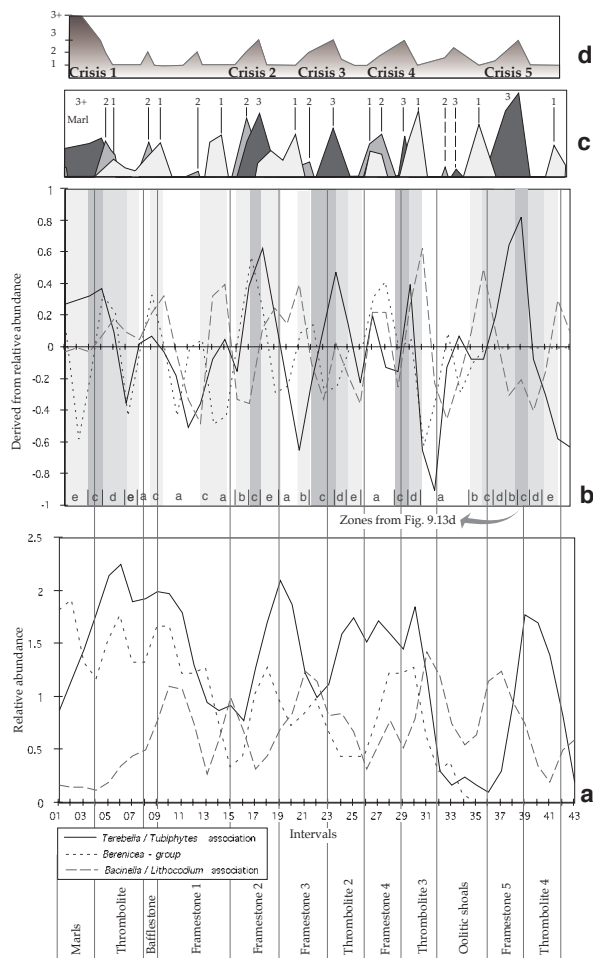


Fig. 9.17: Evolution of the *Terebella-Tubiphytes* association, the *Berenicea*-group (bryozoans), and the *Bacinella-Lithocodium* association. - **a.** Changes of relative abundance along section. For explanation of intervals refer to legend of figure 9.13. - **b.** Rates of change along section. Zones a to e correspond to the ones defined in Figure 9.13. - **c.** Synoptic representation of the positive halves of the curves in (b). 1: *Bacinella-Lithocodium*; 2: *Berenicea*; 3: *Terebella-Tubiphytes*. Note the repeated succession of maximum change for the three parameters. - **d.** Periods of reef crises interpreted from (c). Evolutions from number 1 to 3+ are interpreted as a shift from autotrophic to heterotrophic mode of life. For explanation refer to text.

trouvés souvent directement sur la surface du corail. Leur trend évolutif (Fig. 9.17a, b) est situé entre celui des *Bacinella-Lithocodium* et celui des *Terebella-Tubiphytes*, ce qui implique des conditions environnementales “intermédiaires”.

A la vue de ces résultats, la succession dans le temps de la plus rapide augmentation des *Bacinella-Lithocodium*, suivie de celle du groupe des *Berenicea* et ensuite de celle des *Terebella-Tubiphytes* (Fig. 9.17c) représente une évolution de comportement de phototrophique vers hétérotrophique. La dominance d'organismes hétérotrophes peut être interprétée en terme de crise de l'écosystème récifal (Fig. 9.17d). La répétition de ces crises au cours du temps correspond à l'évolution déjà esquissée dans l'étude des distributions de la microbolite et de la bioérosion.

Zonation

Dans les faciès construits de framestone, les encroûtements s'organisent idéalement la plupart du temps en deux zones distinctes: une première, riche en micro-encroûteurs, directement encroûtant la surface du corail et la seconde, moins diversifiée et se composant de thrombolite, recouvrant la première et remplissant l'espace entre les coraux. Ces deux couches semblent se former dans des micro-environnements différents. Elles vont être comparées dans les différents récifs étudiés, et le résultat va faire l'objet d'une explication plus importante dans le chapitre 12 (12.3).

9.3.5 Autres composantes

La figure 9.18 montre l'évolution des quatre principaux groupes de macrofaunes contenus dans le récif de HAUTES ROCHES CL A.

Les échinodermes et les gastéropodes sont très liés à la matrice, car ils s'y trouvent sous la forme de bioclastes. Aucun oursin en place n'a été découvert dans le récif. Les deux groupes donnent des informations indirectes sur les environnements voisins aux récifs, c'est-à-dire les conditions du lagon. Le maximum d'abondance relative des deux groupes se trouve dans les barres oolithiques séparant la Microbolite 3 et le Framestone 5. L'évolution générale simplifiée montre une légère augmentation en direction du sommet de la coupe (Fig. 9.18a). Ceci est peut être interprété comme une tendance à l'ouverture du système sur le “long terme”.

Les huîtres encroûtent généralement directement les coraux et sont souvent encroûtées, quand elles ne sont pas englobées dans les masses de microbolites. Leur maximum d'abondance relative se situe dans le niveau de Microbolite 1. Leur trend général est inverse par rapport à celui des échinodermes et des gastéropodes. Mais elles sont aussi

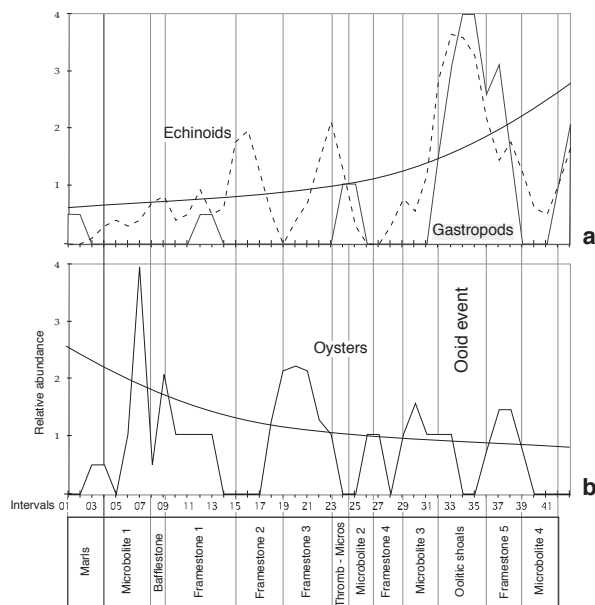


Fig. 9.18: Evolution of relative abundance of the main observed macrofauna. Note the relative anti-correlation between the oysters and the echinoids-gastropods evolutions.

présentes au début du Framestone 3 et dans Framestone 5 (Fig. 9.18b). Cette dichotomie est expliquée par la grande variation d'environnements que les huîtres peuvent tolérer. Il suffit en principe d'un substrat dur à coloniser.

L'anticorrélation qui est visible entre l'évolution des échinodermes et des huîtres indique le passage à des environnements plus ouverts ou à des apports de wash-over, donc à une augmentation passagère de l'énergie et de la "marinité".

9.3.6 Petite synthèse

La coupe de HAUTES-ROCHE CL A se subdivise en niveaux de faciès différents, soit à dominance de coraux soit de microbolite. Les épisodes riches en microbolite sont assimilés à des crises récifales. Les *Microsolenidés* peuvent être rattachés à ces dépôts d'encroûtements, bien qu'ils puissent être trouvés dans les autres types de faciès. Les *Stylinidés* sont associées aux niveaux de plus grandes diversités de coraux et à des micro-encroûteurs relativement typiques, qui sont interprétés comme dépendant de la lumière au même type que les coraux. L'étude des associations de micro-encroûteurs met en évidence le timing de mise en place des éléments. Une évolution périodique de mode de vie phototrophe (coraux, *Lithocodium*, *Bacinella*, algues rouges) vers le mode hétérotrophe (*Berenicea*, serpules, brachiopodes et huîtres; et ensuite *Terebella-Tubiphytes* et thrombolite) a pu être ainsi proposée.

Il faut maintenant compléter cette étude en y insérant les autres coupes qui vont permettre de développer les modèles de dépôts en les étoffant et en les précisant.

9.4 HAUTES-ROCHES CL B

9.4.1 Description

Un niveau à coraux se développe au-dessus d'un épisode marneux dans le sommet de la coupe de Hautes-Roches (Fig. 9.1b). La mise en place de ces coraux dépendant de l'évolution du lagon dans son ensemble, HAUTES-ROCHES CL B englobera aussi cette partie marneuse précédant la construction, bien que dépourvue de coraux. Cette démarche permettra d'analyser l'évolution des modes de nutrition dans un lagon qui passe progressivement d'un milieu argileux à carbonaté. L'étude se base sur une quarantaine d'échantillons.

HAUTES-ROCHES CL B commence avec un niveau de mudstone à surface ferrugineuse et perforée, possédant quelques charophytes (Fig. 9.19). Par la suite, une sédimentation argileuse se développe avec des phases plus ou moins marquées de bioturbation. Un apport gréseux se marque au milieu de la coupe. Ensuite, la diversité faunique augmente, dominée par de grands gastéropodes marins (*Bourguetia striata*). La quantité d'argile diminue et la production carbonatée commence à dominer. Un niveau construit à coraux s'installe, montrant très peu de relief (Fig. 9.20). Les coraux sont peu encroûtés par rapport à la moyenne de HAUTES-ROCHES CL A. La construction présente une matrice wackestone à packstone avec des oïdes. Un niveau non structuré se dépose au-dessus de cette construction. Il montre une bonne quantité de coraux non *in situ*, montrant même par endroit une polarité inverse. Ces débris sont souvent encroûtés d'huîtres et nagent dans une matrice grossière riche en oïdes. Au sommet du dépôt, des coraux en position inverse semblent être tronqués. Des inocérames entiers ont été observés. Ils deviennent plus fréquents à la base du dépôt de sandwaves qui chapeaute la coupe. Le sédiment de ces sandwaves est un grainstone oolithique riche en débris d'échinodermes (peut-être des *Clypeus*) et en inocérames entiers (Fig. 5.1) ou en prismes.

9.4.2 Coraux et encroûtements

Description

La construction qui s'installe au-dessus des faciès marneux offre une diversité en coraux réduite (Fig. 9.21). L'indice de diversité n'est que de 19% et le Do/Di index est de 0.19, le situant dans la partie supérieure du type dominé (DO/Di; voir Fig. 8.3). Les *Isastraea* et *Microsolena* sont les genres les plus représentés. On note une absence totale de *Stylinas sensu* Gill (1977). Seules des petites formes cérioïdes des *Actinastraeidae* (*Stephanastraea* et *Allocoenia*) ont été observées, ainsi que quelques formes branchues phacéloïdes (*Calamophylliopsis*) et dendroïdes (*Dermosmilia*).

L'étude de la thrombolite et des micro-encroûteurs prend en compte d'une part la totalité de la partie supérieure, reproduite dans la figure 9.20, et d'autre part seulement le niveau à coraux construit. La diversité et les abondances relatives sont proposées dans la figure 9.22. On remarque que les valeurs sont en général supérieures dans la partie construite. La quantité de microbolite est réduite, et se présente principalement sous la forme colonnaire. La bioérosion est assez importante. Le quartz est très présent aussi bien dans la partie construite que dans tout l'intervalle. Les micro-encroûteurs dominants sont les *Placopsilina*, les nubéculaires et en moindre mesure les *Bullopore*, *Bacinella-Lithocodium* et *Terebella-Tubiphytes* ne représentent qu'une petite partie de l'encroûtement. Étonnamment, les serpules et les *Berenicea* sont sous-représentées.

Discussion sur le niveau construit

La mise en place de la colonie se fait sur du sédiment hétérogène, montrant un mélange de marnes, de bioclastes et d'oïdes. Ces derniers sont sans doute apportés par des tempêtes et ensuite remaniés par la bioturbation. La matrice de la construction perd les marnes, mais garde les oïdes. La relativement forte sédimentation allochtone remplit rapidement l'espace entre les coraux, ce qui inhibe la croissance de la microbolite dans les domaines cryptiques. La microbolite colonnaire est une réaction à cette sédimentation relativement rapide. La bioconstruction ne développe pas de grand relief, car l'énergie apporte rapidement du sédiment grossier. Par la suite, cette énergie est telle que le sommet de la construction est remaniée en rubble. Celui-ci est colonisé par des huîtres. De nombreux intraclastes et notamment des morceaux d'encroûtement arrachés témoignent de l'énergie. Des coraux sont retournés. Il faut constater que les coraux du sommet, pour la plupart non *in situ*, présentent une surface tronquée, très plate. Cela pourrait s'expliquer par une émergence et une érosion des formes. On peut supposer que le dépôt était déjà en partie cimenté lors de l'émergence (type "beachrock", e.g. GISCHLER & COMANDO, 1997), sinon il n'y aurait pas de troncation possible mais un remaniement. Il est possible que le banc de packstone à grainstone bien trié (au niveau du sédiment fin), surmontant le niveau tronqué, représente une plage. Par la suite, elle est en partie bioturbée (présence de packstone) et recouverte par l'arrivée de sandwaves, en domaine subtidal supérieur, dans la transgression qui suit.

9.4.3 Evolution des communautés

La figure 9.19 présente la distribution des principales guildes, définies dans le chapitre 8 (Fig. 8.5). Elle permet de mettre en évidence une évolution du lieu de vie et du mode de nutrition au cours du dépôt de HAUTES-ROCHES CL B.

HAUTES-ROCHES CL B

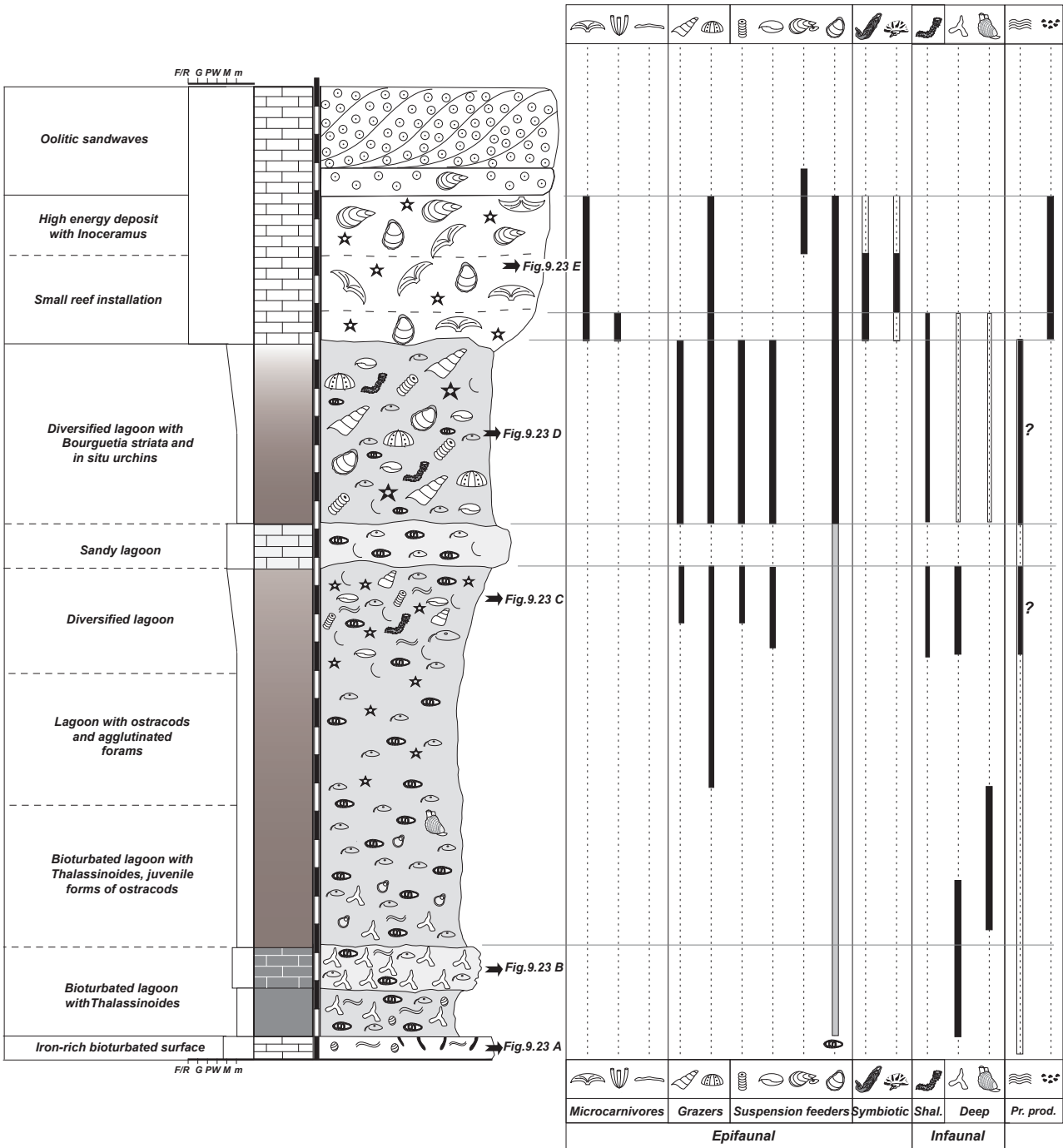


Fig. 9.19: Detail of of HAUTES-ROCHES CL B with the distribution of the main guilds (see Fig. 8.5 for symbol explanation)

HAUTES-ROCHES CL B

UPPER PART

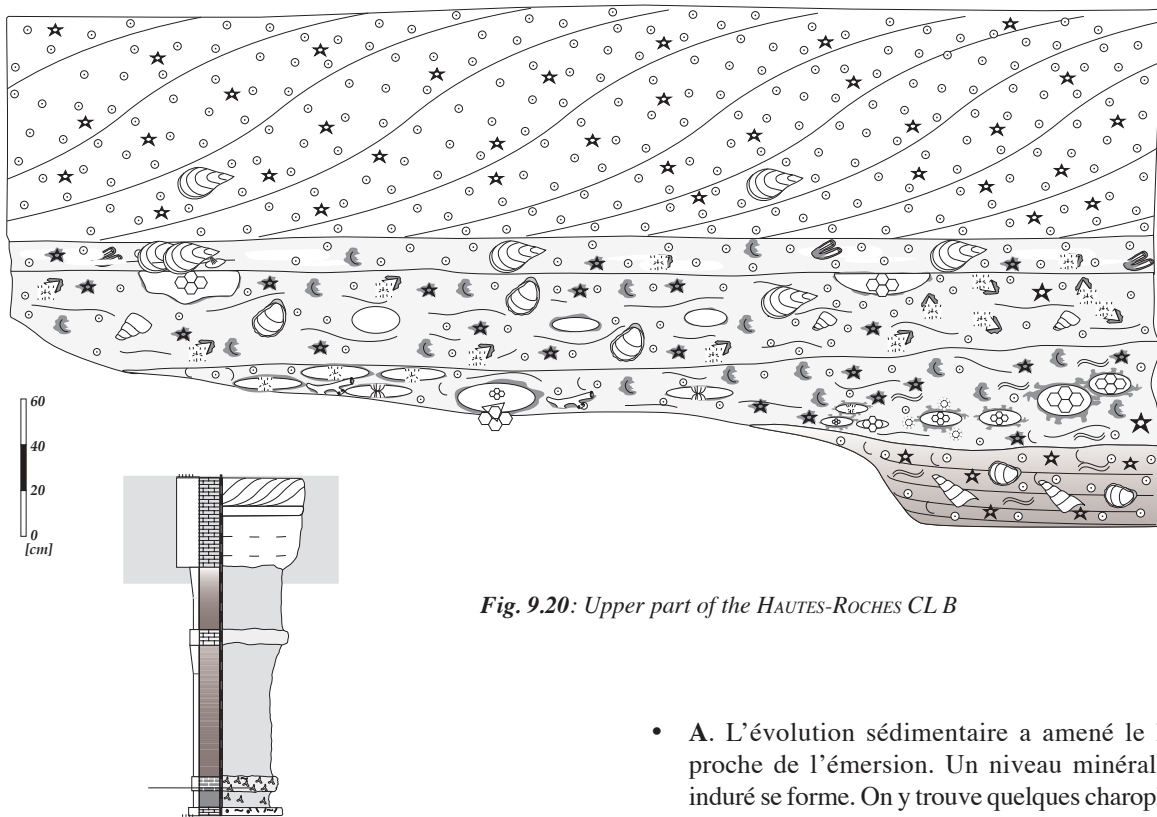


Fig. 9.20: Upper part of the HAUTES-ROCHES CL B

L'évolution est au départ dominée par les endofaunes détritivores (organisme produisant *Thalassinoides*) pour se diversifier un peu plus tard vers les filtreurs (*Pholadomya*). Les seules épifaunes sont des formes juvéniles d'ostracodes et quelques foraminifères agglutinés complexes de très petites tailles. Par la suite, les épifaunes se développent tout d'abord timidement avec quelques petits gastéropodes chez les brouteurs, ainsi que des brachiopodes et des crinoïdes chez les filtreurs (Millericrinidés). Elles deviennent dominantes après l'apport de quartz détritique, avec la colonisation massive des *Bourguetia striata* (gros gastéropodes brouteurs), des oursins, des brachiopodes et des crinoïdes. Cet épisode représentant toujours un milieu majoritairement peuplé d'hétérotrophes est surmonté par l'installation de colonies de coraux dépendantes de la lumière. On peut y ajouter l'arrivée des cryptofaunes à symbiontes. Bien que les traces de production primaire ne soient pas directement visibles, une mesure indirecte des brouteurs peut donner une idée de sa présence à la surface du sédiment. La production primaire cryptique, sous forme de thrombolite, n'est observée que dans la construction.

Ces différentes phases de l'évolution du lagon sont représentées d'une façon schématique dans la figure 9.23. Cinq états de ce lagon y sont reproduits:

- **A.** L'évolution sédimentaire a amené le lagon proche de l'émersion. Un niveau minéralisé et induré se forme. On y trouve quelques charophytes, indiquant des apports d'eau douce induits par la fermeture du système sous l'action d'un niveau marin bas.
- **B.** Un climat humide induit un fort apport d'argiles à l'intérieur du lagon. On se trouve au début du trend transgressif, et l'accommodation commence à augmenter. On retrouve quelques charophytes sans doute amenées et remaniées d'un milieu lacustre proche. Seules certaines endofaunes peuvent s'adapter à ce fort taux de sédimentation siliciclastique. Quelques formes juvéniles d'arthropodes, associées à des foraminifères, se trouvent sous la forme d'épibiontes, au-dessus du sédiment, sur les algues présentes.
- **C.** La transgression s'accroît et l'accumulation d'argiles diminue quelque peu, soit par une périodicité des apports, soit par un meilleur drainage en direction des zones plus profondes. Toujours est-il que ce phénomène permet le développement de la production primaire sur le sédiment. Le milieu voit apparaître ces premières formes brouteuses. Les faunes filtreuses se développent, mais peu à l'instar des brachiopodes, "mauvais" filtreurs, qui ne trouvent pas en ces conditions un environnement idéal. L'endofaune est principalement représentée par des formes peu profondes comme de petits bivalves et des térebelles grossières.

- **D.** Après un apport de quartz plus important dans le lagon, matérialisé par un banc plus gréseux, l'apport d'argile diminue suffisamment pour permettre un grand développement de la production primaire. Il en découle une vraie explosion de *Bourguetia striata*. Ils sont accompagnés par des oursins. Les conditions sont suffisamment bonnes pour une implantation significative de brachiopodes et de crinoïdes, ainsi que d'huîtres. La même endofaune que dans la partie C a été observée.
- **E.** Le lagon revient à des conditions peu profondes, dans la zone d'action des vagues, le peu d'argile qui parvient au lagon est sans doute drainé vers de petits bassins. L'eau est maintenant plus claire et les organismes phototrophes (formes à symbiontes) peuvent se développer. Dans certaines zones, des inocérames colonisent le substrat en s'attachant sur des bouts de coquilles. Cependant, le stade construit est très vite remplacé par des dépôts de haute énergie, résultat de la faible tranche d'eau. Il est possible que les observations de "toppling" chez les coraux de la partie supérieure du récif soit dues à des événements de tempêtes. Par la suite, des sandwaves de domaine subtidal peu profond, qui protégeaient sans doute la construction, vont venir recouvrir ces dépôts récifaux, dans un nouvel épisode transgressif.

GLOBAL DIVERSITY INDEX: 18.9%

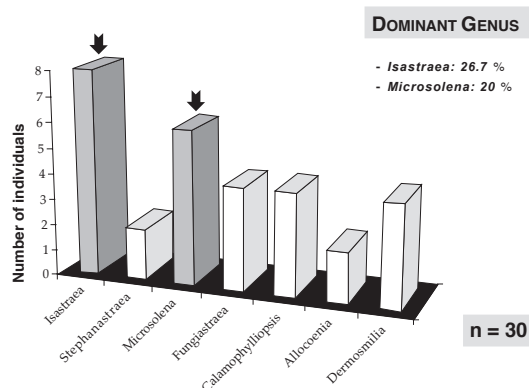
GLOBAL Do/Di INDEX: 0.19
DOMINATED STAGE (Di/Do)

Fig. 9.21: Coral diversity of
HAUTES-ROCHES CL B

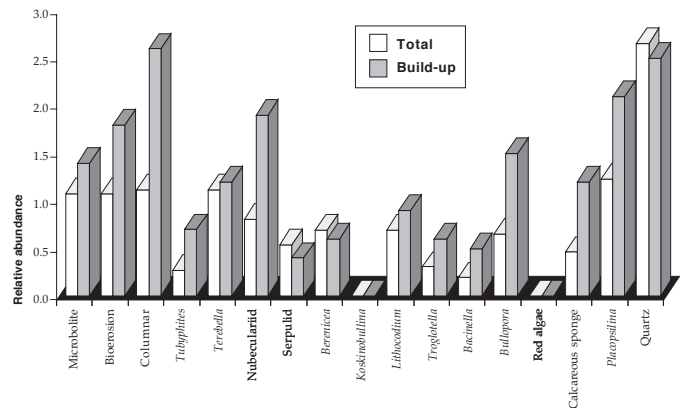


Fig. 9.22: Micro-encruster distribution in the upper part of
Hautes-Roches CL B and in the build-up

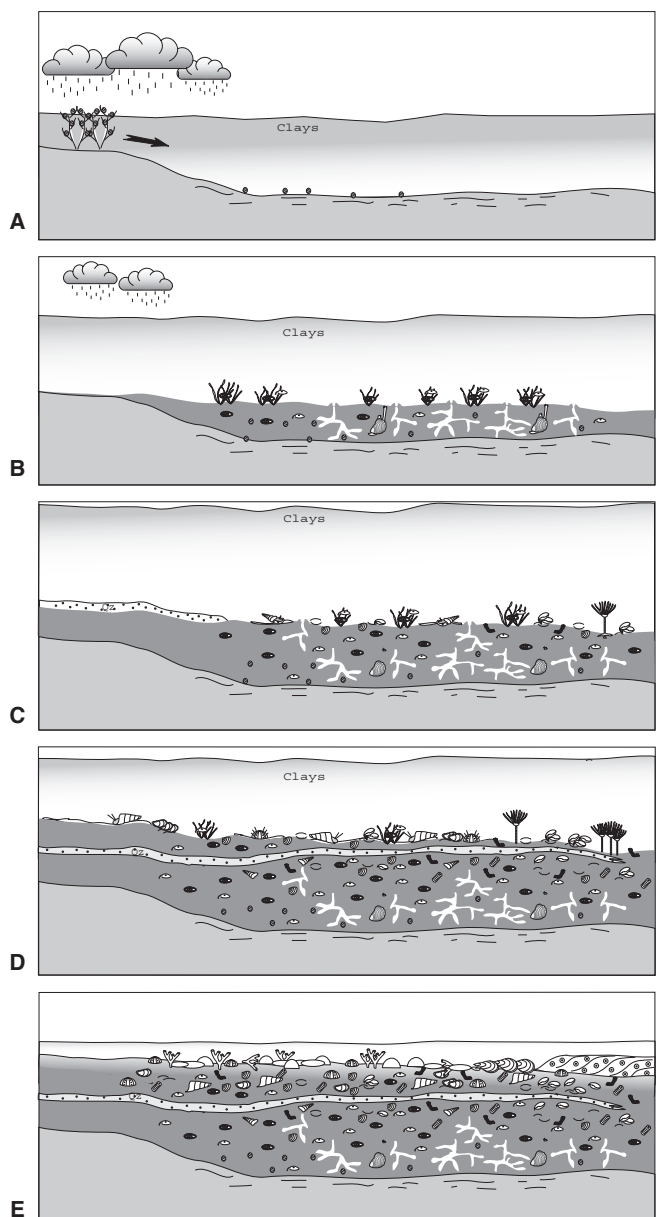


Fig. 9.23: Very schematic sketches showing the evolution
in time of the HAUTES-ROCHES CLB

10 - AUTRES COUPES

Les autres constructions étudiées vont être introduites dans ce chapitre, en mettant l'accent sur les particularités de composition qu'elles possèdent afin de présenter différents milieux de dépôts dans la plate-forme oxfordienne.

10.1 PICHOUX

10.1.1 Cadres, description et interprétation

La coupe (Fig. 1.1) se situe dans les spectaculaires Gorges du Pichoux qui appartiennent à la partie ouest de l'anticlinal du Raimeux. Le début de la coupe se trouve à quelques dizaines de mètres du second tunnel se trouvant dans ces gorges, dans le flanc sud de l'anticlinal sur la route menant de Bellelay à Undervelier.

Stratigraphie

La première partie de la coupe (Fig. 10.1) est composée d'un complexe à coraux, micrite et encroûtements microbiens importants déposés dans l'équivalent temps de la Formation de St-Ursanne. Par la suite, PITTET (1996), qui a levé cette coupe, a interprété les dépôts au-dessus comme étant des dépôts en transition latérale entre le Membre de Vorbourg (banc micritique) et les dépôts de type "Tiergarten-Oolith" (barres oolithiques). Une partie de la coupe située au-dessus du petit récif qui débute le dépôt de la Formation de Vorbourg et qui a été choisi pour une présentation détaillée, a disparu dans une faille. Cependant, la partie manquante peut être retrouvée le long de la rivière. Plus haut, la coupe passe aux faciès marneux typiques du Membre à Natica, qui affleurent très mal.

Sédimentologie et contexte séquentiel

Le récif qui se dépose dans l'équivalent temps de la Formation de St-Ursanne termine son développement dans des faciès de haute énergie. Par la suite, un lagon protégé se met en place dérangé sporadiquement par des événements de tempête. Au sommet de ces dépôts, des structures faisant penser à des polygones de dessiccation ont été observées, pouvant indiquer une émergence. Une

petite construction constituée en majorité de microbolite se développe ensuite. Ce récif sera appelé PICHOUX CL (Fig. 10.1a) et va faire l'objet d'une étude plus approfondie (10.1.2). Ce récif finit sa vie dans des faciès intertidaux. Par la suite, un régime lagunaire influencé par la marée et les tempêtes se met en place. Deux niveaux de barres oolithiques lui succèdent, séparés par des faciès intertidaux et de plage. L'énergie va être coupée au sommet de la deuxième barre (à ~ 23 m) avec l'installation de dépôts de lagon semi-ouverts avec quelques coraux. Par la suite, une sédimentation fortement influencée par la marée (estran, chenaux tidaux, tapis microbiens) se développe avec, en premier lieu, une dominance carbonatée qui est remplacée par la suite par des apports siliciclastiques importants. Des niveaux à charophytes indiquent même la proximité de milieux lacustres. Un hardground marque le passage à des faciès plus ouverts, mais toujours peu profonds. Par la suite, une évolution en shallowing-upward aboutit à un dépôt de tapis microbien déformé par la dessiccation et remanié en partie en galets noirs.

L'implantation de PICHOUX CL survient après une première chute du niveau marin suggérée par le passage de faciès récifaux à des lagons restreints à tempestites. Après une légère augmentation de l'accommodation permettant l'implantation de ce récif, une deuxième chute est suggérée par les faciès intertidaux qui le couvre. PITTET (1996) place une limite de séquence d'extension régionale soit à la base soit au sommet de PICHOUX CL, limite qui n'est pas reprise tel quel dans ce travail. A la place, une zone de limite de séquence de troisième ordre Ox 5 est proposée dans l'épisode régressif allant depuis le sommet des récifs de l'équivalent St-Ursanne jusqu'à la limite de SB1 (Fig. 10.1a). Ce dépôt pourrait être comparé au "regressive systems tract" de NAISH & KAMP (1997). L'installation du récif s'effectue ainsi dans un contexte de bas niveau marin. De petites fluctuations de plus petits ordres procurent l'augmentation d'accommodation nécessaire. Par la suite, les environnements vont s'ouvrir un peu et faire place à des dépôts de barres pour se refermer à nouveau dans des faciès d'estran près de la SB2. Les niveaux marneux qui suivent restent peu profonds et de petites fluctuations de niveau marin sont impliquées.

Pichoux (complete section)
First part

583.800/237.500

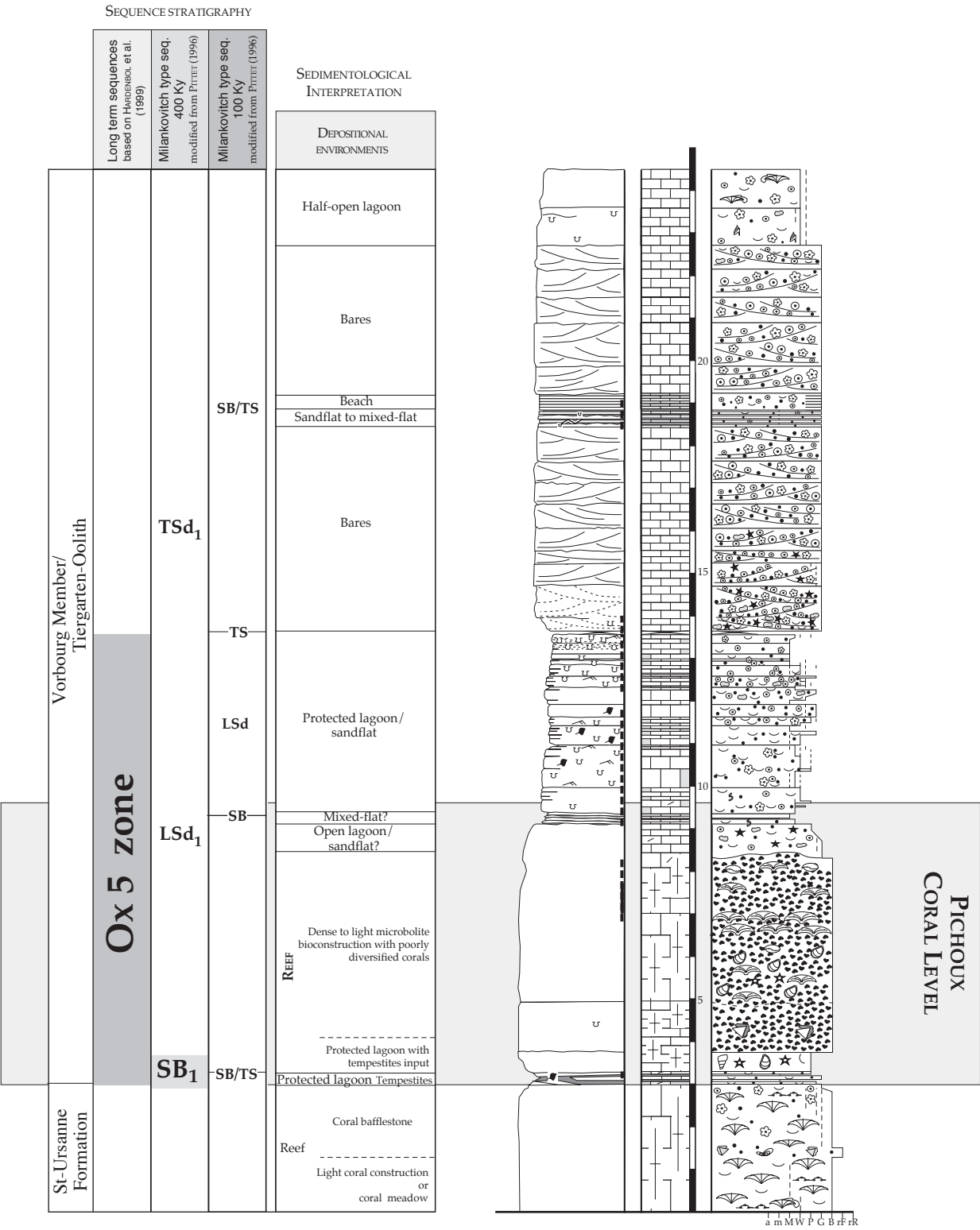


Fig. 10.1a: First part of the complete section of PICHOUX with the position of the studied coral level (modified from PITTET, 1996)

Pichoux (complete section) Second part

583.800 / 237.500

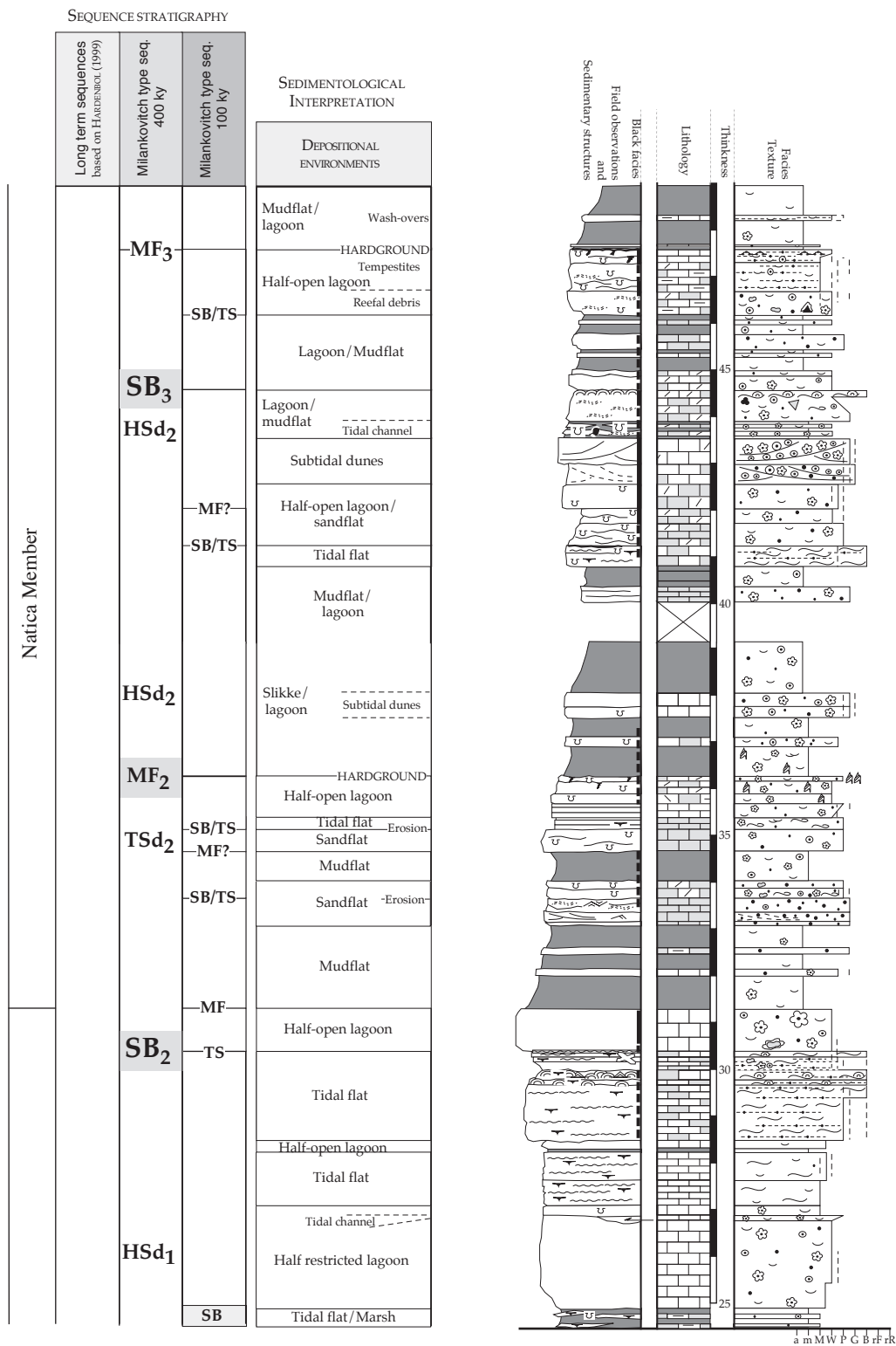


Fig. 10.1b: Second part of the complete section of PICHOUX (modified from Pittet, 1996)

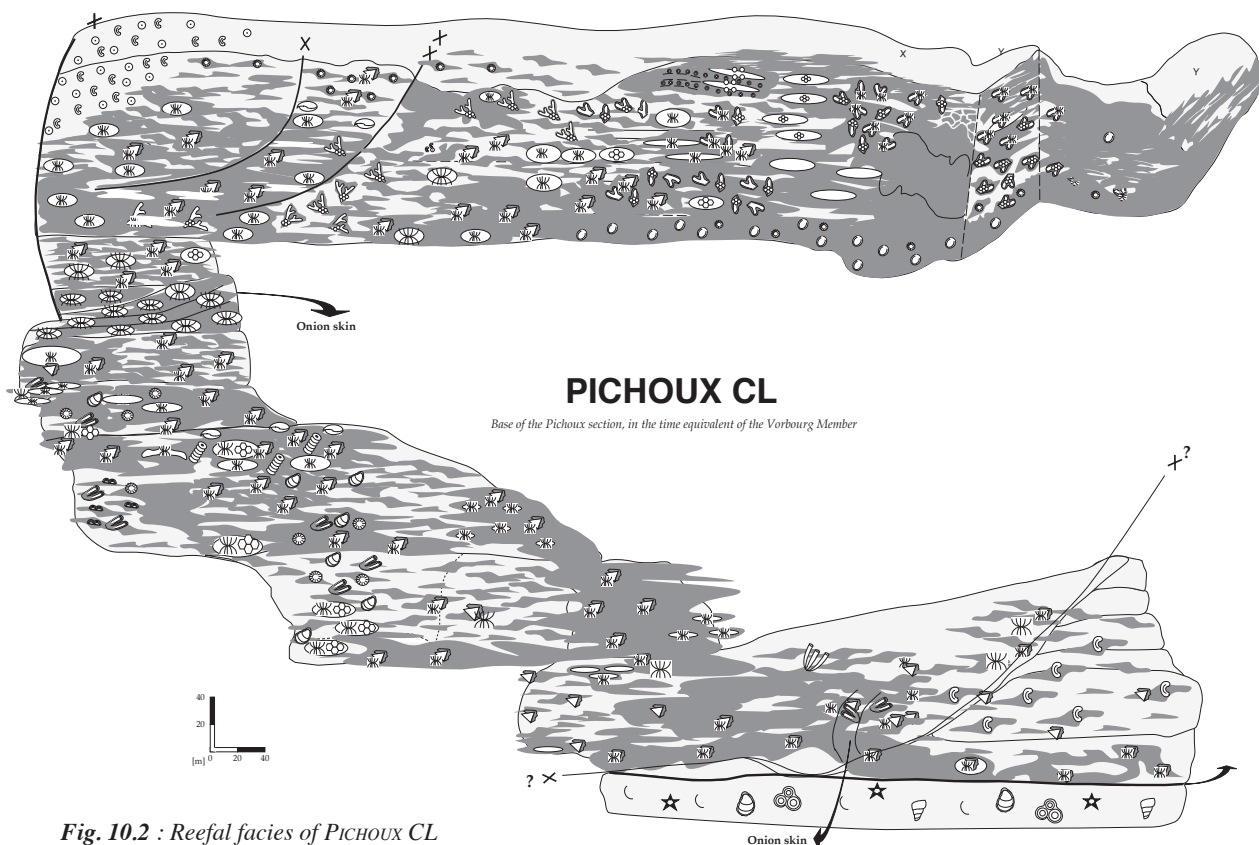


Fig. 10.2 : Reefal facies of PICHOUX CL

Les dépôts plus ouverts matérialisés par des petites barres aboutissent finalement à une nouvelle chute du niveau marin (SB3), vers le sommet de la coupe.

10.1.2 PICHOUX CL

Description et interprétation générales

L'étude du récif de PICHOUX CL (Fig. 10.2) se base sur 145 échantillons. Sa particularité morphologique (forme en "croissant") est due à la présence en son milieu d'un grand arbre à grosses racines masquant la partie centrale de la construction. Cependant, sa grande extension latérale permet une étude en deux et même en trois dimensions au sommet de la construction.

Le patch-reef de PICHOUX CL (Fig. 10.2) est caractérisé par une importante quantité de microbolite, représenté en majorité de thrombolite. La construction prend racine dans une sédimentation de type packstone à débris d'échinodermes, d'huîtres et de serpules (Fig. 10.2 et 10.3). Le sédiment est souvent laminé, hétérogène et riche en quartz. De nombreux morceaux de microbolite sont présents, déchirés et remaniés. On remarque quelques oïdes micritisés. Le sédiment est partiellement bioturbé. Des événements périodiques à haute énergie, comme des tempêtes, peuvent expliquer le mélange de faunes à

connotation de milieu ouvert (échinodermes, oïdes) avec des éléments de milieux plus protégés (tapis microbiens, huîtres, petits gastéropodes). L'énergie est périodiquement importante et remanie les tapis microbiens qui s'installent dans les périodes calmes.

Par la suite, l'énergie semble décroître rapidement, permettant une implantation de microbolite sur le sédiment micritique de lagon très protégé. La microbolite se développe sans substrat apparent directement sur le sédiment meuble. La rapide calcification de ces croûtes permet la stabilisation de celui-ci. Un premier niveau d'une trentaine de centimètres s'installe avec une base très irrégulière, reflétant sans doute une morphologie du fond marin bosselée. Une faille vient obliquement partager les premiers mètres de la coupe. Deux évolutions latérales semblent se développer:

- Une première, sur la droite de la coupe, présente une structure de microbolite "aérée" plus souvent proche de grands oncoïdes que de croûtes denses uniformes. Le faciès est très noir, signe d'un fort contenu en MO et surtout d'un enfouissement rapide procurant le milieu réducteur nécessaire. Le nucléus des macro-oncoïdes est généralement constitué de débris de coraux, bien que de nombreux morceaux d'encroûtements n'ont pas de nucléus. La matrice est de type wackestone avec quelques bioclastes de bivalves et d'échinodermes (Fig. 10.3c et 10.3d).

- La seconde évolution, plus en direction de la gauche de la coupe, produit une thrombolite très dense englobant des débris de coraux et quelques formes phacéloïdes de type *Stylosmilia*. Parfois, de la matrice de type mudstone s'insinue dans les croûtes, mais n'est jamais abondante (Fig. 10.3a).

Cette dernière partie constitue un récif thrombolitique qui s'installe dans un lagon très confiné si l'on regarde le peu de macrofaune qui s'y trouve. Une grande activité de bioérosion fournit la plus grande partie de la micrite, qui est complétée par de rares apports tempestiques de faunes plus ouverts sur la droite de la coupe. Ce petit récif pousse dans la boue, laquelle contient son extension latérale (Fig. 10.4). On peut supposer qu'elle continue sous l'arbre au milieu de la coupe. Parfois, une sédimentation plus importante produit une thrombolite alvéolaire moins dense (Fig. 10.4).

Un épisode riche en huîtres s'installe sur la gauche de la construction (Fig. 10.2 et 10.3b). Puis, progressivement, on trouve de plus en plus de coraux *in situ* jusqu'à l'implantation d'un niveau de framestone plus dense.

Celui-ci est très riche en microbolite entre les différents coraux. Les conditions qui étaient jusqu'ici très restreintes, s'ouvrent un peu avec en premier lieu, l'épisode à huîtres qui indique une croûte durcie servant de substrat et de meilleures conditions environnementales. Par la suite, ces conditions vont permettre l'implantation d'une colonie de coraux. Cependant, l'environnement reste relativement hostile, vu la quasi monospécificité de la construction (*Clausastraea parva*) et l'omniprésence de thrombolite.

Par la suite, la thrombolite redevient dominante et les principaux coraux en place sont les *Microsolena*. Latéralement, la densité en microbolite augmente. Un niveau très bioperforé par des *Gastrochaenolites* est visible à la base de la partie supérieure. De nombreux débris de colonies rameuses sont observés vers le sommet de la construction. Quelques petites failles viennent compartimenter le haut du récif. Vers ce sommet, quelques brachiopodes s'installent. Peu à peu, on assiste à une raréfaction de la microbolite qui devient alvéolaire. Finalement, elle disparaît complètement au profit de micrite de lagon très riche en quartz. Latéralement, un dépôt de type packstone avec une bonne proportion d'ooïdes vient en onlap sur le sommet de la dernière construction.

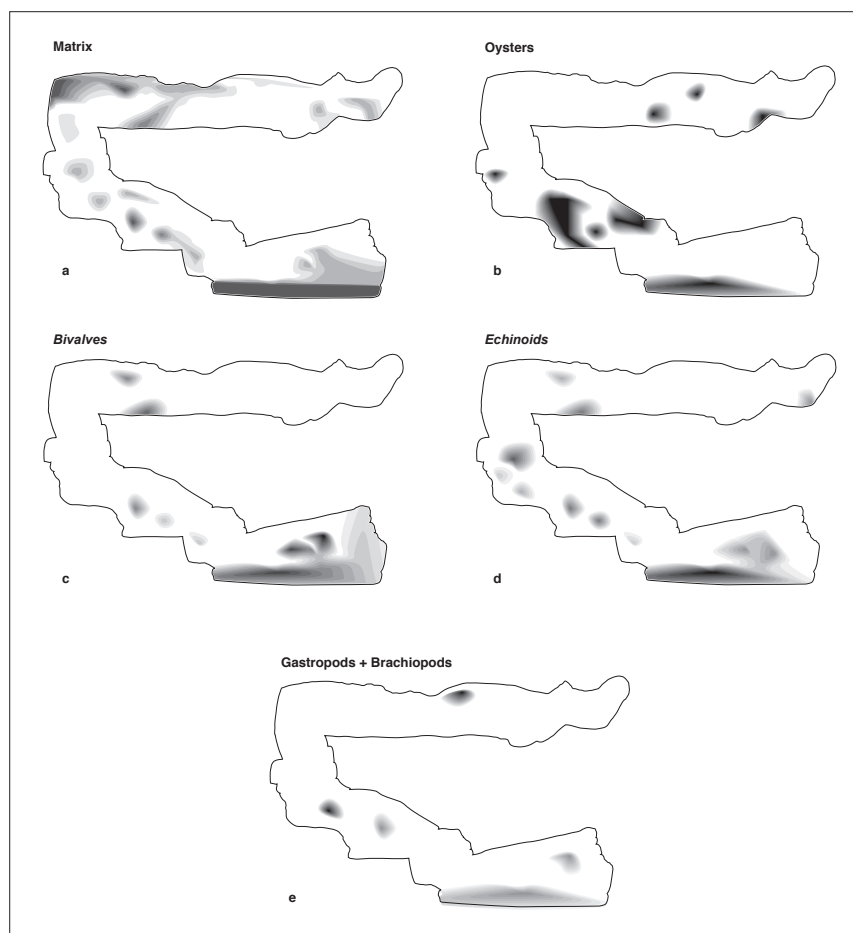


Fig. 10.3: Distribution mapping of matrix and of the main observed macrofauna

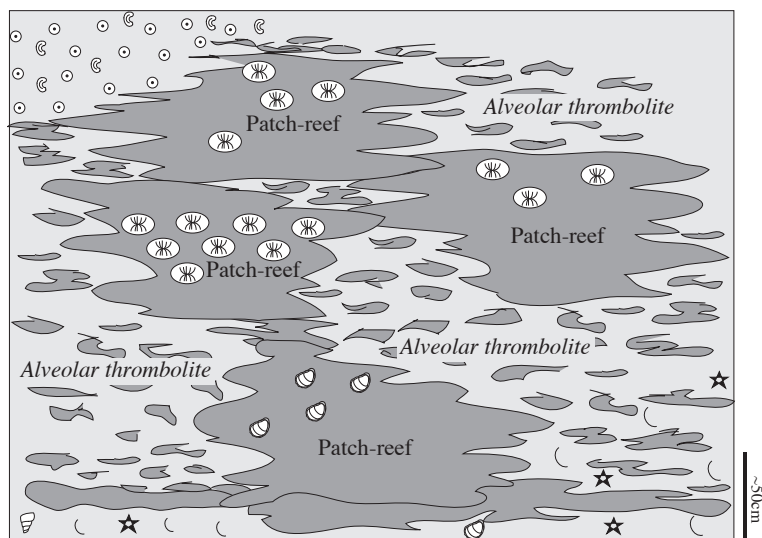


Fig. 10.4: Simplified sketch of small microbolite patch-reefs installed in a muddy matrix

Coraux

La diversité globale du patch-reef de PICHOUX CL est relativement faible (Fig. 10.5). L'indice de diversité global n'est que de 40.7 %. De plus, l'indice Do/Di, qui est de 0.16, n'atteint que la moitié de celui calculé pour HAUTES-ROCHES CL A, ce qui montre très nettement un stade de domination (Fig. 10.5). Les *Microsolena* sont dominants principalement par la présence nombreuse de *Microsolena* (Fig. 10.5 et 10.6b). Le rapport de 37% pour ce genre dans cette construction est comparable aux niveaux riches en *Microsolena* trouvés dans HAUTES-ROCHES CL A. La coupe de PICHOUX CL est aussi caractérisée par une forte proportion (22.5%) du genre *Clausastraea* (Fig. 10.6d), sans doute de l'espèce *C. Parva*, qui n'est présente que dans cette coupe. Ce genre qui développe de forts planchers et pseudo-planchers, semble bien supporter les conditions difficiles de ce récif. Il constitue la principale composante du niveau le plus dense de framestone situé au milieu de la coupe (Fig. 10.2 et 10.6d). *Clausastraea* et *Microsolena* se partagent les différents niveaux riches en coraux. Il faut préciser que la base de la coupe est plutôt constituée de débris des deux genres principalement dû à une bioérosion importante (voir Fig. 10.7a). *Clausastraea* et *Microsolena* semblent non seulement bien supporter un contenu élevé en thrombolite,

mais aussi un taux considérable de siliciclastiques sous la forme de quartz (voir Fig. 10.7a).

Les autres formes de coraux sont sous-représentées. Quelques *Isastraea* ont été trouvées, mais seulement dans le sommet de la coupe où les conditions s'améliorent. Elles sont liées à une augmentation de l'énergie hydraulique matérialisée par les dépôts de packstone sur la gauche de la coupe (Fig. 10.2 et 10.3a). Des formes phacéloïdes (*Stylosmilia* et *Thecosmilia*) sont présentes (Fig. 10.6c) de la même manière que dans les niveaux de microbolite de HAUTES-ROCHES CL A. Quelques *Allocoenia* (petites formes cérioides) ont été trouvés en débris dans la base de la coupe et associés aux *Isastraea* dans le sommet. Dans le niveau de framestone au milieu de la coupe, des *Allocoenia* ont été observés recouvrant des morceaux de *Clausastraea* complètement bioperforés (Plate 12/1). Des formes rameuses sont fréquentes dans la partie supérieure de la construction, mais celles-ci sont fortement recristallisées et n'offrent que peu d'indication diagnostique. Il s'agit sans doute de formes proche d'*Allocoenia*.

Les Stylines *sensu* GILL (1977) ne sont représentées que par les *Stylosmilia*. Les petites formes plocoides de type *Stylina* ou *Heliocoenia* n'apparaissent jamais dans la coupe.

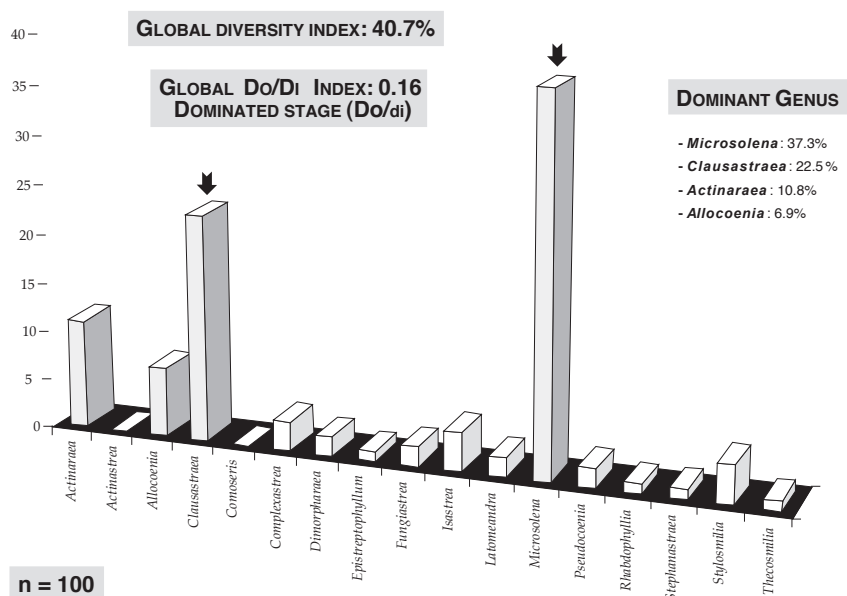


Fig. 10.5: Coral diversity of the PICHOUX CL

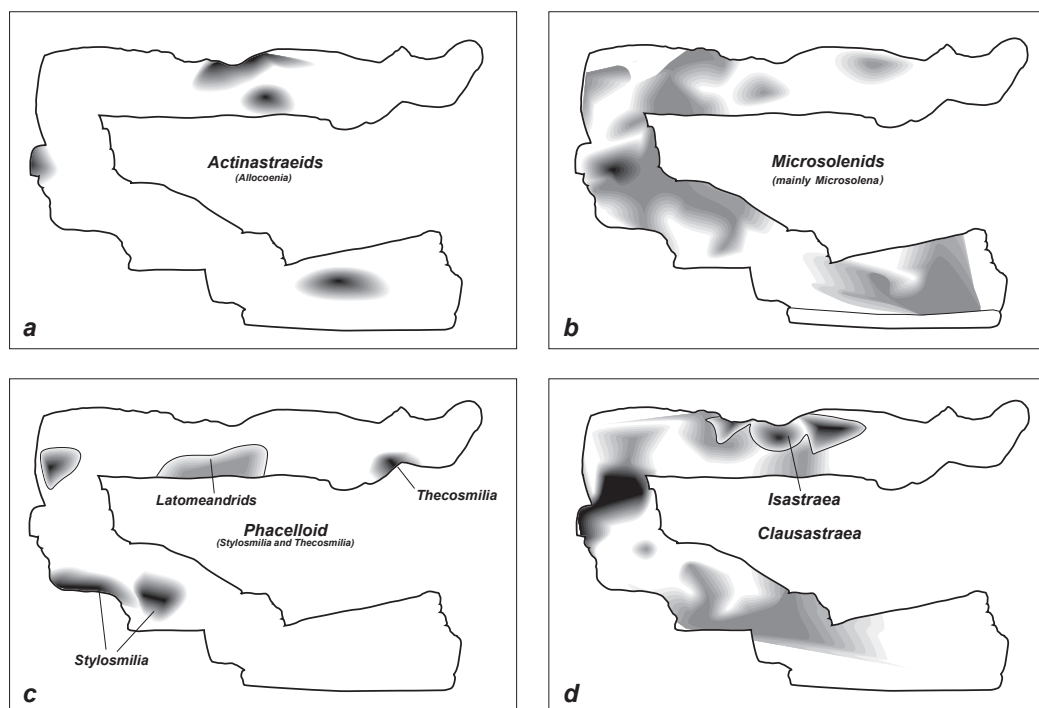


Fig. 10.6: Distribution mapping of the main coral groups

Microbolite et bioérosion

La microbolite présente des densités variables, matérialisées par un contenu en matrice micritique inégal. La faible densité de corail et même l'absence totale dans certains secteurs ne plaident pas pour une formation de croûtes microbiennes uniquement en milieu interne de récif, dans les porosités restantes. La microbolite, en majorité composée de thrombolite, constitue la forme dominante du récif (Fig. 10.7a). Elle est associée à un contenu en quartz très important dans toute la coupe et de manière plus forte dans la première moitié. Cette première moitié est aussi plus riche en formes laminées de type stromatolitique (Fig. 10.7a). Il ne s'agit pas de réels niveaux de stromatolite, mais plutôt de formes souvent colonnaires développant une structure laminée à l'intérieur d'un contexte thrombolitique. De rares épisodes montrant des formes dendritiques sont observés dans la partie supérieure de la coupe. La bioérosion est généralement associée à la présence de coraux, soit *in situ*, soit sous la forme de débris. Une zone située à la base de la partie supérieure traversante est riche en microbolite perforée.

Micro-encroûteurs

Les cartes des Figures 10.7a et 10.7b montrent les répartitions dans PICHOUX CL des différents micro-encroûteurs reconnus. Ils ont été regroupés selon les trends (I à IV) définis pour HAUTES-ROCHES CLA. La présence de

serpules est importante tout au long du patch-reef, mais relativement plus élevée dans la première partie (Fig. 10.7b). Ensuite, les *Terebella* et les *Tubiphytes* sont très abondants et relativement bien distribués. Toutefois, ils sont plus présents dans les faciès de microbolite dense où ils sont souvent accompagnés par des démosponges (Fig. 10.7a). Le groupe des *Berenicea* est bien réparti, mais semble un peu plus abondant dans les zones moins riches en microbolite (Fig. 10.7b). Les organismes définis par les trends III et IV dans le récif de HAUTES-ROCHES CLA sont très rares, à l'exception des éponges calcaires qui ont un comportement se rapprochant de celui des serpules.

Analyse du niveau de framestone à coraux

La partie gauche de la coupe a été reprise dans la Figure 10.8. Elle montre une évolution progressive des faciès vers une construction plus dense de framestone en son milieu. En prenant le modèle simplifié de la Figure 10.4, une coupe à travers un des petits patch-reef offre une évolution continue dans le temps, bien que latéralement le faciès varie. Ainsi, la mise en place du niveau de framestone plus dense peut être étudiée en détail. La méthodologie utilisée pour étudier le rapport de la microbolite et de la bioérosion sur le récif de HAUTES-ROCHES CLA a été utilisée (Fig. 10.8). Cependant, il ne faut pas perdre de vue que les conditions environnementales ne permettent jamais l'installation d'un niveau de framestone diversifié. Les faunes coralliennes restent dans une phase de domination et le contenu en microbolite reste élevé, bien qu'il décroisse un peu dans le niveau de framestone. Comme pour le récif

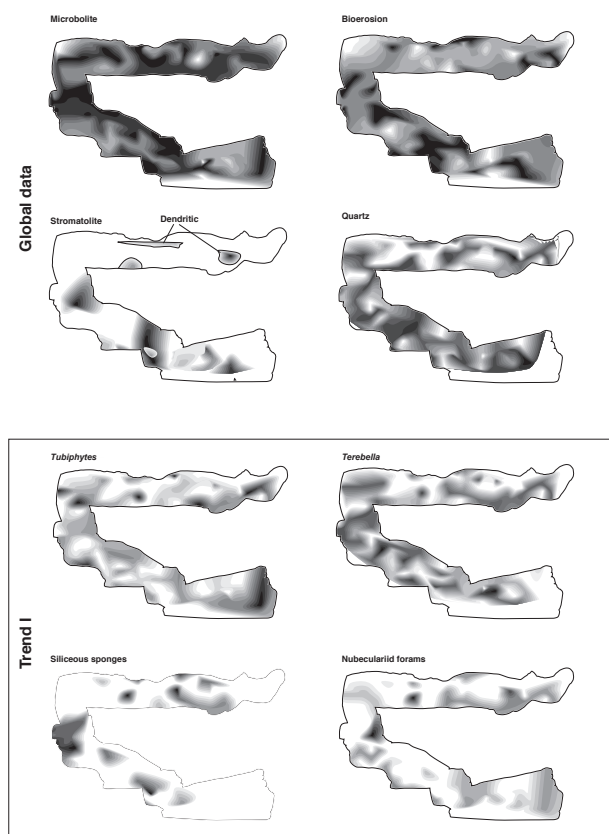


Fig. 10.7a: Distribution mapping of microbolite types, bioerosion and micro-encruster trend I (see Fig. 9.14)

de HAUTES-ROCHES CL A, la microbolite et la bioérosion par les bivalves semblent se corrélérer (Fig. 10.8a). Mais, les dérivées des courbes (Fig. 10.8b) montrent aussi un déphasage indiquant une action différée dans le temps pour ces deux composants. Cette observation permet, dans un contexte globalement difficile, de mettre en évidence des périodes de légères améliorations environnementales. Il faut noter que les zones a et b (Fig. 10.8b), définies sur les courbes indépendamment du faciès, correspondent parfaitement avec le niveau de framestone dense. Cependant, le contraste entre les périodes de bonnes et de mauvaises conditions n'est pas suffisant pour bien marquer des différences nettes comme dans l'exemple de HAUTES-ROCHES CL A. Bien que des variations de près de 0.5 à 0.8 en moyenne d'abondance relative soient déjà significatives.

La distribution des différents micro-encroûteurs selon les intervalles le long de ce morceau de coupe est présentée dans la Figure 10.9. Elle confirme la grande quantité d'organismes appartenant aux trends I et II (colonne de gauche). Cependant, ces trends doivent être relativisés, car certains organismes, associés dans la coupe de HAUTES-ROCHES CL A, ne suivent pas tout à fait le même trend. C'est le cas par exemple des éponges calcaires, qui se

rapprochent plus des serpules. Cependant, des associations comme *Bacinella-Lithocodium* et *Terebella-Tubiphytes* se renforcent. Comme déjà observé dans HAUTES-ROCHES CL A, l'association *Bacinella-Lithocodium* est présente particulièrement dans le niveau de framestone, tandis que les autres associations sont aussi attachées principalement au niveau riche en thrombolite dense. La dérivée des courbes de relative abondance de ces deux associations, complétées par le groupe des *Berenicea*, est présentée dans la Figure 10.10. La même méthodologie employée dans la Figure 9.17 présente une petite succession de pics de *Bacinella-Lithocodium* suivit *Berenicea* et enfin de *Terebella-Tubiphytes*.

Petite synthèse

Le patch-reef de PICHOUX CL est comparable aux niveaux de "Microbolite" observés dans la coupe de HAUTES-ROCHES CL A. Bien que les trends de micro-encroûteurs souffrent de quelques divergences, les associations principales sont respectées. Les organismes du trend I sont toujours associés aux niveaux plus riches en microbolite. La majorité des formes suivant les trends III et IV est associée aux niveaux plus riches en coraux. Le trend II doit sans doute être élargi aux éponges calcaires et possède toujours un comportement "intermédiaire". Aucun niveau de framestone diversifié n'a été observé

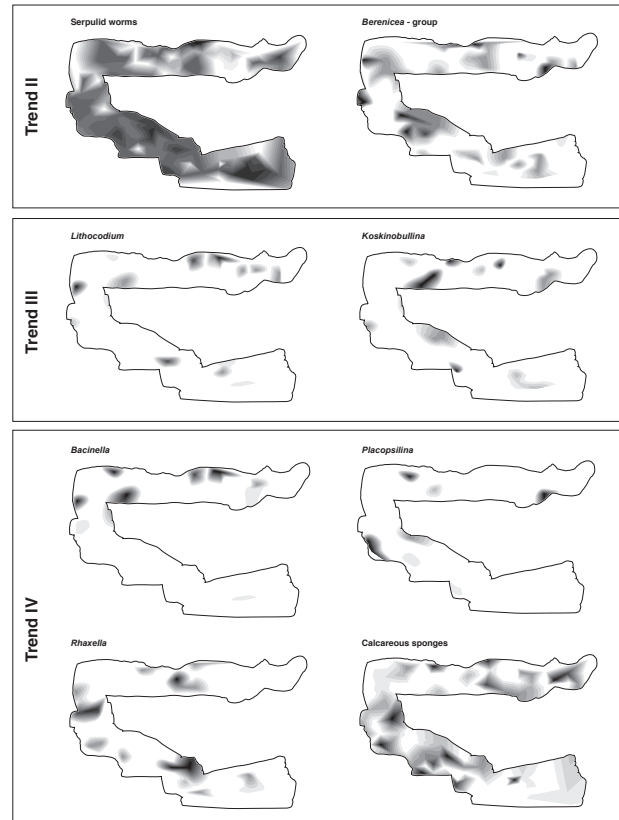


Fig. 10.7b: Distribution mapping of micro-encruster trend II, II and IV (see Fig. 9.14)

et le récif présente un stade de domination (voir 8.4.2). Le contenu en *Microsolenidés* est comparable aux niveaux de *Microbolite* de HAUTES-ROCHES CL A. Les conditions générales sont très mauvaises pour l'implantation d'un récif de corail. La domination du comportement hétérotrophe est générale. De petites fluctuations entraînent une ouverture légère du système, permettant l'établissement de faunes plus photophiles et sans doute une augmentation de la sédimentation (thrombolite alvéolaire). La présence très abondante du genre *Clausastraea* reste une énigme, mais on peut suggérer une adaptation de ce taxon à des conditions de salinité fluctuantes et de niveaux trophiques élevés (voir chap.12).

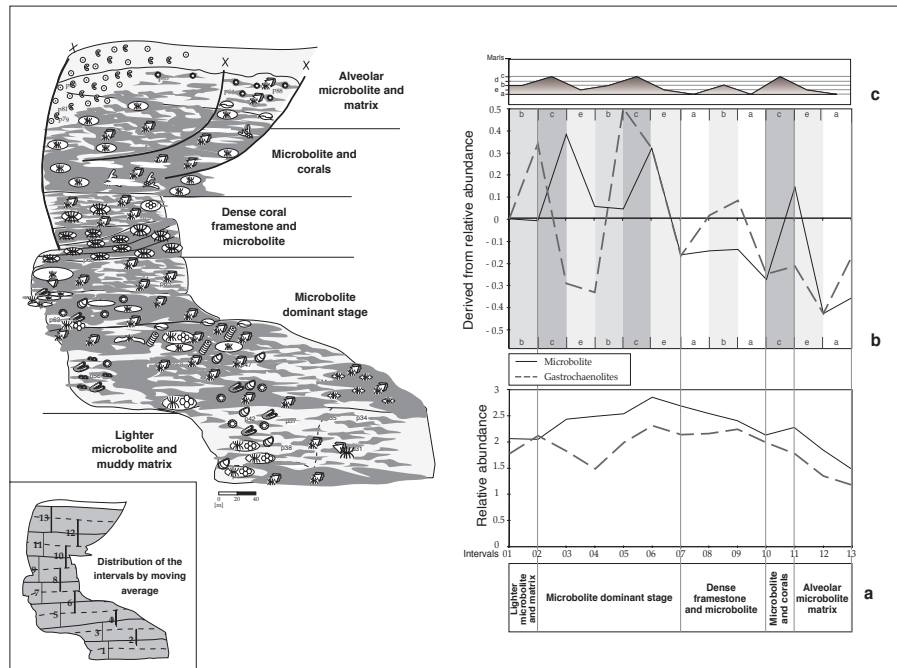


Fig. 10.8: Evolution of the small coral framestone settlement in the middle of the section. The evolution of microbolite and bioerosion relative abundance display moments of worse conditions, in an already difficult setting for coral growth.

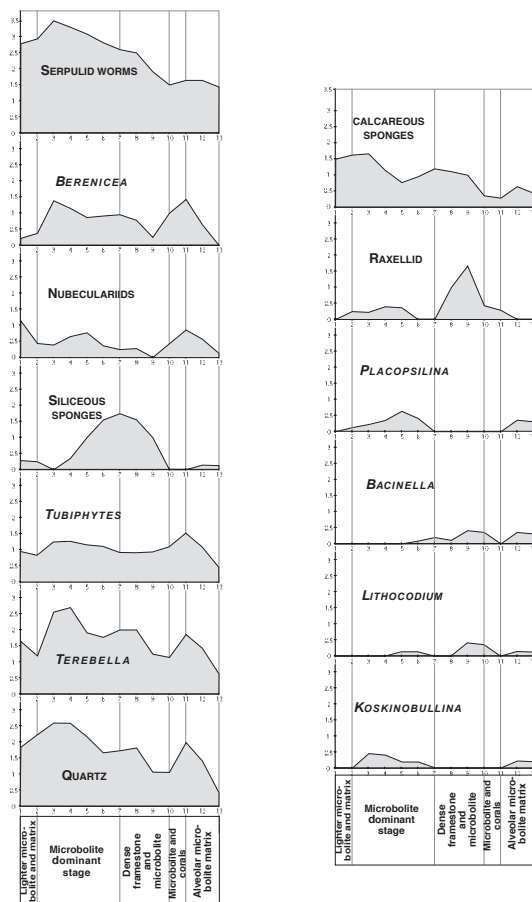


Fig. 10.9: Relative abundance evolution of the selected microencruster in the part of Pichoux CL studied in Fig. 10.8

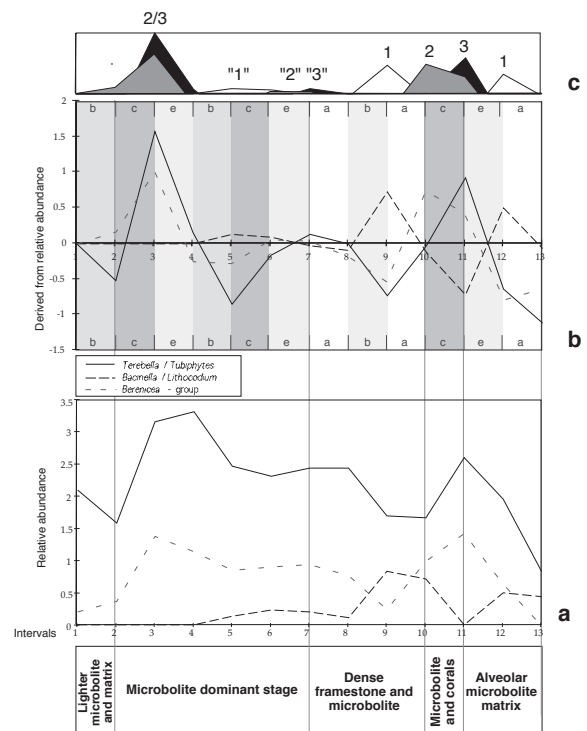


Fig. 10.10: Evolution of the Terebella-Tubiphytes association, Berenicea-group, and the Bacinella-Lithocodium association. - a. Changes of relative abundance along the section (see figure 9.17 for explanation). - b. Rates of change along section and definition of zones (see 9.17). - c. Synoptic representation of the positive halves of the curves in (b). 1: Bacinella-Lithocodium; 2: Berenicea; 3: Terebella-Tubiphytes (see also Fig. 9.17)

10.2 RAINFO

10.2.1 Cadres, description et interprétation

La coupe de Rainfo se situe sur le flanc Sud de l'anticlinal du Mont Raimeux au lieu dit de Rainfo, entre Perrefite et Les Ecorcheresses, à l'Ouest de Moutier (Fig. 1.1). Elle se place à l'écart de la route principale, le long d'un petit chemin montant à gauche au cœur de l'anticlinal du Raimeux et commence à la séparation des chemins.

Cette coupe pose des problèmes tectoniques et stratigraphiques importants. La partie basse est interprétée comme une suite sédimentaire en position normale, attestée par une évolution en son milieu vers un microkarst. Différentes formes de migrations de fer et de minéralisation indiquent la proximité d'un paléosol. Cependant, le récif RAINFO CL, qui va être présenté, est certainement en flanc inverse. Ceci est étayé par l'observation de nombreux géopétaux tout au long de la bioconstruction et notamment dans les parties construites. La tectonique de la région est très complexe (e.g. DUPRAZ, 1994; HECKENDORN, 1974) et bien que les deux parties se trouvent dans une continuité sédimentologique apparente, une faille est proposée dans une partie argileuse importante se situant avant le début du récif. Plusieurs spécialistes sont passés sur cette coupe et aucun n'a fourni une explication acceptable. La solution tectonique proposée reste bancale, mais a le mérite de répondre au moins aux contraintes exprimées.

Stratigraphie

La base de la coupe (Fig. 10.11) est composée de faciès de barres périrécifales correspondant à l'équivalent de la "Tiergarten Oolith". Par la suite, elles font place à des dépôts mixtes de lagons plus ou moins protégés et de barres oolithiques interprétées comme une variation latérale entre la "Tiergarten Oolith" et le Membre de Vorbourg. La "Tiergarten Oolith" qui au sommet de la Formation de St-Ursanne protège les lagons riches en coraux, permet par la suite les dépôts latéraux plus calmes du Membre de Vorbourg. Le récif est interprété comme se déposant pendant l'équivalent temps du Membre à Natica. Cette interprétation est différente de celle de PITTET (1996) qui a utilisé la coupe de Rainfo comme coupe complémentaire dans son travail sans l'avoir levée. L'étude détaillée de cette coupe dans ce travail et la corrélation latérale avec les autres coupes permettent cette nouvelle interprétation (voir Chap. 11).

Interprétation sédimentaire et évolution séquentielle

La base de la coupe (Fig. 10.11) est constituée de dépôts de haute énergie matérialisés par des barres périrécifales à débris coralliens. L'énergie baisse par la suite. Une succession de formes de migration de fer est

visible, commençant par des "anneaux" concentriques, puis planes (avec une augmentation de densité dans le sommet du banc) pour aboutir finalement à un microkarst. Toute cette séquence est fortement dolomitisée. Après une courte période intertidale, le sédiment arrive de nouveau à l'émersion dans une zone plus bréchique habitée par des "circum-granular cracks". Toute cette succession est la conséquence d'un bas niveau marin. Une zone de limite de séquence de long terme (Ox 5) peut être placée dans cet intervalle, attestée par les deux émergences très resserrées (voir Chap. 11).

Par la suite, une série de dépôts lagunaires généralement plus ouverts s'installe. A la base de cette série, des niveaux riches en galets mous indiquent un remaniement assez fort, conséquence de la transgression généralisée. Des séquences de "thinning-upward" sont nettement visibles, indiquant une production carbonatée importante remplissant rapidement l'accommodation produite dans la transgression. Après un dépôt important de floatstone, un niveau marneux précède la venue de nouveaux dépôts de barres oolithiques. Ces dépôts caractérisent la montée de niveau marin la plus rapide (MF) sur le moyen terme. Cette sédimentation de haute énergie passe progressivement à des dépôts riches en péloïdes, puis, séparée par une dernière pulsation oolithique, à des lagons micritiques devenant de plus en plus riches en gros oncoïdes. Par la suite, un lagon boueux riche en siliciclastiques argileux fait place à la construction corallienne riche en marnes de RAINFO CL.

10.2.2 Rainfo CL

Description et interprétation générale

Le patch-reef de RAINFO CL englobe une très grande quantité de marnes rendant la qualité d'affleurement médiocre. L'étude se base sur 78 échantillons, auxquels il faut ajouter une quarantaine d'exemplaires de macrofaunes (gastéropodes, échinodermes) pris dans les marnes.

Le log-dessin (Fig. 10.12) commence par des marnes stériles où juste quelques petits ostracodes sont présents. Par la suite, on remarque un niveau gréseux discontinu granoclassé de quelques centimètres d'épaisseur. Un deuxième niveau gréseux plus important, très bioturbé avec une présence de fer lui succède. Ces deux niveaux constituent le faciès "Sandstone" de la figure 10.12, dans lesquels on observe des ostracodes, des débris de bivalves et d'échinodermes, des foraminifères agglutinés complexes de type *Pseudocyclamina* et *Alveosepta*, ainsi que de très nombreux galets mous (sans quartz). Cet événement gréseux est surmonté par des marnes très argileuses caractérisées par de très nombreux gastéropodes de type *Bourguetia striata*, des débris de *Millericrinus* sp., ainsi que des morceaux de radioles d'oursins (Marls 1; Fig. 10.12).

SEQUENCE STRATIGRAPHY



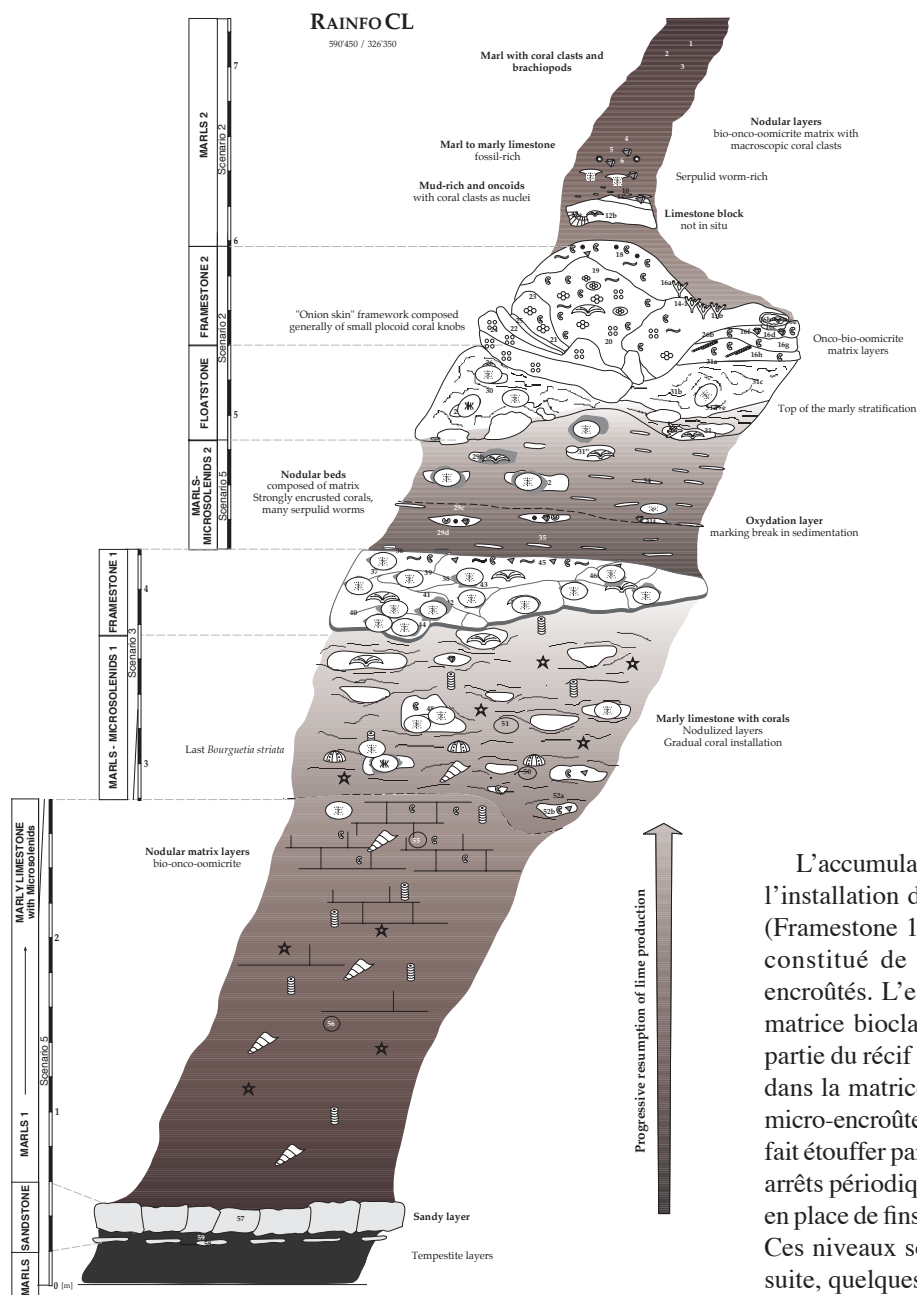


Fig. 10.12: Log of RAINFO CL. Legend in Fig. 9.3, scenarios explained in chap. 12)

Quelques nodules de matrice carbonatée à composante d'oncoïdes ont été observés. L'évolution qui suit montre une reprise de la production carbonatée, ce qui engendre le développement de faciès marneux à marno-calcaire (Marly Limestone; Fig. 10.12). La même macrofaune a été observée, avec une augmentation des bancs de matrice oncolithique nodulisée. Au sommet de cette évolution, les premiers débris de coraux sont observés et proviennent de *Microsolena*. La matrice contient quelques bryozoaires en plus de ceux qui ont déjà été cités plus haut.

Le niveau suivant (Marls - Microsolenids 1; Fig. 10.12) voit une installation graduelle des coraux à forte dominance de Microsolenidés. Il présente en premier lieu des morphologies plutôt plates et par la suite plus massives. Les *Bourguetia striata* s'arrêtent près de la limite avec le niveau précédant. Quelques têtes d'oursins entiers ont été trouvés, ainsi que des miliolles. Quelques brachiopodes ont été observés. La proportion en bancs nodulisés augmente. Ils sont composés de mudstone à wackestone à faible débris récifaux avec principalement des débris d'échinodermes. Les radioles d'oursin présentent une forme plutôt allongée et fine pouvant indiquer une adaptation à un sédiment boueux (GAILLARD, 1983). Les débris de coraux sont encroûtés par de la microbolite colonnaire, riches en nubéculaires et en *Placopsilina*. Un développement important de pyrite peut être observé.

L'accumulation d'argiles s'interrompt, permettant l'installation d'un premier niveau riche en coraux (Framestone 1; Fig. 10.12). Il est en grande partie constitué de Microsolenidés relativement peu encroûtés. L'espace entre les coraux est rempli de matrice bioclastique semblant provenir en grande partie du récif lui-même. Certains oncoïdes trouvés dans la matrice présentent une grande diversité de micro-encroûteurs (Fig. 10.13). Cette construction se fait étouffer par un apport massif d'argiles. Quelques arrêts périodiques dans cet input permettent la mise en place de fins dépôts carbonatés riches en péloïdes. Ces niveaux sont complètement nodulisés. Par la suite, quelques Microsolenidés se réinstallent dans une faciès marno-calcaire devenant de plus en plus calcaire (Marls-Microsolenids 2; Fig. 10.12). Ces marnes sont dépourvues d'échinodermes. Vers le milieu de l'intervalle, un niveau nodulisé présente des traces nettes d'arrêt de sédimentation. Il se matérialise par une surface d'oxydation entre deux niveaux d'encroûtement. Le premier est un encroûtement compact de type leiolitique. Le second colonise la surface oxydée du premier en formant une structure colonnaire. Cette séquence est peut-être à relier à une petite émergence. La matrice de remplissage est un packstone à éléments allochtones (ooïdes) provenant de dépôts tempestitiques. Au sommet de l'intervalle, quelques térébratules ont été observées. Les niveaux lagunaires nodulisés présentent une grande quantité d'encroûtement.

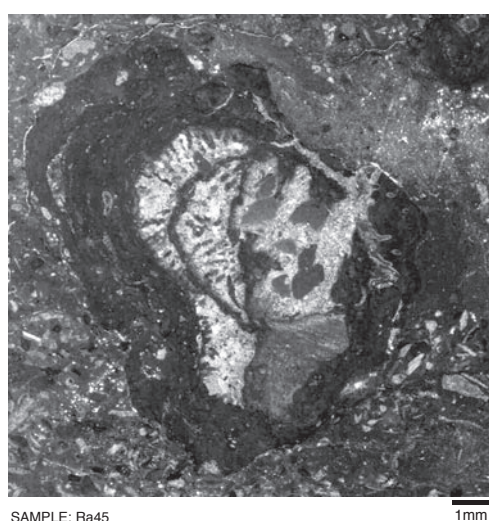
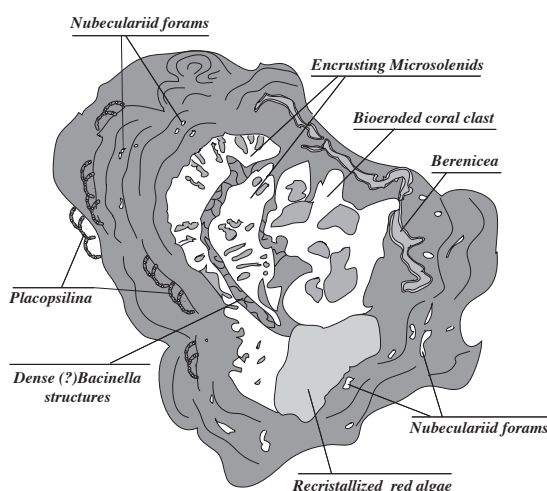


Fig.10.13: Diversified oncoïd from the «Framestone 1» of the RAINFO CL (Fig. 10.12)



Un niveau de Floatstone (Fig. 10.12) s'installe ensuite, montrant souvent de gros débris récifaux peu encroûtés dans une matrice hétérogène très bioturbée. Cette matrice passe de faciès wackestone à packstone, avec une distribution disparate des éléments allochtones (ooïdes, bioclastes divers). Les coraux sont souvent encroûtés de *Lithocodium* et parfois de *Bacinella* cassés, provenant d'un autre domaine environnemental. Cette observation liée à la grande quantité d'éléments provenant de milieu ouvert mélangé à une matrice marno-calcaire plaide pour un événement de très haute énergie érodant un autre patch-reef se trouvant en milieu plus ouvert.

Une deuxième construction à coraux (Framestone 2; Fig. 10.12) prend place sur ce dépôt de Floatstone. Latéralement de la matrice de type oo à onco-biomicrorite est observée. Cette matrice pénètre à l'intérieur de la construction, remplissant l'espace entre les coraux. La construction présente une structure en "pelures d'oignon" sur les côtés, provenant sans doute d'un effet diagénétique. Les coraux sont massifs et de petites tailles. Quelques formes branchues phacéloïdes sont reconnaissables. Ce deuxième épisode construit finit comme le premier, étouffé par un apport d'argiles important. Il s'ensuit une sédimentation boueuse dans laquelle on trouve quelques *Microsolenidés*, des lithoclastes et des brachiopodes. Les échantillons carbonatés trouvés sont très riches en microbolite et en serpules. Les coraux trouvés dans ces niveaux carbonatés montrent des croissances lentes (stries de croissance rapprochées), et plusieurs phases successives d'encroûtement et de croissance, avec de la bioérosion intercalée (Fig. 10.14).

Répartition des guildes

La première partie du récif de RAINFO CL est caractérisée par des faunes essentiellement marines. La présence de térébratules associées à des oursins en place ainsi que des *Microsolenidés* encroûtés indique de fréquents arrêts dans l'accumulation des argiles. Ces faunes spécifient un environnement sténohalin et des milieux non confinés. L'écosystème est dominé par des faunes appartenant à la guildes des épifaunes suspensivores, détritivores et herbivores. Au début, le milieu est principalement peuplé par les gastéropodes herbivores et quelques suspensivores. L'absence complète d'endofaune, même peu profonde, pourrait indiquer des conditions réductrices anoxiques dans le sédiment, provenant de la consommation d'oxygène lors de la décomposition bactérienne de la MO. Pendant l'arrêt de sédimentation, les nutriments apportés

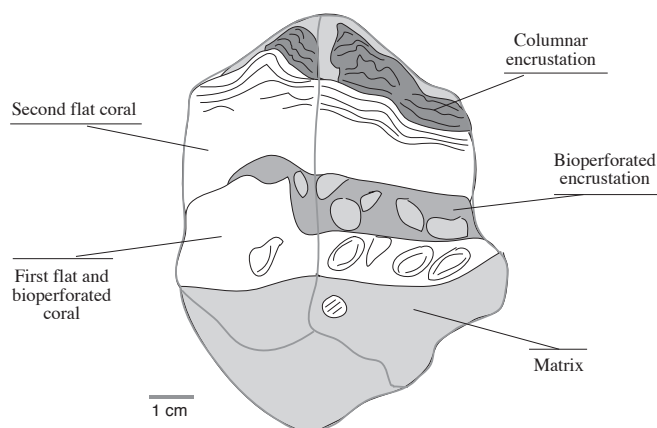


Fig. 10.14: Succession of coral growth with intercalation of perforated encrustation

avec les siliciclastiques entraînent une explosion de la production primaire, expliquant la présence extrêmement fréquente de *Bourguetia* et la grande quantité de MO supposée à l'origine de la relative anoxie du sédiment.

Par la suite, les conditions de turbidité s'améliorent et les premiers Scléractinia s'installent. Cependant, la diversité reste faible, car la faune est dominée par les Microsolénidés. Après une nouvelle phase turbide qui entraîne un retour aux faunes du début de la coupe, la deuxième construction montre cette fois une plus grande diversité et un équilibre de la faune vers les phototrophes. Ceci n'est rendu possible que si les conditions environnementales sont bonnes et stables un certain temps. La fin du récif est un retour au mode hétérotrophe dominant. Dans cet exemple, la répartition des modes de nutrition est très certainement contrôlée par les apports siliciclastiques et les nutriments qui s'y rapportent.

Les coraux

La diversité RAINFO CL reste assez faible (Global index: 32,4 %; Fig. 10.15). Indice Do/Di est de 0.19 qui classe encore le récif dans le stade "dominé". Les taxons les plus représentés sont les *Microsolena*, les *Pseudocoenia* et les *Isastraeidae sensu lato* (*Isastraea* et *Complexastraea*). Les formes branchues sont représentées par de peu nombreux *Calamophylliopsis*. La répartition de ces genres dans le récif est matérialisée sous forme de carte dans la figure 10.16. Elle montre que les *Microsolena* sont très présents dans les faciès marno-calcaire et dans le niveau de Framestone 1 (voir découpage Fig. 10.12). Le niveau de Framestone 2 est lui caractérisé par la forte présence de

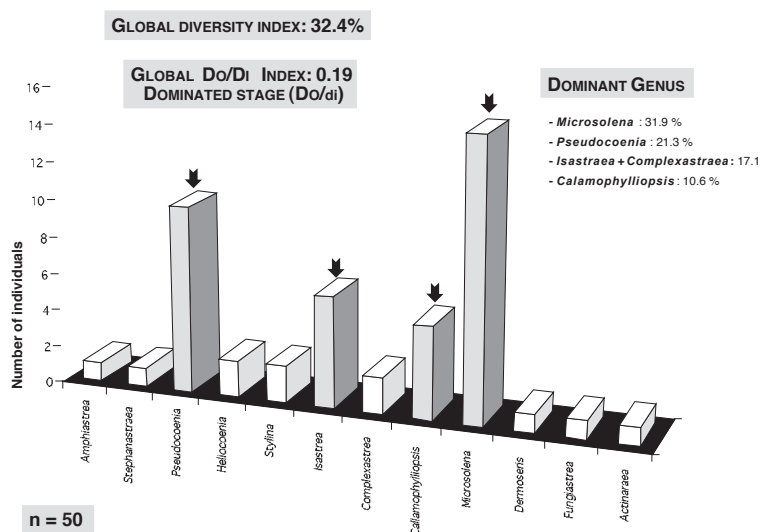


Fig. 10.15: Coral diversity of the RAINFO CL patch-reef

Stylinidae qui sont absents dans le reste de la coupe. Les premiers coraux s'installant dans les accalmies périodiques d'apport argileux sont les *Microsolena*. Les *Isastraeidae* sont généralement présents dans les faciès plus carbonatés, notamment dans les marnes très calcaires. L'événement marneux entre les deux épisodes de Framestone est très pauvre en coraux. Seuls les *Microsolena* s'y installent, mais uniquement dans le sommet de l'intervalle.

L'évolution dans la composition corallienne des niveaux riches en coraux est encore plus visible dans la figure 10.17. Elle montre que le Framestone 1 est essentiellement constitué de *Microsolena*. Les Stylinidae

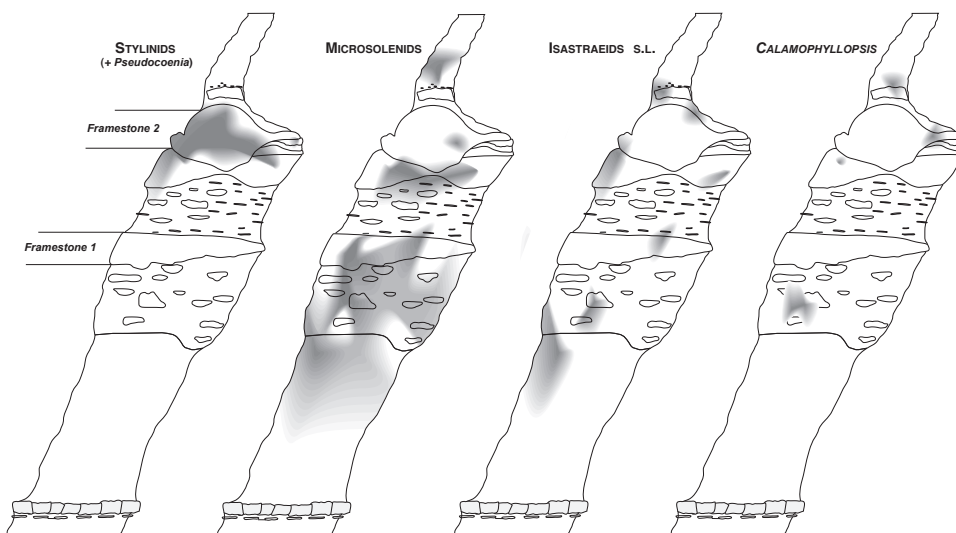


Fig. 10.16 : Mapping of the main coral groups of RAINFO CL

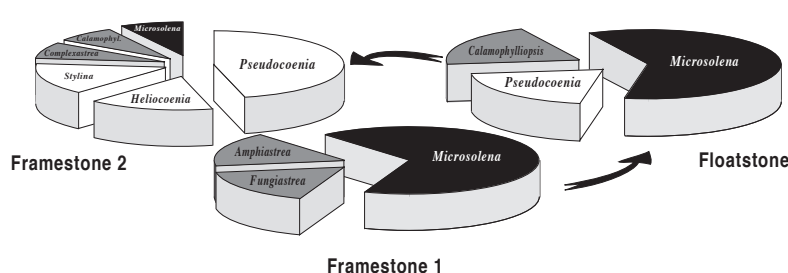


Fig. 10.17: Diversity comparison of the coral-rich levels of the RAINFO CL

en sont exclus. L'événement de Floatstone précédant le Framestone 2 présente une composition mixte, mais à forte composante de *Microsolena*. Le Framestone 2 est plus diversifié et montre une très grande proportion de Stylinidae (*Heliocoenia*, *Stylinina*). *Pseudocoenia* ne rentre pas dans la définition des Stylinines *sensu* Gill (1977). Cependant, sa grande ressemblance avec les petites formes plocoides pourvues de columelle rend le regroupement écologiquement cohérent.

Au regard de ces résultats, il semble que l'arrêt de sédimentation argileuse ne soit pas le seul facteur contrôlant la composition en coraux des constructions. En effet, le Framestone 1 qui est dépourvu de siliciclastique offre une faible diversité et une faune dominée par les Microsolénidés, comme dans les marnes et dans les événements de Microbolite de HAUTES-ROCHES CL A et de PICHOUX CL. Les bonnes conditions semblent uniquement réunies dans le Framestone 2, où la diversité est plus importante, résultant d'une plus grande "marinité" et sans doute d'une plus forte accommodation, attestée par la morphologie positive du récif.

Microbolite et bioérosion

Le taux de microbolite est plus important dans les parties marno-calcaires que dans les faciès de Framestone (Fig. 10.18). Cette observation peut être contradictoire avec le fait que la microbolite s'installe sous une sédimentation proche de zéro. Il est ainsi obligatoire d'arrêter l'apport argileux périodiquement pour permettre la colonisation de croûte microbienne. De plus, le run-off entraîne avec lui une grande quantité de nutriments dans le lagon. A trop forte dose, ils inhibent la production carbonatée (voir Chap. 3). Cependant, une quantité raisonnable associée à une alcalinisation du milieu par les minéraux alcalins (feldspaths) procure les conditions nécessaires à la carbonatogenèse microbienne principalement hétérotrophe. De plus, on peut supposer un développement algaire important par la sur-représentation de brouteurs de type

Bourguetia. Dans les parties construites, une polarité en fonction de la lumière a pu être constatée dans certains cas, indiquant la présence d'organismes photophiles de type cyanobactéries (Fig. 10.19).

L'activité des bioérodeurs et principalement des *Gastrochaenolites* est constante durant tout le récif (Fig. 10.18). Elle n'est plus présente dans les faciès extrêmement argileux et dans les faciès de petites barres de lagon.

L'étude des courbes d'abondance relative de microbolite et de *Gastrochaenolites* (Fig. 10.20a), ainsi que de leur dérivée (Fig. 10.20b), permet de mettre en évidence les mauvaises conditions qui sévissaient dans les accalmies de sédimentation des contextes marno-calcaires. Il est clair que durant les apports importants d'argiles, l'encroûtement et la bioérosion sont proches d'une valeur nulle. Les courbes ne représentent que les intervalles plus carbonatés où la microbolite, ou encore mieux les coraux, colonisent le substrat. La courbe de la figure 10.20a permet de mettre en évidence de façon indirecte le ralentissement global de l'apport terrigène qui permet la reprise progressive de la production carbonatée. Celle-ci se matérialise par de la microbolite. La bioérosion, n'ayant pas de substrat dur à perforer, reste nulle un bon moment. La microbolite qui peu à peu s'installe fournit le substrat nécessaire, et ceci associé à l'apport de bioclastes par l'activité des tempêtes, induit la rapide augmentation de la perforation par les lithophages. Ensuite, de petites fluctuations apparaissent, matérialisées par la courbe de la figure 10.20b. Il faut constater que dans le Framestone 2 et dans une moindre mesure dans le Framestone 1, la présence de matrice de lagon infiltrant le récif, diminue la quantité de microbolite produit.

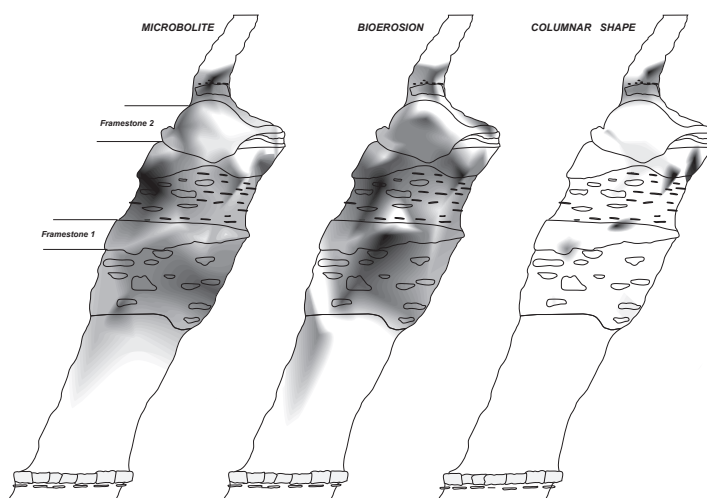


Fig. 10.18: Distribution mapping of microbolite, bioerosion and columnar shape encrustation of RAINFO CL.

La reprise dans la figure 10.20c des zones construites dans la Figure 10.20b, montre que les fluctuations environnementales sont liées à l'action directe et indirecte de la sédimentation argileuse.

Micro-encroûteurs

Les taxons dominants sont les *Terebella*, les nubéculaires, les serpules et en moindre mesure les *Placopsilina*, les *Tubiphytes* et les éponges siliceuses (Fig. 10.21). Ils représentent principalement les trends I et II définis pour HAUTES-ROCHES CLA (Fig. 9.15). Les taxons appartenant aux trends III et VI sont sous-représentés, notamment *Lithocodium* et *Bacinella*.

Les serpules sont très présentes et principalement dans les faciès marno-calcaires. Ils développent une bonne

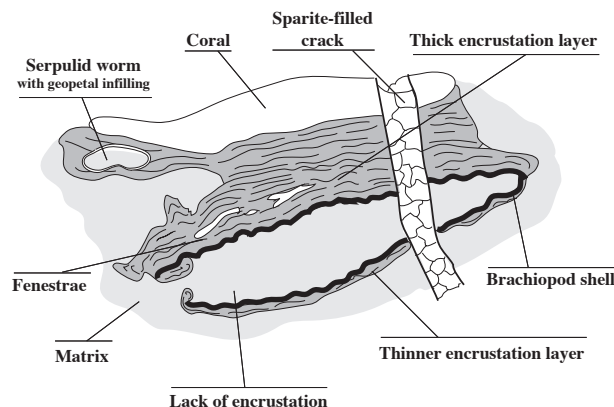


Fig. 10.19: Light-polarized encrustation indicating the occurrence of photophyl organisms such as cyanobacteria

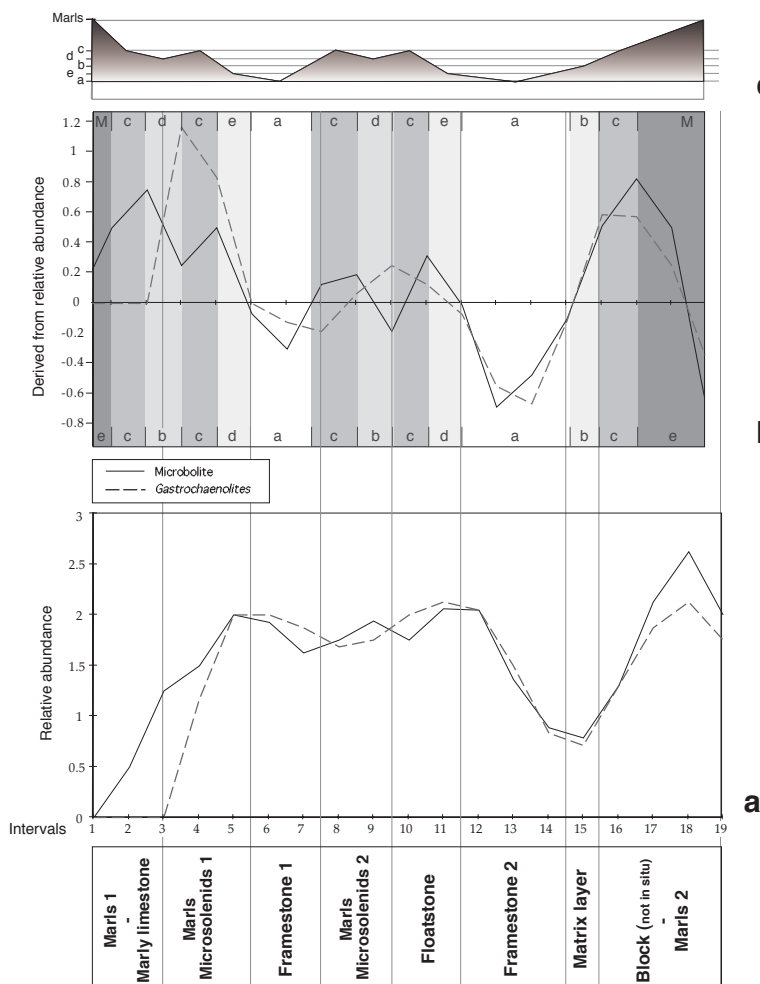


Fig. 10.20: Relative abundance curves of microbolite and bioerosion by bivalves, (b) derived curves of the relative abundance, (c) simplified evolution of the zones defined in the part b (same methodology than Fig. 9.13).

corrélation avec les bryozoaires du groupe des *Berenicea*, associés dans le trend II. Les éponges calcaires suivent approximativement le même trend, comme il a déjà été observé à PICHOUX CL. La proportion de serpules augmente considérablement dans les marnes au sommet du récif. Les *Berenicea* apparaissent très tôt dans la construction. Ces observations donnent à ces deux taxons un comportement opportuniste. Durant les arrêts de sédimentation, ils sont les premiers à coloniser le substrat.

Le trend général du quartz est anticorrélé avec celui des *Placopsilina*. Cela peut s'expliquer par une capture du quartz détritique par ces foraminifères afin d'ériger leur test. Ce trie entraîne une diminution du quartz dans la matrice alentour. La présence de *Lithocodium* dans les faciès marno-calcaire du début du récif est en partie due aux débris de coraux allochtones provenant des dépôts de tempête. Les grands morceaux contenus dans le niveau de Floatstone contiennent eux aussi des *Lithocodium* et des *Bacinella*, mais provenant d'un autre environnement de dépôt. Hormis cette présence allochtone, les relatives abondances de ces deux taxons sont trop faibles pour être réellement représentatives.

Petite synthèse

La sédimentation d'argiles est sans doute le principal facteur contrôlant l'installation et la répartition des niveaux construits. Des apports terrigènes sont périodiquement jugulés permettant une reprise de la production carbonatée. Des niveaux de tempêtes viennent régulièrement déposer du sédiment allochtone. Les faunes observées ont un caractère marin très développé et l'association de Millericrinidae, de brachiopodes et de marnes indiquent un dépôt plus profond en dessous de l'action des vagues de beaux temps. C'est dans ce lagon profond d'une dizaine de mètres que prolifèrent les gros gastéropodes *Bourguetia striata*. L'absence presque totale de la guildes des endofaunes filtreuses est une énigme. Elle peut en partie se résoudre par une baisse du taux d'oxygène dans le sédiment résultant de la forte sédimentation d'argiles. Cette sédimentation est liée à un apport massif de nutriments

du continent induisant un "bloom" de la production primaire. L'oxydation de cette MO induit à la dysoxie, voir à l'anoxie à l'intérieur du sédiment. La grande quantité de brouteurs est une mesure relative indirecte du développement de cette production primaire.

Une baisse relative du niveau marin entraînant une augmentation de l'énergie, ou encore un drainage des siliciclastiques vers un autre endroit amène une baisse progressive du contenu en argiles. Les conditions s'améliorent et les premiers coraux s'installent. Cependant, dans ces périodes d'accalmies de sédimentation, les conditions du lagon sont difficiles et la faune reste dominée par la guildes des filtreurs. Les *Microsolena* sont les seules formes à pouvoir s'adapter à l'environnement donné. La faune présente indique des conditions marines pour l'eau du lagon.

La turbidité semble donc être le facteur déterminant pour la composition en coraux. De plus, la grande quantité de nutriments peut entraîner des conditions mésotrophiques dans le lagon, qui est un facteur limitant la diversité corallienne et en partie favorisant le développement de thrombolite. Les bonnes conditions sont rencontrées uniquement dans le niveau de Framestone 2, avec, comme dans les niveaux construits diversifiés de HAUTES-ROCHES CL, la présence de Stylines.

La sédimentation d'argiles donne le cadre principal de la présence de carbonate, mais la composition de ce carbonate est contrôlée par d'autres facteurs, comme la turbidité ("organique") et le niveau trophique. Le contrôle par la bathymétrie n'est pas proposée, car les critères sédimentologiques provenant d'études diverses n'introduisent jamais d'environnement en dessous de la zone photique.

D'une manière générale, le système évolue depuis la guildes des épifaunes hétérotrophes vers les épifaunes autotrophes, avec un brutal retour au premier mode à la fin du patch-reef.

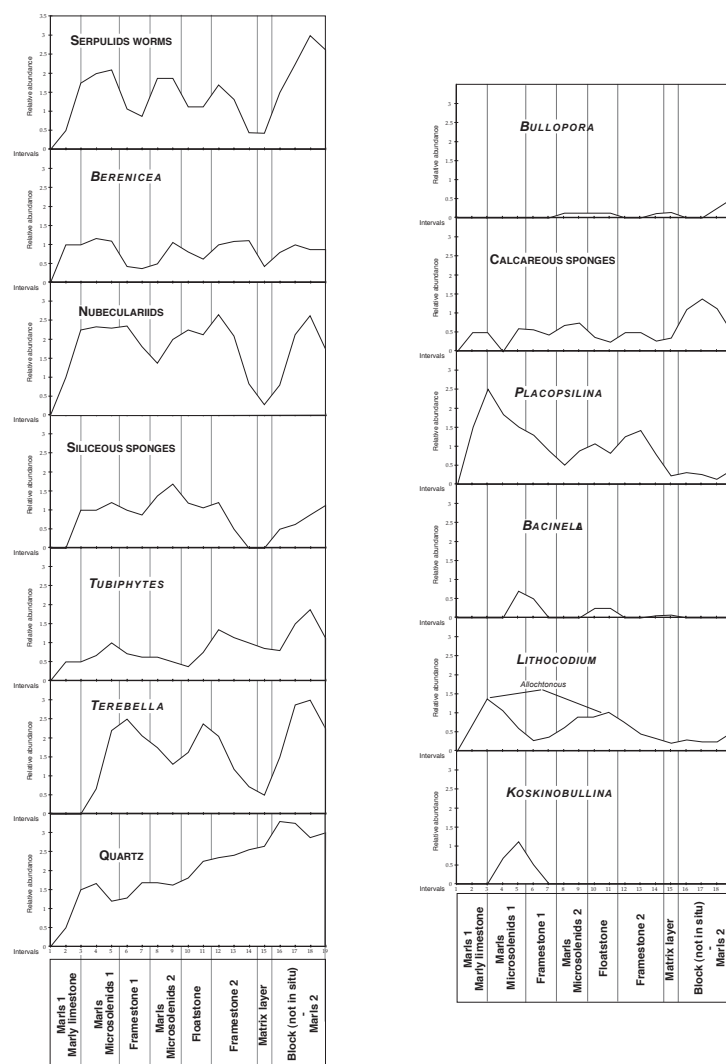


Fig. 10.21: Relative abundance curves of the main micro-encrusters of the Rainfo CL

10.3 SOUS-LA-JEAN MATTHEY

10.3.1 Cadres, description et interprétation

Cadres géographique et stratigraphique

Cette coupe (Fig. 1.1) est située sur le flanc Nord de l'anticlinal de Graiterie à la limite du lieu-dit de "Sous-la-Jean Matthey et de l'"Envers des Roches de Court" dans la Cluse de Court. Pour y arriver depuis Moutier, il faut prendre la route en direction du Sud passant près de la piscine, puis traversant tout le flanc Nord de l'anticlinal. La coupe se trouve au point côté 935, avant que la route ne plonge dans la cluse de Court.

Stratigraphiquement, elle se situe dans les Couches de Steinibach. Le faciès, principalement de haute énergie, en est typique. Dans la succession sédimentaire visible dans la Cluse de Court, elle apparaît au sorti du grand événement marneux du Membre à Natica.

Interprétation sédimentologique et séquentielle

La coupe (Fig. 10.22) présente une extension latérale importante et est constituée principalement de faciès de

barres d'onco-oo-biosparites, avec une augmentation du taux en oncoïdes depuis la base vers le milieu. Un dépôt de lagon, relativement ouvert par son contenu faunistique, mais sans doute protégée par les barres, forme la base de la coupe.

Après un nouveau dépôt de barres, des niveaux de vasières d'estran se sédimentent. Un niveau de type mudflat très argileux est surmonté par un dépôt plus gréseux de type sandflat, avec de nombreux débris de plantes où parfois de vagues structures sont conservées. Des niveaux chenalisés lenticulaires plus grossiers sont visibles, avec les dépôts plus argileux des levées. Quelques débris relativement gros d'*Amphiastraea piriformis* (voir Chap. 2) ont été observés dans ces chenaux. Une sédimentation plus énergétique vient remanier à sa base les dépôts intertidaux sous-jacents.

Au-dessus, un banc de moins d'un mètre d'épaisseur montre un granoclassement très marqué. En son sommet, un "tapissage" d'*Amphiastraea piriformis* peut être suivi latéralement sur une dizaine de mètres (Fig. 10.23). Ce dépôt est assimilé à un chenal tidal très ample, car le niveau

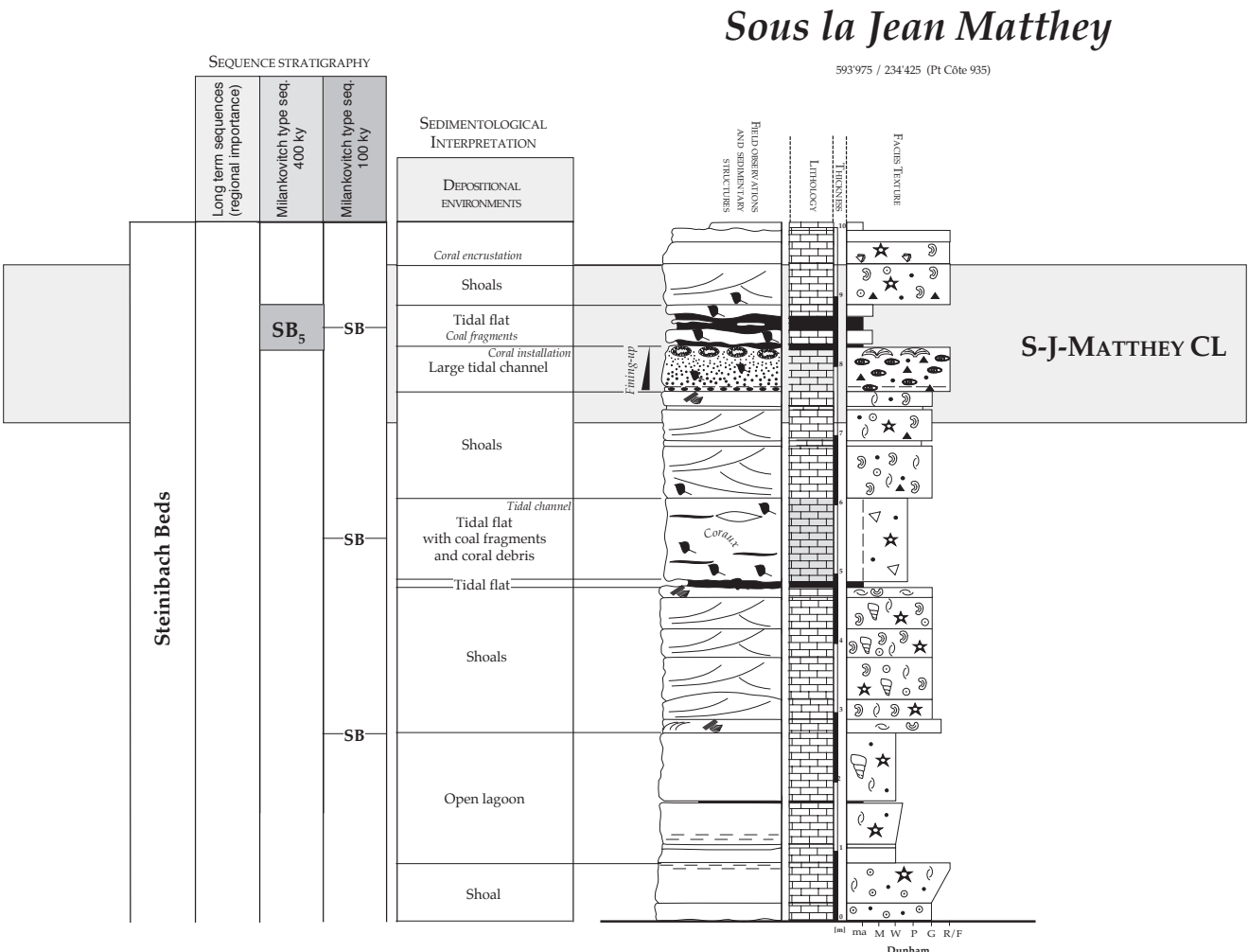


Fig. 10.22: Complete section of SOUS-LA-JEAN MATTHEY

est trop important pour une tempestite. La principale composante sédimentaire du chenal est le foraminifère *Ammobaculites* (Plate 12/2, 12/3 et 12/4) transporté. Ce foraminifère agglutine de très grosses particules pour la confection de son test et dans certain cas, peut être confondu avec des lithoclastes roulés. Cependant, certaines formes sont parfaitement reconnaissables. La quantité contenue dans le banc est impressionnante. En plus, quelques débris carbonneux ont été observés, provenant sans doute de la plaine côtière voisine. Le sédiment comporte une grande proportion de quartz. Par la suite, une sédimentation de mudflat-sandflat s'installe. Ces couches plus marneuses sont moins compétentes et de nombreux tassements les masquent sur l'affleurement (Fig. 10.23). Un dernier épisode de barres finit la coupe, avec au sommet quelques débris de coraux complètement recristallisés.

Deux séquences de petites amplitudes peuvent être définies. Bien que la coupe ne développe qu'une puissance faible, les événements la composant sont corrélables latéralement sur des coupes très proches (voir Chap. 11). L'accommodation disponible fluctue, permettant à plusieurs reprises l'établissement de barres et à d'autres moments des dépôts proches de l'émersion.

10.3.2 Sous-la-Jean Matthey CL

Trois niveaux comportent des coraux dans la coupe de Sous-La-Jean Matthey. Seul le deuxième niveau situé sur le banc granoclassé sera présenté, car les autres n'offrent que de rares débris allochtones provenant sans doute du même genre d'environnement de dépôt qui va être introduit par la suite.

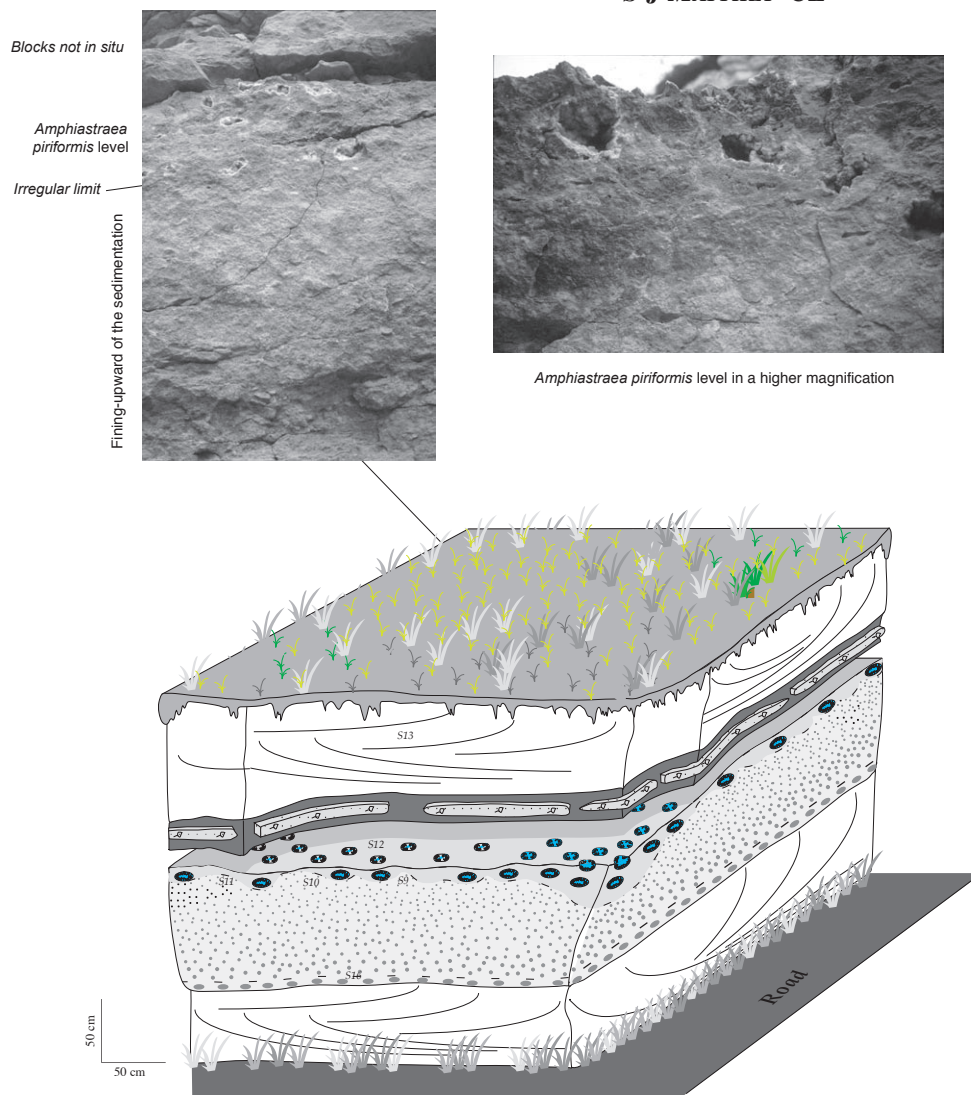


Fig. 10.23: Schematic sketch of the *Amphistraea piriformis* level of the SOUS-LA-JEAN MATTHEY CL with pictures

L'environnement de dépôt des coraux présents dans le sommet du remplissage du large chenal tidal est sans doute le plus extrême rencontré dans cette étude. Les conditions générales sont normalement hostiles à la présence de coraux: un taux de sédimentation élevé fait en grande partie de siliciclastique; un substrat meuble, mouvant et grossier; des fluctuations de salinité supposées importantes par la présence proche de l'émergence et de la plaine côtière; une turbidité importante.

Il n'est pas étonnant dans ce contexte de voir l'extrême pauvreté de la diversité dans la coupe (GDI: 10,8% et Do/DI Index: 0.11; Fig. 10.24). Les coraux qui colonisent le sommet du chenal sont même monospécifiques et correspondent à l'espèce *Amphistraea piriformis*.

Paléoécologie d'*Amphistraea piriformis*

Le contexte rencontré dans cette coupe montre des formes petites massives, vivant sur un substrat meuble grossier, avec parfois des évidences de "toppling" dans un milieu à forte énergie et à sédimentation importante. Ce taux de sédimentation important est étayé par le fait que les coraux sont peu ou pas encroûtés, la quantité de microbolite observée étant négligeable (Fig. 10.25). L'environnement peu profond est donné par le contexte sédimentaire de tidal flat et par l'association des quelques micro-encroûteurs rencontrés: *Lithocodium*, *Bacinella* et algues rouges. Ces encroûtements sont très rares (Fig. 10.25). D'après HUBBARD & POCKOCK (1972) l'organisation cérioïde (voir Fig. 2.2) d'*Amphistraea piriformis* ne devrait pas être efficace sous une sédimentation importante. Cependant, des auteurs ont démontré que dans l'Actuel certains coraux avaient développés des mécanismes de nettoyage du polype afin de résister à la sédimentation (e.g. LOYA, 1972, 1976). FÜRSICH et al. (1994) supposent que *Amphistraea piriformis* utilisaient de tels mécanismes pour évacuer le surplus de sédiment.

Dans l'Actuel du Golf de Papouasie, WOOLFE & LARCOMBE (1998) décrivent des coraux vivant dans des environnements d'extrême turbidité, sur un substrat grossier meuble, sous des tranches d'eau très faibles proches de l'émergence. *Goniastreaa rediformis*, qui est l'espèce décrite dans cet exemple, montre une structure cérioïde très proche de celle de *A. piriformis*. Ainsi le parallèle peut être logiquement lié entre l'espèce fossile et l'espèce actuelle. *Amphistraea piriformis* est relativement peu cité dans la littérature. Dans le Jurassique supérieur du Portugal, ROSENDAHL (1985) décrit des *A. piriformis* prenant racine sur du sédiment meuble en milieu très peu profond, mais dans un environnement calme. L'espèce est associée à des formes branchues robustes comparable à celles observées dans la coupe de SOUS-LA-JEAN MATTHEY CL (*Placophyllia*; Fig. 10.24). L'environnement de dépôt de ce niveau à coraux est très ressemblant de celui décrit par FÜRSICH et al. (1994), dans lequel ces auteurs ont observé l'installation

d'*Amphistraea piriformis* sur les faciès gréseux, avec une tendance générale de shallowing-upward. ERRENT (1990a) a lui aussi observé le taxon dans les récifs espagnols, mais dans des environnements marneux pleinement marins. FÜRSICH & WERNER (1986) proposent en plus d'une bonne adaptation à une forte turbidité, *A. piriformis* supportent des fluctuations modérées de salinité.

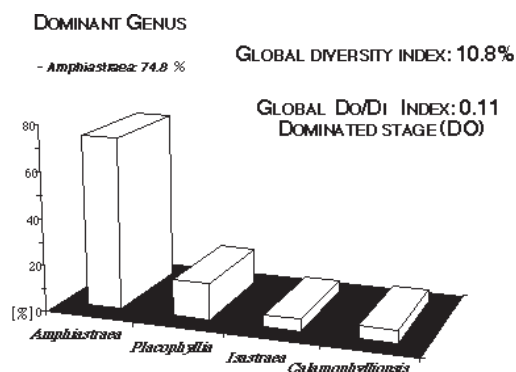


Fig. 10.24: Coral diversity of SOUS-LA-JEAN MATTHEY CL

En résumant les données de la littérature et des observations de la coupe de SOUS-LA-JEAN MATTHEY CL, *Amphistraea piriformis* est capable de vivre dans des environnements très défavorables, occasionnés par :

- un substrat sableux, meuble et occasionnellement remobilisé par une forte énergie
- des eaux très peu profondes, proches de l'émergence
- une proximité accrue de la ligne de côte avec un apport terrigène très important, impliquant une turbidité élevée
- des apports d'eaux douces importants, rendant la salinité fluctuante

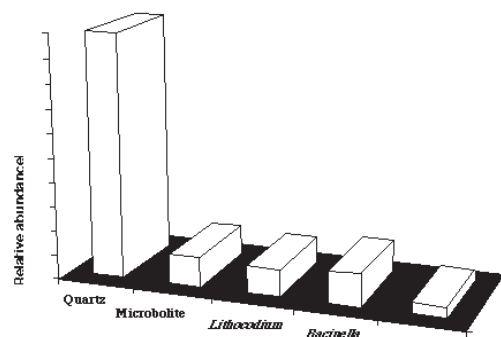


Fig. 10.25: Micro-encruster diversity of SOUS-LA-JEAN MATTHEY CL

Certains dépôts montrent des formes massives de taille respectable, ce qui fait dire à FÜRSICH et al. (1994) que *A. piriformis* est parfaitement adapté à de telles conditions.

10.4 TABELLON

10.4.1 Cadres, description et interprétation

Cadres géographique et stratigraphique

La coupe de Tabeillon (Fig. 1.1) a été étudiée du point de vue sédimentologique par BÜHLER (1997). Elle se situe dans la combe du même nom, sur un petit chemin menant au pâturage de Sceut Dessous, qui s'écarter de la route qui longe la combe depuis Glovelier. Les parties récifales n'ont jamais été étudiées.

La coupe appartient en majorité à la Formation de St-Ursanne. La base de la coupe, jusqu'au niveau d'évaporites, a été réinterprétée par OSWALD (1998) comme faisant partie du Membre de Liesberg (Fig. 1.7). Les faciès de ce membre sont plus calcaires que ceux rencontrés dans les zones plus distales de la région de Pichoux ou de Moutier. Le sommet de la coupe, marqué par un passage à des bancs de wackestone bien lités, est attribué par le même auteur au Membre de Vorbourg.

Interprétation sédimentologique et séquentielle

Une sédimentation de moyenne à forte énergie mène à un faciès de sebkha, matérialisée par des dépôts bréchiques et de la dolomie précoce (Fig. 10.26). Par la suite, la première partie de la Formation de St-Ursanne présente des faciès de relativement haute énergie de barres protégeant quelques dépôts lagunaires. La deuxième partie présente une fraction récifale, qui est suivie d'une évolution de lagons restreints vers des faciès de plages. Des bancs de wackestone pauvres en faunes indiquent ensuite des milieux de lagons restreints.

Le découpage séquentiel n'est pas facile du fait que les surfaces franches manquent. Il est basé sur le travail de BÜHLER (1997), réinterprété par OSWALD (1998). Quelques modifications ont été opérées dans ce travail, notamment la corrélation avec HARDENBOL et al. (1999).

Après une zone proche de l'émersion dans la région des faciès de Sebkha, le trend général est transgressif, permettant la mise en place de grand système de dunes. Par la suite, l'augmentation du niveau marin est telle que les barres se font ennoyer et une stabilisation du substrat peut s'opérer. Elle permet l'implantation d'une succession de patch-reef (TABELLON CL A et CL B). Par la suite, l'accommodation diminue, entraînant une progradation du sédiment venant recouvrir les intervalles récifaux. L'évolution se termine avec des faciès de plage. La limite de séquence d'extension régionale Ox 5 a été placée là par corrélation latérale avec d'autres coupes (voir Chap. 11). Dans un contexte globalement peu profond, de petites fluctuations permettent l'installation de lagons restreints.

10.4.2 Récifs de la Formation de Vellerat et de la Formation de St-Ursanne

Les récifs précédents se situaient dans la Formation de Vellerat (Fig. 1.7). Bien que les récifs contenus dans la Formation de St-Ursanne soient étudiés par TAKACS (actuellement doctorant à Stuttgart), il est intéressant de comparer le contenu récifal de ces deux formations, qui sont à première vue relativement différentes. Pour cela, les deux constructions, présentant des évolutions divergentes, vont être détaillées.

D'un point de vue général, les récifs de la Formation de Vellerat présentent des faciès plus sombres, brunâtres et riches en quartz, tandis que ceux de la Formation de St-Ursanne montrent des faciès plus blancs, dépourvus de quartz. Ce contraste est à rapporter à la sédimentation mixte siliciclastique-carbonatée qui se dépose dans la Formation de Vellerat. Ceci fournit des environnements difficiles pour la croissance des constructions dans cette formation, induisant une grande quantité de microbolite. A première vue, le faciès blanc de la Formation de St-Ursanne paraît plus "propre". Cependant, il comporte aussi une très grande quantité de microbolite, montrant des structures plus proches du type léiolitique, parfois difficiles à reconnaître sur l'échantillon. Les meilleures conditions environnementales sont indéniables, et entraînent une plus grande production et donc une sédimentation plus élevée. Cela se reflète par une domination des formes branchues chez les coraux et un développement de microbolite dendritique. Cependant, des phases d'accalmies permettent aussi l'implantation de framestones denses formés de morphologies plus massives.

10.4.3 Tabeillon CL A

"Fore patch-reef" et "Back patch-reef"

Le patch-reef de TABELLON CL A (Fig. 10.26 et 10.27) présente une bonne extension latérale, permettant une étude en deux dimensions basée sur 115 échantillons. Il montre une structure centrale composée de faciès de framestone (domestone) et bafflestone, avec des dépôts de sédiment en "onlap" latéraux. Ce récif introduit bien les notions de "back patch-reef" et de "fore patch-reef" définies dans la figure 8.2. Les parties latérales montrent en effet des compositions nettement différentes, bien que départagées en nombre égal de bancs (huit; Fig. 10.27). La partie gauche est constituée de barres d'oo-bio micrites et représente le "fore patch-reef" dans le côté exposé au courant. La partie de droite montre des faciès de mudstones à wackestones riches en débris récifaux et incarne le "back patch-reef", plus protégée du courant. Cette observation implique que le récif possédait un certain relief, car le compartimentage des bancs latéraux ne continue pas à travers le récif.

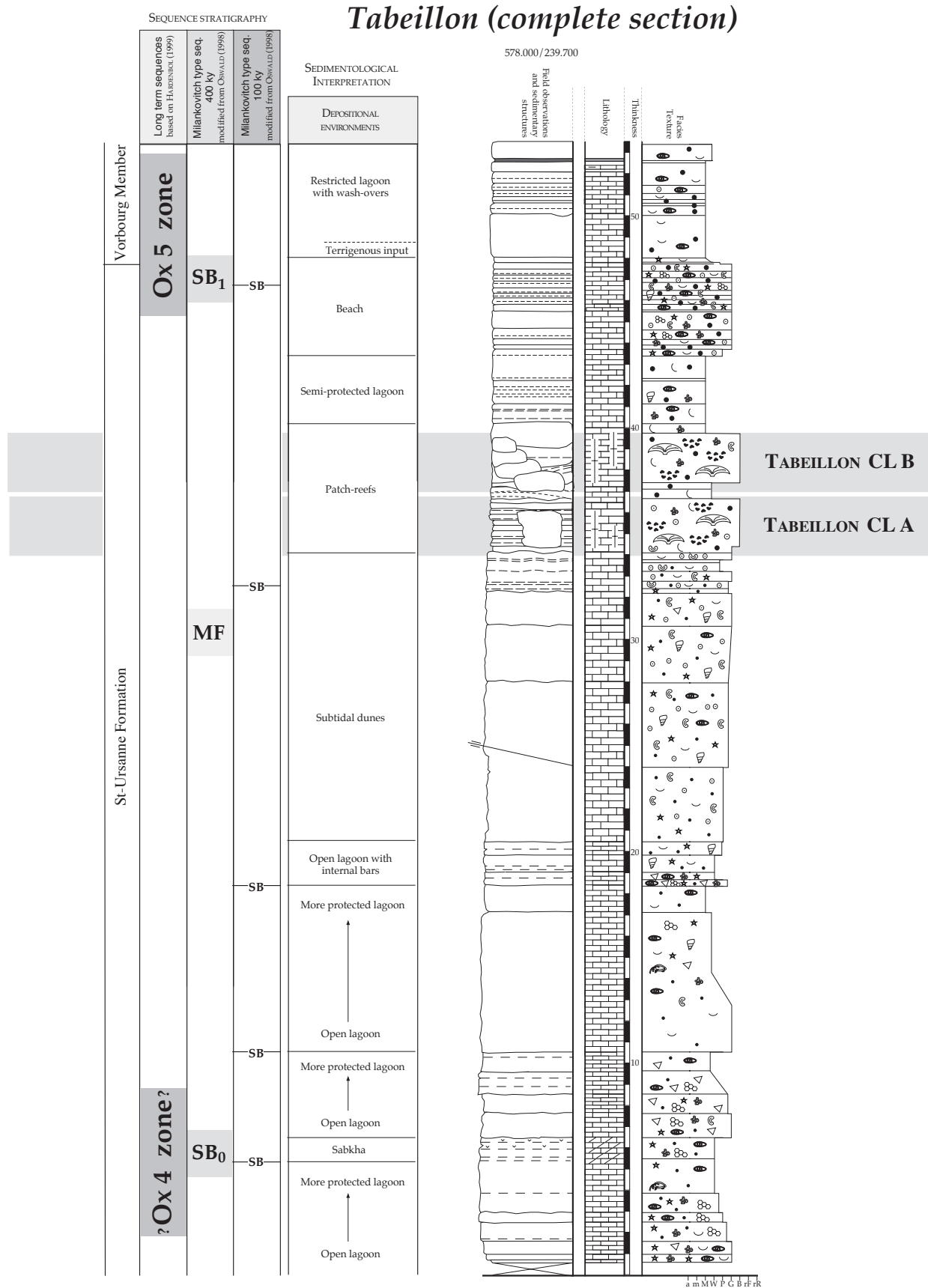


Fig. 10.26: Global section of Tabeillon with the two coral patch-reefs (modified from BÜHLER, 1997)

TABELLON CLA

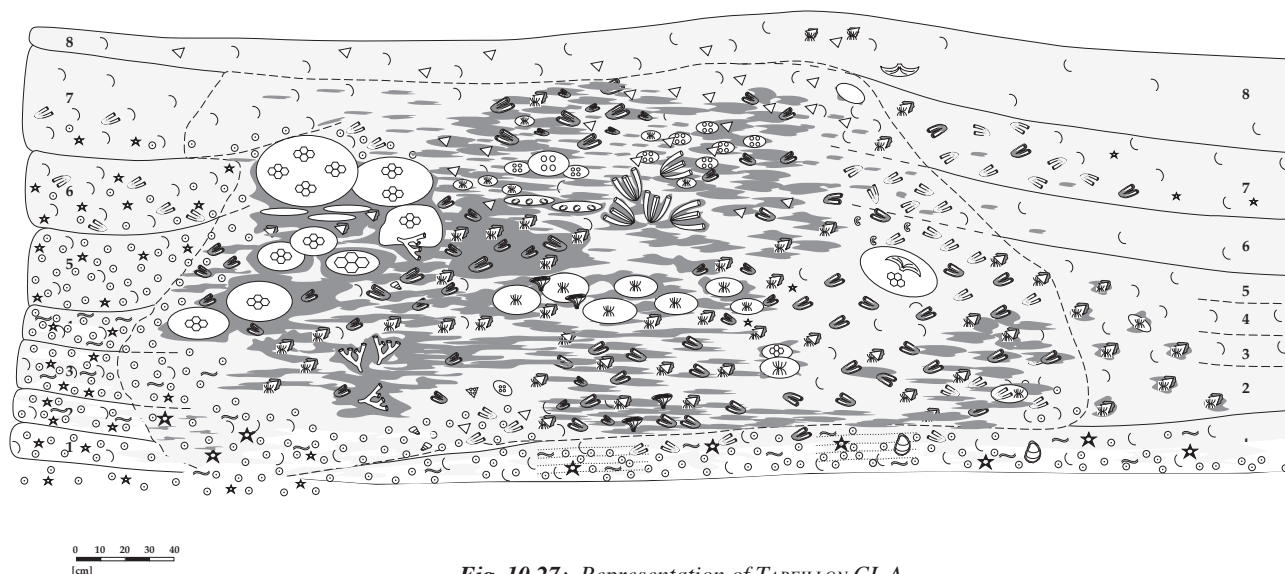


Fig. 10.27: Representation of TABELLON CLA

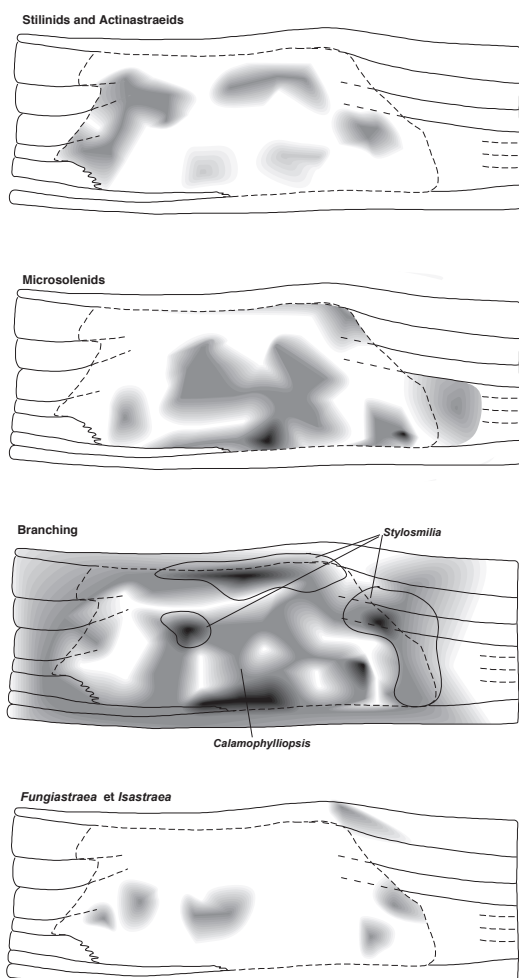


Fig. 10.29: Distribution of the main coral groups in the TABELLON CLA

Les coraux

Les formes dominantes sont les branchues phacéloïdes, représentées par le genre *Stylosmilia* et le genre *Calamophylliopsis*, accompagnées par quelques formes flabelloïdes du genre *Aplosmilia* (Fig. 10.28). La diversité globale est de 37.8 %, ce qui n'est pas extrêmement élevé. L'indice Do/Di est de 0.19 qui est comparable à celui de RAINFO CL, ce qui en fait un récif dominé mixte DI/do (voir 8.3.2). Les autres groupes présents sont les Microsolenidés et en moindre mesure les petites formes plocoides (*Stylina*, *Pseudocoenia*) et cérioïdes (*Allocoenia*) (Fig. 10.28).

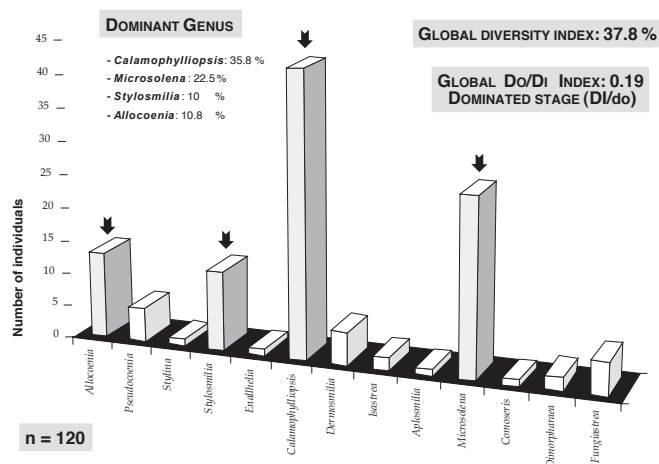


Fig. 10.28: Coral diversity of the TABELLON CLA

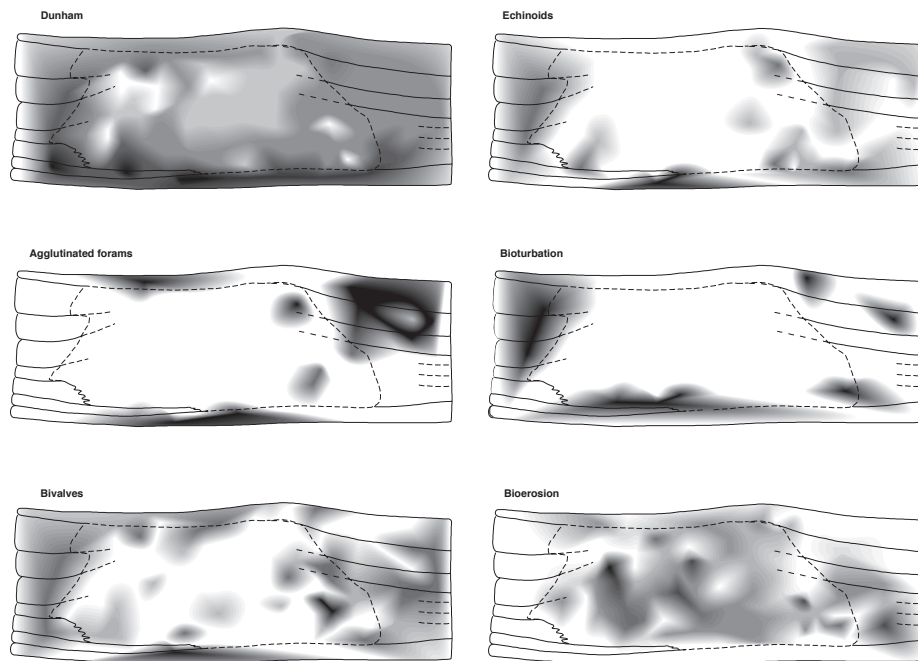


Fig. 10.30: Distribution of the main compounds of the matrix in the TABEILLON CL A
(Dunham: white= no matrix; light gray= mudstone - black=grainstone)

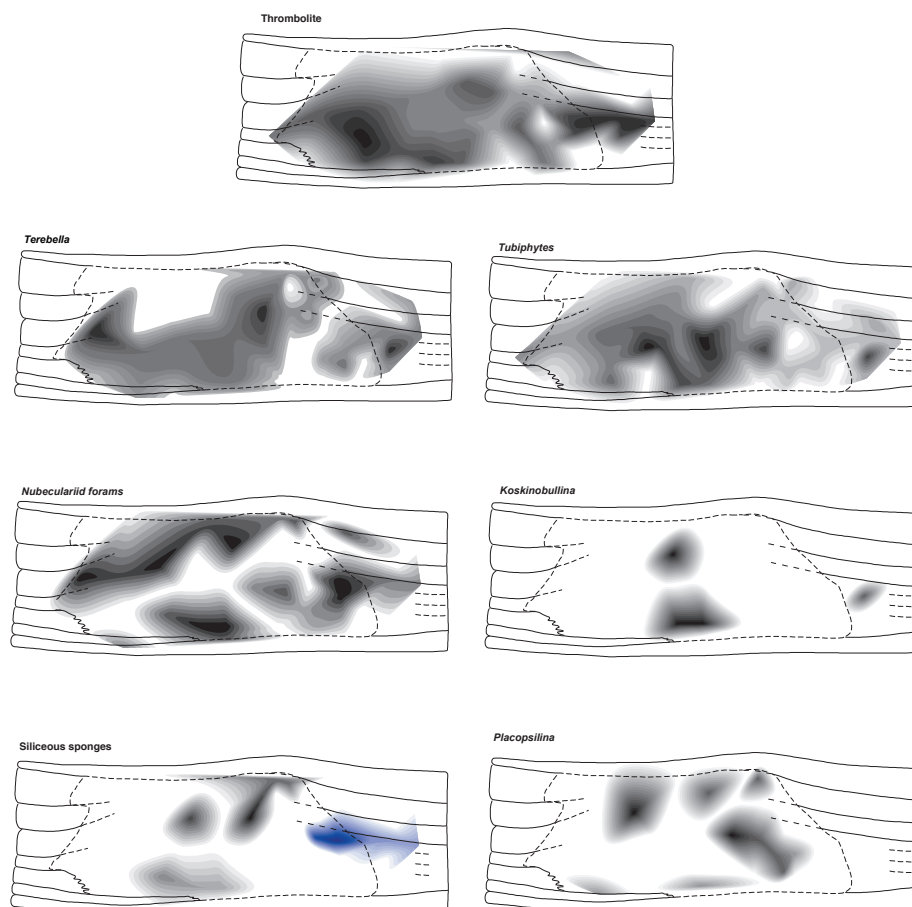


Fig. 10.31a: Mapping of distribution of the main micro-encrusts. Part 1

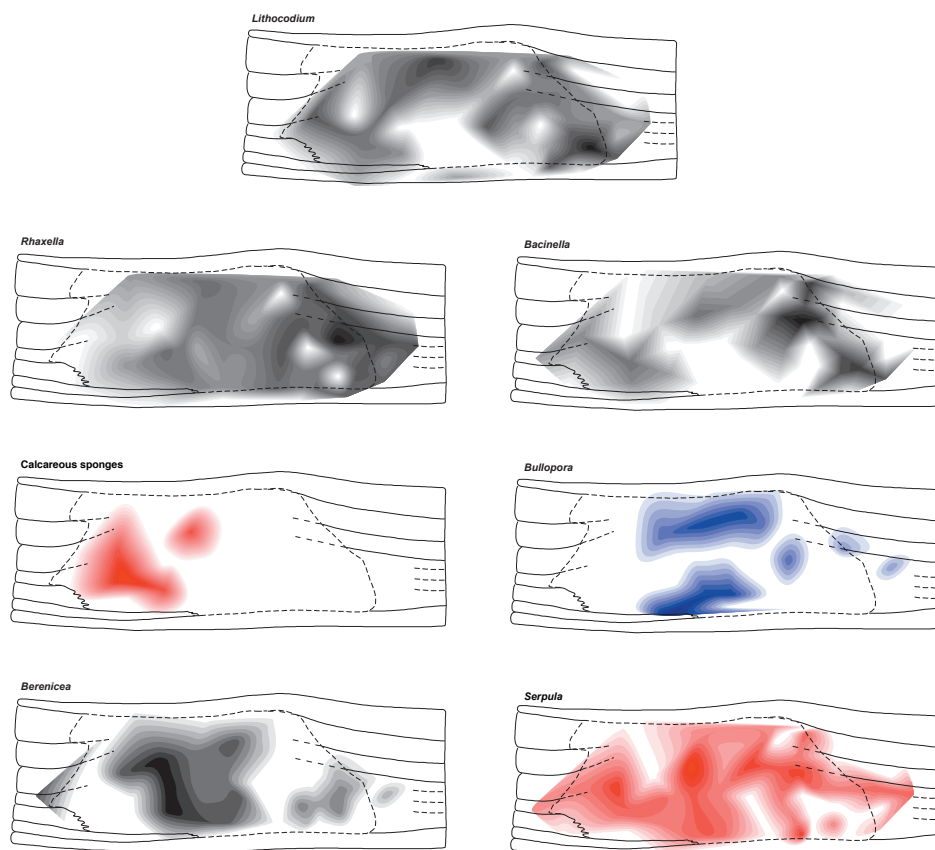


Fig. 10.31b: Distribution mapping of the main micro-encrusters. Part 2

Leur distribution (Fig. 10.29) ne se fait pas au hasard. Les formes phacéloïdes sont omniprésentes avec une prépondérance à la base et au milieu, avec une petite récurrence au centre de la construction est dans le “back patch-reef”. Les *Microsolenidés* sont surtout présents dans le premier tiers central de la construction. Ils forment le noyau de celle-ci et se retrouvent dans les premiers dépôts de “back patch-reef” vers la droite (Fig. 10.29). Les petites formes cérioïdes et plocioïdes viennent “tapisser” et surmonter le noyau de *Microsolenidés*. Ils n’apparaissent pas dans les dépôts de débris latéraux. Les *Fungiastraea* et les *Isastraea* ne sont que peu représentés.

Cette évolution tendrait à indiquer plusieurs changements dans l’environnement du récif au cours de son dépôt. Le complément d’étude de la matrice et de l’encroûtement permettra de préciser ces changements.

La matrice

L’étude de la répartition des types de texture introduit par DUNHAM (1962) permet de relier la présence de particules au type de coraux (Fig. 10.30). Les formes phacéloïdes sont le plus souvent retrouvées dans les faciès grossiers de “packstone à grainstone”. Les *Microsolenidés* ont plus d’affinité avec les faciès “wackestone”, tandis que les petites formes plocioïdes et cérioïdes ne possèdent que peu de matrice (Fig. 10.29 et 10.30).

Les éléments de la matrice présentent des répartitions particulières et indiquent des dépôts de lagon plutôt ouverts, avec une petite diminution de la faune vers le sommet, où les bivalves et les foraminifères agglutinés complexes de types *Ammobaculites* sont dominants (Fig. 10.30). On peut constater que la bioturbation est intense à la base du récif, ainsi que dans les dépôts de “fore patch-reef”. La bioérosion est très présente, mais anticorrélée avec le contenu en particules, indiquant un contrôle de la sédimentation sur cette activité.

Microbolite et micro-encroûteurs

D’un point de vue général, le récif de TABEILLON CL A possède une beaucoup plus grande quantité d’encroûtements des trend III et IV que les autres récifs situés dans la Formation de Vellerat. En particulier, la proportion de *Bacinella* et de *Lithocodium* est importante.

Si l’on regarde les distributions des différents micro-encroûteurs dans le récif (Fig. 10.31a et 10.31b) on constate qu’elles ne sont pas uniformes. Les *Tubiphytes* et les *Terebella* occupent principalement la partie centrale, plutôt basse de l’édifice récifal (Fig. 10.31a), tandis que *Bacinella* et *Lithocodium* sont absents de cette zone et colonisent les parties hautes et latérales (Fig. 10.31b). Les serpules et les *Berenicea* occupent des places mixtes entre les deux positions précédentes (Fig. 10.31b). En

comparant cette répartition à celle des grands groupes de coraux, on constate que les *Tubiphytes* et les *Terebella* occupent préférentiellement la niche des Microsolénidés, tandis que les *Lithocodium* et les *Bacinella* colonisent les zones peuplées par les Stylines et parfois les phacéloïdes. Les serpules et les *Berenicea* sont généralement présents dans les faciès branchus avec une participation chez les Stylines et un peu chez les Microsolénidés.

Les autres micro-encroûteurs marquent moins cette répartition. Cependant, les éponges calcaires, les *Bullopore* et les *Placopsilina*, qui sont observées principalement dans les faciès à Stylines, occupent plutôt le côté “fore patch-reef” pour les premières, une position plus centrale pour les deuxièmes (Fig. 10.31b) et centrale-droite pour les dernières (Fig. 10.31). Les microscières de *Rhaxella* affectionnent plutôt la partie droite du récif, du côté “back patch-reef”. Curieusement, les nubéculaires sont presque absentes des faciès à coraux phacéloïdes.

Les faciès thrombolitiques sont plus présents dans les parties centrales-basses de la construction et se retrouvent en débris remaniés dans les dépôts de “back patch-reef” (Fig. 10.31a).

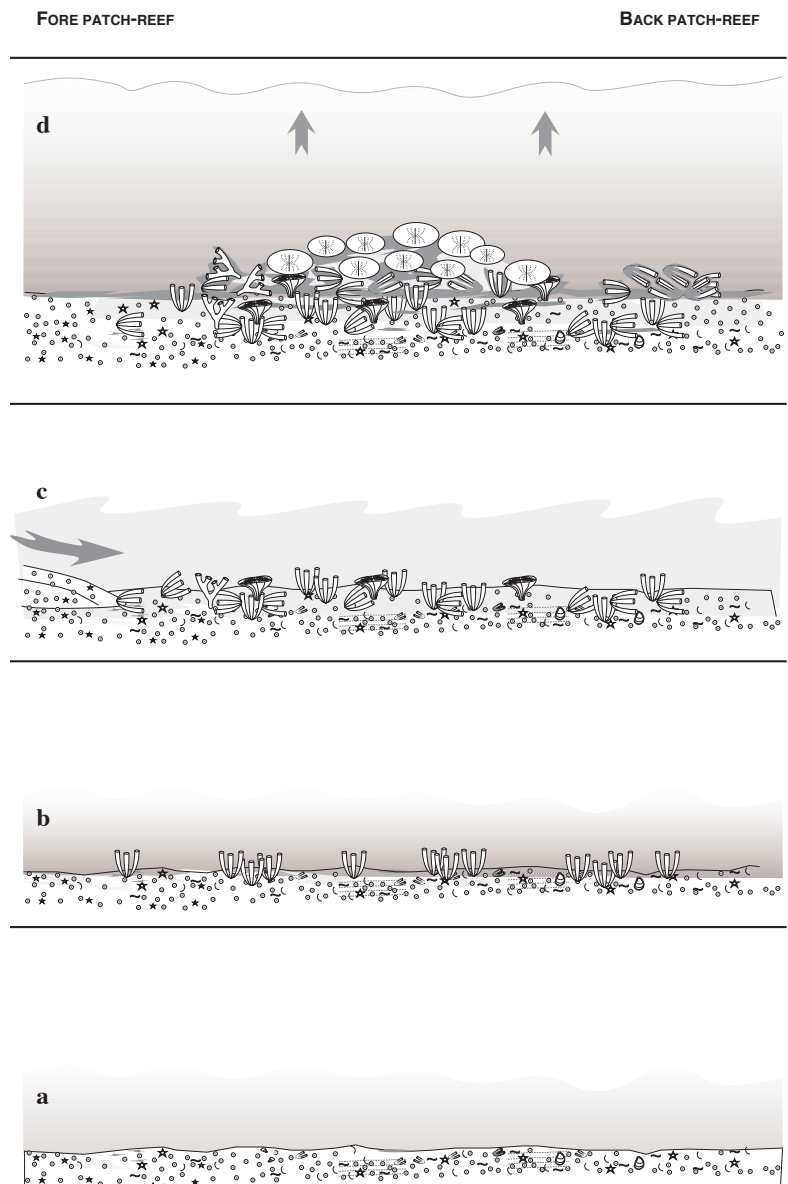


Fig. 10.32 : First part of the TABEILLON CLA history

Evolution dans le temps (Fig. 10.32 et 10.33)

Les observations effectuées plus haut dans ce chapitre permettent de présenter une hypothèse pour l'édification du récif de TABEILLON CL A (Fig. 10.32 et 10.33).

Le récif prend naissance sur une barre oolithique abandonnée (Fig. 10.32a). Le sommet de cette barre est très bioturbée et de la microbialite commence à croître entre les grains, effectuant un début de stabilisation. Des *Bullopore* se logent dans les porosités laissées entre les grains (Plate 7/14), témoins supplémentaires de la stabilisation. De plus, des structures ressemblant à des grands foraminifères (de plusieurs millimètres) agglutinant des grosses particules

(ooïdes) ont été observés dans les premiers centimètres du sédiment (Plate 12/6 et 12/7). Cette constatation indique une stabilité de la barre associée à une baisse drastique de l'énergie, et une possible action cohésive sur le sédiment de la part de ces organismes.

Une sédimentation micritique de lagon plus calme s'installe par la suite. La bioturbation intense induit un mélange produisant une hétérogénéité de distribution des faciès de packstone et de grainstone à l'intérieur du banc. On constate la présence d'huîtres pouvant indiquer un faciès peu profond. Une grande quantité de formes branchues phacéloïdes (*Calamophylliopsis*, *Aplosmilia*) colonisent alors le substrat meuble (Fig. 10.32b). Ces

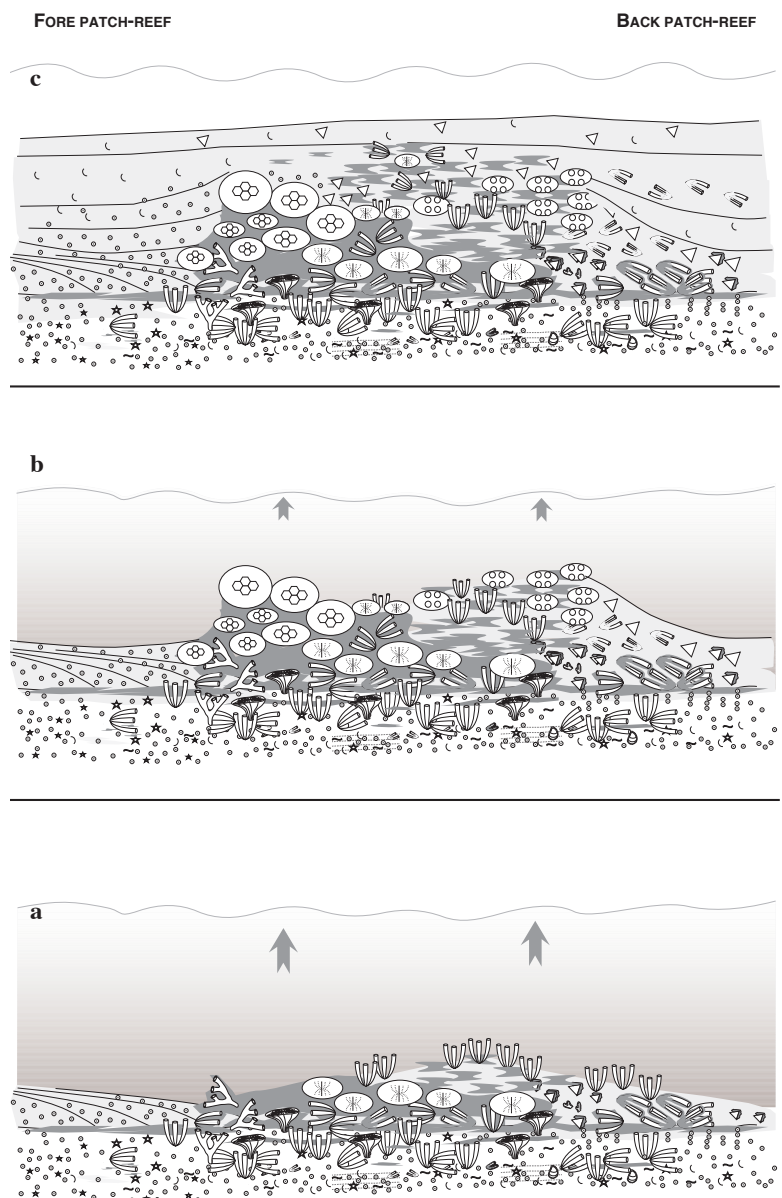


Fig. 10.33: Second part of the Tabeillon CLA history

formes branchues se retrouvent souvent en débris dans le sédiment de packstone, indiquant une reprise périodique de l'énergie, remaniant légèrement le substrat (Fig. 10.32c).

Par la suite, les conditions environnementales changent vers des faciès plus profonds, accompagnés par une baisse momentanée de sédimentation. Les débris de coraux phacéloïdes se font alors encroûter par de la microbolite et vont servir de substrat à l'installation de formes plus massives matérialisées par des *Microsolénidés* (principalement *Microsolena*) (Fig. 10.32d). Ils forment une petite structure à l'intérieur de laquelle de la thrombolite peut croître. Les *Terebella* et les *Tubiphytes*

colonisent eux aussi ce milieu. Les serpules et les bryozoaires encroûtent la surface du corail dans la zone d'encroûtement la plus divers, définie dans le récif de HAUTES-ROCHES CL A (voir chap. 12.3.2). La présence exclusive du mode hétérotrophique de la guildes des filtreurs fixés, associé à la présence d'un seul groupe de corail (*Microsolénidés*) pourraient indiquer des conditions environnementales plus difficiles avec une augmentation de turbidité, la profondeur n'étant jamais suffisante pour se retrouver sous la zone photique.

La sédimentation reprend durant un instant ce qui induit la présence de microbolite alvéolaire suivie par la reprise des morphologies phacéloïdes (Fig. 10.33a). Latéralement, le courant reprend et commence lentement à pousser des dunes contre la construction dans la zone du "fore patch-reef". Le courant entraîne le produit de la bioérosion pour former des dépôts de "back patch-reef".

Par la suite, les conditions de sédimentation et de qualité d'eau permettent l'implantation de petites formes massives céroïdes et plocoides. La colonie prend un peu de relief. Cette phase est la plus diversifiée dans le récif. Les formes phacéloïdes sont toujours présentes. Les *Bacinnella* et les *Lithocodium* sont très présents et indiquent de bonnes conditions environnementales.

Latéralement, les dépôt de "fore" et "back patch-reef" se développent. L'accommodation diminue alors sous l'action de croissance du récif et d'un début de chute du niveau marin. Ceci entraîne la progradation d'une sédimentation de lagon protégé par dessus la construction (Fig. 10.33c) et l'implantation des dernières formes phacéloïdes plus frêles (*Stylosmilia*) et la disparition progressive de la microbolite.

10.4.4 Tabeillon CL B

Les coraux

Description

Le patch-reef de TABELLON CL A (Fig. 10.27) se terminait dans des dépôts de lagon restreint pauvre en faune. Cette sédimentation se poursuit durant quelques bancs encore, pour aboutir au patch-reef de TABELLON CL B (Fig. 10.34). Celui-ci se caractérise par une grande quantité de microbolite de type dendritique (dendrolite) et par une migration des sub-constructions vers la gauche (ouest). Latéralement, des bancs de micrite, mudstone à wackestone, viennent en “onlap” sur les parties construites. L'étude se base sur 95 échantillons.

La composition en genres du patch-reef de TABELLON CL B est assez proche de celle de TABELLON CL A, à la différence que les quantités et donc les dominances varient. TABELLON CL B est caractérisée par une grande présence des *Microsolena* (37.8%) et des *Comoseris* (13.5%) (Fig. 10.35). Les coraux phacéloïdes de type *Calamophylliopsis* (12.2%) et *Stylosmilia* (8.1%) qui étaient dominants dans le premier récif, sont toujours représentés, mais en proportion plus modeste. D'autres formes phacéloïdes, comme *Enallhelia* et de possible *Thecosmilia*, viennent s'ajouter, mais en nombre très faible. Les Stylines ont presque totalement disparu, ainsi que les *Allocoenia* (Fig. 10.35). D'autres formes apparaissent, comme des formes thamnastéroïdes à septes compacts attribués au genre *Thamnasteria*.

Ces nouvelles formes font en sorte que la diversité globale augmente quelque peu pour atteindre 40.5 %

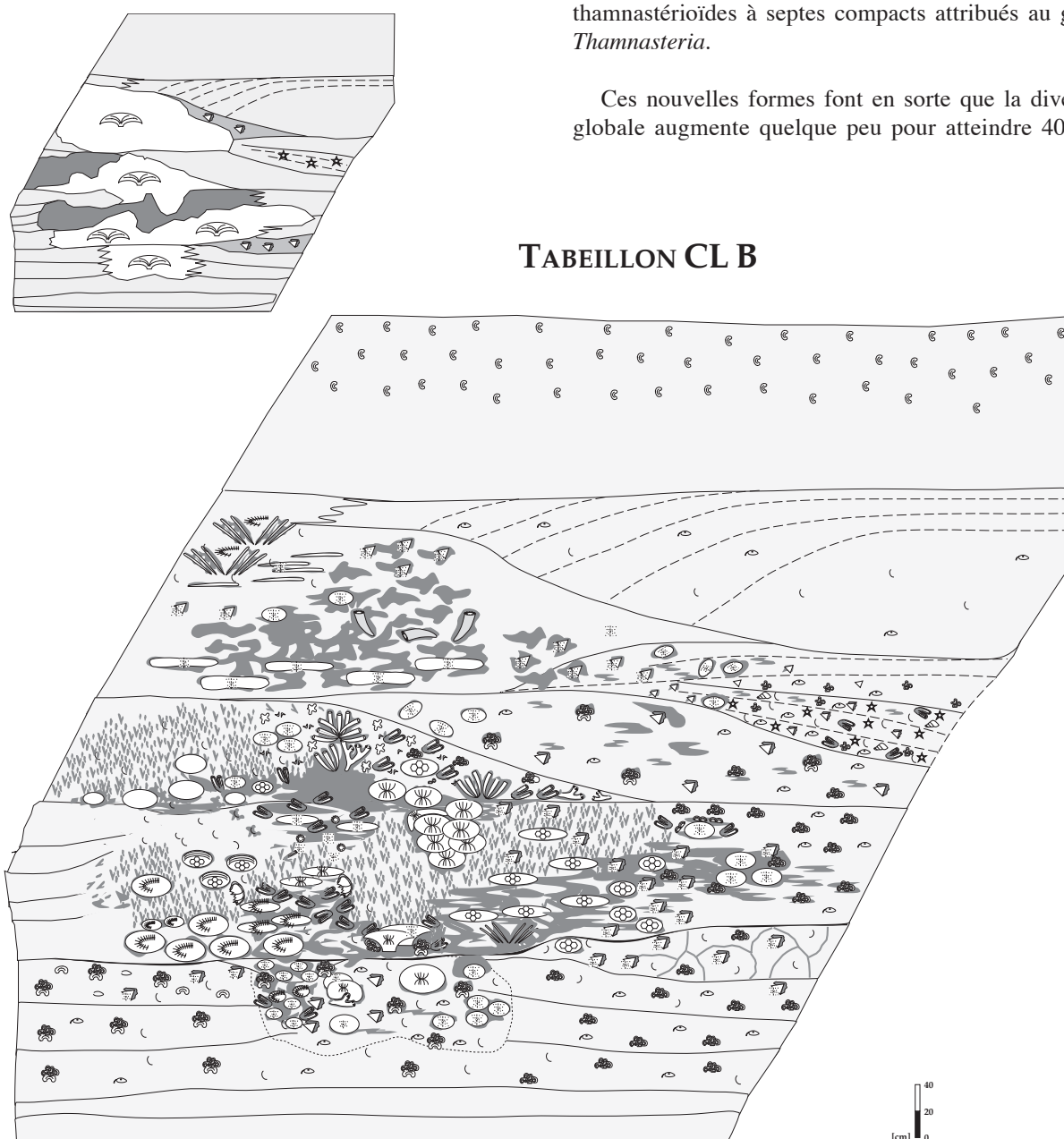


Fig. 10.34: Patch-reef of TABELLON CL B

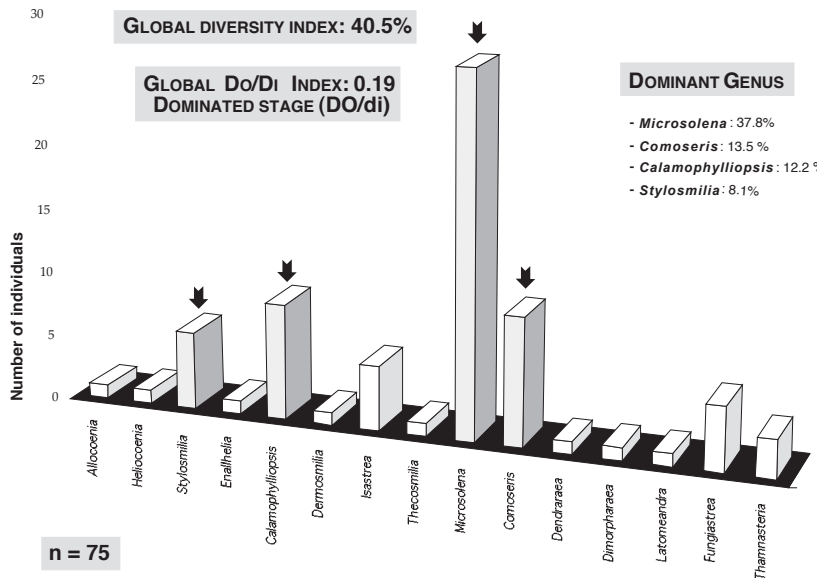


Fig. 10.35: Coral diversity of the Tabeillon CL B patch-reef

(Fig. 10.35). Toutefois, l'indice de dominance Do/Di reste inchangé à 0.19 (Fig. 10.35), plaçant la construction dans la classe "faiblement dominée" (DO/di; voir Fig. 8.3). La diversité totale de la coupe de Tabeillon est de 48.6 %, ce qui est très bon comparé aux autres coupes étudiées, à l'exception de Hautes-Roches.

La figure 10.36a montre la distribution spatiale des principaux groupes de coraux. On y observe que les *Microsolénidés* sont bien répartis. Les *Allocoenia* et les *Heliocoenia* sont anecdotiques et en position centrale. Les phacéloïdes colonisent eux aussi la partie centrale de la construction et sont presque absents dans les sous-unités récifales qui migrent sur la gauche du dessin (Fig. 10.34).

La matrice

Les formes phacéloïdes peuvent être en partie corrélées avec les niveaux plus grossiers de wackestone qui sont illustrés dans la figure 10.36b. Cette figure présente aussi la distribution des quelques autres éléments retrouvés en bioclastes dans la matrice. Comme nous montre la répartition des faciès classifiés selon DUNHAM, la coupe se situe toujours entre des faciès mudstone et wackestone. Aucun oöïde n'a été observé. Les éléments sont essentiellement des bioclastes lagunaires, peu diversifiés, et vers le sommet, des oncoïdes de quelques millimètres composés en grande partie de *Bacinella* et de *Lithocodium*. Un apport d'échinodermes limité est visible sur le flanc droit de la construction. Ces dépôts sont les plus riches en faune et peuvent représenter de possibles dépôts de wash-over, remaniés par les courants de marées. Vers le sommet de la bioconstruction, une grande progression de micrite mud- à wackestone vient en "onlap" sur le dernier

niveau construit. Ces dépôts ne présentent que quelques ostracodes et quelques débris de bivalves non reconnaissables. Ce sédiment est interprété comme une "progradation" de milieu restreint par-dessus la construction lors d'une petite chute de niveau marin, entraînant une migration du récif vers la gauche, vers des milieux plus propices.

Encroûtement dendritique

Cette construction comporte une grande quantité de microbolite (Fig. 10.37). Elle est représentée par une thrombolite très pâle, passant régulièrement à de la léiolite. Elle est souvent difficile à reconnaître macroscopiquement, mais présente, la plupart du temps, une très belle structure micropéloïdale. Elle ne se forme pas à la surface de la construction, mais se produit

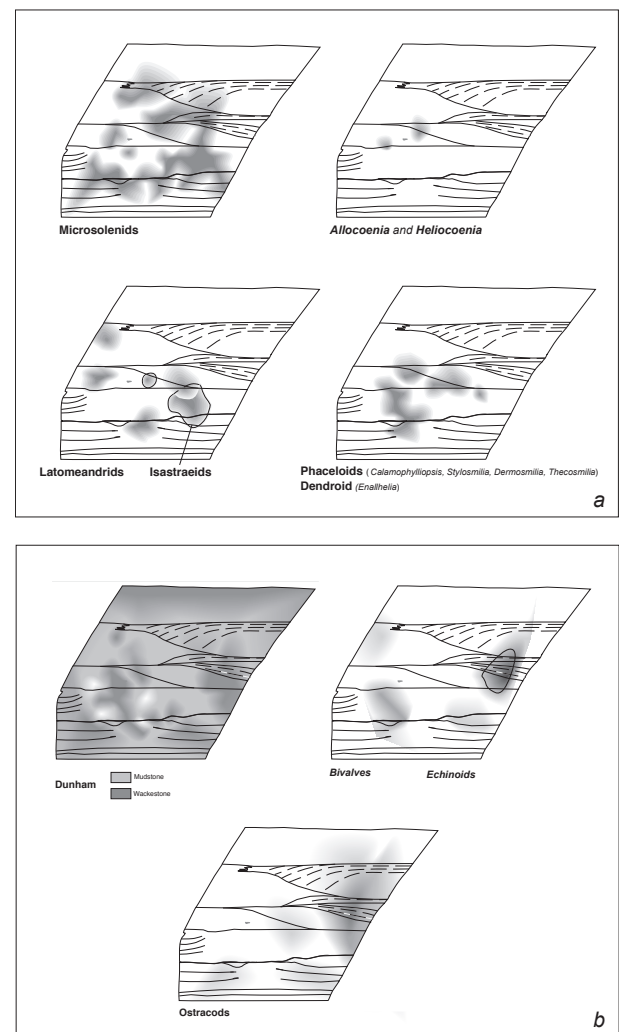


Fig. 10.36: Distribution of (a) the main coral groups and (b) selected matrix compounds in Tabeillon CL B

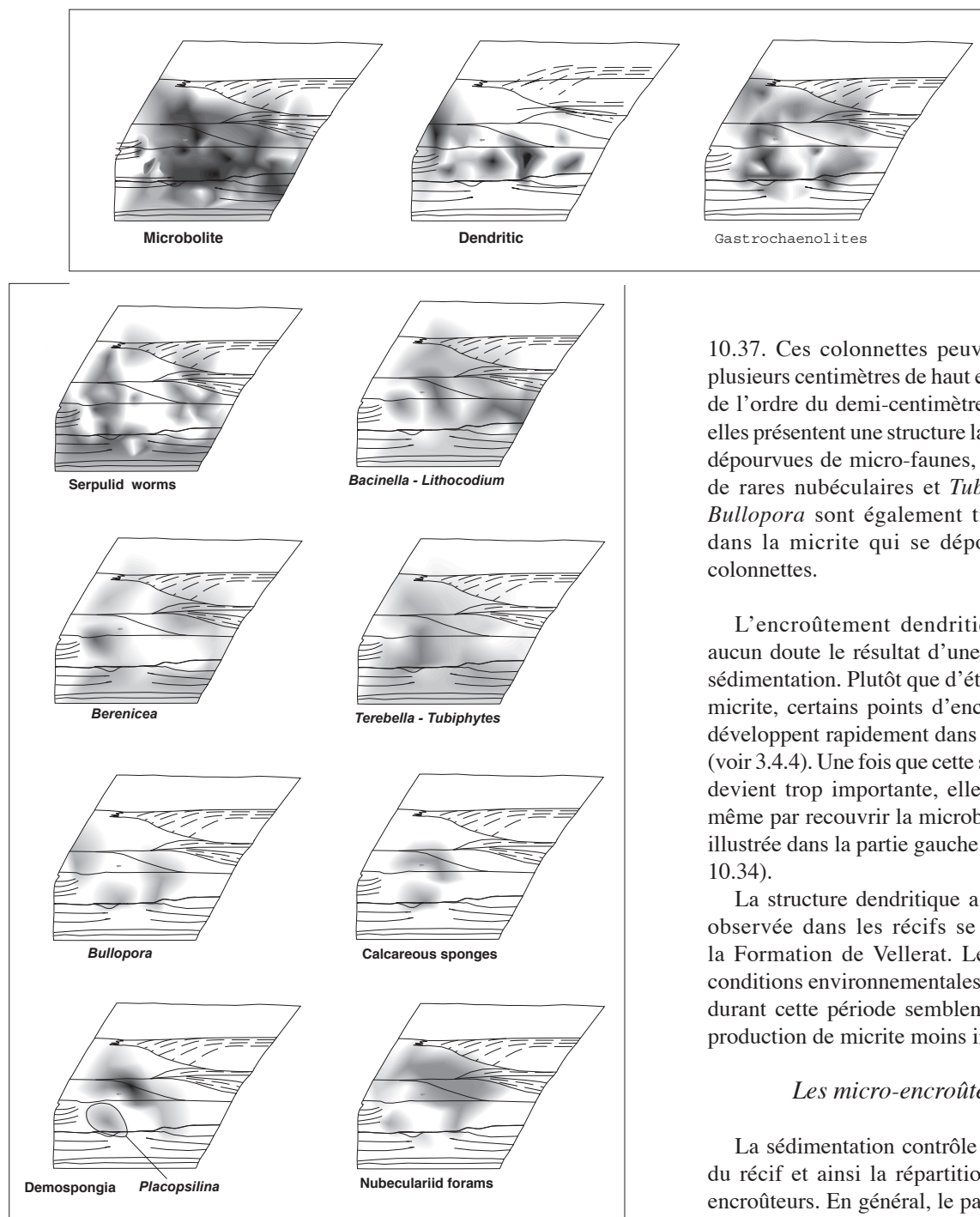


Fig. 10.37: Distribution of the main micro-encrusters in
TABELLON CL B

à l'intérieur même des parties construites plus denses, dans des environnements cryptiques protégés.

Le phénomène le plus marquant est la présence abondante d'encroûtement dendritique dans le récif. Une cartographie détaillée du récif permet de constater qu'elle s'organise en deux niveaux distincts, matérialisés dans le petit dessin du haut de la figure 10.34 et dans la figure

10.37. Ces colonnettes peuvent atteindre plusieurs centimètres de haut et un diamètre de l'ordre du demi-centimètre. En général, elles présentent une structure laminée et sont dépourvues de micro-faunes, à l'exception de rares nubéculaires et *Tubiphytes*. Des *Bullopora* sont également trouvés, mais dans la micrite qui se dépose entre les colonnettes.

L'encroûtement dendritique est sans aucun doute le résultat d'une réaction à la sédimentation. Plutôt que d'étouffer sous la micrite, certains points d'encroûtement se développent rapidement dans l'axe vertical (voir 3.4.4). Une fois que cette sédimentation devient trop importante, elle finit tout de même par recouvrir la microbolite, comme illustrée dans la partie gauche du récif (Fig. 10.34).

La structure dendritique a été rarement observée dans les récifs se situant dans la Formation de Vellerat. Les mauvaises conditions environnementales qui sévissent durant cette période semblent induire une production de micrite moins importante.

Les micro-encroûteurs

La sédimentation contrôle la croissance du récif et ainsi la répartition des micro-encroûteurs. En général, le patch-reef n'est pas très riche en micro-encroûteurs. Les plus présents sont les *Lithocodium* et les *Bacinella* qui s'accommodent parfaitement aux bonnes conditions du milieu (Fig. 10.37). Les *Terebella* et les *Tubiphytes* se cantonnent à l'intérieur des constructions plus denses, où ils trouvent les environnements protégés nécessaires à leur développement. Les serpules se retrouvent en grand nombre dans la micrite et constituent, à la base de la coupe, l'unique présence de bioclastes. Leur quantité diminue vers le sommet de la coupe, jusqu'à devenir nulle (Fig. 10.37).

Les filtreurs que sont les *Berenicea*, les pharétrones et les démosponges (avec les *Rhaxella*) ne supportent pas des taux de sédimentations trop élevés. Ceci peut expliquer leur absence dans les faciès à dendrolite ainsi que dans le haut de la coupe constituée de grands bancs de micrite. Leur présence est concentrée dans les parties construites, résultant d'une diminution ou même d'un arrêt momentané de la sédimentation (Fig. 10.37).

Evolution dans le temps

Tous les paramètres discutés plus haut permettent de proposer une histoire de mise en place de la bioconstruction dans le temps (Fig. 10.38).

Après le dépôt de TABELLON CL A, un lagon relativement restreint s'installe. Une grande quantité de micrite est produite dans cet environnement peu profond (Fig. 10.38a). Une montée du niveau marin supposée permet une diminution de la sédimentation. Un premier niveau construit s'installe dans la micrite, composé de *Fungiastraea*, de *Calamophylliopsis* et de *Microsolena* (Fig. 10.38b). Il s'agit plutôt d'une sorte de prairie réduite, car il n'y a pas de vrais framestones. Le courant remanie les éléments bioérodés pour former le dépôt biseauté sur la droite du récif (Fig. 10.38c). Par la suite, la sédimentation s'arrête presque totalement, car le substrat est colonisé latéralement sur une grande surface (Fig. 10.38d). Les coraux sont principalement constitués de *Comoseris* et de *Microsolena*, avec quelques *Isastraea* sur la droite. Une grande quantité de microbolite est produite dans le récif. Les filtreurs sont présents ainsi que les micro-encroûteurs interprétés comme dépendants de la lumière (*Bacinella-Lithocodium*).

Puis, la sédimentation semble reprendre peu à peu, entraînant le dépôt d'encroûtements dendritiques denses et plus marqués par la suite (Fig. 10.38e). Parallèlement, des bancs de micrite se déposent et finissent par recouvrir les encroûtements dendritiques sur la gauche. La sédimentation diminue à nouveau, progressivement cette fois, donnant une morphologie en entonnoir au niveau construit suivant (Fig. 10.38f), avec une installation progressive des coraux. Il est aussi possible que les coraux aient colonisés une morphologie irrégulière, héritée des encroûtements dendritiques sous-jacentes. Cette construction est moins riche en *Microsolénidés*. Elle est constituée de *Fungiastraea*, de quelques *Heliocoenia* et *Allocoenia*

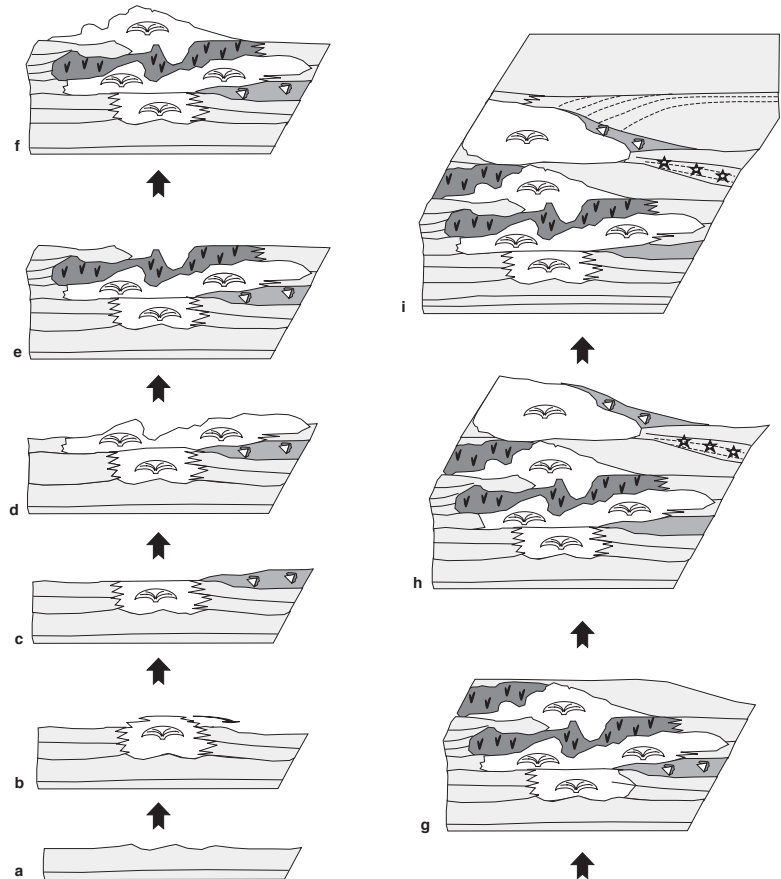


Fig. 10.38: Evolution through time of the different parts of the TABELLON CL B patch-reef

(très rares), d'*Isastraea* et de formes phacéloïdes. Ces dernières deviennent plus importantes vers le haut. La composition en micro-encroûteurs est la plus élevée du récif, représentée principalement par *Lithocodium* et *Bacinella*. Les éponges calcaires sont bien développées à la surface du corail et les siliceuses à l'intérieur de la thrombolite remplissant l'espace entre les coraux.

Une reprise de la sédimentation a pour effet le développement préférentiel des formes phacéloïdes sur le sommet de la construction. Sur le côté gauche, la réaction à la sédimentation s'effectue par création d'encroûtements dendritiques (Fig. 10.38g). Latéralement, on assiste à la progradation de sédiments de wackestone à débris d'encroûtements remaniés et d'oncoïdes à serpules encroûtés. Ce banc sigmoïdal est lui-même surmonté d'un dépôt lité plus grossier à débris d'échinodermes, provenant de la migration d'une petite barre à éléments plus ouverts. Il faut noter que les échinodermes sont absents des constructions elles-mêmes.

Une accalmie dans cette migration de sédiment permet l'établissement de la dernière colonie de coraux visible dans cette coupe. Elle est construite presque uniquement

de *Microsolenidés* et de quelques *Latoméandridés*. La quantité de microbolite est importante. Quelques solitaires et des structures lamellaires en “éventail” sont observés. Les morphologies plates indiquent une sédimentation très faible. On peut imaginer qu’un certain relief a pu se former, avec latéralement des dépôts de rubble (Fig. 10.38h). Les mêmes types de micro-encroûteurs décrits dans les autres constructions sont observés, à l’exception des éponges calcaires et siliceuses (Fig. 10.37).

Finalement, la progradation de sédiment observée déjà plus bas dans la construction se réactive, mais cette fois avec du sédiment de faciès restreint, très micritique de mudstone à wackestone. Cet apport de micrite recouvre le rubble et le flanc droit de la colonie, forçant la migration de celle-ci vers la gauche. Une sédimentation restreinte de micrite presque stérile se met en place par la suite, avec une apparition progressive d’oncoïdes à *Bacinella-Lithocodium*. La migration des colonies ne peut plus être suivie par la suite faute d’affleurement. La coupe évolue ensuite vers des faciès de lagons plus restreints et finalement vers un empilement de faciès de plage (Fig. 10.26).

10.4.5 Petite synthèse sur la coupe de Tabeillon

Ce qu’il faut retenir de l’étude du premier patch-reef (TABELLON CL A) dans la Formation de St-Ursanne, c’est qu’il comporte une grande quantité de microbolite malgré un faciès à première vue “propre”. Son étude détaillée ainsi que celle des coraux permettent de mettre en évidence des environnements de dépôts divers pour les différentes parties du récifs. Les observations effectuées sur les distributions des *Terebella-Tubiphytes* et des *Bacinella-Lithocodium* sont comparables à celles effectuées pour HAUTES-ROCHES CL A, et ceci bien que les conditions environnementales régionales au niveau de la Formation de St-Ursanne soient plus favorables, car dépourvues de siliciclastiques. L’absence dans les faciès à *Microsolenidés* de micro-encroûteurs interprétés comme possédant un mode de vie dépendant de la lumière, indique bien que les conditions du milieu n’étaient pas favorables. Durant

la phase diversifiée à Stylines, la zonation d’encroûtements observée à HAUTES-ROCHES CL A est présente (voir 9.3.4), avec une première zone riche en phototrophes, indiquent une croissance de récif dans un lagon oxygéné et clair (voir 12.3.2). La disparition momentanée de la construction est sans doute la conséquence indirecte d’une chute du niveau marin.

Le second patch-reef (TABELLON CL B) est principalement contrôlé par la sédimentation et en particulier par des migrations latérales de grands corps de micrite lagunaire pauvres en faune. Ces phénomènes entraînent une migration des colonies dans la même direction. Il faut noter que pour les deux patch-reefs étudiés, les zones interprétées comme plus restreintes se trouvent à l’Est de la coupe (en raisonnant en deux dimensions; des courants obliques par rapport au plan de la construction pouvant être envisagés). La progradation de sédiment de lagon protégé sur des faciès récifaux indique une baisse du niveau marin. Une combinaison de ce niveau marin avec les courants circulant dans ces lagons, contrôle la sédimentation dans un climat favorable à la production carbonatée.

Les Stylines sont presque totalement absentes du deuxième récif. Ces petites formes plocoides sont sans doute perturbées par la sédimentation importante. De plus, la production d’encroûtements dendritiques sous-entend des conditions environnementales qui ne sont pas toujours optimales.

Une partie de la micrite (voir chap. 7.2.4) peut se former dans un lagon plus profond et ouvert. Cependant, l’absence dans la micrite de la faune typique que l’on trouve dans ces lagons (échinodermes, bivalves, et autres foraminifères) ne plaide pas pour une formation importante provenant de ces milieux. La micritisation de ces bioclastes peut être invoquée, mais il impliquerait une destruction totale des formes originelles. La micrite par son transport latéral, contrôle en grande partie la croissance des récifs de corail dans la Formation de St-Ursanne. Les variations du niveau marin régissent la migration de sédiment et le déplacement des zones de production.

10.5 MOUTIER

10.5.1 La coupe générale

Le récif de HAUTES-ROCHES CL A fournit une évolution particulière avec une alternance de niveaux à dominance microbolitique et à dominance corallienne. Ces niveaux constitués presque uniquement de microbolite ont été interprétés comme étant le résultat de crises environnementales. Il est intéressant de regarder si ces crises ont une répartition géographique importante et si elles peuvent être retrouvées latéralement. Les coupes suffisamment proches possédant des niveaux récifaux comparables ne sont pas fréquentes. La coupe du forage de Moutier à 5 km de Hautes-Roches (Fig. 10.39) a été levée et PITTET (1996). DUPRAZ (1994) l'a déjà échantillonnée en détail, sans étudier les faciès récifaux s'y trouvant. Ce matériel a donc été analysé en détail dans ce travail, complété par les lames minces de PITTET (1996). Le total produit près de 90 échantillons (dont certains morceaux de carottes peuvent atteindre entre 40 et 60 cm) sur le récif étudié.

L'étude de faciès récifaux en carottes de forage n'a pas de sens à première vue. La diversité des macrofaunes n'est pas représentative. Cependant, les faciès (Microbolite, Framestone...) du récif de HAUTES-ROCHES CL A montrent une organisation plus ou moins stratifiée. Il est ainsi intéressant d'observer si dans un forage ponctuel, on retrouve les mêmes évolutions verticales dans la microbolite et dans les micro-encroûteurs.

Evolution sédimentaire en comparaison avec HAUTES-ROCHES CL A

La coupe générale est détaillée dans PITTET (1996) et plus largement dans DUPRAZ (1994). Une brève introduction va être présentée ici.

Ce forage a été effectué dans l'étude préliminaire à la construction de l'autoroute Transjuranne. Il se trouve à mi-distance entre le point 935 et 1089, sur la carte 1: 50'000 Delémont, sur un petit chemin non signalé qui quitte la route menant à la Montagne de Moutier. Un autre forage, Graiterie 2, a été effectué dans le secteur, touchant surtout des formations inférieures à celles étudiées dans ce travail. La description est fournie par DUPRAZ (1994). La coupe levée par PITTET (1996) couvre le Membre à Natica jusqu'au faciès du Hauptmumienbank (Fig. 10.39a et 10.39b).

Après un dépôt gréseux bioturbé à débris charbonneux, une ouverture du système entraîne la formation de barres (entre 2.5m et 4.5 m; Fig. 10.39a). Une première petite colonie de coraux s'installe, avec passablement de microbolite. Elle correspond en corrélation latérale aux dépôts de Microsolenidés dans les marnes de HAUTES-

ROCHES CL A (Fig. 9.1a). Par la suite, des conditions d'estran, proches de l'émersion s'installent (à 5 m). Une deuxième construction se développe ensuite, montrant des alternances de domination de microbolite et de coraux. Ce dépôt correspond au premier récif de HAUTES-ROCHES CL A avant l'événement oolithique. La fin de ce deuxième niveau (à 19.8 m) est plus discret qu'à Hautes-Roches, car il n'y a pas de migration de dune oolithique par-dessus la construction. Un petit niveau microbolitique et une limite de banc plus nette indiquent le passage au troisième niveau construit. Celui-ci est mis en parallèle à Hautes-Roches avec l'installation sur les rubbles d'une dernière colonie de coraux. Un dernier niveau plus riche en thrombolite mène au changement drastique d'environnement de dépôt vers une sédimentation gréseuse à débris de charbon. Ce changement est visible aussi bien à HAUTES-ROCHES CL A qu'à MOUTIER CL A.

Par la suite le système s'ouvre à l'énergie avec des dépôts de barres suivis par des lagons plus ou moins ouverts (jusqu'à env. 45 m). Les faciès globalement restreints indiquent une chute du niveau marin général vers le début de la partie marneuse du Membre à Natica (Fig. 10.39b). C'est ici qu'a été placée une limite de séquence régionale (Ox 6) définie par corrélation latérale (Chap. 11). Une transgression s'opère au début des Couches de Steinibach. Une dernière colonie de coraux se place entre des barres.

10.5.2 Comparaison entre Moutier CL A et Hautes-Roches CL A

Microbolite et niveaux coralliens

La figure 10.40 nous montre la corrélation des deux niveaux récifaux. Les limites de séquence de petit ordre (100 ka) ont été établies indépendamment de ce travail par PITTET (1996). Elles sont représentées par des lignes pour pouvoir mieux visualiser le découpage des récifs. Cependant, l'absence de limites de bancs nettes séparant les faciès pousse à parler plutôt de zone de limites de séquence (voir Chap. 11).

Les niveaux microbolitiques, assimilés comme la représentation de crises environnementales se corrélient plutôt bien entre les deux coupes. Il semblerait que les mêmes évolutions s'enregistrent dans les deux coupes. L'épisode de haute énergie intervenant dans le haut de HAUTES-ROCHES CL A n'apparaît pas à Moutier, indiquant un processus plus local. L'apport de marnes au début de HAUTES-ROCHES CL A n'est pas observé à Moutier. Cela peut s'expliquer par la position plus proximale de Hautes-Roches par rapport aux apports terrigènes, les siliciclastiques étant piégés dans des lagons très peu profonds. Il n'empêche que les conditions du premier niveau de coraux à Moutier sont défavorables à un développement important d'encroûtements. Des conditions

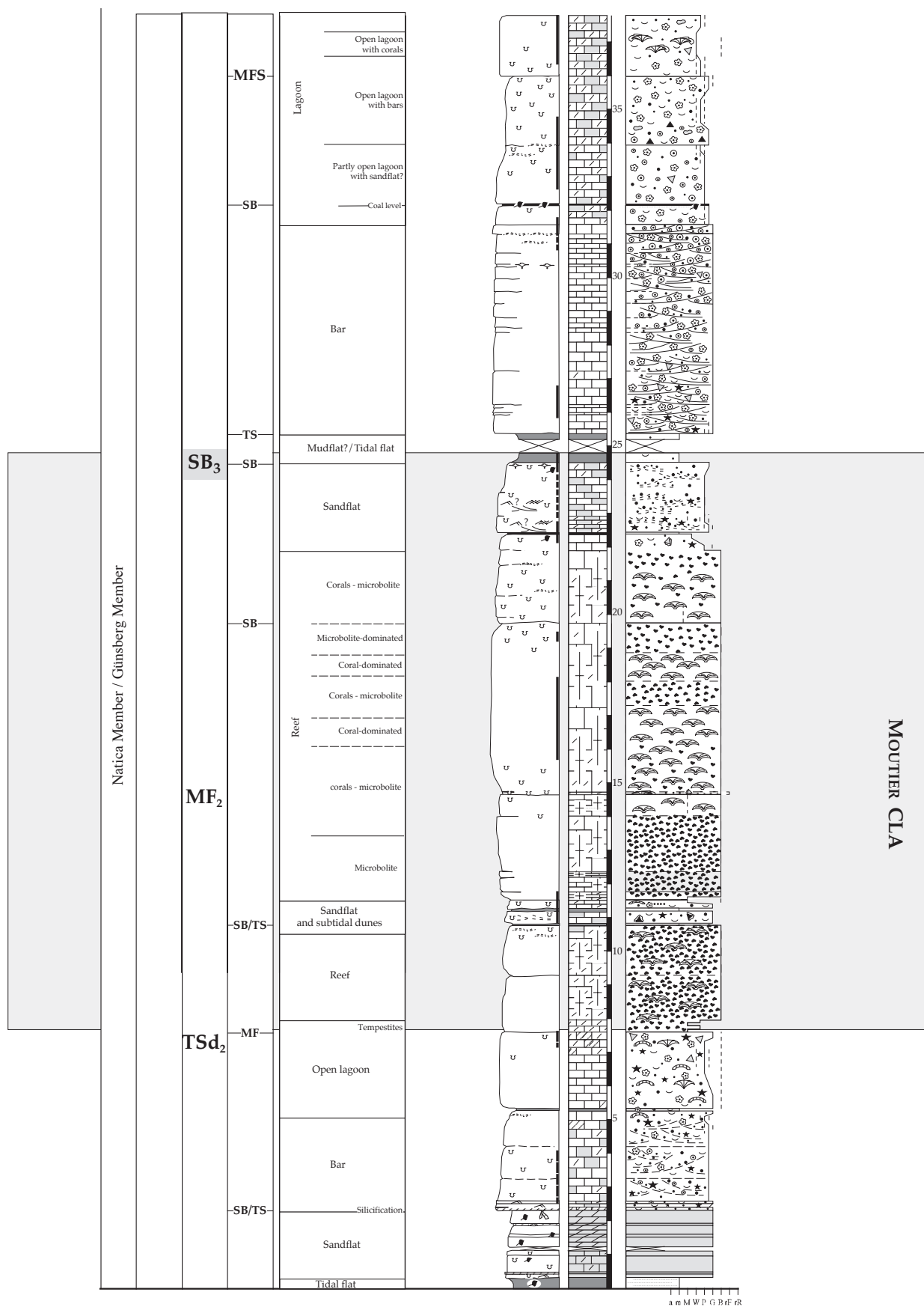


Fig. 10.39a: First part of the Moutier borehole section (Graiter 1) (modified from PITTET, 1996)

Moutier (Borehole)

594.400/234.500

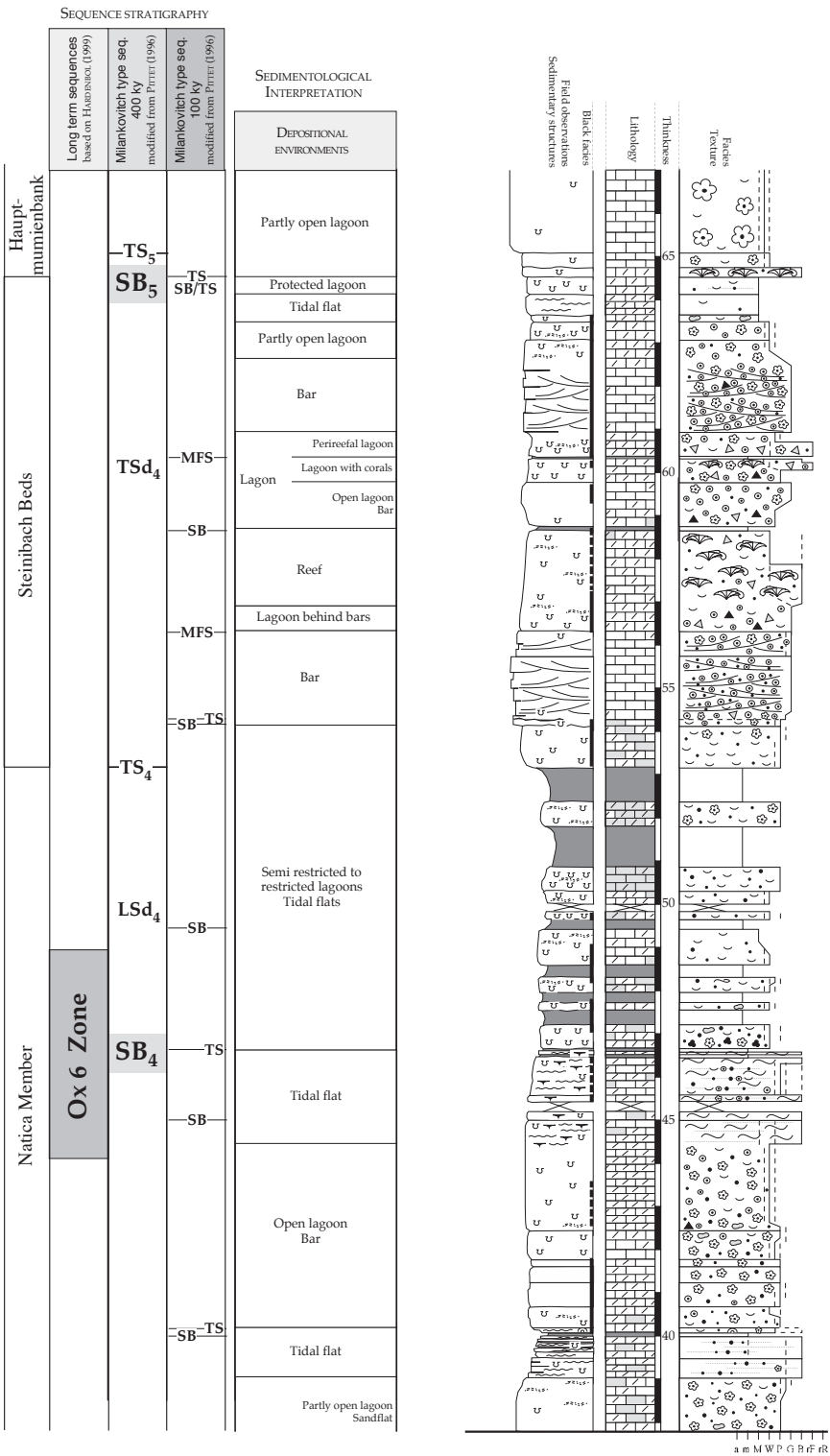


Fig. 10.39b: Second part of the Moutier borehole section (Graitery 1) (modified from PITTET, 1996)

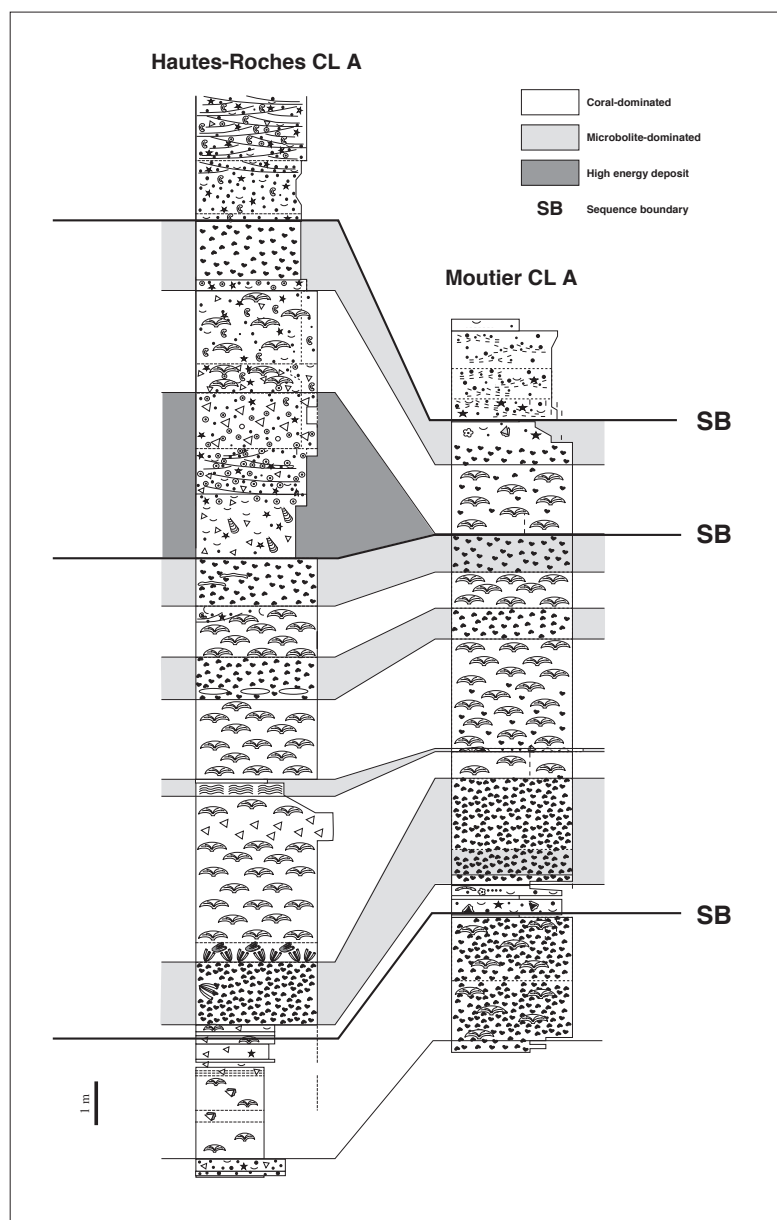


Fig.10.40: Comparison between the HAUTES-ROCHES CL A and the MOUTIER CL A evolution

dysoxiques peuvent ainsi intervenir dans les deux coupes avec ou sans argiles. Le passage au faciès gréseux, au sommet des deux dessins (Fig. 10.40), peut-être corrélés sur plusieurs coupes (PITTET, 1996) et indique un changement régional.

Micro-encroûteurs

Un pas supplémentaire est proposé dans la figure 10.41 avec la comparaison des trends d'évolution des micro-encroûteurs.

Les deux coupes ont été corrélées par la stratigraphie séquentielle, indépendamment des trends des micro-encroûteurs et de la microbolite. Les limites de séquence (SB) ont été placées sur les graphiques de la figure 10.41. Bien que le pas de calcul de la moyenne mobile soient différents entre les deux coupes (5 pour HAUTES-ROCHES CL A et 3 pour MOUTIER CL), elles peuvent ainsi être calibrée.

Les flèches, sur la figure 10.41, indiquent les pics les plus importants dans chaque coupe. Sans détailler tous les graphiques, une correspondance acceptable peut être observée entre les deux coupes. Il a déjà été démontré précédemment que les niveaux de microbolite peuvent raisonnablement être corrélés, ce qui est confirmé dans la figure 10.41a. Les organismes des trends III et IV ont souvent la même évolution globale, comme les *Bacinella*, les éponges calcaires, les algues rouges et les *Placopsilina* (Fig. 10.41b). Ce même trend est suivi par les encroûtements colonnaires (Fig. 10.41b). Les organismes des trends I et II présentent une bonne correspondance de pics en prenant en compte le fait que la présence de marnes à la base de HAUTES-ROCHES CL A est à l'origine du trend négatif des serpules (Fig. 10.41a). Le quartz présente une évolution comparable d'une coupe à l'autre. Bien qu'il soit tributaire des courants locaux, les grands flux semblent donc corrélables. Le décalage des derniers dans la coupe de HAUTES-ROCHES CL A est dû à l'épisode de barres oolithiques entre les deux sous-constructions.

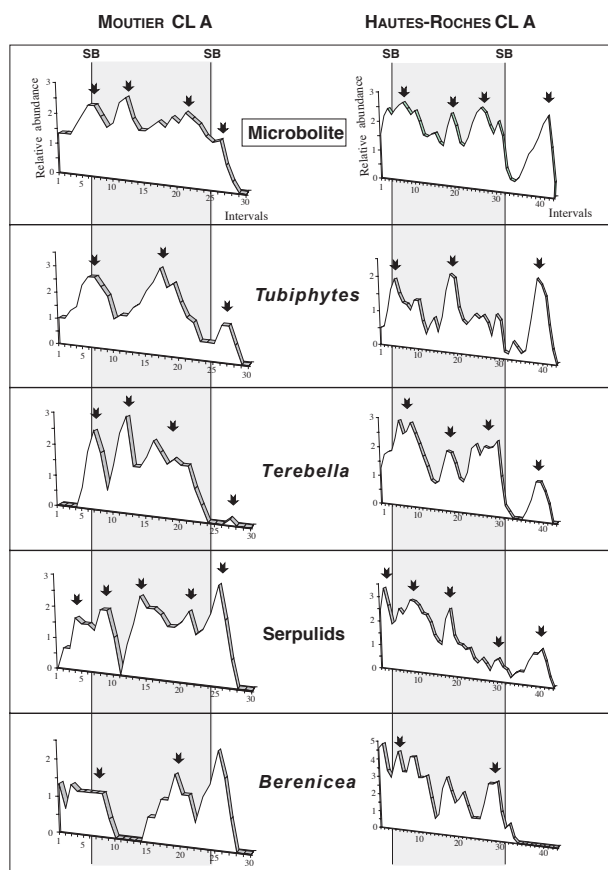


Fig. 10.41a: Comparison between the micro-encruster composition of HAUTES-ROCHES CL A and MOUTIER CL A. First part. Intervals represent the steps (every 3 samples) of a 6-samples moving average

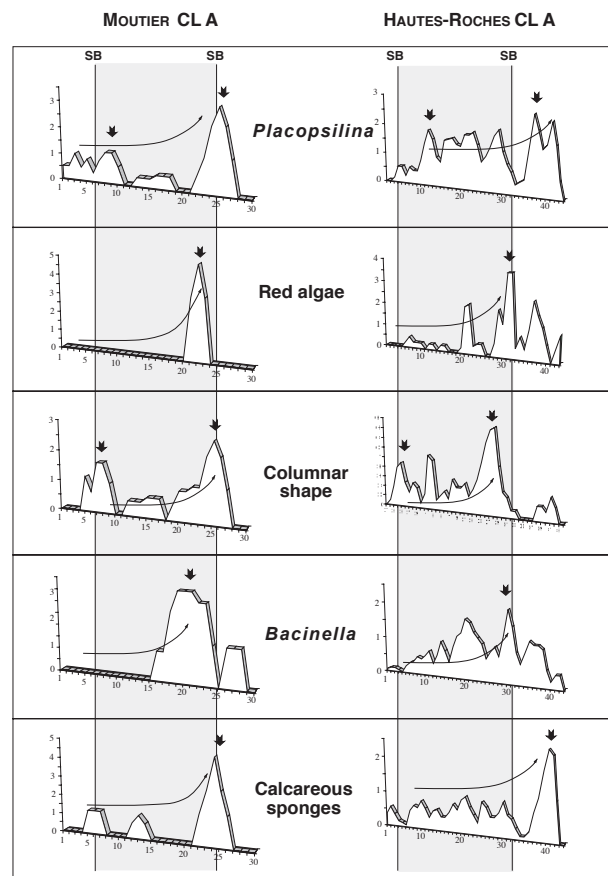
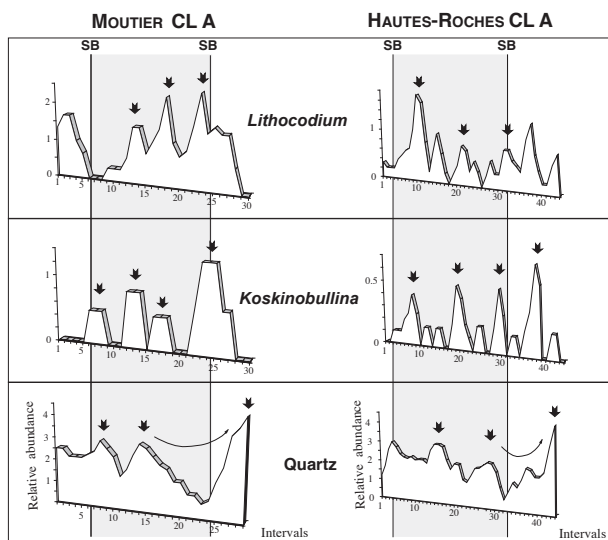


Fig. 10.41b: Comparison between the micro-encruster composition of HAUTES-ROCHES CL A and MOUTIER CL A. Second part.



10.41c: Comparison between the micro-encruster composition of HAUTES-ROCHES CL A and MOUTIER CL A. Third part. Fig.

Petite synthèse

Les corrélations, à une telle résolution, sont soumises à réserve et les conclusions que l'on peut en tirer doivent être raisonnables. Cependant, la corrélation basée sur un découpage séquentiel indépendant, car le récif n'avait pas été étudié en détail, permet d'établir des parallèles intéressants dans le contenu en microbolite et dans l'évolution des micro-encroûteurs. On ne peut certainement pas corréler pics à pics toutes les constructions des lagons environnants. Toutefois, il peut être constaté que les environnements de dépôts responsables de l'enregistrement de Hautes-Roches et de Moutier se retrouvent dans des lagons voisins. Ceci donne une image plus régionale aux modèles de dépôts qui vont être développés dans le chapitre 12. De plus, ils confirment le travail de corrélation séquentielle, basé sur les travaux de PITTET (1996), utilisé dans le chapitre 11.

10.6 LA COUPE DE SAVAGNIÈRES

10.6.1 Description

La coupe de Savagnières (Fig. 1.1), levée par PITTET (1996), offre un bon équivalent latéral à la coupe de Hautes-Roches et à celle de Moutier. Elle présente à sa base une succession de bancs riches en oncoïdes. Les lames minces de Bernard Pittet ont été reprises, complétées par un rééchantillonnage partiel des bancs. En tout, une quarantaine d'échantillons ont été étudiés.

La coupe (Fig. 10.42) se situe entre les Bugnenets et Les Pontins, sur le Chasseral, le long de la route menant à St-Imier. Elle débute quelques dizaines de mètres après la croisée avec la route montant au Chasseral.

L'étude lithologique ne permet pas précisément d'attribuer les différents faciès à des formations déjà connues (PITTET, 1996), ce qui rend la corrélation plus hasardeuse avec les autres coupes. Cependant, les évolutions des milieux de dépôts autorisent une interprétation séquentielle comparable (Fig. 10.42; Chap. 11).

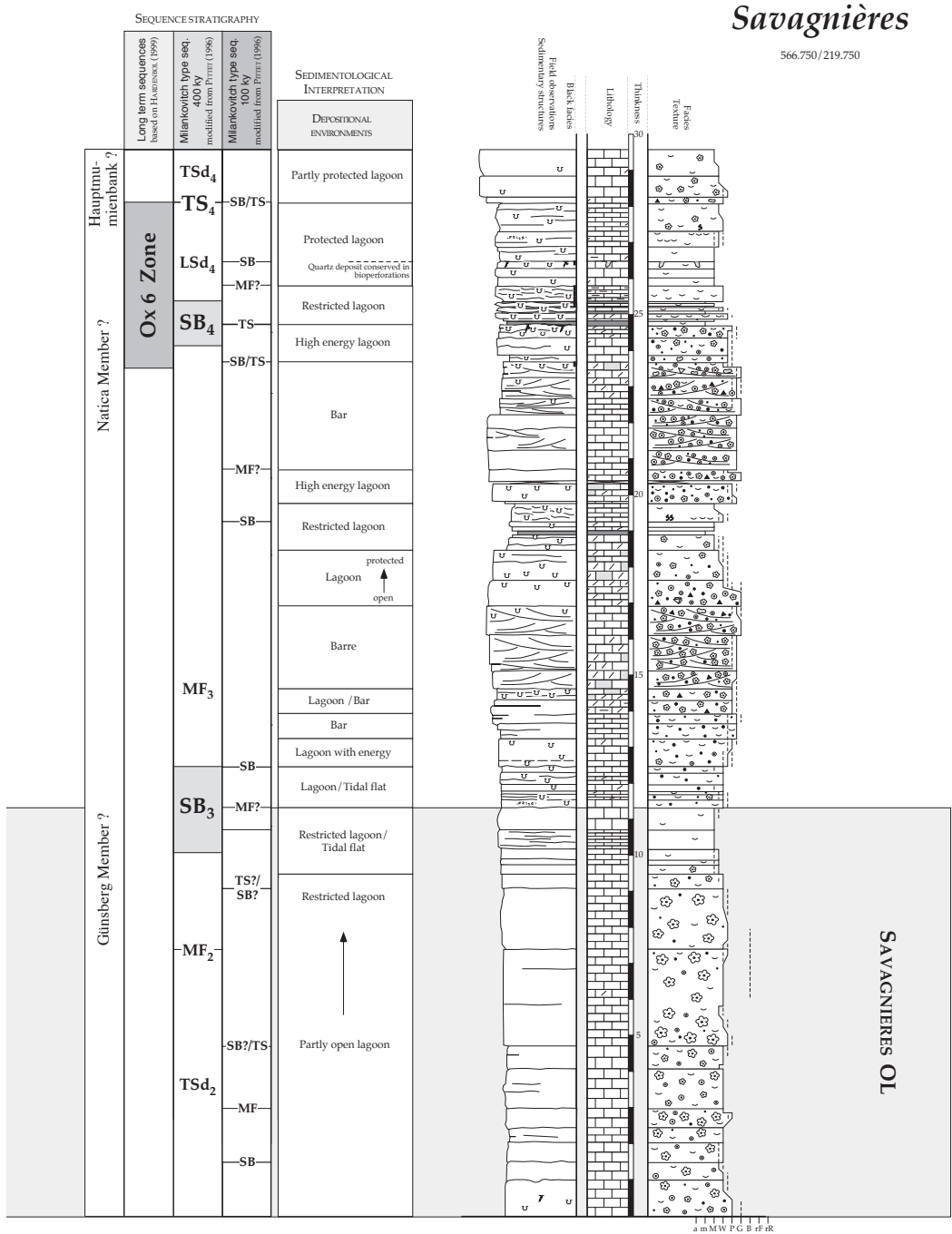


Fig. 10.42: Section of Savagnières (modified from PITTET, 1996)

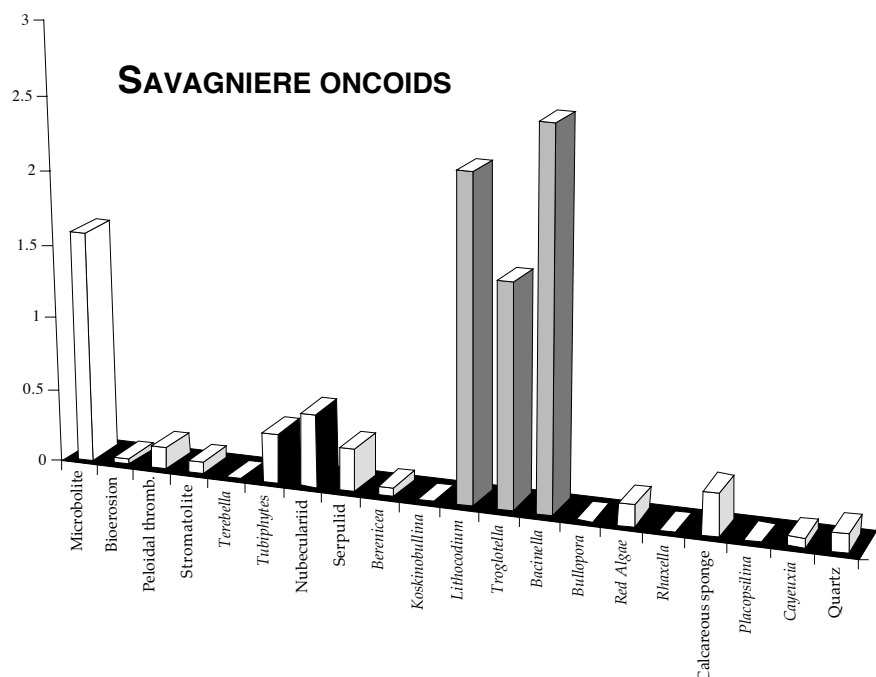


Fig. 10.43: Microbolite and micro-encruster composition of SAVAGNIERES OL

La coupe commence par des niveaux d'oncoïdes dans un lagon plus ou moins ouvert (Fig. 10.42). Ces bancs vont être étudiés en détail et porteront le nom de SAVAGNIÈRES OL (Oncoid Level). Par la suite, des faciès intertidaux se développent. Vue l'absence d'une surface remarquable, une zone de limite de séquence de moyen ordre (SB₃) a été préférée à une limite nette, changeant un peu par cela le découpage de PITTET (1996). Par la suite, des dépôts de barres indiquent une reprise de l'énergie et une augmentation de l'accommodation (Chap. 11). Une sédimentation de lagon plus restreinte prend place au milieu de ces barres (entre 17 et 20 m). L'évolution sédimentaire aboutit de nouveau dans des faciès plus restreints (vers 25 m), laissant apparaître un niveau de hardground dont les bioperforations sont remplies d'un sédiment gréseux. Il est possible de placer une limite de séquence régionale (Ox 6) dans cet intervalle, en interprétant le travail de PITTET (1996) d'après HARDENBOL (1999). Par la suite, le système s'ouvre à nouveau et produit une sédimentation de lagon plus énergétique.

10.6.2 SAVAGNIÈRES OL

Les faciès à oncoïdes du début de la coupe (Fig. 10.42) ne comportent pas de coraux. Leur étude s'inscrit dans le cadre d'une observation de ce qui se passe latéralement au lagon produisant les patch-reefs déjà présentés.

Composition en micro-encroûteurs

La composition en micro-encroûteurs est dominée par les *Bacinella* et les *Lithocodium* (Fig. 10.43). *Troglotella incrustans* WERNLI & FOOKES qui est toujours associé à

Lithocodium est représenté en grande quantité. Parmi les autres formes présentes en moindre quantité, on peut citer les nubéculaires et quelques *Tubiphytes*. La quantité de quartz est très faible dans toute la coupe, contrastant avec l'environnement des récifs de la même formation. L'association *Bacinella-Lithocodium* est caractéristique d'un lagon peu profond, bien oxygéné et relativement agité. Ces conditions semblent sévirent tout au long de SAVAGNIÈRES OL. Cependant, la distribution des micro-encroûteurs le long de la coupe n'est pas constante. Comme le montre la figure 10.44, la zone centrale, comprise entre l'intervalle 5 et 16, concentre la plupart des micro-encroûteurs (les intervalles sont des calculs par moyenne mobile sur 4 échantillons avec un pas de 2). C'est dans ce secteur que la quantité relative des *Bacinella* et de *Lithocodium* est la plus importante. Vers le milieu, on peut observer un banc à oncoïdes amalgamés. Les deux zones périphériques à ce secteur montrent une chute très nette de la composition en micro-encroûteurs, à l'exception des *Tubiphytes*. La zone située après l'intervalle 16 contient le quartz, ainsi que le peu de thrombolite péloïdale et de bioérosion que contiennent les oncoïdes. On peut également observer une augmentation des faunes photophiles (*Bacinella*, *Troglotella*, algues rouges, *Lithocodium*) autour de l'intervalle 16 (Fig. 10.44, flèches).

Interprétation en fonction du niveau marin

Les limites de séquences postulées par PITTET (1996) ont été superposées au graphique de la figure 10.44. Il est intéressant de constater qu'il se produit une baisse dans la diversité des micro-encroûteurs autour de ces limites

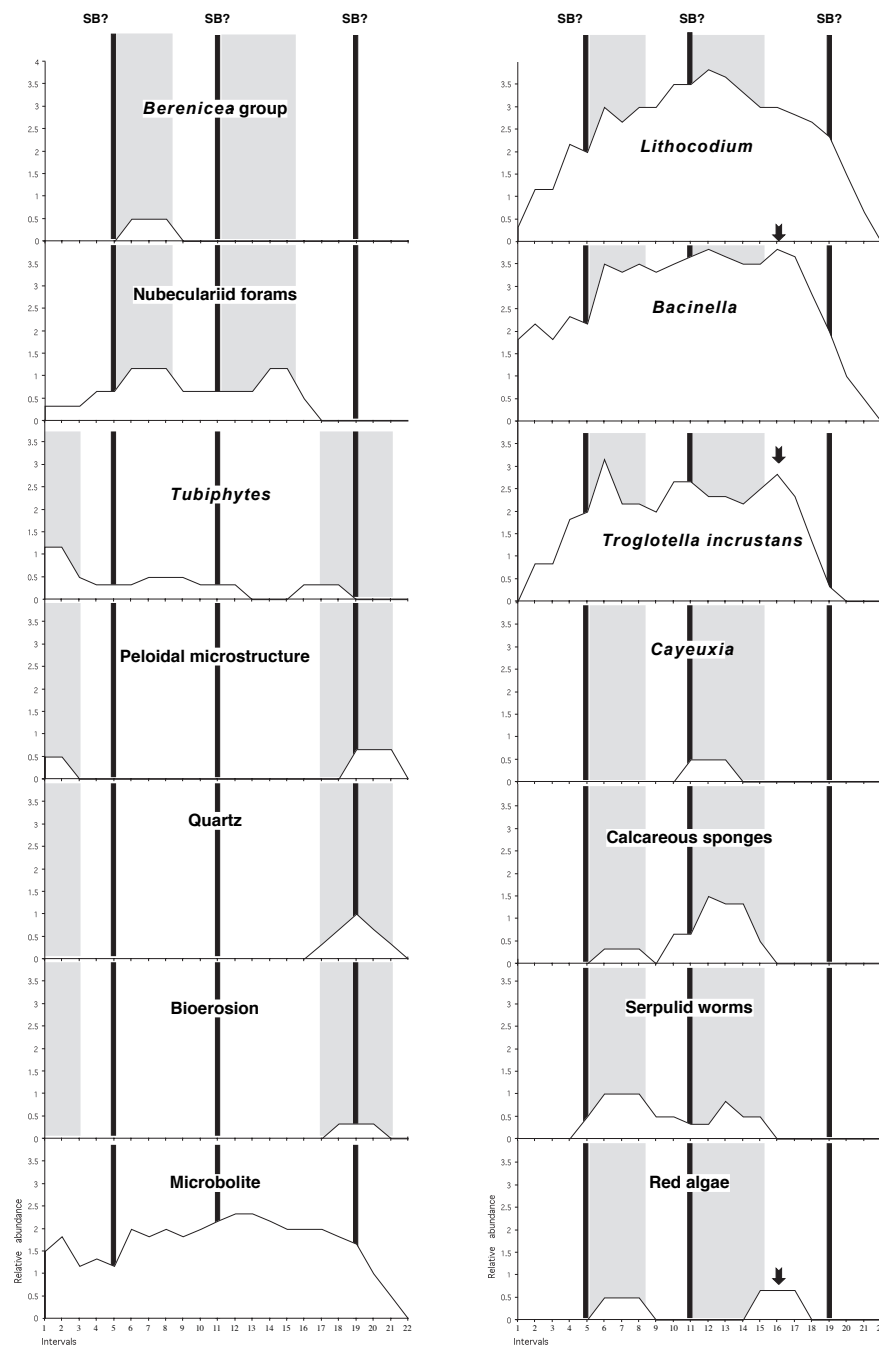


Fig. 10.44: Distribution of micro-encrusters along SAVAGNIERES OL.
Intervals represent the steps (every 3 samples) of a 6-samples moving
average (see also chap. 1.7)

(SB? sur la figure 10.44). Seules les formes appréciant des milieux très peu profonds avec une haute énergie sont présentes (*Bacinella*, *Lithocodium*, *Cayeuxia*). *Troglotella incrustans* est aussi bien représenté, protégé à l'intérieur de *Lithocodium*. Cette baisse de diversité n'est pas directement reliée à la présence ou non d'oncoïdes, car la courbe de la microbolite ne montre pas de chute significative. La limite de séquence la plus à droite sur la figure montre un petit pic de quartz. Cette limite est suivie

dans l'évolution de la coupe par une limite de moyen ordre SB₃, plus importante, accompagnée de faciès intertidaux où quelques quartz se sédimentent. Les maxima de diversité en micro-encroûteurs correspondent au premier stade après les limites (Fig. 10.44, rectangle grisé). Ce phénomène peut être lié à la phase transgressive de la séquence qui fournit une augmentation d'accommodation et donc des conditions de production plus favorables. Les *Bacinella* et les algues rouges (peu représentées) apparaissent

dans les phases ultérieures de la séquence (Fig. 10.44, flèches), ce qui est sans doute une conséquence de la perte d'accommodation et de l'augmentation de l'effet des courants de marée.

Petite synthèse

En général, les conditions à l'intérieur du lagon sont bonnes, ce qui est attesté par l'assemblage des micro-encroûteurs. Même dans les phases où la sédimentation en micrite est très faible provoquant une amalgamation des oncoïdes, aucun développement de thrombolite, associée

à des *Terebella*, n'a été constaté. La guilda des filtreurs est présente, mais en faible quantité. L'absence d'apport terrigène induit des conditions oligotrophiques favorisant les micro-encroûteurs à nutrition phototrophique. Les conditions d'oxygénation à l'intérieur du sédiment semblent bonnes, attestées par l'absence de faciès réducteurs noirs (Fig. 10.42, "black faciès").

Il est ainsi intéressant de remarquer qu'en même temps que se sédimentaient des faciès sombres, riches en quartz et en thrombolites, dans les lagons à patch-reef de la région de Moutier (Fig. 1.1), des lagons ouverts à semi-ouverts oligotrophiques s'installaient plus à l'ouest.

10.7 PERTUIS

10.7.1 Description

La coupe de Pertuis (Fig. 1.1) longe la route qui descend vers le Val-de-Ruz, sur le flanc Sud de l'anticlinal du Mont d'Amin. Elle commence une vingtaine de mètres en dessous du restaurant. La coupe présentée dans la figure 10.45 a été levée par PITTET (1996). Il était prévu d'étudier en détail le récif (PERTUIS CL) se trouvant à la base de la coupe. Cependant, la qualité d'affleurement est extrêmement médiocre et est très difficile à échantillonner avec la même densité que les autres coupes étudiées. L'échantillonnage a donc été plus léger et compensé avec les lames de PITTET (1996), en tout une quarantaine d'échantillons.

La base de la coupe est constituée de récif (PERTUIS CL) et de niveaux de haute énergie correspondant au faciès du Membre de Günsberg. Les niveaux à faciès plus calmes qui suivent sont à relier au Membre à Natica. Le sommet de la coupe est riche en oncoïdes, assimilable au l'Hauptmumienbank.

L'évolution sédimentologique commence par des patch-reefs entrecoupés par des dépôts à forte énergie riches en péloïdes ou des faciès lagunaires à oncoïdes. La coupe passe progressivement dans des faciès lagunaires, très riches en péloïdes, évoluant en barre. On retrouve par la suite les dépôts marno-gréseux typiques du Membre à Natica. Ils font place au sommet à des lagons à gros oncoïdes.

L'évolution séquentielle (Fig. 10.45) débute par une transgression permettant l'établissement de petits patch-reefs. L'épisode récifal est suivi par des dépôts de back-reef, évoluant vers des faciès influencés par la marée. C'est ici qu'est placée une limite SB₃ de moyen ordre (Chap. 11), corrélable avec les autres coupes. Par la suite, le niveau marin augmente, entraînant des dépôts de plus haute énergie. La coupe évolue vers des faciès très restreints à débris charbonneux qui sont interprétés comme appartenant à une zone de limite de séquence (Ox 6) de HARDENBOL et al. (1999). Une transgression inonde enfin la plate-forme, engendrant le dépôt d'oncoïdes au sommet de la coupe.

10.7.2 Pertuis CL

La qualité de l'affleurement ne permet pas une étude significative de la taxinomie des coraux. Le récif va être ainsi présenté sous le jour des micro-encroûteurs et de la matrice. PERTUIS CL présente une composition hétérogène de constructions récifales, de lagons à débris coralliens et oncoïdes (Fig. 10.45). L'intervalle va être présenté dans son ensemble, ce qui permettra de mettre en évidence les variations de composition entre les zones construites et non-construites.

Les micro-encroûteurs

En général, PERTUIS CL présente une forte quantité de micro-encroûteurs appartenant aux trends III et IV (voir Fig. 9.15) décrit dans la coupe de HAUTES-ROCHES CL A. *Lithocodium*-*Bacinella* sont ainsi trouvés en grande quantité (Fig. 10.46), comme dans les niveaux à oncoïdes de la coupe voisine de Savagnières (voir 10.6.2). Le trend I est représenté, mais en moindre quantité. La construction possède des quantités variables de microbolite au cours de son évolution, mais aucun niveau thrombolitique important n'a pu être identifié à l'intérieur de la coupe.

La guilda des suspensivores attachés (éponges, nubéculaires, bryozoaires, voir Fig. 8.5) est extrêmement réduite. Celle des formes attachées, supposant se nourrir par l'intermédiaire des symbiontes auto/hétérotrophes (comme les *Tubiphytes* et les *Placopsilina*) est un peu plus présente. Ces deux observations associées à la domination des autotrophes indirects (*Lithocodium*, *Bacinella*) font tendre à interpréter le milieu comme pauvre en nutriments (eau oligotrophique).

A la différence d'avec Savagnières qui possédait les mêmes conditions, la coupe de Pertuis montre une petite quantité de quartz détritique. Cet input terrigène limité apporte sans doute quelques nutriments qui semblent avoir un certain contrôle sur la distribution des encroûteurs. La figure 10.47 nous montre la répartition des principaux types de microbolite et des micro-encroûteurs reconnus dans PERTUIS CL. La proportion de quartz chute quelque peu dans l'intervalle occupé par la principale construction (Fig. 10.47). On peut constater que la microbolite dans son ensemble est anticorrélée avec la courbe du quartz. Ceci est sans doute lié à une augmentation de la sédimentation au moment du maximum de quartz. La bioérosion par les bivalves est très peu développée dans le récif contrairement à HAUTES-ROCHES CL A, équivalent latéral. Le maximum est atteint dans la première partie de la coupe, vers les intervalles 5 et 7. Ce secteur est aussi un maximum pour la formation de thrombolite péloïdale et l'implantation des *Terebella*, ainsi que pour les serpules, les *Berenicea* (très faiblement représenté) et les éponges calcaires.

A l'intérieur du niveau construit (entre les intervalles 11 et 23), l'apport de terrigène semble aussi contrôler la colonisation par les micro-encroûteurs. Une anticorrélation entre le quartz avec *Lithocodium*, *Bacinella*, *Koskinobullina*, *Placopsilina*, les algues rouges, *Cayeuxia* et *Thaumatoporella* est visible (Fig. 10.47). Tandis qu'une corrélation peut être trouvée avec les *Tubiphytes*, les nubéculaires, les éponges siliceuses et les serpules. *Placopsilina* développe dans le niveau construit la même anticorrélation avec le quartz que celle observée dans la coupe de RAINFO CL. Il est intéressant de constater qu'un foraminifère agglutinant préférentiellement le quartz soit anticorrélé avec celui-ci. Ce phénomène pourrait être

Pertuis

561.850 / 216.050

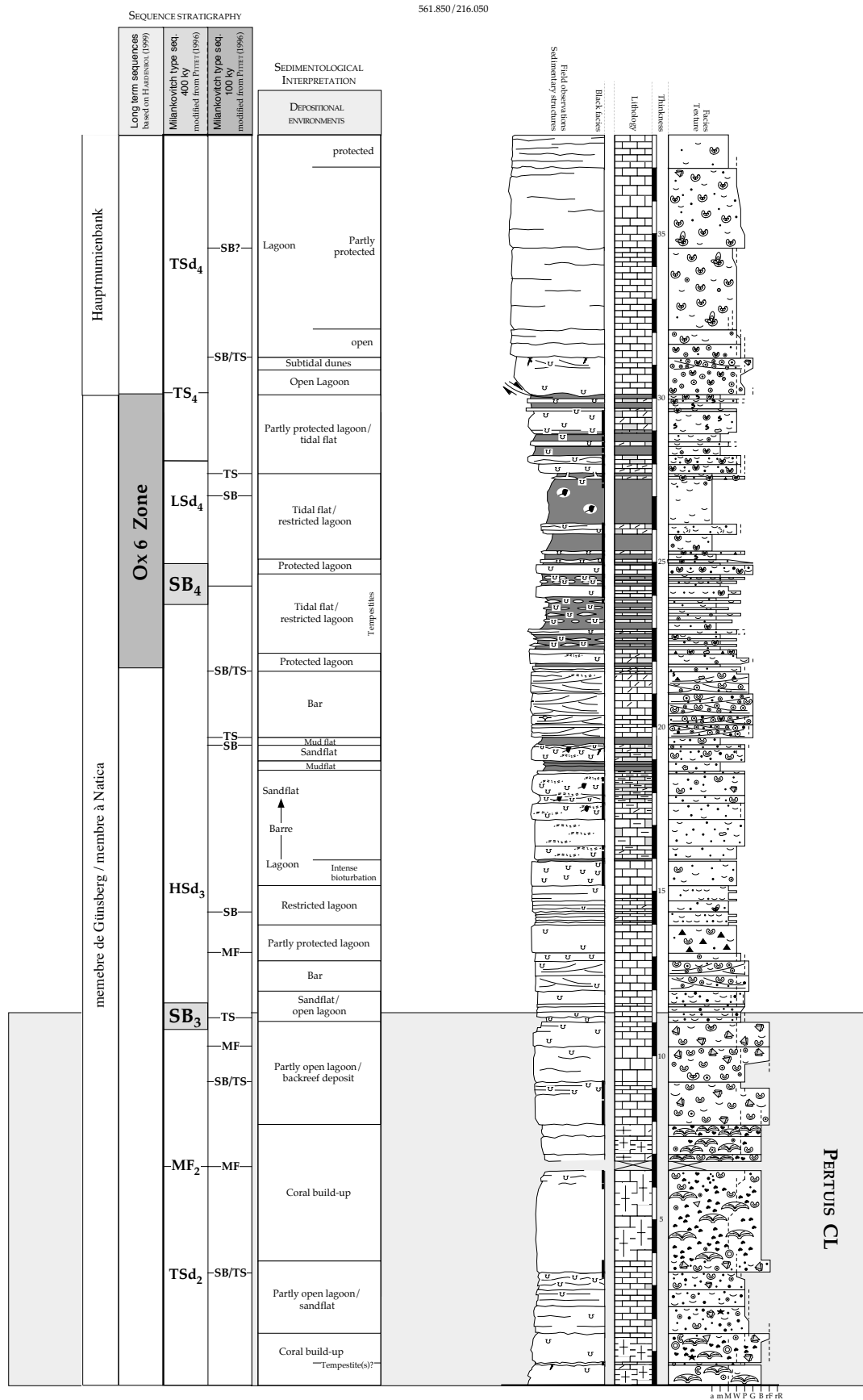


Fig. 10.45: Section of Pertuis (modified from PITTET, 1996)

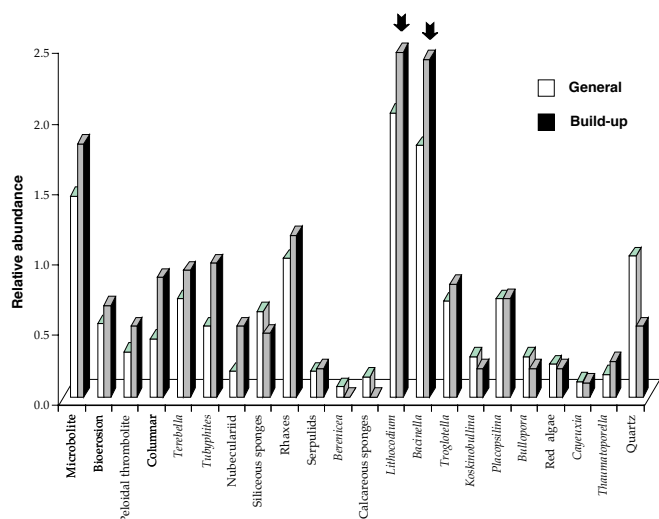


Fig. 10.46: Composition in microbrite type and micro-encrusters of the total PERTUIS CL and the built-up part

lié à un mode de nutrition autotrophe indirect par symbiontes, comme déjà esquissé dans la coupe de HAUTES-ROCHES CL A.

La fin de la coupe est caractérisée par des faciès de sandflat, où la faible profondeur d'eau et l'apport de quartz interdisent l'implantation de faunes diversifiées.

Lithocodium-association versus *Terebella*-association

Malgré la domination des taxons *Lithocodium* et *Bacinella*, une étude des courbes d'abondance relative et de leur dérivée permet de mettre en évidence des périodes de moins bonnes conditions environnementales à l'intérieur de la partie construite de PERTUIS CL (Fig. 10.48). La méthodologie utilisée pour les figures 9.14 et 9.18 a été appliquée. Dans les parties non-construites (Fig. 10.48), les répartitions ne donnent pas de résultat intéressant. Dans la partie centrale qui représente un dépôt de patch-reef construit, des alternances de pics sont observées sur les courbes dérivées (Fig. 10.48b). Très faibles en amplitude par rapport à celles observées dans HAUTES-ROCHES CL A, ces fluctuations ne sont pas synonymes de crises récifales à part entière. Elles indiquent juste des variations environnementales à micro-environnementales (sans doute liées au quartz). Ces évolutions sont visibles dans la figure 10.48d.

La matrice

La figure 10.49 nous montre l'évolution des principaux éléments de la matrice à l'intérieur de PERTUIS CL. On peut remarquer que les deux

dépôts de lagon qui se trouvent de part et d'autre du niveau construit (situé entre l'intervalle 11 et 23) sont très différents dans leur composition. Ils comportent les deux du quartz et ils se forment sous faible tranche d'eau. Cependant, le premier est soumis à des dépôts de tempêtes apportant des éléments de type oïdes, péloïdes et lithoclastes, ainsi que des faunes comme les échinodermes et les miliolidés. Le second semble plus calme et possède des faunes autochtones comme les foraminifères agglutinés complexes (*Pseudocyclammina*), des bivalves, avec une grande quantité de péloïdes. La partie construite est curieusement pauvre en faune, ce qui pourrait être relié à une pénurie de nutriments, entraînant un manque de production primaire.

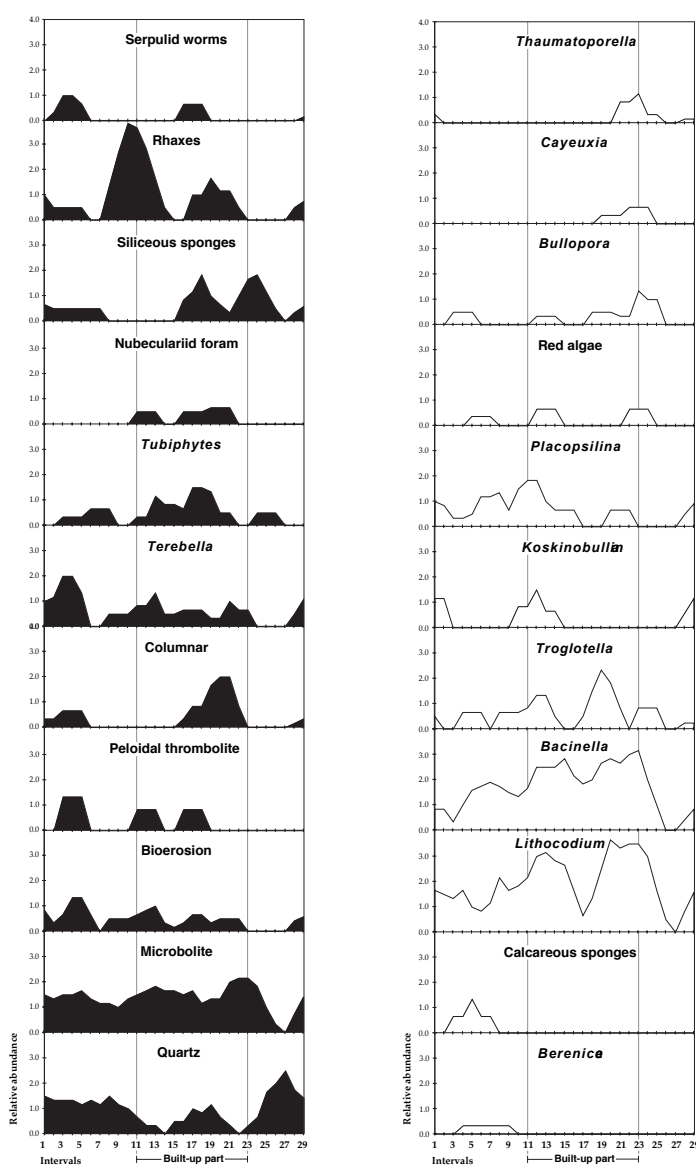


Fig. 10.47: Distribution of the microbrite type and micro-encrusters in Pertuis CL, with special attention on the quartz input. Intervals represent the steps (every 3 samples) of a 6-samples moving average (see also chap. 1.7)

Petite synthèse

La coupe de PERTUIS CL offre des conditions de dépôt oligotrophique proches de celles déjà observées dans la coupe voisine de Savagnières. Les apports siliciclastiques très faibles n'entraînent pas le même développement de microbolite observé dans les autres coupes de la Formation de Vellerat. Les eaux pauvres en nutriments entraînent une domination des faunes photoautotrophes ou phototrophes indirectes dans les encroûtements. Les quelques fluctuations d'amplitude des arrivées de quartz semblent contrôler la distribution des micro-encroûteurs à l'intérieur de la partie construite. Par l'étude détaillée des associations sensibles, il a été possible de mettre en évidence de variations trophiques permettant le développement périodique un peu plus important des faunes filtreuses.

SAVAGNIÈRES OL et PERTUIS CL illustrent l'hétérogénéité de la plate-forme oxfordienne durant le dépôt de la Formation de Vellerat.

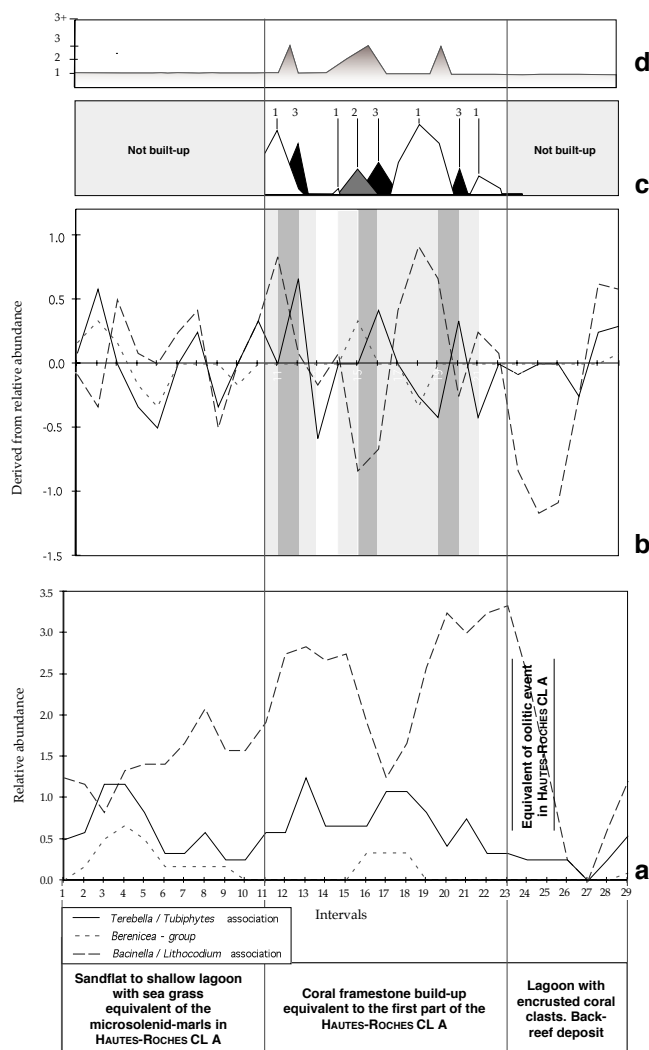


Fig. 10.48: Relative abundance curves of *Terebella*-*Tubiphytes*, *Lithocodium*-*Bacinella* and *Berenicea*-*Serpulid* with derived curves and peak evolution in comparison with *HAUTES-ROCHES CL A*

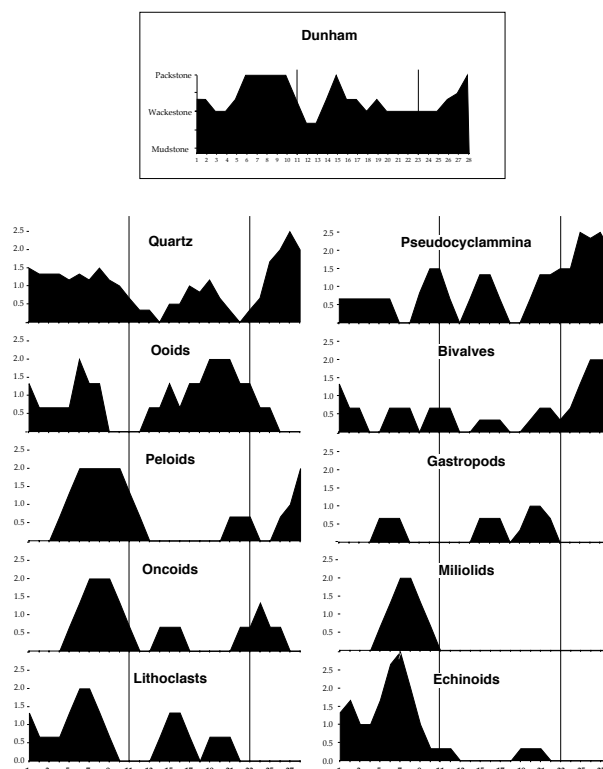


Fig. 10.49: Distribution of matrix elements in the Pertuis CL

10.8 CHÂTEAUEUX-LES-FOSSÉS

La coupe de Châteaueux-les-Fossés est étudiée par BARD (1999). Elle se situe en France, à environ 50 km vers l'Ouest de la dernière coupe suisse étudiée (Pertuis; Fig. 1.1). La partie de cette coupe contenue dans l'équivalent-temps des formations étudiées, contient plusieurs niveaux à coraux (Fig. 10.50). Leur dépôt est contemporain aux récifs suisses étudiés et par soucis de comparaison, deux niveaux, particulièrement intéressants par leur caractère écologique, ont été échantillonnés en détail (90 échantillons pour CHATEAUEUX CL A et 45 échantillons pour CHATEAUEUX CL B). Pour la description sédimentaire de la coupe complète, le lecteur se référera au travail susmentionné.

10.8.1 CHÂTEAUEUX CL A

Description

CHATEAUEUX CL A (Fig. 10.50) se trouve dans l'Oolite coralligène de Pagnoz, dans le sommet de l'Oxfordien moyen (ENAY et al., 1988), dans l'équivalent des calcaires de Vorbourg (Formation de Vellerat). Elle est subdivisée en trois parties distinctes, montrant des limites irrégulières (Fig. 10.51):

- Un premier niveau est constitué d'un mélange de clastes grossiers et de formes massives globuleuses. Ces morceaux baignent dans une matrice en majorité faite de grainstone, à passage packstone, riche en ooïdes.
- Au-dessus, un niveau riche en brachiopodes et coraux encroûtants s'installe. Il englobe une grande quantité de microbolite. Latéralement, on peut suivre un dépôt de packstone à ooïdes en "onlap".
- Le troisième est constitué d'un dépôt de bancs centimétriques, riche en quartz. Des corps sédimentaires lenticulaires sont visibles et possèdent une granulométrie plus grossière, souvent granoclassée. Des granoclassements sont aussi observés à l'intérieur des bancs fins. Cette succession sédimentaire peut être interprétée comme un dépôt continu de tidalites, englobant parfois des chenaux tidaux plus grossiers.

Evolution de coraux et de l'encroûtement

La composition sur l'ensemble du niveau (Fig. 10.52A) est généralement dominée par le genre *Isastraea* (*I. helianthoides*, peut-être *I. bernardiana* (voir Chap. 2 et LATHUILLÈRE, 1988)). L'indice de diversité global est de 40.5 %, ce qui est comparable avec les récifs de Tabeillon. L'indice Do/Di est de 0.24, plaçant la construction dans le domaine "plutôt diversifié" (Fig. 8.3).

Il existe une disparité de composition très importante entre le niveau de rubble et celui riche en brachiopodes. Le premier est dominé outrageusement par les *Isastraea* et seuls quelques *Heliocoenia* demeurent (Fig. 10.52B). Le second possède une composition plus équilibrée, dans lequel le genre *Comoseris* prend une bonne place (Fig. 10.52C). Si l'on regarde plus en détail, on constate que ces *Comoseris*, ainsi que les *Stylohelina*, présentent des formes encroûtantes, recouvrant de gros clastes de rubble perforés (Fig. 10.53).

Une disparité équivalente peut être observée au niveau de la composition de l'encroûtement (Fig. 10.54). La zone à rubble (base de la section) englobe une faible quantité de microbolite (Fig. 10.54a). L'encroûtement est principalement constitué de *Bacinella* et de *Lithocodium*. On peut noter aussi la présence des algues rouges (principalement *Solenopora*) et de *Cayeuxia*. Des térébelles très grandes, sans rapport avec *Terebella lapilloides* de l'association *Terebella-Tubiphytes*, colonisent le sédiment entre les clastes. Le taux de bioérosion est assez faible. Le niveau de brachiopodes est lui très riche en microbolite (Fig. 10.54b). La bioérosion est importante et les faunes interprétées comme dépendantes de la lumière sont absentes. *Terebella lapilloides* se retrouvent avec *Tubiphytes morronensis*. La masse des micro-encroûteurs reste toutefois faible. L'encroûtement est principalement constitué de thrombolite péloïdale, souvent colonnaire.

Evolution des milieux de dépôt

L'érosion d'une construction (encore visible sur l'affleurement, dans la forêt à gauche) associée à une chute de niveau marin entraîne le dépôt de rubble à la base de la coupe. Cette construction était principalement constituée d'*Isastraea* et de *Stylinas*. Les conditions environnementales de ce récif devaient être très bonnes, à voir le type de micro-encroûteurs associés (faune photophile). La matrice grainstone associée à ce rubble témoigne de la forte énergie durant le dépôt. Le récif érodé étant très proche, la taille des morceaux de coraux déplacés est importante. La densité de clastes décroît vers la droite, ce qui est dû à un éloignement par rapport à la source. La présence de certaines formes globuleuses en position de vie, ou manifestement peu déplacées, peut indiquer que les dépôts de débris ont recouvert ou remanié des colonies qui se trouvaient déjà là. Quelque coraux ont même pu recoloniser le rubble, après l'événement de haute énergie.

Par la suite, le niveau marin s'est élevé jusqu'à ce que le fond du lagon soit sorti de la zone d'action des vagues. Les conditions ont alors changé radicalement, avec un développement important de microbolite dans les domaines cryptiques. La turbidité était élevée vu la perte des microfaunes phototrophes et la domination très importante des *Microsolenidés* (*Comoseris* et *Microsolena*).

Châteauvieux-les-Fossés

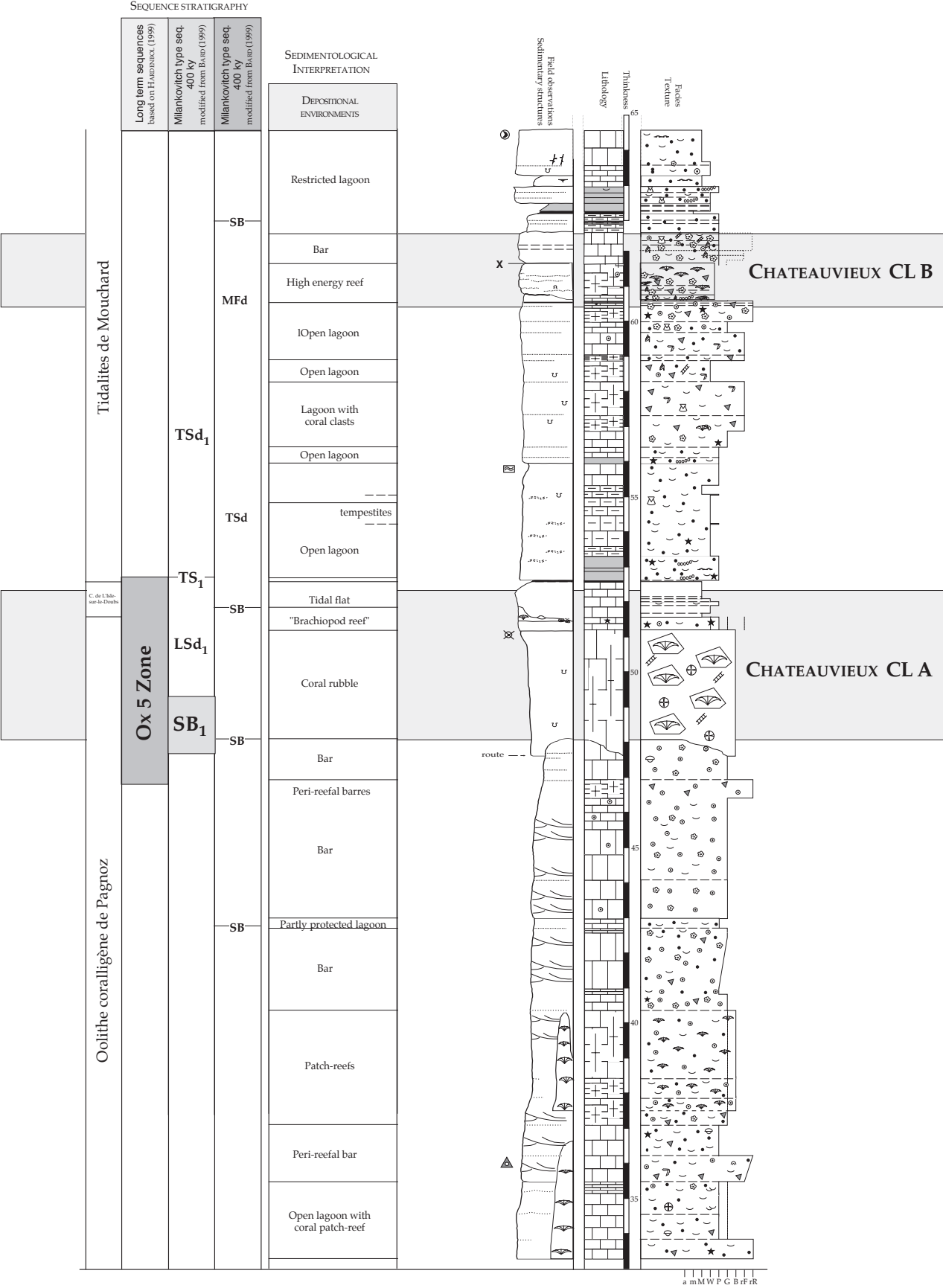


Fig. 10.50: Part of the section of Châteauvieux-les-Fossés (modified from BARD, 1999)

CHATEAUVIEUX-LES-FOSSÉS CL A

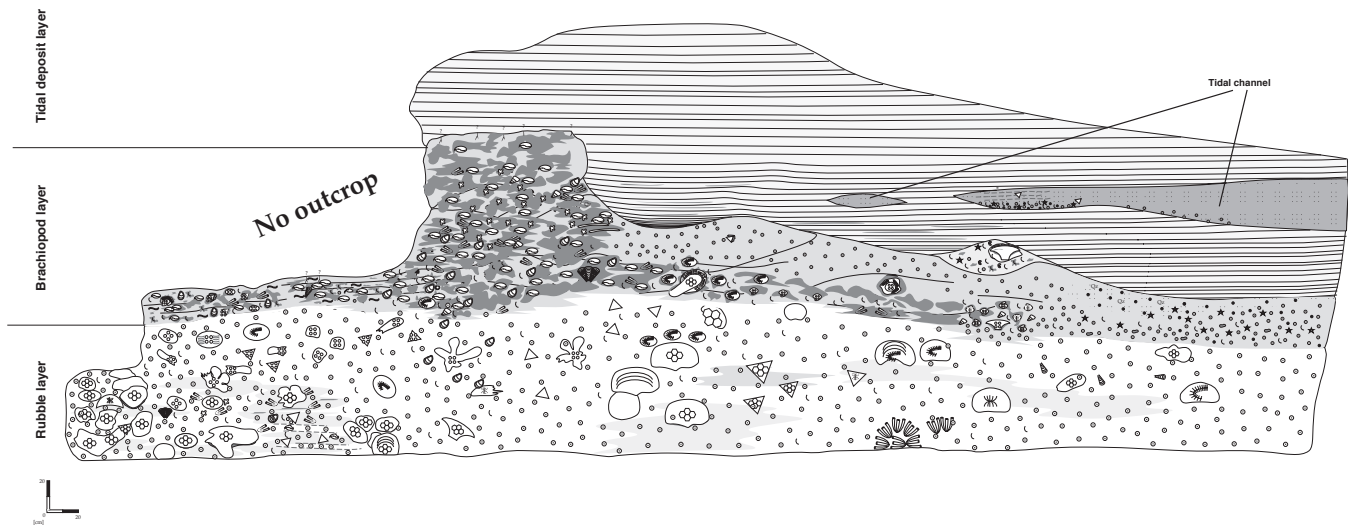


Fig. 10.51: Drawing of CHATEAUVIEUX-LES-FOSSÉS CL A

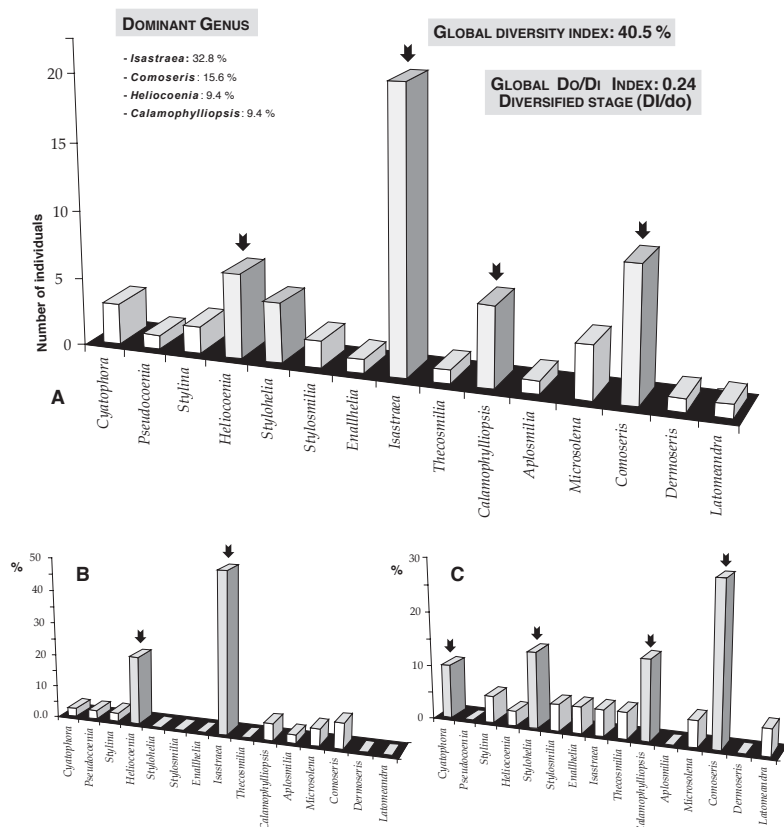


Fig. 10.52: A. Coral diversity of the complete CHATEAUVIEUX CL A.

B. Diversity of the rubble part of the section. C. Diversity of the brachiopod-rich part of the section

La quantité de nourriture dans l'eau devait être importante, étant donné la domination de la nutrition par filtration (brachiopodes, huîtres, pharétrones). Aucune morphologie globuleuse ou massive importante n'a été observée. Les quelques coraux trouvés, surtout situés dans la base du niveau à brachiopodes, encroûtent les débris du récif sous-jacent. Plus haut, ils disparaissent et le faciès est tel, qu'on pourrait presque parler de récif à brachiopodes et microbolite (haute densité, croissance les uns sur les autres). Cette évolution indique un passage accentué vers l'hétérotrophie et indirectement, une baisse de la lumière. Quelles en sont les causes?

Le niveau est compris entre deux dépôts peu profonds, ce qui rend difficile un contrôle photique dû à la profondeur d'eau. Une crise de turbidité semble plus logique. Cependant, il doit être relié à une augmentation de production primaire (nourriture des filtreurs), plus qu'à un accroissement de sédiment dans l'eau. En effet, le taux de sédimentation devait être très bas, étant donné la grande quantité de brachiopodes présente ("mauvais filtreurs") et surtout le développement d'une forte masse de microbolite. Bien que le niveau soit très riche en quartz, un apport siliciclastique n'est pas nécessairement synonyme de sédimentation élevée. Le drainage du sédiment est un facteur non négligeable. Comme dans l'exemple de

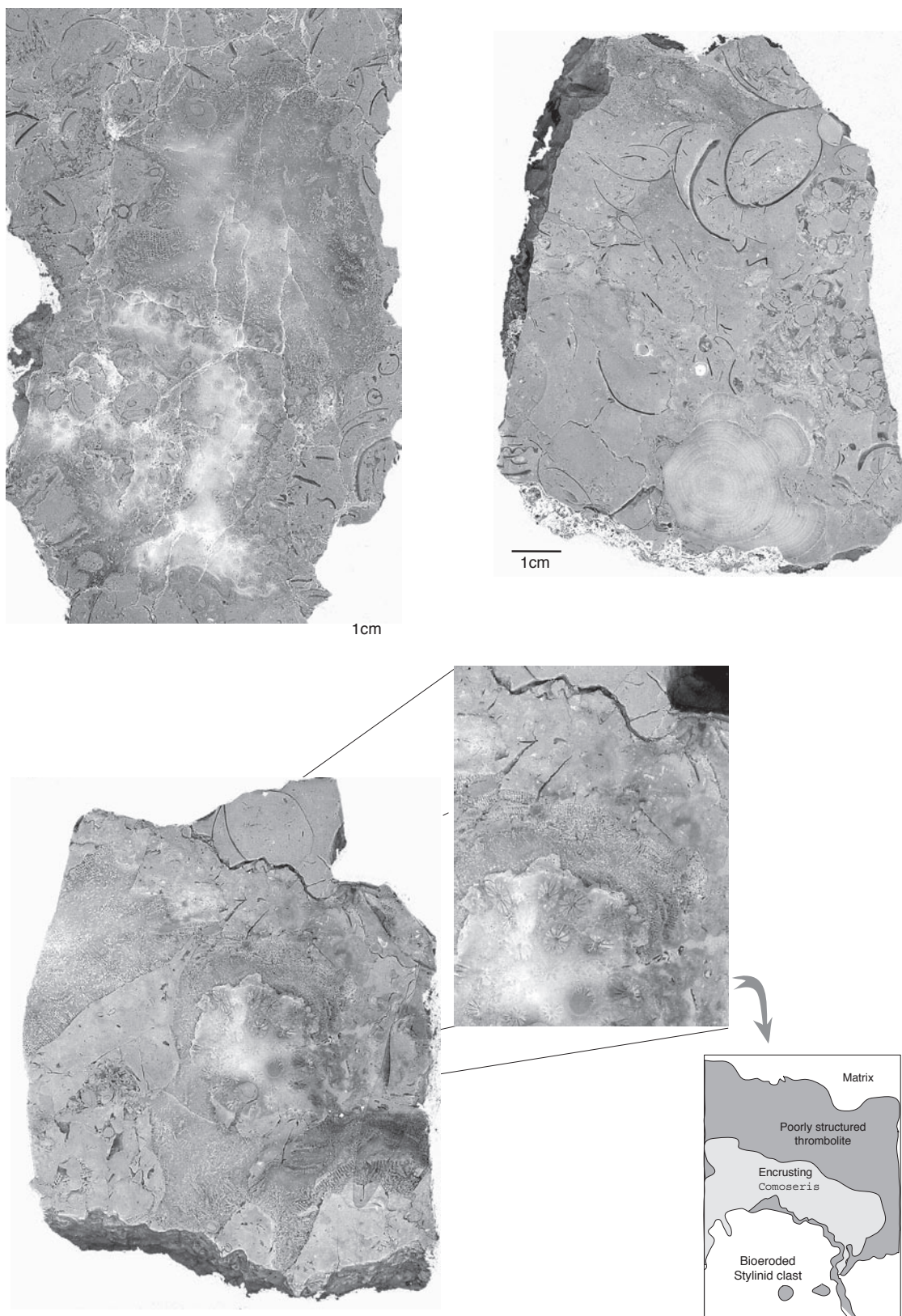
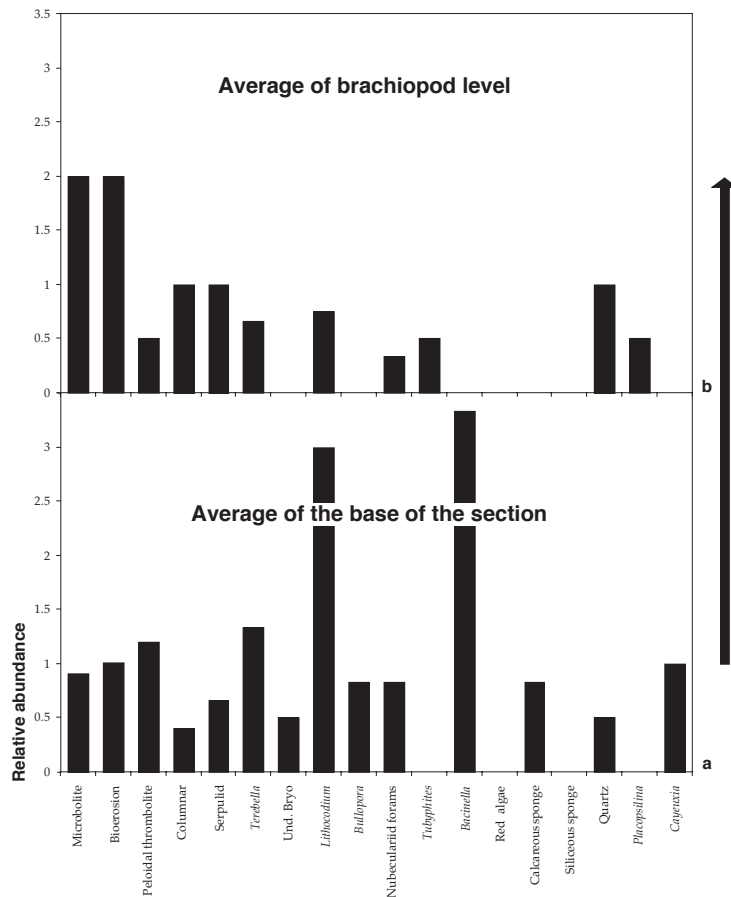


Fig. 10.53: Brachiopod-rich facies: several examples of bioeroded Stylinid clasts, locally encrusted by *Comoseris* microsolenid corals. Note the relatively high content in microbolite, in a sandy matrix.



10.54: Evolution of the diversity between the rubble part situated at the base of the section and the brachiopod level, upper part of the section of CHATEAUVIEUX CL A

la Grande Barrière en Australie présenté WOOLFE & LARCOMBE (1998), une sédimentation terrigène provoque généralement une eau turbide, mais une haute turbidité ne dépose pas forcément du sédiment. Le passage des eaux chargées en sédiment réduit la zone photique. De plus, les siliciclastiques apportent avec eux des nutriments, qui

favorisent la production primaire. La nature des faunes marines sténohalines écarte les problèmes de la salinité et d'oxygène.

Par la suite, une augmentation de l'énergie, due à une baisse du niveau marin, entraîne la migration de sédiment oolithique sur le flanc droit de la construction. Le niveau marin continue sa chute au moins au niveau des premiers dépôts intertidaux sur la droite. Ceci implique une érosion partielle du sédiment oolithique qui devait à l'origine s'être déposé bien plus haut sur la construction. Le seul problème à cette chute du niveau marin, est l'absence d'une surface d'érosion bien marquée sur le récif. Le sommet de la construction est très difficile à atteindre, même avec une échelle. Néanmoins, les échantillons pris montrent de petites traces, pouvant être interprétées comme des racines. Sur le flanc gauche, les mêmes structures de racines ont été observées. On peut constater une augmentation de la bioérosion vers le sommet de la construction. La surface a peut-être été protégée par la barre oolithique qui avait progradée par-dessus.

Par son évolution, cet affleurement pourrait être l'une des meilleures preuves directes d'une chute relative du niveau marin. Cette chute a dû être au minimum de la hauteur de la construction, (c'est-à-dire de 2 m) mais en réalité, elle a dû être bien plus importante, étant donné la nature des dépôts à brachiopodes exigeant une certaine profondeur d'eau. On pourrait sans peine parler d'une dizaine de mètres et ceci en relativement peu de temps.

10.8.2 Châteaueux CL B

Le récif de CHÂTEAUVIEUX CL B (Fig. 10.50) se situe dans les “Tidalites de Mouchard” qui sont toujours dans l'équivalent temps du Membre de Vorbourg, à une cinquantaine de mètres, en longeant la route de CHÂTEAUVIEUX CL A.

Le contexte global est celui d'un dépôt de haute énergie, qui survient au-dessus d'une succession de dépôts lagunaires ouverts qui surmontent CHATEAUVIEUX CL A. L'étude des géométries sédimentaires a permis de mettre en évidence une structure complexe, faite d'un enchevêtrement de constructions, de barres oolithiques, de boue à oncoïdes et de dépôts nodulés gréseux (Fig. 10.55).

Coraux et encroûtement

CHÂTEAUVIEUX CL B est constitué de nombreuses petites constructions dominées par le genre *Microsolena* (Fig. 10.56) qui compose à lui seul près de 50 % de la faune corallienne. Les *Stylina* sont aussi représentées. La diversité globale est plus faible que celle de CHÂTEAUVIEUX CL A, avec près de 22% des genres présents et le Do/Di index place la construction dans le secteur dominé (Fig. 10. 56; voir aussi Fig. 8.3).

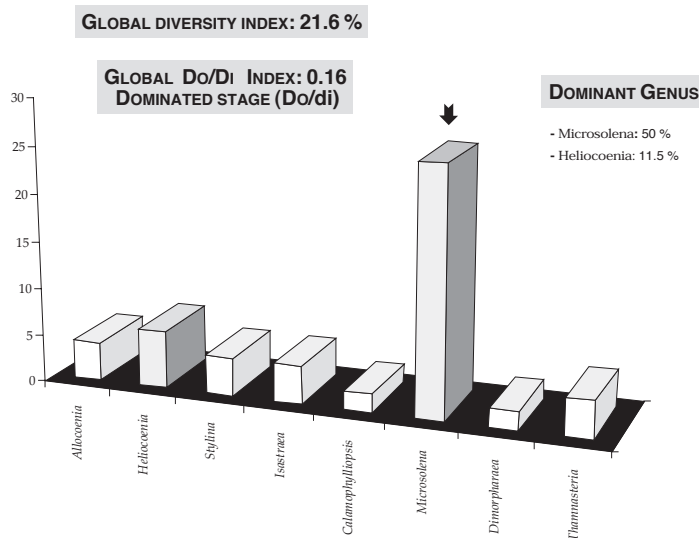


Fig. 10.56: Coral diversity of the CHATEAUVIEUX CL B

La figure 10.57 montre la composition en microbolite et en micro-encroûteurs pour la coupe dans son ensemble (barres blanches) et pour les constructions (barres noires). On constate que les constructions sont composées d'une très grande quantité de microbolite, principalement constituée de thrombolite péloïdale. Comme dans les niveaux de microbolite de HAUTES-ROCHES CL A, ces masses de thrombolite englobent un très grand nombre

CHATEAUVIEUX CL B

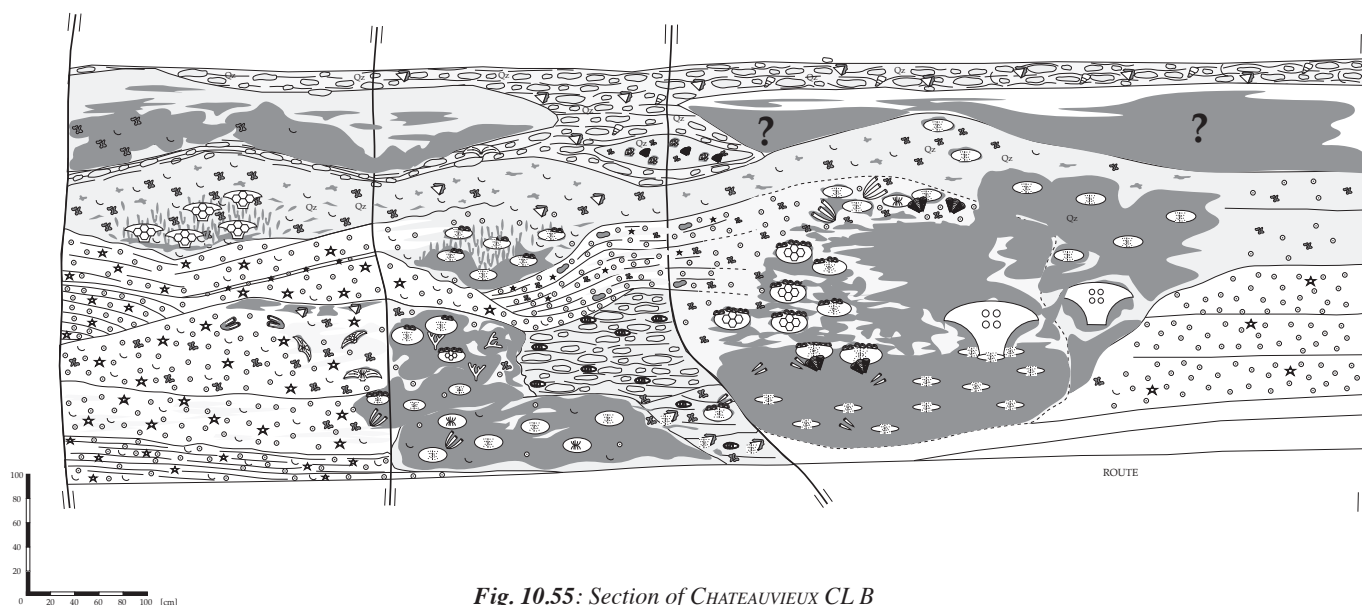


Fig. 10.55: Section of CHATEAUVIEUX CL B

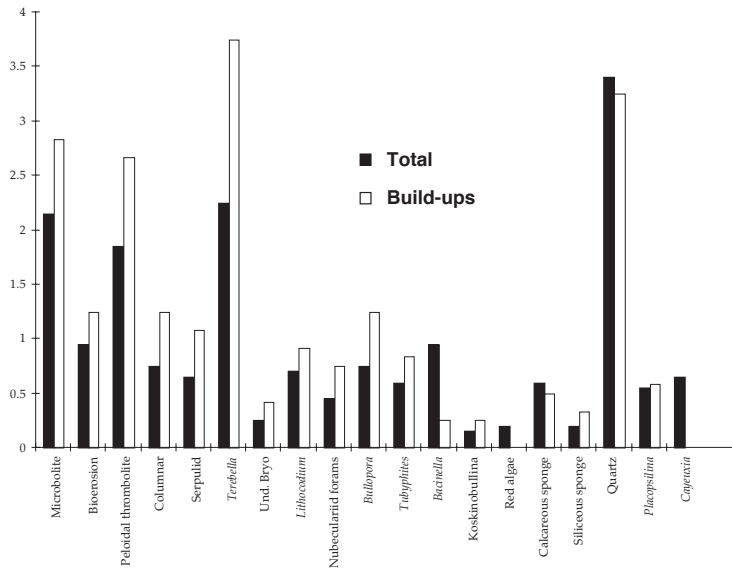


Fig. 10.57: Microbolite and micro-encruster diversity of CHATEAUVIEUX CL B

de micro-encroûteurs appartenant au trend I (Fig. 9.15), et en particulier une énorme quantité de *Terebella lapilloides* (Fig. 10.57). Dans les petites constructions se situant au milieu de la coupe, on peut observer un développement de microbolite dendritique, résultat d'un taux de sédimentation croissant. Le quartz est généralement présent massivement dans toute la coupe (Fig. 10.57), et forme des niveaux gréseux, parfois chenalisés (Fig. 10.55, au centre en bas et en haut). Les micro-encroûteurs photophiles ne sont présents qu'au sommet des deux principales constructions qui sont à la base du dessin de la figure 10.55. Ils sont associés aux diversités de coraux les plus élevées.

Evolution possible pour CHATEAUVIEUX CL B

Pour simplifier la description, la figure 10.58 présentera, de manière simplifiée, les différentes phases de mise en place des constructions et des paquets sédimentaires:

- Les "Tidalites de Mouchard" représentent des faciès peu profonds qui surmontent CHATEAUVIEUX CL A. Le niveau marin commence à augmenter lentement. Les apports terrigènes, qui constituaient déjà une grande partie du sédiment des tidalites, sont importants et semblent être chenalisés entre les petits patch-reef de thrombolite et de *Microsolena* qui se développent au fond du lagon (Fig. 10.58a).
- Les constructions suivent la lente montée du niveau marin, et le système semble s'ouvrir à une sédimentation de plus haute énergie qui vient latéralement butter contre les petits récifs (Fig. 10.58b). La diversité en coraux et en micro-

encroûteurs photophiles est accrue, dans un lagon qui offre des conditions de turbidité et d'oxygénation bien meilleures. On voit très nettement des *Heliocoenia* utilisant comme substrat les anciens *Microsolena* bioérodés. Les dépôts siliciclastiques sont moins importants. Sur la droite, on peut observer que la construction gagne latéralement sur le sédiment, indiquant une bonne croissance.

- Un ralentissement de la montée du niveau marin, ou une augmentation de production, entraîne la migration de barres oolithiques sur le flanc gauche de la construction (Fig. 10.58c). Ceci cause la mort de la construction de gauche et pousse la migration de la seconde vers la droite (en faisant abstraction des mouvements perpendiculaires au plan du dessin. La situation à ce stade est comparable à celle de TABELLON CL A, avec un dépôt de "fore reef" oolithique et de "back reef" plutôt micritique à débris récifaux.
- Des courants variables dans leur direction entraînent des morphologies diverses dans les dunes oolithiques. Dans une dépression, une petite construction à microbolite et *Microsolena* peut s'installer (Fig. 10.58d). Elle est progressivement recouverte par une barre.
- L'énergie baisse ensuite, soit par une accélération de la montée du niveau marin, soit par la mise en place d'une barrière physique (Fig. 10.58e). Une autre petite construction se place dans la dépression de la barre qui était venue recouvrir en partie la précédente. Un lagon boueux se met en place, avec une sédimentation carbonatée importante. Ceci est mis en évidence par l'évolution dendritique que prend la microbolite au sommet des deux mini-constructions. La grande construction située sur la droite avait été en partie étouffée par la barre oolithique progradante. La zone qui avait continué sa croissance est recouverte par la forte production de boue. Les conditions de dépôt dans les deux petites constructions et dans le sommet de la plus grande ne devaient pas être idéales, à voir l'extrême pauvreté de diversité en coraux et en micro-faunes qu'elles contiennent. Ceci expliquerait aussi le fait que ces récifs n'arrivent pas à compenser la production de boue dans le lagon. La microbolite de ces bioconstructions est très riche en quartz, ce qui pourrait suggérer une forte quantité de nutriments (environnement mésotrophique), avec les conséquences écologiques qui en découlent (voir Chap. 12).

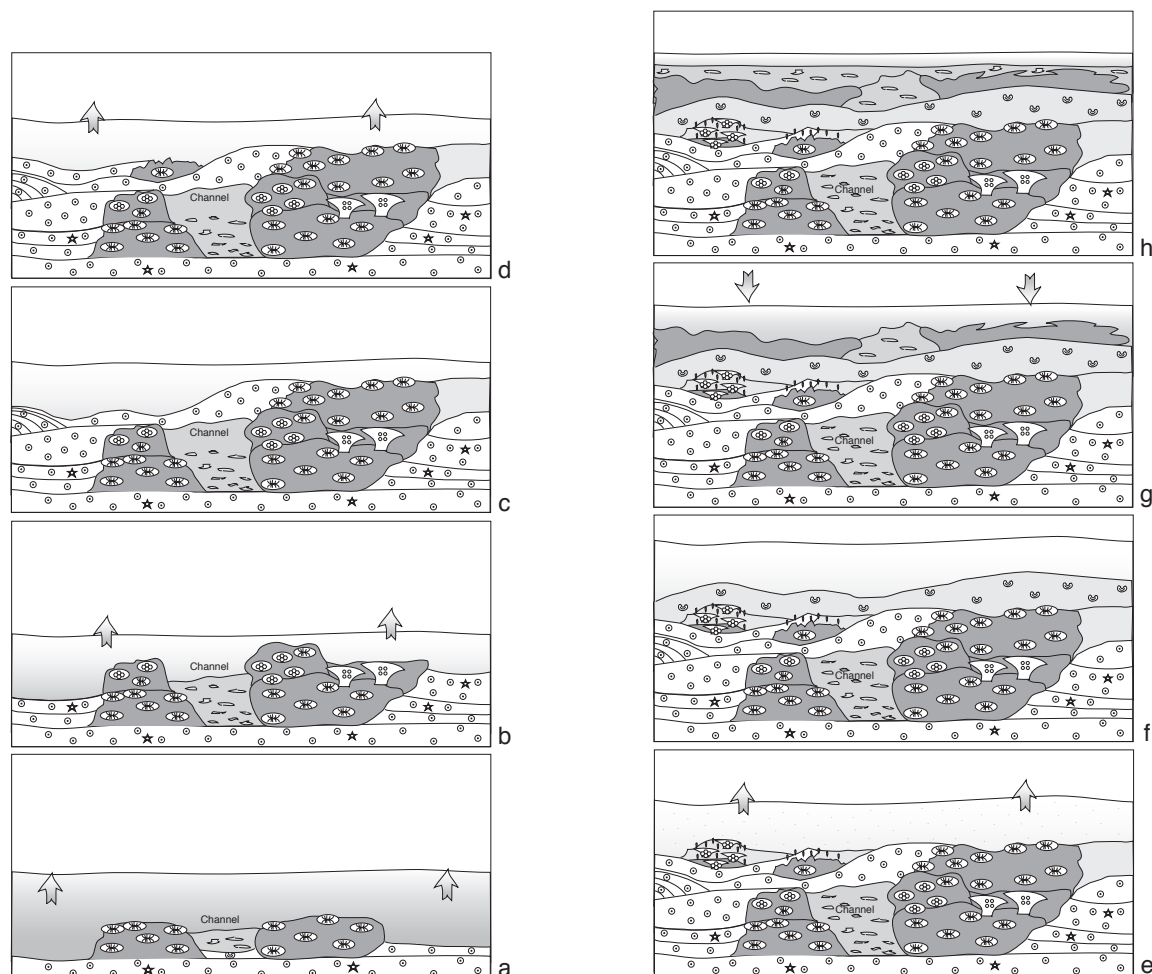


Fig. 10.58: Possible evolution through time of CHATEAUVIEUX-LES-FOSSÉS CL B

- Un lagon à oncoïdes et débris de coraux se sédimente (Fig. 10.58f), étouffant complètement les colonies. Par la suite, le milieu évolue vers des conditions de plus en plus restreintes et confinées. Des constructions constituées en majorité de microbolite se développent dans un milieu où l'on retrouve une forte quantité de siliciclastiques (Fig. 10.58g). Comme dans le cas de la figure a, ces apports sont chenalisés entre les constructions. Le contenu en micro-encroûteurs est peu diversifié, dominé complètement par *Terebella lapilloides*. Pour terminer, les apports terrigènes finissent pas étouffer les constructions microbolitiques (Fig. 10.58h).

10.8.3 Petite synthèse

La coupe de Châteauneuf-les-Fossés, bien qu'assez éloignée, offre une bonne comparaison avec les constructions suisses. On peut y retrouver le même type de faunes et les mêmes associations. Les évolutions écologiques peuvent être expliquées par des mécanismes semblables de production de boue carbonatée, de fluctuations d'apport terrigènes et des nutriments associés, ainsi que par le contrôle indirect des fluctuations du niveau marin. Celles-ci sont d'ailleurs bien illustrées dans CHATEAUVIEUX CL A. Ces deux ensembles récifaux complètent la palette des environnements qui ne sont pas, à première vue, les plus favorables à l'établissement de récifs coralliens. A la vue des bioconstructions étudiées, les coraux de l'Oxfordien moyen étaient capables de s'adapter à un très grand nombre de milieux hostiles.

11 - CORRÉLATIONS & PALÉOGÉOGRAPHIE

Maintenant que les différents types de récifs ont été décrits, ce chapitre va permettre de corréler les constructions et de préciser ainsi la paléogéographie de la plate-forme oxfordienne dans laquelle vont s'inscrire les modèles paléoécologiques du chapitre 12.

11.1 EVOLUTION GÉNÉRALE DE LA PLATE-FORME OXFORDIENNE

De très importants travaux de synthèse sur l'Oxfordien du Jura français et suisse ont été publiés ces trente dernières années (e.g. BOLLIGER & BURRI, 1967, 1970; ENAY et al., 1988; GYGI, 1995; GYGI & PERSOZ, 1986). Ils utilisent les outils sédimentologique, biostratigraphique et minéralostratigraphique qui permettent d'appréhender les différentes étapes de l'implantation et de la progradation de la plate-forme oxfordienne dans la région de la Franche-Comté et du Jura suisse. La figure 11.1 place la zone étudiée dans ce travail dans un contexte paléogéographique plus large. Les deux cartes proposées (Fig. 11.1a et b) représentent le stade initial et terminal proche de la période de temps de l'étude. La

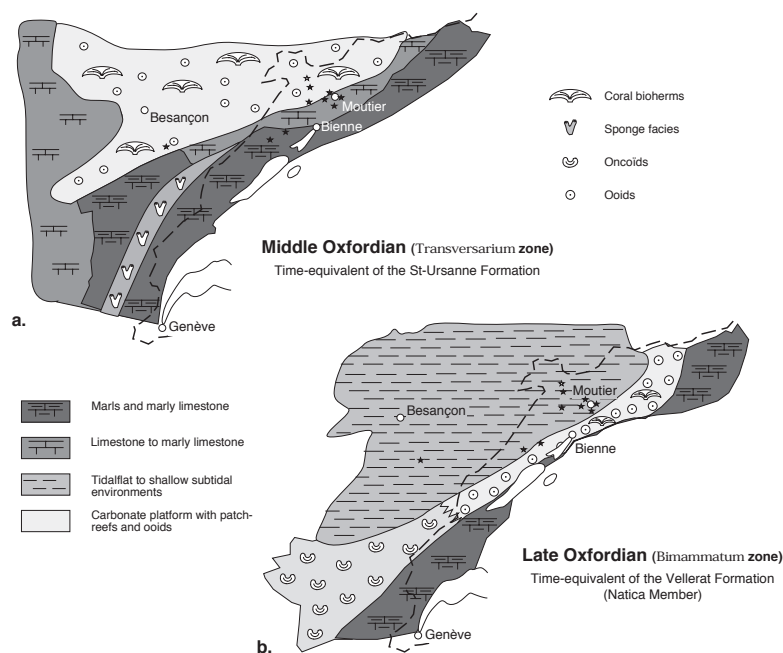


Fig. 11.1: General palaeogeographical settings of the studied area in the Middle (a) and Late (b) Oxfordian (modified from ENAY et al. (1988).

Figure 11.2 présente plus particulièrement l'organisation géométrique des différentes unités oxfordiennes dans le Jura suisse.

Première étape: "aggradation"

En résumé, une plate-forme s'installe à l'Oxfordien moyen (Zone à transversarium) dans le Jura septentrional en Franche-Comté et en Suisse (Fig. 11.1a), remplaçant ainsi la sédimentation marneuse et marno-calcaire préexistante (Renggeri Tone, Terrain à Chaillies, Fig. 11.2). Cette plate-forme était relayée en direction du bassin par des faciès marno-calcaires à des "calcaires hydrauliques", des "Calcaires du Pichoux"

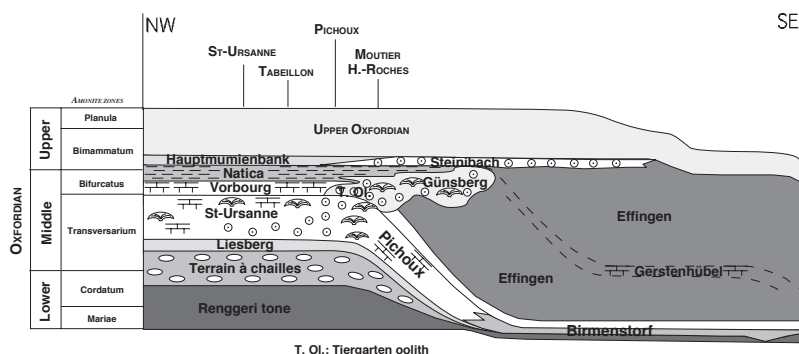


Fig. 11.2: Geometry of the Oxfordian units, and position of the studied sections (modified from GYGI & PERSOZ, 1986)

ou encore des Couches de Birmenstorf. En Suisse, la limite entre dépôts de rampe/plate-forme et de bassin passait dans la région de Moutier. Des récifs de coraux se développèrent sur la plate-forme carbonatée, tout d'abord dans un contexte marno-calcaire (Couches de Liesberg) et ensuite dans de bonnes conditions (Formation de St-Ursanne, "Rauracien" en Franche-Comté). La plate-forme, dépourvue de siliciclastiques, évolue vers des faciès peu profonds, tendant à l'émersion au sommet de la zone à *transversarium*. En Suisse, ce passage a été corrélé par GYGI & PERSOZ (1986) à la transition entre la sous-zone d'ammonite à *parandieri* et celle à *shilli*, représentant la limite entre la Formation de St-Ursanne et celle de Vorbourg (voir Fig. 1.7). Cette limite correspond la fin de la première séquence de dépôt proposée par GYGI & PERSOZ (1986).

Deuxième séquence: "progradation"

Par la suite (Fig. 11.1b), la plate-forme prograde en Suisse vers l'Est/Sud-Est et en France vers le Sud/Sud-Ouest. Des apports siliciclastiques massifs, provenant du Nord/Nord-Ouest, entraînent une sédimentation de vasière dans des environnements peu profonds (Membre à Natica, Marnes de Besançon). Les faciès carbonatés résistent dans la partie marginale, avec des faciès à dominance oolithique en Suisse et oncolithique en France. Cette progradation est bien visible sur la figure 11.2 entre le Membre de Vorbourg et les dépôts de l'Hauptmumienbank, latéralement des Couches de Steinibach. Le Membre de Günsberg, qui se trouve dans le prolongement de la Tiergartenoolith, matérialise les faciès carbonatés à sédimentation oolithique et récifale qui migrent sur les dépôts de bassin du Membre d'Effingen. Cette succession, de Vorbourg à Hauptmumienbank, représente la deuxième séquence de dépôt définie par GYGI & PERSOZ (1986).

Par la suite, une troisième séquence comprend les dépôts du sommet de l'Oxfordien supérieur (sous-zone à *bimammatum* et *hauffianum*), correspondant aux Marnes et Calcaires à Humeralis jusqu'au sommet de l'Oolithe de Ste-Vérène (Fig. 1.7).

11.2 CORRÉLATION SÉQUENTIELLE À HAUTE RÉOLUTION

11.2.1 Introduction et principes

La corrélation par la stratigraphie séquentielle à haute résolution ("4ème, 5ème et 6ème ordre") reste encore aujourd'hui, en dépit des évidences accumulées, un sujet qui soulève de nombreuses polémiques et qui peut apparaître pour beaucoup de personnes comme un monde hermétique et hostile. A l'exception de son utilisation dans l'établissement d'une échelle cyclostratigraphique, le travail de stratigraphie séquentielle ne représente pas un but en soi. Utilisée dans un contexte biostratigraphique

précis, en englobant non seulement la sédimentologie mais aussi la paléocéologie de détail, elle représente un outil extrêmement performant à la compréhension des systèmes sédimentaires complexes et à la quantification des facteurs régissant ce système.

Facteurs de contrôle du niveau marin

Les différentes hiérarchies de cycles eustatiques vont chercher leur moteur dans les variations d'activité tectonique et/ou climatique. C'est ainsi que les variations de 2ème ordre du niveau marin peuvent être reliés à des périodicités de l'activité tectonique à l'échelle globale, impliquant des variations du volume des bassins océaniques (e.g. HALLAM, 1963; VAIL et al., 1991). Les cycles de 3ème ordre sont les plus utilisés dans le monde, car ils définissent le terme de "séquence" dans la stratigraphie séquentielle basée sur la sismique, avec une durée allant de 500'000 ans à 3 millions d'années (e.g. VAIL et al., 1991). Leurs causes restent encore à définir précisément. Pour REVELLE (1990), elles seraient à relier avec des déformations crustales, tandis que pour VAIL et al. (1991), elles seraient dues à des causes climatiques au travers de cycles glacio-eustatiques. PITTET (1996) dans son étude de la région propose une combinaison des deux facteurs pour le contrôle sur le long terme. De même, HILLGÄRTNER (1999) a démontré dans le Crétacé inférieur du Jura français que les cycles de troisième ordre correspondent parfois à des cycles d'ordre inférieur (400 ka, voir plus bas) et parfois à des activités tectoniques importantes, impliquant une durée de périodicité plutôt aléatoire.

Les variations à court terme du niveau marin sont reliées aux variations d'insolation sur la surface terrestre. Ces variations sont induites par les cycles orbitaux (e.g. BERGER, 1989). Les fluctuations d'insolation entraînent une variation de température des océans, ce qui entraîne une expansion ou une contraction des masses d'eau. Durant les périodes glaciaires ("icehouse", voir Fig. 1.5), le processus glacio-eustatique est dominant (WALKER & JAMES, 1992). Cependant, durant les périodes de "greenhouse", ce mécanisme n'agit sans doute pas et les variations climatiques liées à l'insolation (par expansion thermique) auraient une incidence directe sur les fluctuations de niveau marin (e.g. STRASSER et al. 1999). PITTET (1996) a démontré que les variations eustatiques à court terme semblent être symétriques, ce qui indiquerait une relation directe entre variation eustatique et insolation.

De très nombreux exemples d'enregistrement relativement continus de variations à court terme ont été publiés, dans des milieux principalement lagunaires peu profonds du Jurassique en englobant des corrélations avec le bassin (STRASSER et al., 1999; voir aussi PASQUIER & STRASSER, 1997; PITTET & STRASSER, 1998a; STRASSER, 1994; STRASSER & HILLGÄRTNER, 1998).

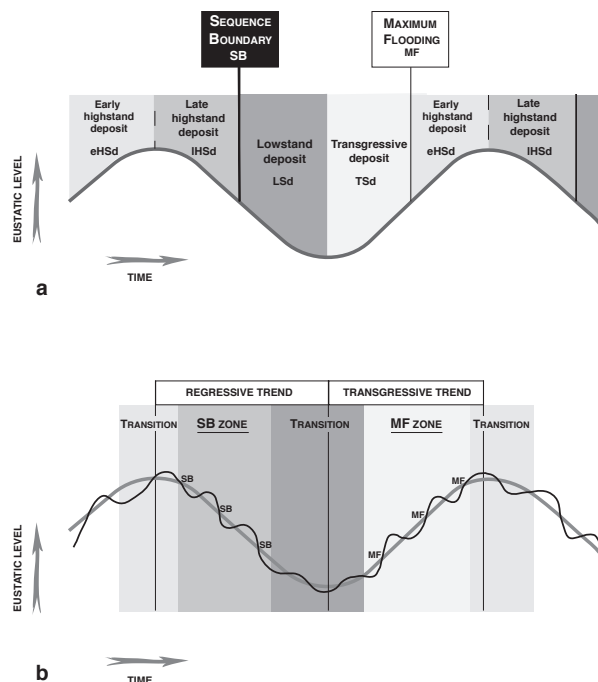


Fig. 11.3: a. Schematic sea-level curve showing the different elements of the sequence definition. b. Lower-frequency sea-level variation, modulated by higher-frequency fluctuations, and definition of SB zones and MF zones.

Éléments de séquence et notion de zone de limite

La figure 11.3a présente la nomenclature définissant les différents éléments qui composent une séquence. Pour plus de précisions sur les définitions, le lecteur est prié de se référer aux travaux de STRASSER et al. (1999) et aussi e.g. HILLGÄRTNER (1999), PASQUIER (1995), PITTET (1996), PITTET & STRASSER (1998a, 1998b), STRASSER & HILLGÄRTNER (1998).

La multiplicité des ordres de fluctuations de niveau eustatique pousse à introduire la notion de zone de surfaces diagnostiques dans l'étude séquentielle. En effet, les ordres successifs présentant des fréquences différentes, se superposent pour donner une courbe complexe de niveau marin (Fig. 11.3b). Ceci entraîne une multiplicité des surfaces remarquables. Ainsi, une fluctuation de petit ordre se superposant à une chute du niveau marin de plus grand ordre, va faire en sorte de marquer plus particulièrement les limites de séquences de petits ordres, masquant celle du plus grand (Fig. 11.3b). Dans ce cas-là, la détermination de la limite de séquence de grand ordre n'est pas assurée et la notion de zone de limite de séquence, englobant toutes les petites limites, doit être introduite. Il en va de même pour les limites de "maximum flooding", qui se multiplient dans un trend globalement transgressif, masquant la "MF" de grand ordre (Fig. 11.3b). Cette notion de zone va également être utilisée dans le cas des

limites induites par des faciès extrêmement peu profonds, mais où les conditions de subsidences ou de fluctuations eustatiques ne produisent pas d'émersion nette et donc aucune surface remarquable. La zone va alors englober l'ensemble des dépôts peu profonds, aux alentours de la limite de séquence supposée. Cette solution semble plus élégante et plus naturelle, plutôt que de choisir une limite au hasard.

La notion de zone est très pratique et logique. Elle permet d'introduire l'idée de dépôt de "Low Stand" sur la plate-forme. En effet, dans un contexte régressif sur le grand ordre des petites fluctuations de plus petits ordres permettent de créer l'accommodation nécessaire au dépôt. En général, il s'agit d'une succession de dépôts peu profonds proches de l'émersion.

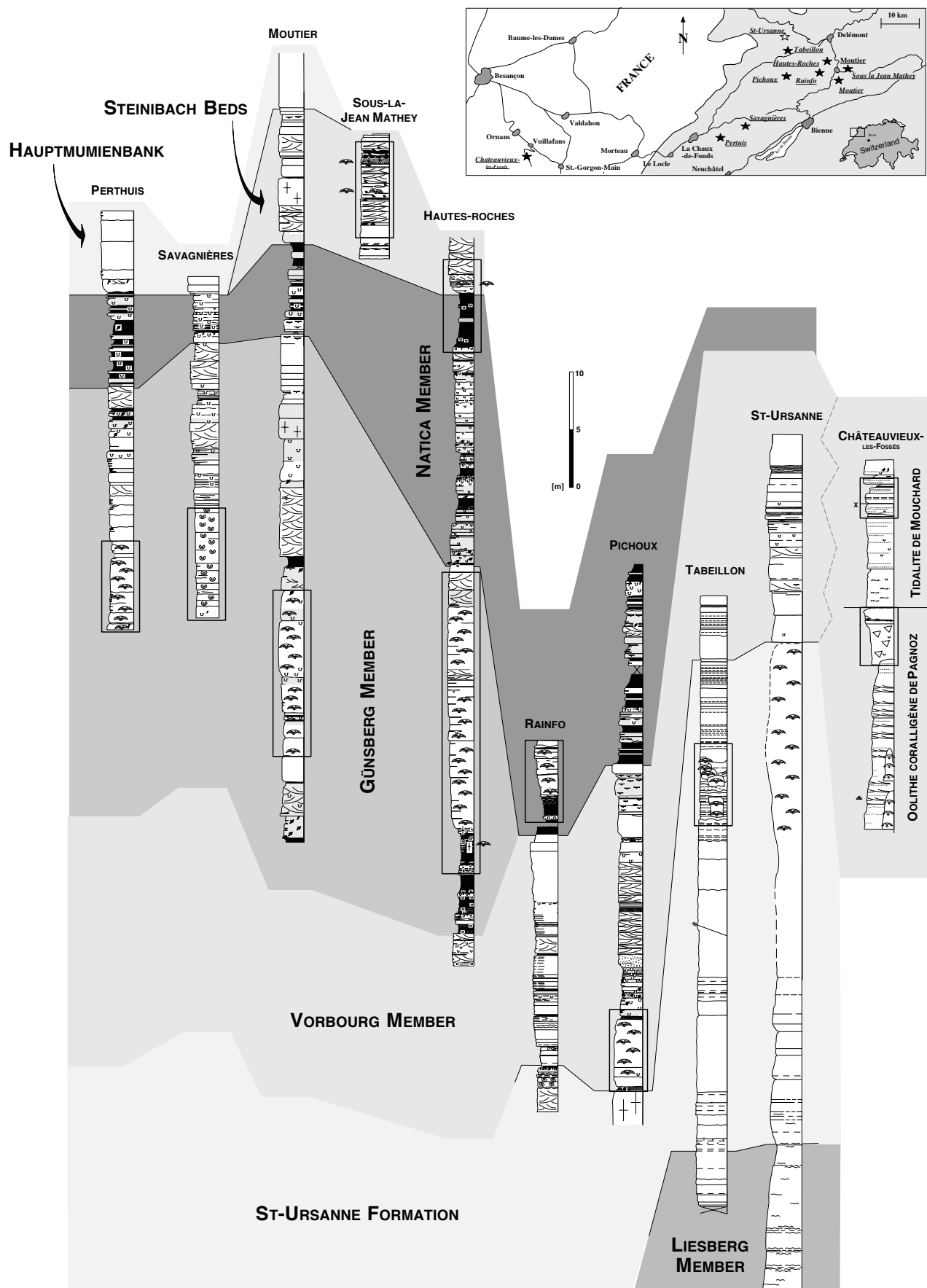
11.2.2 Découpage séquentiel et corrélations

Un grand travail de corrélation a été produit par les chercheurs de l'Université de Fribourg, sous la direction du professeur André Strasser, dont les résultats ont été utilisés dans cette étude. Ainsi, le travail de corrélation de PITTET (1996) va servir d'ossature sur laquelle viendront se ficher les récifs étudiés. De nouvelles coupes ont été étudiées et introduites dans son modèle de corrélation, induisant quelques changements pour certaines limites et éléments de dépôts.

Démarche et nomenclature

Le premier travail consiste à corréler les différents membres et formations au travers des coupes étudiées (Fig. 11.4). Cette corrélation est basée sur les définitions de BOLLIGER & BURRI (1967, 1970), GYGI & PERSOZ (1986) et GYGI (1995) pour les coupes suisses et de ENAY et al. (1988) pour la coupe de Châteaueux-les-Fossés. L'histoire générale de la plate-forme est ainsi visible en grande ligne suivant les faciès, comme décrit dans le chapitre 11.1. La coupe de St-Ursanne, qui a été ajoutée à des fins de complément paléogéographique, a été levée et étudiée par OSWALD (1998). Les faciès récifaux détaillés dans ce travail (Fig. 11.4, carrés noirs) sont ainsi distribués dans les différentes formations.

Les données biostratigraphiques et minéralostratigraphiques de GYGI (1982, 1995) et GYGI & PERSOZ (1986) ont permis de définir deux limites d'unités considérées comme isochrones. Il s'agit du sommet de la Formation de St-Ursanne et de la base des Couches de Steinibach et de son équivalent latéral, le Hauptmumienbank (Fig. 11.3). Ces limites vont servir de points d'ancrage à l'édifice séquentiel. Le travail de PITTET (1996) a permis de subdiviser séquentiellement l'intervalle entre ces deux lignes temps. Des séquences de petite échelle (ordre) et d'échelle moyenne ont été définies et rattachées respectivement au premier (100 ka) et au deuxième cycle



*Fig. 11.4: Correlation of Formations, Members and Beds in the studied sections.
Analysed coral level are outlined.*

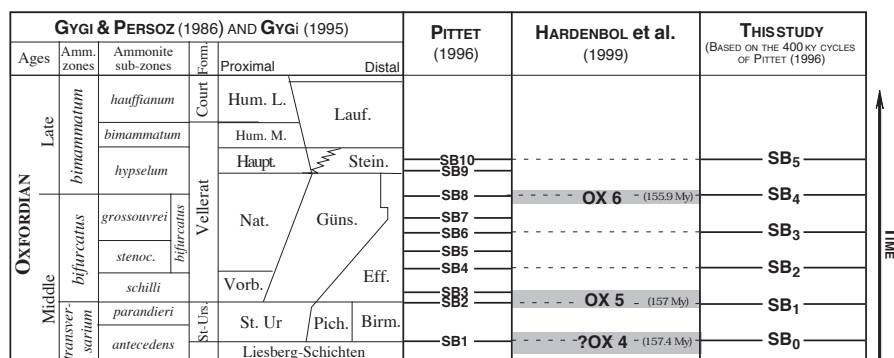


Fig. 11.5: Comparison between ammonite zones, formations and cyclostratigraphy during the Middle to Late Oxfordian

(400 ka) de l'excentricité de l'orbite terrestre (BERGER et al., 1989). Les chiffres donnés aux limites dans le travail de PITTET, sont le résultat d'une numérotation des surfaces remarquables successives dans les coupes, sans soucis de la hiérarchie des échelles de séquences. Cette démarche est objective, mais n'aide pas à la compréhension globale. Par soucis de clarification, la nomenclature de PITTET n'a pas été reprise directement dans cette étude. Les cycles de 400 ka sont ainsi numérotés de 0 à 5 et leurs correspondances avec les limites définies par PITTET (1996) sont représentées dans la figure 11.5. Ainsi, le sommet de Vorbourg, considéré comme synchrone par GYGI & PERSOZ (1986), correspondent à la limite SB 1 (Fig. 11.5). La base du Hauptmumienbank est représentée par la surface de transgression qui suit la limite SB 4.

Corrélation et définition du "troisième ordre"

La figure 11.6 montre la corrélation des coupes comportant les faciès récifaux de ce travail. Elle a été rendue possible grâce à un travail d'équipe avec le groupe de recherche de Fribourg. La collaboration avec les diplômants associés a été très utile pour la partie liée à la Formation de St-Ursanne qui n'est que peu traitée dans le travail de PITTET. Le découpage séquentiel et cyclostratigraphique détaillé de chaque coupe présentée est disponible dans les chapitres 9 et 10. Par soucis d'inscrire cet ouvrage dans un contexte séquentiel plus large, une comparaison a été tentée avec la charte d'HARDENBOL et al. (1999), permettant de la sorte le parallèle avec d'autres études sur le même âge. Les limites sur la plate-forme ont été corrélées avec celles définies dans le bassin Vocontien par BOMBARDIERE (1998) au moyen d'une biostratigraphie détaillée par ammonites. Le résultat permet de placer les grandes limites de "troisième ordre" Ox 5 et Ox 6 dans les coupes de la plate-forme. Elles se situent au voisinage de la limite SB1 pour Ox 5, à la limite entre la Formation de St-Ursanne et le Membre de Vorbourg, et de la limite SB4 pour Ox 6, quelque part dans le sommet du Membre à

Natica, avant la transgression importante de la base du Hauptmumienbank. Pour la durée de l'intervalle entre Ox 5 et Ox 6, le calage temporel nous donne une valeur d'environ 1.2 Ma dans le bassin, de 1.2 Ma sur la plate-forme et de 1.1 Ma calculé sur la charte d'HARDENBOL et al. (1999). Les correspondances sont très bonnes et donnent une légitimité aux corrélations.

Les limites de séquence Ox 5 et Ox 6 sont représentés dans les corrélations par une zone de limite de séquence, vu la difficulté à définir la surface exacte correspondante (voir 11.2.1). La zone englobe tous les faciès proches de l'émersion.

11.2.3 Histoire de l'évolution du niveau marin

La nature de l'enregistrement sédimentaire est en grande partie fonction de la productivité et de l'accommodation. La productivité est principalement contrôlée par des facteurs écologiques liés aux conditions environnementales (voir chap. 13). L'accommodation est la résultante des variations du niveau marin et de la subsidence. La figure 11.7 reconstitue l'histoire du niveau marin et de l'enregistrement sédimentaire associé sur l'espace de temps lié à l'étude. Elle peut être résumée de la sorte (Fig. 11.7, de 1 à 10):

- 1. Les derniers récifs, qui ont poussé dans le début du highstand du sommet de St-Ursanne, se font recouvrir par la progradation de micrite provenant de lagons peu profonds. L'accommodation diminue faisant place à des faciès intertidaux à birds eyes et à des niveaux de plages.
- 2. Au passage entre St-Ursanne et Vorbourg, le niveau marin baisse sur le grand trend. La limite SB1 a été déplacée par rapport au travail de PITTET (1996), qui la plaçait plus haute: le changement le plus important se situe à la base du petit récif (PICHOUX CL). Ce récif, constitué en majorité de microbolite, est construit sous une faible tranche d'eau. Seule une petite construction mono-spécifique (*Clausastraea parva*) s'implante en son milieu, au profit d'une petite fluctuation liée au cycle de 100 ka. Cette petite pulsation à l'intérieur de la zone Ox 5 est aussi visible latéralement sur les autres coupes (Fig. 11.6 et 11.8).

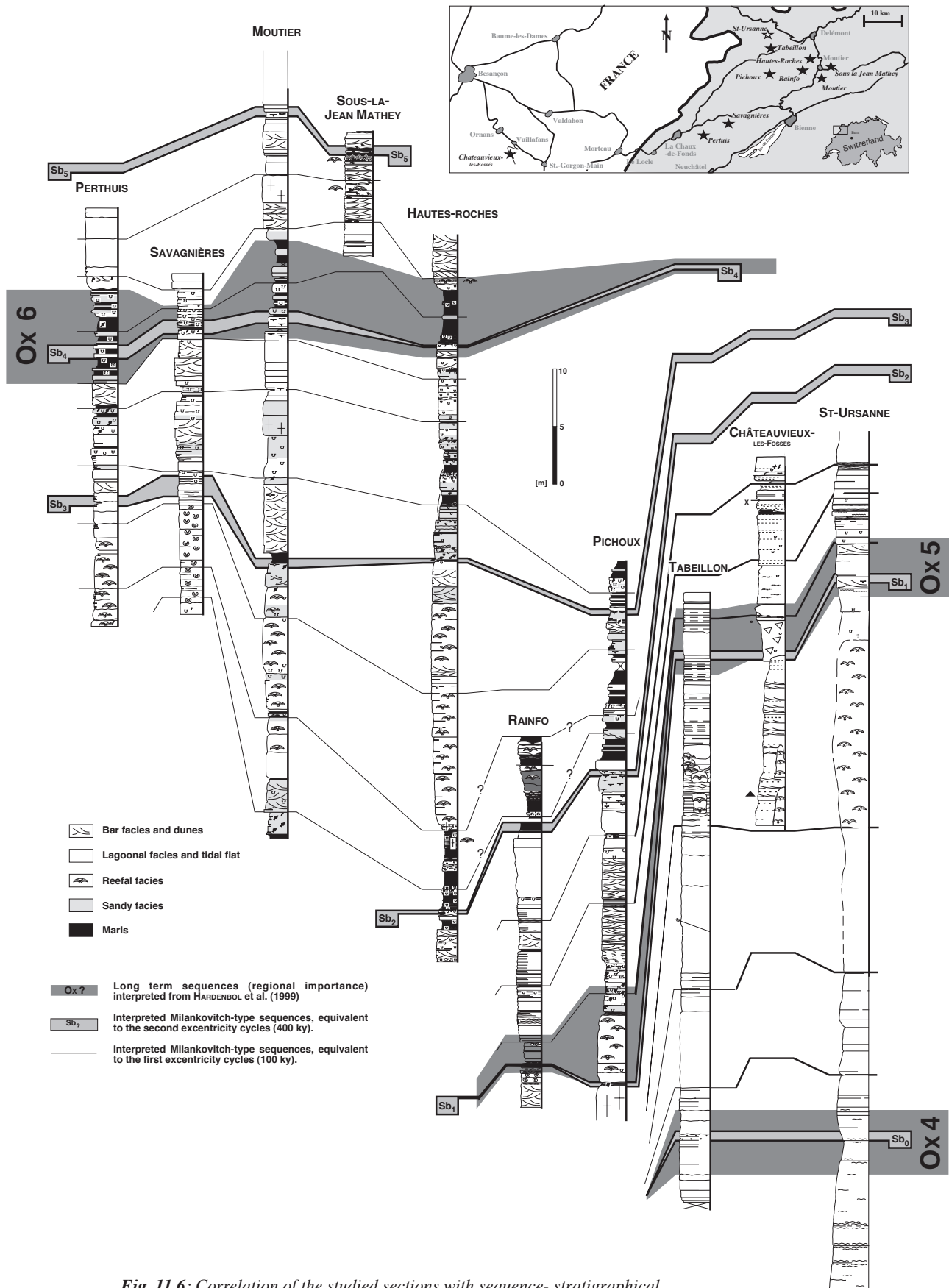


Fig. 11.6: Correlation of the studied sections with sequence- stratigraphical and cyclostratigraphical tools

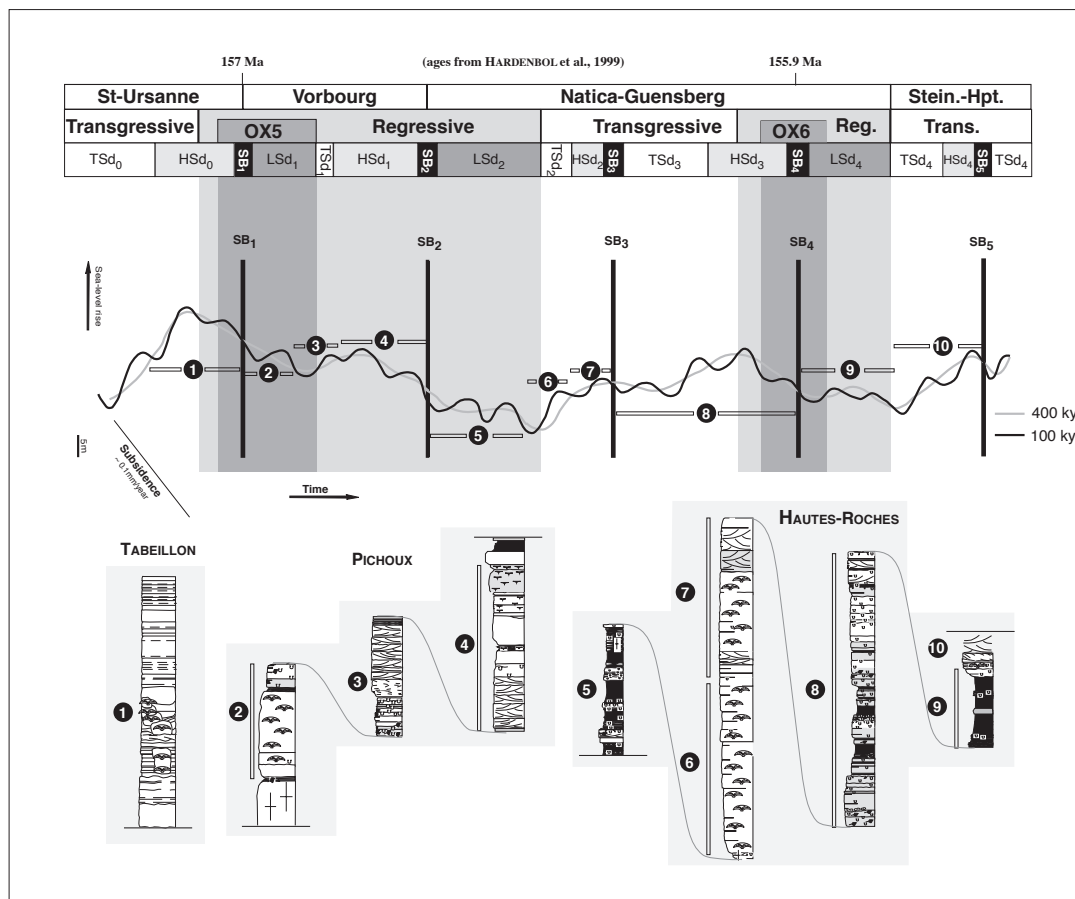


Fig. 11.7: Sea-level curve for the studied area and examples of corresponding facies evolution in the sections. (see text for explanations; sea-level curve extrapolated from PITTET, 1996).

- **3. et 4.** Par la suite, le trend général fluctue quelque peu à cause du cycle de 400 ka superposé, mais demeure dans un contexte régressif. Les dépôts sont caractérisés par une sédimentation de lagon restreint, avec dans les phases faiblement transgressives liées aux cycles de 100 ka, la production de barres oolithiques. L'évolution aboutit à la limite SB₂, au passage entre le Membre de Vorbourg et celui de Natica, qui annonce des dépôts très peu profonds.
- **5.** Des lagons restreints, proches de l'émersion et très riches en apports terrigènes, sédimentent dans l'équivalent du lowstand (Lsd₂), qui coïncide avec le maximum de régression sur le long terme. De petites fluctuations de niveau marin sur les cycles de 100 ka permettent l'implantation de coraux *Microsolenidés* dans la seconde partie des marnes.
- **6. et 7.** La sédimentation passe dans la phase transgressive du grand cycle. Deux fluctuations de 100 ka induisent l'accommodation nécessaire à l'établissement de récifs coralliens diversifiés. Les limites de séquences liées aux cycles de 100 ka se marquent peu, étant donné le trend transgressif global.
- **8.** Après la limite de séquence SB₃, le niveau marin se stabilise un peu, produisant une succession de niveaux peu profonds. La subsidence et la transgression sur le long terme atténuent l'effet de la chute du niveau marin due à SB₃, impliquant l'absence d'émersion prolongée et le manque de lowstand. A la fin du TSd₃ et dans le HSd₃, l'accommodation augmente, permettant une reprise plus franche de la production carbonatée.
- **9.** La limite SB₄ coïncide avec une zone de limite sur le long terme (Ox 6). Cette coalition produit le retour des apports massifs de siliciclastiques et des dépôts de vasières.
- **10.** Une transgression très marquée par une addition du long terme et du moyen terme induit l'ouverture générale du système au passage entre le Membre à Natica et les Couches de Steinibach, respectivement du Hauptmumienbank. Cette augmentation d'accommodation entraîne la reprise massive de la production carbonatée. Le résultat est l'installation de barres oolithiques protégeant des lagons à gros oncoïdes.

11.3 PALÉOGÉOGRAPHIE DES PRINCIPAUX ÉVÉNEMENTS RÉCIFAUX

Trois périodes importantes d'établissement de faciès récifaux ressortent de ces corrélations. Une première se situe au passage de la Formation de St-Ursanne au Membre de Vorbourg. Une seconde couvre le dépôt du Membre de Günsberg et une dernière se trouve au niveau de la transgression de la base des Couches de Steinibach. Ces trois phases recouvrent tous les environnements de dépôts des récifs étudiés. Pour préciser le cadre écologique du chapitre 12, une reconstitution paléogéographique de ces différentes phases a été construite, en privilégiant les passages entre dépôts de bas niveau marin et dépôts transgressifs.

Passage de St-Ursanne à Vorbourg

Remarques

La Formation de St-Ursanne et les relations avec les Couches de Liesberg font l'objet d'un travail de thèse de Martin Takacs, doctorant à Stuttgart.

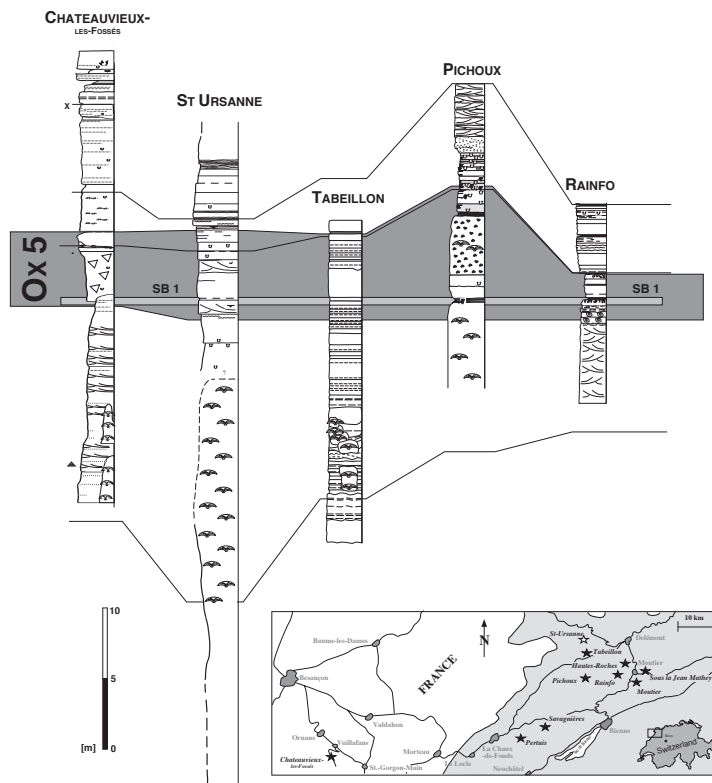


FIG. 11.8: Correlation of the sections belonging to the top of the St-Ursanne Formation and the base of the Vorbourg Member (the section of St-Ursanne is modified from OSWALD, 1998)

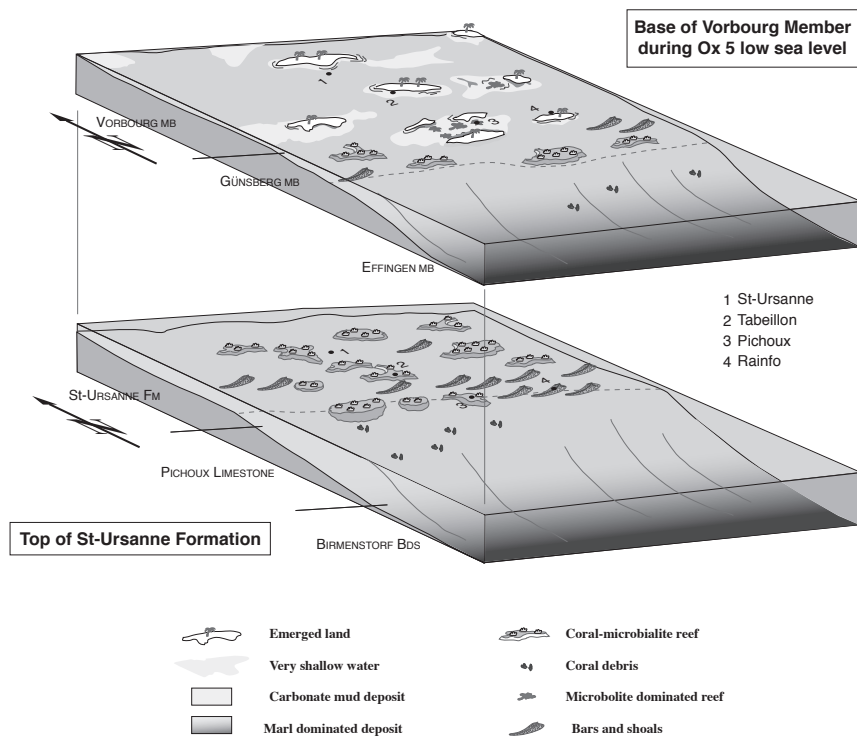


Fig.11.9: Evolution of the platform between the top of the St-Ursanne Formation and the base of the Vorbourg Member

Nous nous sommes partagés les coupes de façon stratigraphique. De plus, les deux travaux ne faisaient pas double emploi, car M. Takacs travaille à un niveau de détail moins important. Cependant, deux coupes ont été étudiées dans cette Formation pour ce travail, car une comparaison écologique avec la Formation de Vellerat s'est révélée utile pour une meilleure compréhension des systèmes écologiques. Ceci explique le nombre réduit de constructions étudiées dans cette formation et le fait que les constructions de la localité de St-Ursanne ont été laissées pour l'étude globale de l'école de Stuttgart.

Paléogéographie

La figure 11.8 reprend une partie des corrélations de la figure 11.6, remettant à l'horizontal la limite de séquence Ox 5.

L'évolution des faciès vers des environnements restreints, voir émerifs, est très visible.

Les constructions se situant dans le sommet de la Formation de St-Ursanne bénéficient de bonnes conditions environnementales, au niveau climatique (Fig. 11.9). Les apports siliciclastiques sont nuls et le contrôle sur la croissance est principalement exercé par la sédimentation de micrite. Des barres oolithiques se constituent dans les secteurs de haut fond, protégeant des lagons relativement ouverts. Vers le bassin, la sédimentation passe à des faciès micritiques des Calcaires du Pichoux et dans le bassin aux marno-calcaires des Couches de Birmenstorf.

La baisse du niveau marin, accompagnée par les premiers apports terrigènes, détériore le milieu de dépôt. Les environnements deviennent confinés, réduisant la diversité faunistique et produisant les calcaires micritiques du Membre de Vorbourg.

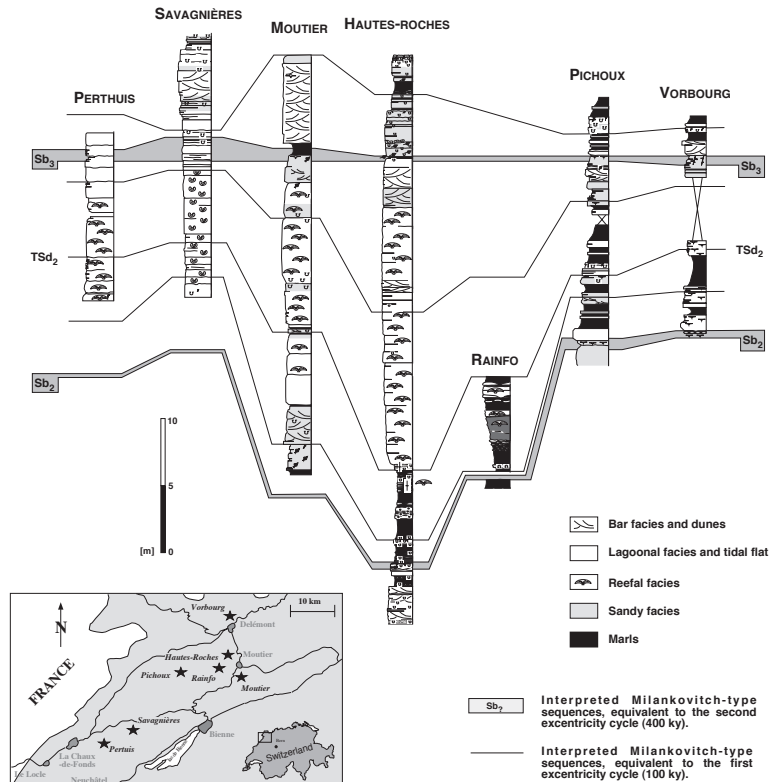


Fig. 11.10: Correlation of the section belonging to the Natica and Günsberg Members (Vellerat Formation). Additional section of Vorbourg is from PITET (1996).

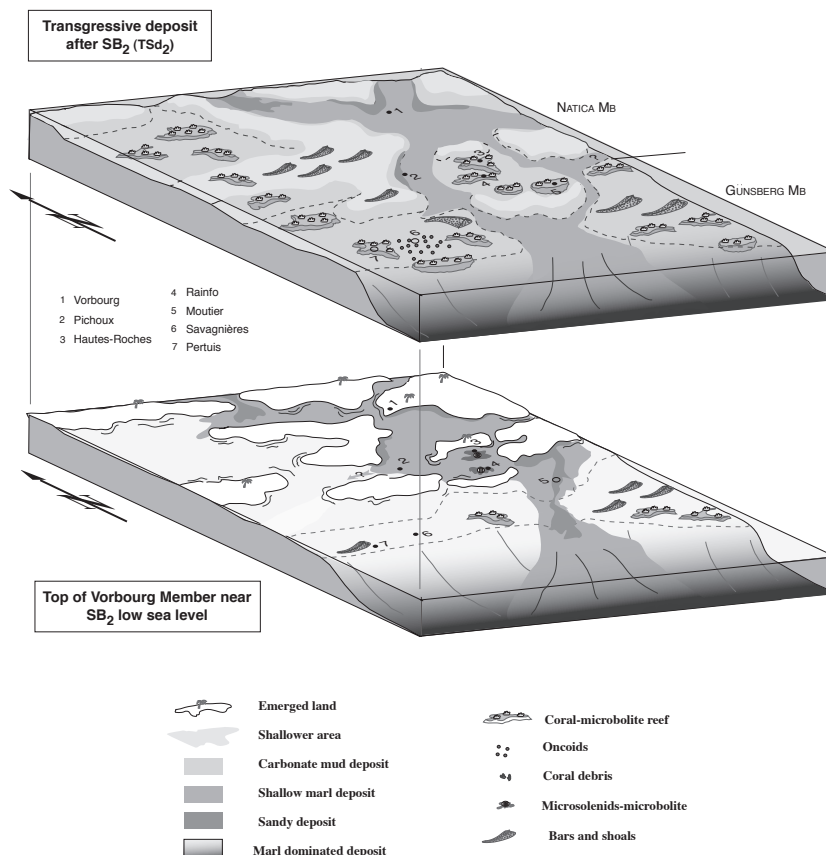


Fig. 11.11: Evolution of the platform between SB2 (~ top of Vorbourg Member) and SB3 (within the Natica Member)

(Fig. 11.9). Des émergences significatives sont observées, notamment à Rainfo. Dans des environnements les plus confinés, de la microbolite se développe. De petites fluctuations au niveau des cycles de 100 ka, permettent de créer l'accommodation nécessaire à l'empilement de plage à Tabeillon et surtout d'un récif microbolitique à Pichoux (Fig. 11.8). Cette pulsation est aussi visible à Rainfo avec quelques bancs micritiques très dolomitisés, pris entre deux limites de séquences et aussi à Châteaueux, avec un important dépôt de rubble. En plus, la possibilité de former un petit récif à Pichoux peut aussi s'expliquer par une plus forte accommodation, due à sa position plus près de la bordure de la plate-forme, où la subsidence est plus importante. Cependant, les vrais récifs progradent un peu vers le sud, en bordure de plate-forme où se dépose l'équivalent de la Formation de Günsberg.

Le bassin se remplit progressivement par un apport siliciclastique massif (Membre d'Effingen).

Par la suite, le système va s'approfondir quelque peu durant le Membre de Vorbourg, produisant des dépôts de lagon plus ouverts et des systèmes de barres oolithiques sur la plate-forme.

11.3.2 Membre de Günsberg

La figure 11.10 présente la corrélation des coupes comportant le plus grand nombre de récifs, entre les limites de séquences SB2 et SB3, équivalent de la première partie du dépôt de la Formation de Günsberg et de son semblable latéral le Membre à Natica (voir Fig. 1.7).

Après la transgression passagère durant l'équivalent du Membre de Vorbourg, le niveau marin chute à nouveau, produisant des dépôts peu profonds de marnes ou de calcaires à fenestrés. Cette dichotomie est visible dans la reconstitution paléogéographique de la figure 11.11. Une subsidence différentielle entraîne un drainage des apports siliciclastiques dans la partie est de la zone étudiée, plus précisément dans la région de Moutier (PITTET, 1996). Des fluctuations dans la distribution de ces terrigènes permettent l'implantation à certaines places de coraux Microsolénidés dans des environnements boueux. Cette tectonique différentielle est initiée par le mouvement de bloc de plate-forme pouvant présenter un tiltage Nord-Sud, mais aussi Est-Ouest, induisant des drainages des siliciclastiques vers le Sud, mais aussi suivant des axes parallèles à la bordure de la plate-forme en direction de l'Est. Dans l'Oxfordien supérieur, le drainage se fait même en direction du Sud-Ouest (HUG, com. orale).

La morphologie complexe initiée par la tectonique différentielle conditionne les systèmes de dépôts lors de la transgression (Fig. 11.11). Les apports siliciclastiques sont toujours concentrés à l'Est, en s'étalant un peu plus. Deux contextes de constructions récifales peuvent être différenciés. Une situation plus ouverte, dépourvue de terrigène, se développe dans la partie Sud-Ouest, tandis qu'une partie plus confinée, soumise au contrôle des apports du continent et des nutriments associés, s'étend dans la région de Moutier. Cette dernière partie va produire des récifs à forte composante de microbolite et pauvres en micro-encroûteurs phototrophes, tandis que les conditions ouvertes vont initier des récifs et des oncoïdes

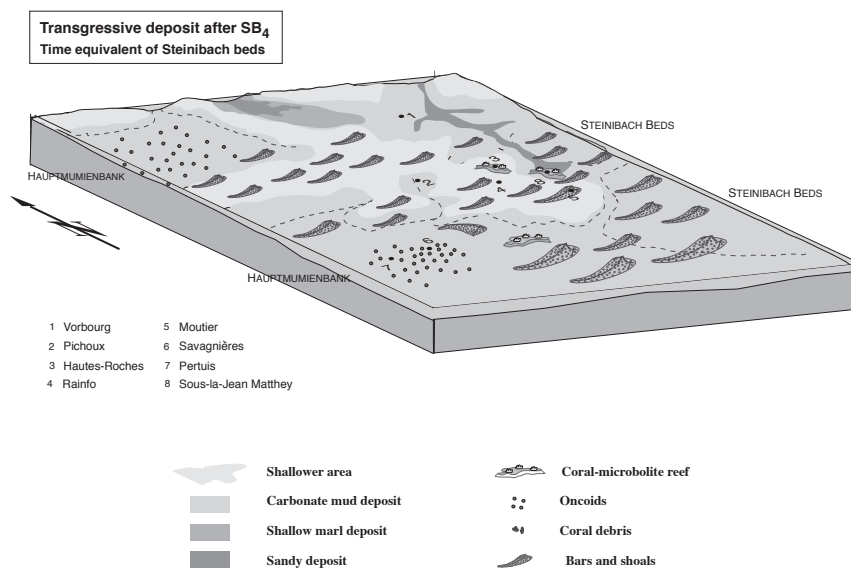


Fig.11.12: Evolution of the platform in the transgressive deposit TSd4 in the time equivalent of the base of the Steinibach beds and the Hauptmumienbank

de compositions proches de celles de St-Ursanne, montrant un fort contenu en photophiles (voir chap. 12). Des barres oolithiques vont faire naître des hauts-fonds parfois à forte composante gréseuse.

Par la suite, des fluctuations du niveau marin à court terme vont entraîner la migration des corps sédimentaires, induisant la fermeture et l'ouverture des environnements de lagon. Cela va avoir comme conséquence des crises récifales dans les secteurs déjà restreints, soumis aux apports terrigènes, tandis que les domaines ouverts continueront normalement leur croissance.

11.3.3 Transgression liée aux Couches de Steinibach

La dernière période récifale remarquable dans l'espace de temps étudié se situe au début de la transgression dont vont résulter les dépôts oolithiques des Couches de Steinibach et des niveaux à oncoïdes du Hauptmumienbank. La figure 11.12 nous montre le stade initial de cette transgression. Celle-ci prend place au-dessus des derniers niveaux de marnes restreints du Membre à Natica. La reprise de la production carbonatée se fait progressivement et peut se matérialiser sous la forme d'une évolution des communautés trophiques depuis les endofaunes filtreuses vers les autotrophes en passant par un stade de domination des broûteurs et des épifaunes suspensivores (voir HAUTES-ROCHES CL B, chap. 9). D'autres constructions se positionnent entre les barres oolithiques, dans des conditions extrêmes pour la survie des coraux (voir SOUS-LA-JEAN MATTHEY, chap. 10; Fig. 11.12).

12 - PALÉOÉCOLOGIE GÉNÉRALE & MODÈLES

Le contexte paléogéographique étant précisé, des modèles de dépôts peuvent ainsi être mis au point en fonction des différents facteurs écologiques contrôlant la croissance des récifs. L'évolution sédimentaire et faunistique des contenus récifaux va permettre une évaluation indirecte des conditions environnementales de dépôt pour les récifs jurassiques.

12.1 FACTEURS DE CONTROLE: DISCUSSION

Les facteurs contrôlant l'implantation et la croissance des récifs sont multiples et complexes. Ils interagissent les uns avec les autres, s'amplifiant et s'annihilant tour à tour. Le premier stade de l'approche paléoécologique est sans doute de les définir et ensuite de les hiérarchiser dans un modèle dynamique. Ces facteurs définissent l'environnement physique et chimique dans lequel les constructions s'implantent et croissent. Ces deux familles de facteurs sont naturellement liées. Etant donné l'imbrication de ces agents, il est souvent difficile de les décrire. Une subdivision peut cependant être tentée entre facteurs directs et indirects (Fig. 12.1).

12.1.1 Quelques modèles existants

Différents modèles ont été proposés dans la littérature, modèles qui ne sont pas unanimement acceptés. Il ne s'agit en tout cas pas d'une liste exhaustive, mais plutôt d'une indication pour savoir quels sont les facteurs qui ressortent le plus souvent.

LEINFELDER et al. (1994, 1996) ont interprété une zonation des faciès dans des contextes de rampe, où la bathymétrie, la disponibilité de l'oxygène et l'eutrophication déterminent la distribution des coraux, des éponges et des microbolites. INSALACO (1998) classe les récifs oxfordiens, en fonction de leur dépendance à l'intensité de la lumière, l'énergie hydrodynamique et de l'équilibre sédimentaire. Pour KEUPP et al. (1990; 1996), les changements du

niveau marin, le taux de sédimentation, la bathymétrie et l'intensité lumineuse contrôlent les "méga-faciès" à spongiolite. De plus, les croûtes microbiennes peuvent tolérer des niveaux trophiques plus élevés. Ces mêmes auteurs ont observé des fluctuations périodiques dans les faciès à microbolite (thrombolite, stromatolite...), qui sont contrôlées par des événements hydrodynamiques et des variations d'oxygénation. CIRILLI (1997) explique que la formation de thrombolite et de stromatolite est principalement contrôlée par l'intensité lumineuse, la profondeur, le taux de sédimentation et la présence de microfaunes.

12.1.2 Facteurs directs

Les facteurs directs agissent sans intermédiaire, physiquement et chimiquement, sur la construction. Ils permettent, accélèrent ou encore inhibent la croissance du constituant principal du récif, le corail. Nous avons vu que coraux et encroûtements étaient étroitement liés et qu'ils s'associaient pour former une construction solide.

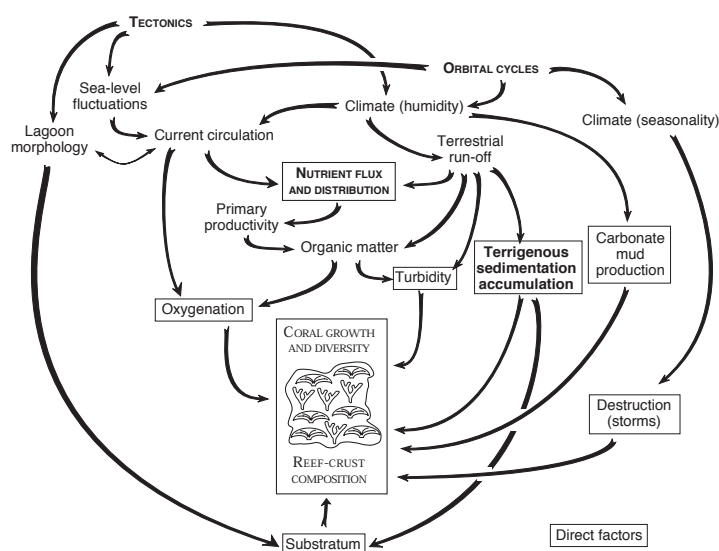


Fig.12.1: Flow-chart of the main factors controlling, directly or indirectly, reef evolution

Bien que souvent “synchrones” dans leur formation, ils sont produits dans des “tiers” différents de la construction (surface, domaine cryptique) et ainsi dans des environnements (ou micro-environnements) distincts. Les facteurs qui empêchent la production d’encroûtements, inhibent d’une certaine manière le potentiel cohésif de la microbolite et ainsi la résistance et la croissance du récif. D’un autre côté, des conditions trop favorables pour le développement de croûtes sont très négatives pour les coraux. L’équilibre entre ces deux cas est vital pour la survie de la construction.

Substrat et accumulation sédimentaire

Le substrat est un élément indispensable pour l’édification d’un récif. Actuellement, la plupart des récifs poussent sur des substrats durs, qui peuvent être hérités de morphologies du Pléistocène (exemples de Belize, des Bahamas, de la Mer Rouge et des Bermudes). La particularité des récifs oxfordiens étudiés est qu’ils ne semblent pas posséder à leur base de tel substrat induré. Beaucoup de récifs prennent racine sur des substrats meubles ou sub-stabilisés.

Dans de nombreux cas, une barre oolithique sert de substrat et aucune trace de diagenèse précoce n’a pu être mise en évidence. Un passage progressif d’un faciès de grainstone à packstone est presque toujours observé, impliquant une désactivation graduelle de la barre. Ceci peut être la conséquence d’une coupure de l’énergie par une barrière physique ou alors d’un approfondissement. La deuxième possibilité peut être souvent privilégiée, étant donné la nécessité d’une augmentation d’accommodation pour la croissance d’un récif. La barre oolithique peut aussi être stabilisée par une activité biologique. Champignons et bactéries induisent, par leur métabolisme, la carbonatogenèse entre les grains (e.g. HILLGÄRTNER et al., 1999). De plus, de gros foraminifères (par ex. *Amobaculites*, affinité *Alveosepta*) s’installent dans les derniers millimètres du sédiment, ajoutant à sa cohésion.

La planula a besoin de peu de place indurée pour s’attacher. De gros bioclastes sont souvent suffisants. Les premiers coraux ainsi formés servent eux-mêmes de substrat à la colonie. Dans certains stades initiaux d’établissement, une croûte microbienne, par sa rapide cimentation (voir Chap. 3) peut fournir le substrat nécessaire.

Le problème du substrat est très étroitement lié au taux de sédimentation. Quelques formes de coraux se sont adaptées à des fonds meubles. C’est le cas par exemple, des *Microsolena* et des *Amphiastraea piriformis*. Dans l’actuel, *Goniastraea*, *Porites* et *Oculina* peuvent par exemple s’adapter à des substrats meubles. Dans tous les cas, le taux de sédiment doit être très faible. Les formes liées à une sédimentation importante, mais non mortelle pour la

colonie, adoptent des morphologies en champignon et ne sont pas encroûtées. Ces exemples sont rares. La plupart du temps, la microbolite est présente avec les coraux, surtout dans la partie basale du polypierite. Il est souvent difficile de dire si l’encroûtement sert de substrat à la colonie ou le contraire. Certains exemples, comme à Hautes-Roches, semblent indiquer une croissance simultanée, avec une initiation de la colonie à partir d’un débris bioclastique. Dans tous les cas, il doit y avoir arrêt de sédimentation pour le développement de croûtes, car celles-ci ne poussent certainement pas après enfouissement dans les marnes.

WOOLFE & LARCOMBE (1998, 1999) dissocient, à juste titre, la notion d’apport terrigène à celui d’accumulation sédimentaire. Un flux siliciclastique important n’implique pas un dépôt proportionnel, de même qu’une grande quantité de terrigène dans les récifs indique plus une augmentation du piégeage que forcément une augmentation de l’apport. Ce phénomène est lié au drainage et à l’énergie du dépôt. Comme dans l’exemple de Monkey River au Belize (voir chap. 13), le drainage des apports du continent se fait dans les premières dizaines de centimètres de la tranche d’eau en direction des zones plus distales. Le fond marin n’est pas étouffé de siliciclastiques et présente une faune marine en relativement bon état. Comme dans l’exemple de la Grande Barrière fourni par WOOLFE & LARCOMBE (1998), attesté par une énorme quantité de données, pour qu’il y ait développement de récif, il faut que la production de carbonate soit supérieure au taux d’accumulation de terrigène. Cela implique un faible taux d’accumulation, soit par absence d’apport, soit par “by-pass”. Ce dernier peut être le générateur de niveaux condensés, grand fournisseur de substrat. La sédimentation n’est pas que siliciclastique. Nous avons vu que les grandes quantités de micrite produites durant l’équivalent temps de la Formation de St-Ursanne contrôlent en bonne partie l’implantation, la croissance et la migration des récifs.

La notion d’apport terrigène, de “by-pass” et de haute productivité de micrite, introduit un autre facteur important dans la croissance récifale, la turbidité.

Luminosité (turbidité et profondeur)

La turbidité influe directement sur la vie et la mort des coraux, agissant sur la luminosité et la qualité d’eau. Les coraux sont mixotrophes et par ce fait peuvent s’adapter à diverses conditions trophiques. Une des raisons possibles de l’assimilation des zooxanthelles par les madréporaires est qu’elles leur permettent, dans le courant du Jurassique, de coloniser les environnements oligotrophiques où la pression de la prédation était moins grande (e.g. WOOD, 1993). Ceci leur crée une certaine dépendance à la lumière. Le système de symbiose de certains taxons ne semblait pas encore pleinement au point à cette époque (NOSE & LEINFELDER, 1997), ce qui leur donnait encore une prédisposition à l’hétérotrophie.

La profondeur agit directement sur la luminosité. Les coraux actuels colonisent particulièrement les environnements peu profonds pour des raisons de luminosité et de température (voir Chap. 1). INSALACO (1996a) a déjà présenté une zonation des *Microsolenidés* du Jurassique supérieur en fonction de la profondeur et les nombreux travaux de l'école de Stuttgart utilisent eux aussi beaucoup le contrôle bathymétrique (e.g. LEINFELDER & al. 1993b, 1994, 1996). Cependant, la plate-forme oxfordienne étudiée reste peu profonde dans le secteur de l'étude ce qui exclue un contrôle important par la bathymétrie (voir Chap. 11). Il faut pourtant bien expliquer les nombreux exemples montrant des passages très nets de la dominance du mode de nutrition phototrophe au mode hétérotrophe et vice versa. En l'absence de contrôle par la profondeur et dans un climat qui, bien que fluctuant un peu, reste à dominance subtropicale (contrôlé par la température), une limitation par la turbidité semble logique.

La turbidité est liée à la quantité de particules (sédimentaires ou organismes) en suspension. Cependant, si une forte sédimentation provoque généralement une eau très turbide, une haute turbidité n'implique pas nécessairement une sédimentation importante (WOOLFE & LARCOMBE, 1998). Il n'est donc pas toujours correct de mesurer indirectement la turbidité en fonction de la matrice contenue dans le récif. Dans l'exemple de Belize (voir Chap. 13), la turbidité est très importante dans la tranche d'eau superficielle, tandis que l'eau dans laquelle baignent les coraux est relativement claire. Le résultat est une réduction importante de la luminosité qui atteint le sol, mais une faible sédimentation directe sur les coraux. Un effet identique est obtenu dans les récifs de la Grande Barrière, mais avec un contrôle par l'hydrodynamisme, par drainage et remise en suspension du sédiment (WOOLFE & LARCOMBE, 1998). Ces exemples ne font pas perdre de vue qu'un dépôt de marne implique un apport d'argiles et donc une turbidité importante, du moins périodiquement.

L'accommodation est la mesure relative de la tranche d'eau disponible. Elle est le résultat de la somme entre la subsidence et les variations du niveau marin. Le récif a besoin de place pour se développer. Une forte subsidence peut entraîner l'empilement de faciès récifaux peu profonds. Dans les récifs étudiés, la subsidence moyenne est telle qu'elle ne permet pas l'émersion prolongée des constructions (voir aussi PITTET, 1996). D'un autre côté, les variations du niveau marin ne sont pas d'amplitude suffisante pour noyer ou faire émerger durablement les constructions. Leur taux de productivité leur permet d'être au minimum en évolution de "keep-up" (NEUMANN & MACINTYRE, 1985; HUBBARD, 1997). Dans des conditions idéales, les coraux arrivent sans problème à compenser la subsidence et les montées du niveau marin. Cependant, si les conditions environnementales fragilisent la construction, il est possible que celle-ci ne puissent plus suivre. Il est difficile à le prouver dans le fossile, car de

mauvaises conditions peuvent suffire à la mort du récif, indépendamment des fluctuations du niveau marin.

Destruction (tempêtes, énergie hydraulique)

L'énergie hydraulique d'exceptionnelle importance peut détruire un récif, impliquant des dépôts importants de rubble. Par exemple au Belize, on a pu voir des *Agaricia* et des *Siderastraea* qui ont commencé à pousser sur des débris d'*Acropora palmata* et *cervicornis*, encroûtés par des algues rouges et vertes, lesquels débris résultaient d'un dépôt de tempête (voir aussi ROGERS, 1993 et BLANCHON et al., 1997).

Oxygénation

L'oxygène est un facteur limitant pour la vie des métazoaires et influence directement la diversité et l'abondance des formes de vie marine. L'abaissement du taux d'oxygène a pour conséquence une diminution de la taille des organismes et du taux de calcification, ce qui implique une disparition progressive des taxons à squelettes calcaires, vers la limite entre zones aérobie et dysaérobie (e.g. RHOADS & MORSE, 1971; SAVRDA & BOTTJER, 1987; THOMPSON et al., 1985). SAVRDA & BOTTJER (1987) présentent des exceptions à cette règle, en introduisant une zone exaérobie. Ils décrivent de la sorte des grands bivalves développant une relation symbiotique avec bactéries oxydant le soufre. Cependant, ces zonation ont été définies en regard à la relation talus-bassin. C'est ainsi que OSCHMANN (1991) propose d'utiliser la zone poikiloaérobie pour les environnements de plate-forme qui sont soumis à des fluctuations d'oxygénation à haute fréquence (annuelle). Cette zone n'est colonisée que par quelques formes opportunistes. Ces organismes peuvent s'adapter à ces conditions de deux manières (OSCHMANN, 1994). Ils peuvent développer une symbiose avec des organismes chemolithotrophes et ainsi acquérir une tolérance plus grande au manque d'oxygène. Ils peuvent aussi adapter leur cycle de vie à la fluctuation de l'oxygène, en prenant un stade larvaire planctonique durant l'anoxie et un stade mature benthique quand les conditions redeviennent normales.

La teneur en oxygène du milieu de vie est étroitement liée à la quantité de MO produite. Dans le cas d'un développement rapide et massif de la MO, l'oxygène est vite consommé par la décomposition bactérienne et le milieu devient anoxique. Ce phénomène fait que l'on relie souvent la baisse d'oxygénation avec l'apport de nutriments dans le système (voir 12.1.2). La microbolite dans sa phase de construction "sciaphile" peut se former par l'action indirecte de métabolisme anaérobie (voir Chap. 3). Des paquets de microbolite (presque toujours de la thrombolite) peuvent donc se former dans des conditions de faible oxygénation. Certains micro-encroûteurs, comme

les *Terebella lapilloides*, sont interprétés comme pouvant supporter des fluctuations d'oxygène (e.g. LEINFELDER, 1996). Cette observation semble se confirmer dans cette étude, où de nombreux niveaux ne sont constitués que de thrombolite et de térébelles.

Facteur écologique

Le facteur de la compétition entre les espèces n'est pas à négliger. Cependant, il est très difficile à mettre en évidence dans le fossile, étant donné la faible extension tridimensionnelle des récifs étudiés. Il est possible que la compétition entre coraux n'ait pas été autrement importante, car les niveaux de croissances coraux sur coraux sont assez rares dans les coupes étudiées.

La compétition semble plus ardue avec la microbolite. Mais, il n'est pas évident que les encroûtements soient une grande cause directe de mortalité chez les coraux. L'étude détaillée de l'évolution en parallèle de la bioérosion et de la microbolite semble montrer que la bioérosion augmente juste avant l'apparition des croûtes, lors de crises récifales, matérialisées par un niveau de thrombolite couvrant la surface du récif. Ceci indique une modification dans l'environnement récifal qui ralentit ou voit stopper la croissance corallienne, offrant un substrat plus vaste à la bioérosion. De plus, le changement environnemental est favorable pour les filtreurs que sont les lithophages, impliquant une augmentation de leur masse. Le récif cesse de croître normalement. Pour cette raison, la microbolite, qui se forme dans le cœur du récif, atteint la surface, pour finalement le recouvrir. La prédominance de la microbolite est dans ce cas une conséquence et non pas une cause de mortalité du récif. De plus, il est difficile de modifier les conditions des micro-environnements cryptiques où se forme la microbolite, afin de favoriser suffisamment sa croissance pour qu'elle surpasse celle des coraux. CAMOIN et al. (1997; 1999) proposent des apports terrigènes périodiques accompagnés par des infiltrations d'eaux souterraines dans les récifs quaternaires de Tahiti, ce qui induiraient une augmentation des nutriments et une alcalinisation des eaux interstitielles durant la croissance des constructions. On pourrait aussi modifier l'environnement récifal par des mécanismes d'endo-upwelling géothermaux qui produiraient une eutrophie partielle à l'intérieur des récifs. Un exemple d'un tel mécanisme, mais à très grande échelle (celle du Pacifique), a été donné par ROUGERIE & FAGERSTROM (1994) dans des récifs à rudistes, algues et stromatopores du Crétacé. Bien que l'ouverture de l'Atlantique commence durant l'équivalent temps des dépôts étudiés, il semble peu réaliste d'associer un tel processus aux récifs suisses. Il faudrait plutôt chercher du côté des facteurs indirects, comme les apports terrigènes.

12.1.3 Facteurs indirects

Les facteurs indirects contrôlent les facteurs directs (Fig. 12.1). Ils façonnent le contexte environnemental dans lequel les récifs s'implantent et grandissent. Ces facteurs ne sont pas indépendants et interagissent entre eux.

Les nutriments

La disponibilité des nutriments a une très grande importance dans la production de carbonate. La quantité de nutriments dans l'eau marine définit les trois types de conditions environnementales que sont les systèmes oligotrophique, mésotrophique et eutrophique (HALLOCK, 1987; BRASIER, 1995a, 1995b). Une augmentation de l'apport en nutriments peut provoquer des expansions rapides ("blooms") planctoniques, qui ont un impact direct sur la transparence de l'eau et ainsi, sur la profondeur de la zone photique. Ce phénomène peut effectuer une pression importante sur les faunes benthiques, induisant un déplacement du mode de nutrition phototrophique vers l'hétérotrophie (CAPLAN et al., 1996; HALLOCK & SCHLAGER, 1986; HALLOCK, 1987). L'origine de ces nutriments peut être diverse. Un apport d'upwelling venu de la mer ouverte, comme dans plusieurs cas de black-shales, n'est pas utilisable sur ces systèmes de plate-forme vaste et plate, éloigné d'un bassin profond et morphologiquement complexe. L'autre source de nutriments provient des lessivages du continent, injectant des siliciclastiques et de la MO particulée, colloïdale ou dissoute ainsi que des complexes de phosphore et d'azote dans le système. Des sources-points et une morphologie complexe de plate-forme peu profonde, augmentent "l'hétérogénéité" spatiale de distribution (HALLOCK, 1997) des apports. Ainsi, la subsidence différentielle décrite dans le chapitre 11, draine les éléments, ce qui engendre des milieux de dépôts juxtaposés radicalement différents, présentant des systèmes oligotrophiques, mésotrophiques et eutrophiques, avec toutes les nuances intermédiaires possibles.

Une anoxie à l'intérieur du sédiment a été supposée dans cette étude (ex. RAINFO CL). Elle peut être expliquée par une explosion de la production primaire benthique due à l'apport périodique d'argiles et de nutriments dans le lagon. Le bloom de production primaire est indirectement déduit du développement massif de gastéropodes brouteurs.

L'action des nutriments peut s'étendre au-delà de la zone d'action directe de la sédimentation terrigène (BIRKELAND, 1987; CROSSLAND, 1983; HALLOCK & SCHLAGER, 1986). Il n'est donc pas nécessaire d'avoir un dépôt de siliciclastiques dans le récif pour que les nutriments aient une action sur la construction. L'étude de WOOLFE & LARCOMBE (1999) sur le rapport apport terrigène et accumulation du sédiment (voir 12.1.1), ainsi que l'exemple de Belize (voir 12.1.1 et Chap. 13) montrent

que la turbidité et l'enrichissement en nutriments n'est pas fonction du dépôt sédimentaire. Ceci est de première importance pour l'explication des crises récifales décrites dans ces études. Cependant, il ne faut pas perdre de vue qu'un trop fort apport de phosphore dans le système inhibe la production carbonatée (EHRlich, 1996, 1998).

Alcalinité

Les apports terrigènes n'apportent pas uniquement des nutriments dans le système. Ils augmentent l'alcalinité du milieu par leur composition minéralogique (e.g. CAMOIN et al., 1997, 1999; NEUWEILER, 1993; NEUWEILER et al., 1996). Cet accroissement favorise la précipitation de carbonate (voir Chap. 3). Dans des micro-environnements, des processus bactériens de sulfato-réduction, dans un contexte de lessivage continental important, facilitent la formation de croûtes microbiennes (KEUPP et al., 1993; KRUMBEIN & SWART, 1983; NEUWEILER et al., 1996).

Climat (température, humidité, saisonnalité), niveau marin et tectonique

Le climat peut être simplement défini par l'humidité, la température et la saisonnalité. Des indications directes des variations de l'une de ces composantes sont difficiles à mettre en évidence dans le fossile.

- Un grand contraste est visible entre la Formation de St-Ursanne et celle de Vellerat du point de vue du contenu en terrigène (voir chap. 10.4.2 et chap. 11). Une augmentation d'humidité peut se traduire par un accroissement du lessivage sur les terres émergées et donc un plus grand apport de terrigène dans le milieu marin. Ceci pourrait indiquer un climat globalement plus humide pour la Formation de Vellerat. De plus les apports siliciclastiques sont plus importants dans les zones de bas niveaux marins (chap. 11). PITTET (1996), par l'utilisation d'un modèle statistique basé sur l'analyse de faciès, propose une liaison entre l'humidité et le second cycle de l'excentricité de l'orbite terrestre (400 ka, voir Chap. 11) qui serait lié avec les terrigènes.
- L'étude paléoécologique détaillée effectuée sur les récifs de cette étude n'a pas permis de mettre en évidence des variations de température. Celles-ci peuvent avoir eu lieu, mais les traces directes sur les récifs n'ont pas été observées. PITTET (1996), par l'intermédiaire de son modèle statistique propose un lien entre températures et bas niveaux marins. Il suggère un minimum de température dans les environs de la limite Ox 6 et ainsi un contrôle du développement des récifs coralliens principalement par la température et l'énergie. La fluctuation de températures entrerait dans une fourchette de 3 à 5 degrés.
- Une tentative d'étude sur la saisonnalité a été tentée dans ce travail en étudiant les stries de croissance des coraux. En partant du fait que des saisons plus marquées devraient se traduire par des stries plus visibles une estimation a été entreprise. Les résultats ne sont pas assez probants pour dégager des interprétations sérieuses. Il semble bien que dans le récif de HAUTES-ROCHES CL A, les stries de croissance soient plus marquées vers la limite de séquence SB2, ainsi qu'avant la limite de 100 ka qui précède (voir Fig. 11.6). Cependant, l'observation n'est pas renouvelable pour les autres limites importantes dans les autres récifs, donc elle n'est pas significative.

Discussion : La dynamique des apports siliciclastiques peut être extrêmement complexe. La structuration tectonique peut être très importante pour les drainages des terrigènes. La source supposée pour des apports dans le secteur d'étude se situerait à près de 400 km au Nord (Fig. 1.6). En 400 km, de nombreux événements peuvent survenir et des changements dans les orientations de flux peuvent apparaître. Dans l'Oxfordien supérieur, il semble même que le drainage des terrigènes se fassent plus en direction de l'Ouest, que du Sud (HUG, comm. orale). De plus, l'absence de dépôt siliciclastique sur la plate-forme ne veut pas nécessairement dire qu'il n'y a pas d'apports terrigènes dans le système (WOOLFE & LARCOMBE, 1998, 1999). Il ne faut pas perdre de vue que pendant le dépôt des faciès peu profonds étudiés, une énorme quantité de marnes (Couches d'Effingen, voir Fig. 11.2) se dépose dans le bassin épicontinental juxtaposé à la plate-forme. Cependant, la correspondance entre les périodes de 400 ka et la distribution des siliciclastiques est intéressante. S'il y a apports terrigènes, c'est qu'il y a quelque part un lessivage du continent dû à des pluies importantes. La question est de savoir si l'augmentation de l'humidité a lieu uniquement près des reliefs supposés. Le lessivage continental peut résulter d'une formation de reliefs dans l'arrière pays, entraînant une modification du climat local et une accélération du cycle de l'eau. Les variations du niveau marin sur les cycles de 400 ka distribueraient les apports, en les stockant dans les bas niveaux marins et en les drainant vers le bassin dans les niveaux marins hauts.

En admettant que le calage biostratigraphique soit fiable, que le découpage séquentiel logique et que les cycles d'excentricité soient visibles, on doit admettre que le climat agit sur le milieu. S'il y a expansion thermique pour augmenter le niveau marin, il y a réchauffement de l'eau et donc modification de la température dans le système. La variation symétrique des fluctuations du niveau marin à court terme indiquerait un rapport entre insolation et niveau eustatique. Les composantes du faciès utilisées par PITTET (1996) pour l'estimation de la température, c'est-à-dire le rapport bioclastes et péloïdes sur coraux et oïdes

peuvent très bien indiquer des fluctuations de températures (province «foramol» et «chlorozoan»). Cependant, ils peuvent tout aussi bien être une relation entre le mode phototrophe et hétérotrophe. Une crise des coraux et plus généralement des phototrophes a lieu dans les environs de la limite Ox 6 (partie supérieure du Membre à Natica). Il se peut qu'il y ait une chute de température, mais il n'est pas possible de le prouver concrètement.

Il a été démontré que seuls des types particuliers de coraux (les *Microsolenidés*) s'adaptent particulièrement aux environnements marneux (voir Chap. 12.2), et que la plupart du temps, ils ne poussent pas sous la flocculation des argiles, mais lors d'arrêts de sédimentation. Le fait que l'on ne trouve pas de coraux dans les marnes de la limite de séquence Ox6 est sans doute lié au fait que l'accumulation est trop importante et que les périodes d'accalmies sont trop courtes ou absentes. Ceci n'est pas le cas dans les marnes de RAINFO CL et de HAUTES-ROCHES CL A. A l'échelle du récif, les argiles sont anti-corrélées aux coraux. A RAINFO CL, comme à HAUTES-ROCHES CL A, le contrôle principal de l'implantation des récifs est une amélioration de la qualité d'eau et surtout un abaissement de la turbidité, liée soit à une baisse du niveau marin permettant une augmentation d'énergie, soit à une transgression repoussant les terrigènes. Ce phénomène peut s'effectuer sans variations de la température, mais ne l'exclue pas. Les conditions caractérisant le milieu près de la limite de séquence Ox 6 (une accommodation globalement faible, ajoutée à un piégeage fort d'argiles, dans des milieux proches de l'eutrophie) ne représentent pas un milieu propice pour l'implantation de coraux. Même s'il n'y a pas de dépôt de siliciclastiques, les nutriments sont présents en grande quantité, ce qui rend la pression des hétérotrophes trop importante pour les coraux. De tels environnements ont été observés dans des positions stratigraphiques différentes, en variation latérale de récifs de coraux. L'étude de l'évolution des guildes met en évidence la modification du mode de nutrition (HAUTES-ROCHES CL B). Imputer cette disparition à un phénomène de température me semble difficilement prouvable, surtout que plus à l'Est, des récifs demeurent en bordure de plate-forme.

En résumé, il n'est pas exclu que les grands changements de faciès (siliciclastique-carbonaté) soient régis par les fluctuations du niveau marin d'ordre moyen (400 ka) et donc marqués par le climat. Une liaison entre maximum d'humidité, basses températures et bas niveau marin peut être en théorie logique dans l'optique d'un rapport direct entre insolation et expansion océanique. Mais, il reste à définir une méthode et surtout un protocole pour la quantification des éléments car seules des données linéaires sont utilisables dans l'analyse factorielle. Une approche par "moving average" entre deux zones de limite de séquence de 400 ka pourrait donner des résultats, sans

tenir compte de présupposés séquentiels, introduisant une première interprétation.

Morphologie du lagon, circulation des courants et position sur la plate-forme

La morphologie du lagon est fonction de la tectonique, de la circulation des courants et de l'accumulation de sédiment. La fermeture et l'ouverture du système lagunaire sont de première importance pour la vie et la mort du récif qui le contient. Des fluctuations, mêmes petites, du niveau marin, peuvent avoir de grandes conséquences sur ce mécanisme. Le drainage des siliciclastiques, ainsi que des nutriments en dépend. Le manque de circulation entraîne une stagnation des eaux, un épuisement de l'oxygène disponible, un possible piégeage de siliciclastiques, une concentration de nutriments. Cela implique une détérioration environnementale majeure, impliquant une diminution de la zone photique et une diminution de l'oxygénation amenant à une crise récifale. Ce mécanisme peut avoir lieu sans forcément augmenter les apports du continent.

Salinité

La variation de salinité joue certainement un rôle dans ces milieux très peu profonds, souvent proches de l'émersion. Cependant, il n'a pas été rencontré de faune particulière d'eau douce. Seuls quelques charophytes, souvent remaniés, ont été trouvés en lavage, dans des contextes très restreints. La faune d'ostracodes est presque toujours représentée par des formes juvéniles, toujours accompagnées par des foraminifères. De rares niveaux de pure thrombolite encroûtée par des huîtres pourraient représenter des niveaux saumâtres. Dans les crises récifales, l'évolution en fonction de la disponibilité de la lumière s'effectue sur des communautés restant en domaine marin.

12.2 DISTRIBUTION DES CORAUX

Les récifs de coraux semblent pouvoir se développer dans beaucoup d'environnements différents, qui, à première vue, ne paraissent pas propices à leur croissance. Les chapitres 9 et 10 ont montré qu'une paléocéologie de détail permet de mettre en évidence des histoires d'implantations complexes à une échelle proche de celle que l'on utilise dans l'Actuel.

La composition en coraux varie beaucoup d'une construction à l'autre et même à l'intérieur de celle-ci. Cette distribution des taxons ne semble pas aléatoire. Des remplacements de faunes s'opèrent dans l'évolution de certains récifs et peuvent être interprétés comme le résultat d'adaptation aux changements environnementaux du milieu. En mariant les résultats sur les encroûtements (12.3)

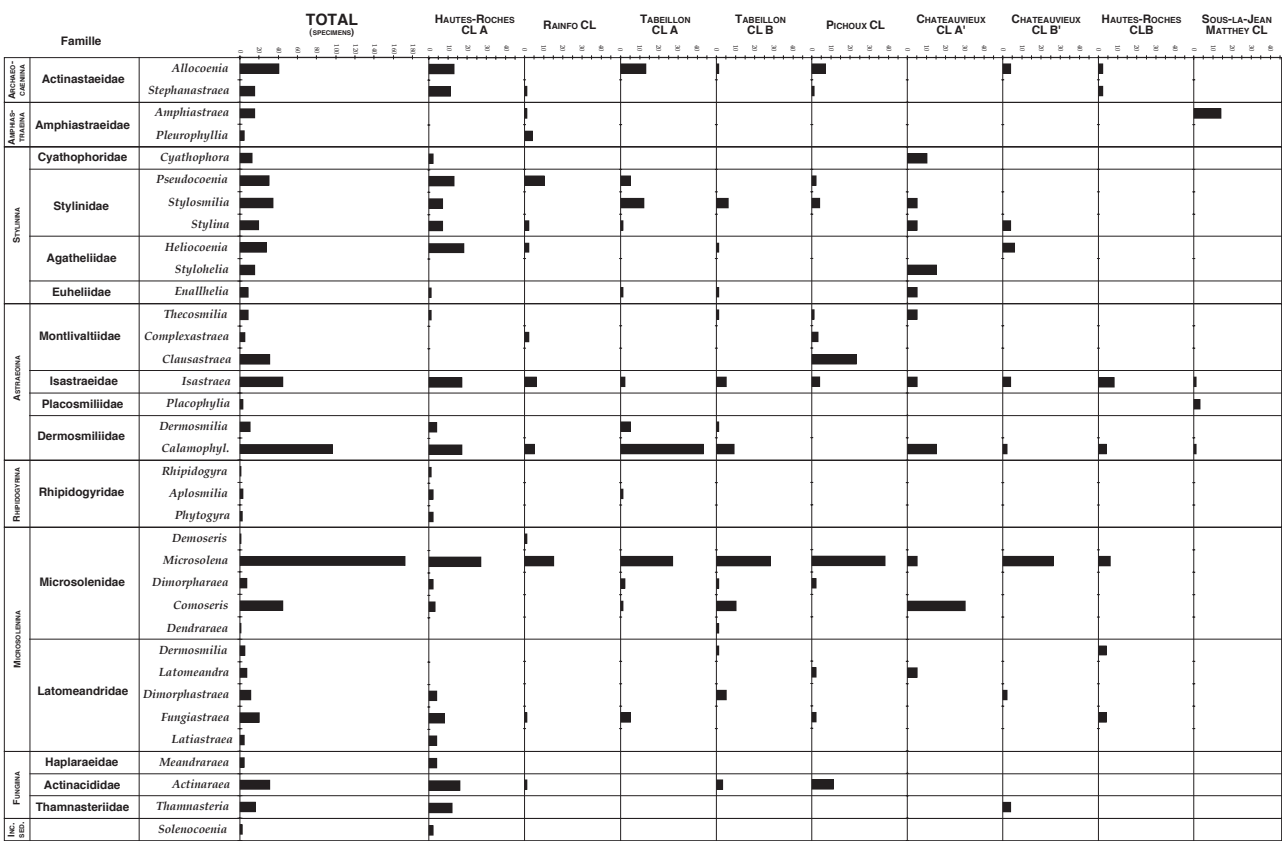


Fig. 12.2: Global coral diversity and distribution in the studied reefs (based on specimens counted in the outcrops)

et sur les autres éléments biologiques et sédimentaires associés aux récifs, il est possible de reconstruire des évolutions théoriques en fonction des facteurs définis dans le point 12.1. Des familles de taxons peuvent ainsi être associées à certains milieux de dépôts, mais pas de manière exclusive. Dans d’autres contextes, ils pourraient adopter d’autres comportements.

12.2.1 Distribution générale des taxons

La figure 12.2 montre la distribution générale des taxons, sur le total des coupes (près de 900 spécimens), ainsi que sur les principales constructions. Le genre *Microsolena* est le plus représenté avec plus de 160 spécimens. Cette observation n’est pas une surprise, car ce taxon est très répandu dans les récifs de mêmes âges en Europe (e.g. INSALACO, 1996a). Les *Microsoleniidés* s’expriment aussi par l’intermédiaire des genres *Comoseris*, surtout remarqués dans les constructions françaises, et en moindre mesure par les *Dimorpharaea*. Ensuite, les *Dermosmiliidés* ont été observés en grand nombre, surtout *Calamophylliopsis* qui dominent une bonne partie des récifs provenant de la Formation de St-Ursanne. Les autres groupes sont plus ou moins représentés. On peut remarquer une certaine faiblesse des représentants des *Fungiina*,

principalement le genre *Thamnasteria* qui est pourtant fréquent en Europe à cette époque (e.g. BERTLING, 1993, RONIEWICZ, 1970). Les *Rhipidogyridae* sont aussi rares, comme les *Lato-méandridés*, représentés principalement par le genre *Fungiastraea*. Les *Stylinés* bénéficient d’une bonne répartition et semblent avoir une résonance environnementale importante (voir plus bas).

12.2.2 Particularité de certains taxons

Certaines formes ne comptent pas particulièrement par leur nombre, mais se distinguent dans un récif par leur caractère dominant ou encore exclusif à une construction. C’est le cas d’*Amphistraea piriformis* (voir 10.3.2 et aussi Chap. 2.3.3), de *Clausastraea* (voir 10.1.2, et 2.3.6), de *Stylohelina* (10.8.1, et 2.3.4) et de *Pleurophyllia* (10.2.2, et 2.3.3).

Dans le cas d’*Amphistraea piriformis* et de *Clausastraea*, la particularité écologique est marquée chez le premier par une adaptation très spéciale à une faible tranche d’eau, à de l’énergie et à une sédimentation quartzeuse. Chez le second, elle se caractérise par une domination de la communauté, associé avec des *Microsoleniidés*, dans des environnements mésotrophes,

“croulant” sous une masse de microbolite. Les deux formes sont associées à des siliciclastiques, mais pas dans un contexte de dépôt comparable. *Amphiastraea* possède un équivalent actuel supposé sous la forme de *Goniastraea retiformis* vivant dans des conditions environnementales comparables (voir 10.1.2). De plus, quelques publications sur *Amphiastraea piriformis* viennent confirmer les observations faites dans ce travail (voir 10.1.2). Il n’en va pas de même pour *Clausastraea parva*, qui ne fait pas l’objet d’études paléocéologiques particulières dans la littérature. Les articles trouvés ont trait presque uniquement au caractère taxinomique du genre (ALLOITEAU, 1960, RONIEWICZ, 1976, ERRENST, 1990a). Sa distribution écologique devrait être confirmée et précisée dans le cadre d’une étude plus ciblée sur le genre, sur une zone de travail plus grande. Mais le fait que, dans cette étude, il n’apparaît en quantité très importante dans un seul récif est un signe suffisamment fort pour l’utiliser dans les modèles écologiques.

Les genres *Stylohelix* et *Pleurophyllia* sont intéressants du point de vue taxinomique, car ils sont rares dans la construction. Cependant, leur représentativité n’est pas suffisante pour utiliser leur distribution. On peut juste observer que *Pleurophyllia* a été trouvé en contexte siliciclastique et que *Stylohelix* n’a été remarquée que sous une forme encroûtante dans des conditions environnementales difficiles (marno-calcaires riches dominées par les filtreurs, voir 10.8.1).

12.2.3 Stylines versus Microsolénidés

Un des résultats les plus intéressants de cette étude est la dichotomie remarquable entre la distribution des Microsolénidés (principalement *Microsolena* et *Comoseris*) et des Stylinidés, surtout des formes correspondant à la définition de GILL (1977). Une relation a pu être tirée entre les phases de plus hautes diversités et la présence des Stylines. De plus, cette famille de coraux est presque toujours associée aux formes de micro-encroûteurs interprétés comme phototrophes (*Lithocodium*, *Bacinella*, *Cayeuxia*), ainsi que dans des périodes où la microbolite est moins présente. Ce faisceau d’indices tendrait à indiquer que les Stylines ne se développent vraiment que dans des optima environnementaux. Une anti-corrélation partielle peut être proposée avec la distribution des Microsolénidés, qui semble s’adapter aux conditions extrêmes. Cela ne veut pas dire que les Microsolénidés sont absents de l’optimum environnemental. Cela signifie seulement que si l’on part d’une composition originelle idéale, la représentation des Stylines diminue rapidement avec la détérioration environnementale du milieu, tandis que les Microsolénidés renforcent leur position en colonisant le substrat laissé ainsi “vacant”.

L’affinité des Microsolénidés à supporter des environnements particuliers est maintenant bien illustrée dans la littérature (e.g. AILLUD & DUPRAZ, 1998; FÜRSICH

et al., 1994; INSALACO, 1996a; LATHUILIÈRE & GILL, 1995; NOSE & LEINFELDER, 1997). Comme nous l’avons dit auparavant, les récifs modernes préfèrent les eaux pauvres en nutriments (e.g. HALLOCK, 1997). Le fait que les récifs oxfordiens étudiés prennent place dans des environnements avec des contenus en siliciclastique fluctuants, très élevés dans certaines circonstances, suggèrent qu’ils devaient être relativement bien tolérants à la présence de nutriments. Certains auteurs, comme WOOD (1993), proposent que les scléractiniaires étaient à l’époque dans la phase supposée initiale d’acquisition des symbiotes. LEINFELDER & NOSE (1997) émettent même l’hypothèse que la tolérance accrue des coraux oxfordiens envers les nutriments pourrait s’expliquer par une relation encore “hésitante” entre les algues symbiotiques et le corail-hôte, ce qui est confirmé par un taux de croissance plus faible et des stries de croissance moins contrastées. Les Microsolénidés présentent une structure de septes perforés avec des pénules (voir Chap. 2), suspectée d’avoir supportée un système gastrovasculaire complexe, interprété comme permettant une adaptation à un mode de vie hétérotrophe (suspensivore), comparable au corail profond actuel *Leptoseris fragilis* (GILL & SANTANTONIO, 1995; SCHLICHTER, 1992). Des formes à septes très perforés, mais dépourvues de pénules, comme c’est le cas chez *Actinaraea*, ne fonctionnent pas de la même manière et disparaissent assez vite dans des conditions difficiles. Cette observation renforce l’importance des penulae dans l’interprétation écologique.

Cette faculté d’adaptation à un mode de nutrition hétérotrophe a été utilisée jusqu’ici pour interpréter en terme de bathymétrie plus importante certains dépôts riches en Microsolénidés, mettant en évidence la perte de luminosité en fonction de la profondeur (e.g. INSALACO, 1996a; LATHUILIÈRE & GILL, 1995). L’idée nouvelle de cette étude présentée ici réside dans l’utilisation de ce mode de nutrition dans le cadre d’une perte de luminosité résultant de l’augmentation de la turbidité sur une plate-forme qui reste généralement peu profonde. Dans des conditions idéales de transparence, les coraux auraient largement la lumière nécessaire à leur subsistance avec les bathymétries proposées (voir Chap. 11). Il est ainsi logique de penser que ce qui est régi par une augmentation de profondeur, peut être régi de la même manière par un accroissement de turbidité. La turbidité est fonction de la sédimentation et des apports de nutriments (voir 12.1). Il est ainsi logique de relier le mode de nutrition à dominance hétérotrophe à ces milieux de dépôt, par perte de luminosité et concentration de nutriments. Cela entraîne une augmentation des filtreurs (avec extension de la bioérosion) et des brouteurs, ainsi qu’une disparition des micro-encroûteurs phototrophes. Le fait que les *Microsolena* dominent largement ces environnements,

quand ils ne sont pas tout simplement les derniers scléractiniaires présents, renforce l'interprétation d'une adaptation à des milieux peu profonds et turbides, et donc à un mode de nutrition à prépondérance hétérotrophique.

En résumé, les *Microsolenidés* (en particulier le genre *Microsolena*) sont interprétés comme pouvant supporter des fluctuations importantes de lumière et de nutriments. Ils peuvent être trouvés dans des environnements extrêmes, comme dans des lagons turbides avec des substrats riches en argiles. Les *Stylinés* ne sont présentes en quantité que dans les optima environnementaux de lagons, car elles sont peut-être parmi les premiers coraux à avoir un système symbiotique performant, leur permettant de coloniser des milieux plus oligotrophiques. Ce système semble être un handicap lorsque la quantité de lumière est réduite par une augmentation de turbidité. De plus, il est possible que les petits calices plocoides ne soient pas capables de supporter une trop forte sédimentation. Ceci est aussi observé pour les petites formes cérioides des *Actinastraeidés*.

12.2.4 Evolution théorique en fonction des principaux facteurs

La figure 12.3 propose l'évolution théorique d'un récif idéal en fonction de la détérioration de son environnement. La composition de départ montre une haute diversité, la plupart des taxons étant représentés. La construction possède une bonne proportion de *Stylinés*, mais la distribution reste équilibrée.

Evolution en fonction des siliciclastiques (Fig. 12.3)

Trois cas de figure sont imaginés à l'occasion de l'accroissement d'apports terrigènes dans le milieu. Ils sont basés sur les exemples fournis dans l'étude. Deux cas se ressemblent fortement, celui d'une turbidité accrue avec et sans dépôt important de siliciclastiques. La composition de base est rapidement modifiée avec une perte de *Stylinés* au profit de l'expansion des *Microsolenidés* (*Microsolena* et *Comoseris*). A noter que dans les premiers stades, la diversité baisse, mais reste bonne. Les *Latomeandridés*, principalement par le genre *Fungiastraea*, et les morphologies phacéloïdes sont présents.

Lors d'une aggravation des conditions environnementales, on peut assister, dans le cas d'un dépôt présent mais "raisonnable" de siliciclastiques, à une radicalisation de la composition traduite par une dominance nette des *Microsolena* et des *Clausastraea*. Aux conditions limites, seuls les premiers semblent pouvoir résister.

Une augmentation de l'accumulation d'argile dans le lagon entraîne la disparition des coraux. Lors de fluctuations de cette accumulation, des *Microsolena* peuvent s'installer dans le lagon qui reste peu oxygéné,

riche en nutriments et relativement turbide. Les arrêts de sédimentation sont attestés par la présence de thrombolite, indiquant une sédimentation presque nulle (voir Chap. 3). Les morphologies des formes trouvées dans les marnes peuvent présenter une base convexe, indication d'une croissance en éventail. Ceci peut être interprété comme une croissance durant une accumulation (e.g. BERTLING, 1993), ou encore un enfoncement progressif de la colonie, prenant généralement racine sur un bioclaste, en fonction de son poids croissant. Cette morphologie de la base ajoute aussi à la stabilité du polypierite dans ce substrat meuble. La surface supérieure peut être plate, mais présente souvent une forme globuleuse, qui traduit une morphologie relativement propice à l'évacuation du sédiment (FÜRSICH et al., 1994).

Dans le cas particulier d'une tranche d'eau très faible, avec une forte énergie et une sédimentation à fort contenu en quartz et même de charbon (deltaïque ou chenaux de marées), seuls les *Amphiastraea piriformis* peuvent lutter avec des conditions aussi défavorables.

Augmentation de la production de boue carbonatée (Fig. 12.3)

Un accroissement de la création de boue carbonatée, une migration de la zone de formation ou bien encore une accumulation par arrêt du drainage entraînent une modification de structure dans le récif. En l'absence d'apport siliciclastique, la turbidité peut augmenter quelque peu, mais les nutriments ne sont pas présents pour faire évoluer le système vers des conditions mésotrophiques. Lors d'une augmentation modérée, les *Stylinés* sont généralement moins présentes, mais les *Actinastraeidés* sont toujours observés. Les formes phacéloïdes augmentent, ainsi que certaines formes rameuses et flabelloïdes. Une croissance plus forte de l'accumulation à pour effet de privilégier les formes phacéloïdes (*Calamophylliopsis* et *Stylosmilia*), la sédimentation s'accumulant naturellement entre les branches, gardant le polype hors d'atteinte.

Augmentation de l'énergie (Fig. 12.3)

L'augmentation de l'énergie à généralement comme résultat des dépôts de "rubble" plus ou moins grossiers. Dans certains cas, une évolution de la matrice vers des faciès de packstone ou de grainstone est curieusement accompagnée par une augmentation significative de la présence du genre *Isastraea* et *Complexastraea*. Leur structure robuste, avec une endothèque très fournie, pourrait être une réponse à des conditions de forte énergie. Bien que le "rubble" soit généralement du dépôt allochtone, la taille de certains clastes est telle que l'on peut raisonnablement penser que le déplacement a été faible (dans certains cas, des coraux juste roulés, ou même en position de vie, ont été trouvés dans une matrice de grainstone). La distribution de ce "rubble" grossier peut

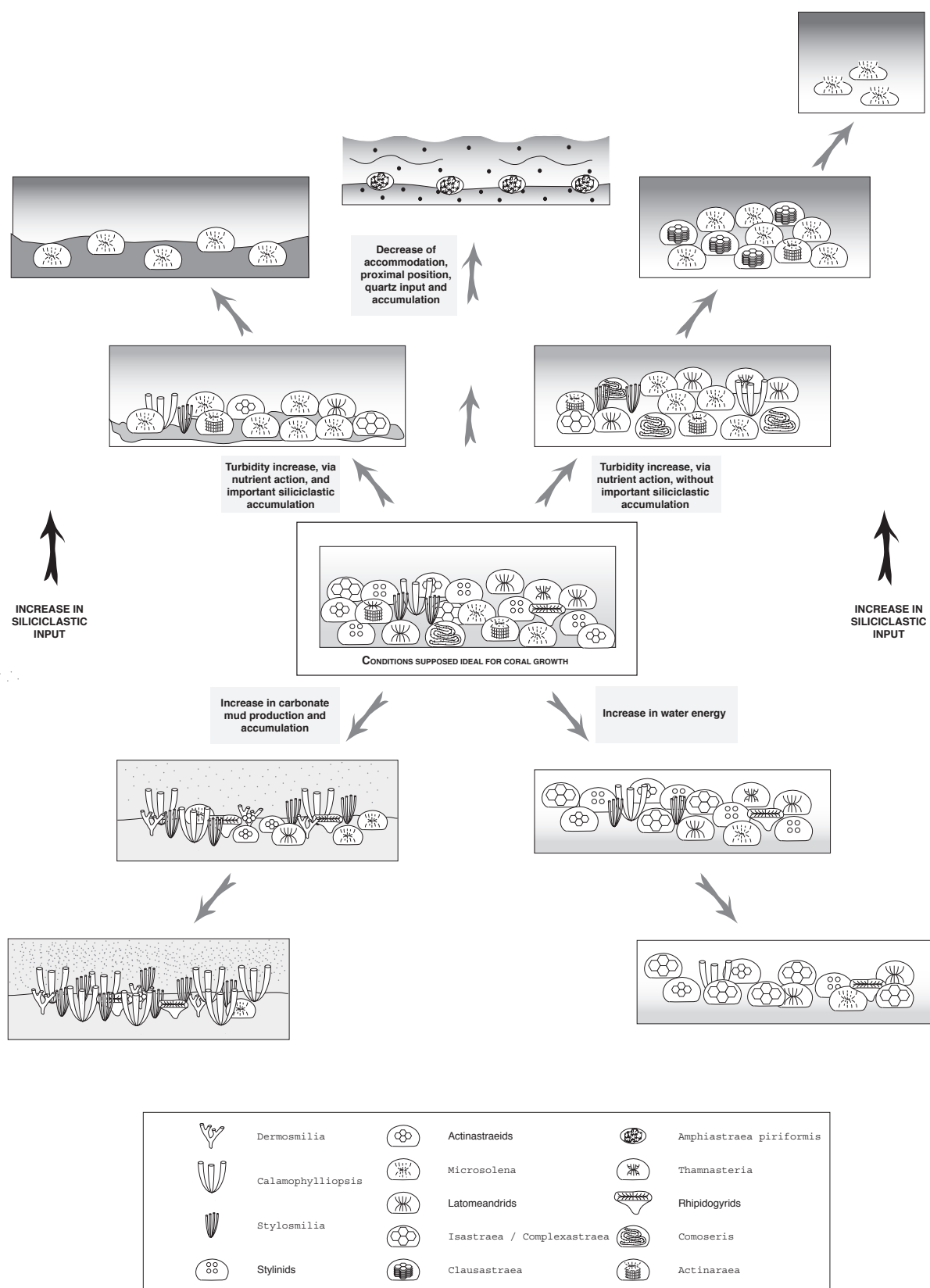


Fig. 12.3: Theoretical evolution of coral composition of a supposed ideal reef, in function of the main environmental factors (terrigenous run-off, nutrient, mud production, energy, turbidity, oxygenation), based only on the data of this study

être donc représentatif de la communauté de dépôt. Si l'accumulation de clastes résultait d'une érosion d'un récif de lagon classique, la diversité des débris devrait refléter celle de la construction détruite, ce qui est parfois le cas. Mais la plupart du temps, le "rubble" et les dépôts de plus haute énergie étudiés sont dominés par les *Isastraeidae* et des débris de *branchus*. Cette observation indique que ces formes supportent relativement bien une forte énergie. Ces considérations devront être corroborées par d'autres études.

12.3 ZONATIONS ET EVOLUTIONS DES ENCROUTEMENTS

12.3.1 Distribution en fonction du milieu

La figure 12.4 représente six compositions typiques pour des environnements de dépôts différents. Une dichotomie importante est observable entre les compositions des deux colonnes (Fig. 12.4).

Observations

La colonne de gauche, comprenant TABELLON CL A, SAVANIÈRE et PERTHUIS, présente des constructions riches en micro-encroûteurs appartenant au trend III et IV définis dans la figure 9.15 (*Bacinella*, *Lithocodium*..., rectangles gris sur Fig. 12.4) et relativement pauvre en représentants du trend I (*Terebella*, *Tubiphytes*..., rectangles noirs). Ces trois niveaux englobent une quantité de microbolite faible à moyenne et une très petite proportion de quartz. Le niveau à oncoïdes ne fournit pas les micro-environnements nécessaires à l'établissement de thrombolite et au développement des *terebellas* et *Tubiphytes* associés. Les quelques spécimens trouvés appartiennent aux niveaux d'oncoïdes amalgamés, avec formation de thrombolite interstitielle. Cependant, les conditions de dépôt de Perthuis et de Savagnières sont très proches et fournissent les mêmes types d'encroûtements dominants. Ceci indique que même s'il y a construction, il n'y a pas forcément développement d'une grande quantité de thrombolite et micro-encroûteurs du trend I.

La colonne de droite (Fig. 12.4) englobe un exemple de Framestone, de marnes à *Microsolenidés* et un niveau de microbolite provenant de HAUTES-ROCHES CL A, ainsi que la composition de PICHOUX CL. Ces quatre récifs contiennent une grande quantité de quartz et de microbolite. Les micro-faunes, du trend III et IV, sont peu représentées, à l'exception du niveau de Framestone. Ils comprennent une forte proportion d'organismes du trend I. On remarque aussi que les filtreurs comportant en grande partie le trend II sont fortement représentés en comparaison des niveaux de la colonne de gauche. La bioérosion est elle aussi plus importante.

Discussion

Ces observations traduisent bien l'évolution du mode de nutrition en fonction des environnements de dépôts. L'association des organismes phototrophes (micro-encroûteurs et scléactiniaires à symbiontes), qui se développent dans des conditions environnementales plutôt bonnes, font place à des modes de nutrition privilégiant l'hétérotrophie quand le milieu devient difficile. Le contrôle principal semble bien être celui exercé par les nutriments associés aux siliciclastiques. Il est clair que des arrivées d'argiles massives étouffent les constructions, mais ce processus n'est pas majoritaire dans les récifs étudiés. Les effets indirects des nutriments se font nettement sentir, même s'il n'y a pas de dépôt de siliciclastique. La liaison entre la thrombolite et les apports terrigènes est très visible. Cependant, pour qu'il y ait formation de microbolite, il faut que la sédimentation soit presque nulle. La présence importante de thrombolite dans les marnes ainsi qu'en compagnie de sédiments riches en quartz indique bien que les nutriments et l'augmentation de l'alcalinité sont les facteurs prépondérants. L'alcalinité renforce la carbonatogénèse et les nutriments induisent une augmentation de turbidité et une mutation de la nutrition vers les hétérotrophes. Parmi eux, les bivalves bioérodeurs accroissent leur activité. La turbidité et la bioérosion contribuent à ralentir et même stopper la croissance du récif. Le front de microbolite peut alors atteindre la surface du récif et le recouvrir. Dans des environnements sans siliciclastiques, comme dans le cas des coupes de Perthuis et de Savagnières (plus à l'ouest), ce processus n'a pas lieu, et le front de microbolite est d'une part moins développé et d'autre part il n'atteint jamais la surface du récif. Il en va de même pour les constructions de la Formation de St-Ursanne, où l'absence d'apport terrigène associée à une forte production de boue carbonatée entraîne les mêmes conséquences.

12.3.2 Zonations et scénarios d'encroûtements

Dans les faciès construits de Framestone, les encroûtements s'organisent idéalement en deux zones distinctes: une première (inner layer, Fig. 12.5) directement encroûtant la surface du corail, et une seconde (outer layer, Fig. 12.5) recouvrant la première et remplissant l'espace entre les coraux (Plate 13).

Première couche (inner layer)

Elle est généralement riche en micro-encroûteurs et montre peu d'encroûtements microbiens. Ceux-ci ne présentent pas de structure coagulée et sont donc interprétés comme de l'encroûtement léiolitique. Souvent cet encroûtement prend des aspects colonnaires. A l'intérieur de cette zone A, la composition en micro-encroûteurs varie principalement entre des associations à dominance de *Lithocodium* et *Bacinella*, et des associations plus riches

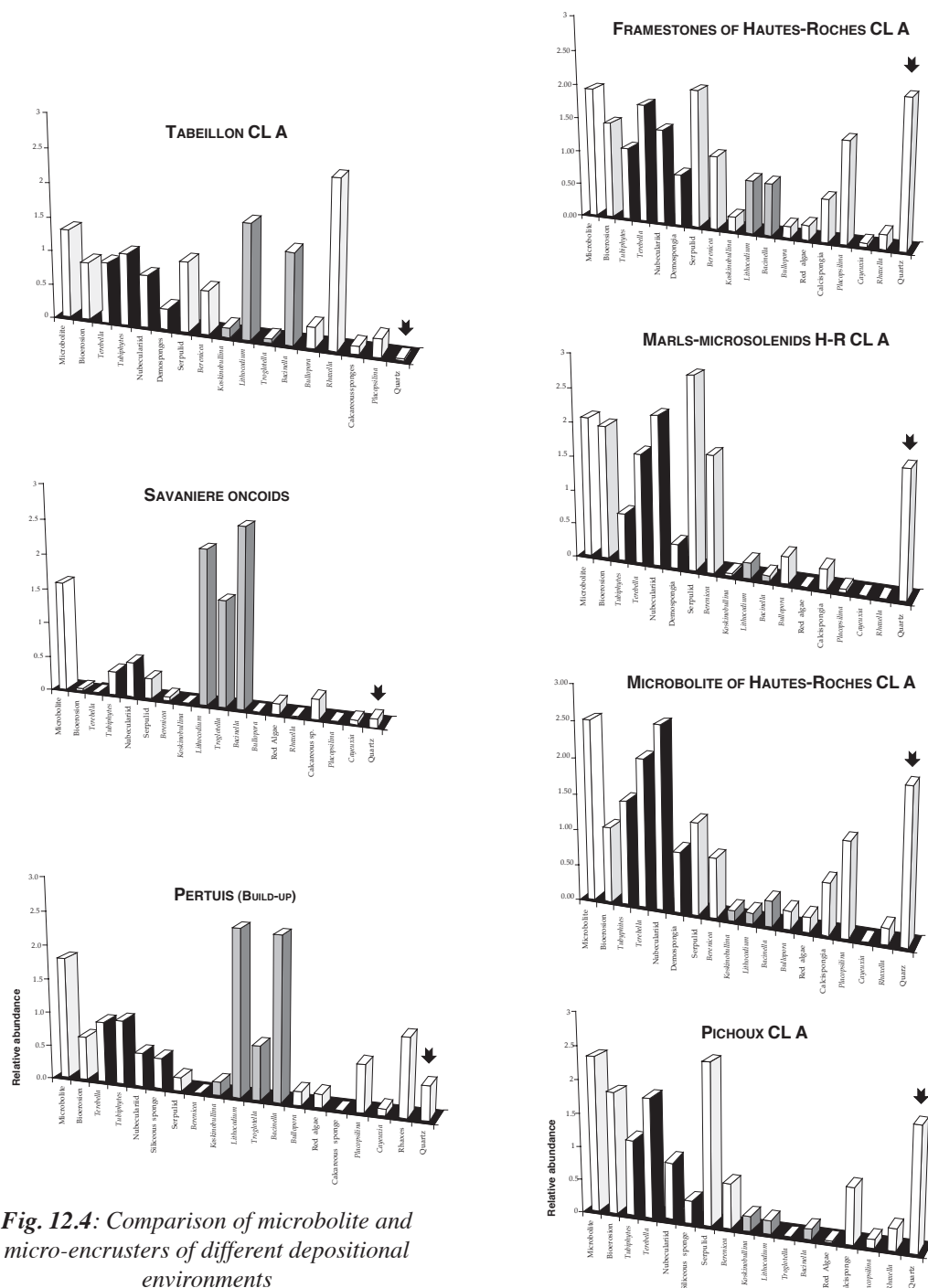


Fig. 12.4: Comparison of microbolite and micro-encrusters of different depositional environments

en *Berenicea*, *Placopsilina* et serpules. Des encroûtements presque complètement construits par *Lithocodium* et *Bacinella* sont visibles dans les récifs de Tabeillon et dans les niveaux d'oncoïdes de Savagnières. Comme autres types de micro-encroûteurs observables dans ces couches, on peut citer *Koskinobullina socialis*, *Bullopora tuberculata*, des pharétrones, des *Solenopora* sans doute de l'espèce *cayeuxiformis*, mais ne développant que rarement une structure "arborescente". Cette première couche se forme rapidement sur les parties mortes du corail, tandis que les parties vivantes continuent leur croissance. Ceci est attesté par les exemples trouvés dans HAUTES-ROCHES

CL A dans lesquels on observe des couches successives d'encroûtements et de coraux, formant une structure de "sandwich", dont les principales composantes encroûtantes sont *Lithocodium*, *Bacinella* et *Berenicea* (Fig. 12.6). Les couches de coraux recouvrent périodiquement des encroûtements d'une faible épaisseur, mais d'une grande étendue.

Seconde couche (outer layer)

Elle est généralement moins diversifiée et se compose de thrombolite (Fig. 12.5). Dans des contextes fortement

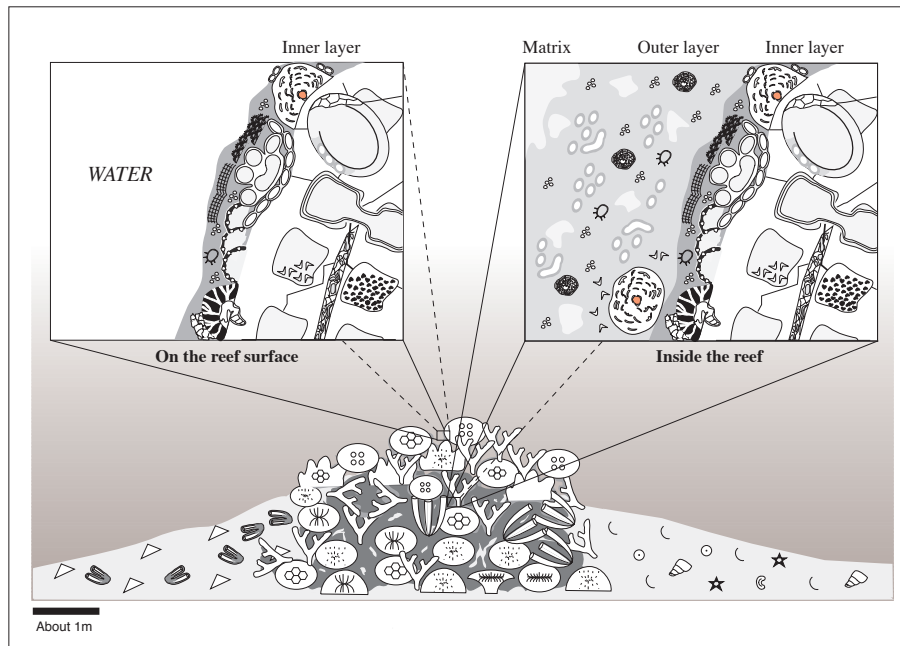


Fig. 12.5: Schematic ideal zonation of microbolite and micro-encrusters

siliciclastiques, elle présente un fort contraste de couleur et les “amas coagulés” sont très visibles (PICHOUX CL par ex.). En règle générale, le contraste de couleur diminue en même temps que les contenus en siliciclastiques. C’est ainsi qu’à Tabeillon, la thrombolite montre une macrostructure pauvre, proche de la léiolite, la rendant parfois difficilement détectable. Dans cette masse d’encroûtements, on observe de grandes quantités de *Terebella* associées la plupart du temps à des *Tubiphytes*. Dans la structure coagulée de la thrombolite s’insinue de

la micrite avec des foraminifères de type *Bullopore* qui sont souvent englobés dans les croûtes. Les nubéculaires sont aussi très fréquents, ainsi que de nombreuses petites démosponges reconnaissable à leur spicules. Cette couche est parfois perforée de *Gastrochaenolites* ce qui indique une lithification précoce. Le lieu de formation de ces croûtes est plus interne au récif et elle est formée par des organismes sciaphiles (Fig. 12.5). Les porosités restantes de la construction fournissent les environnements cryptiques protégés.

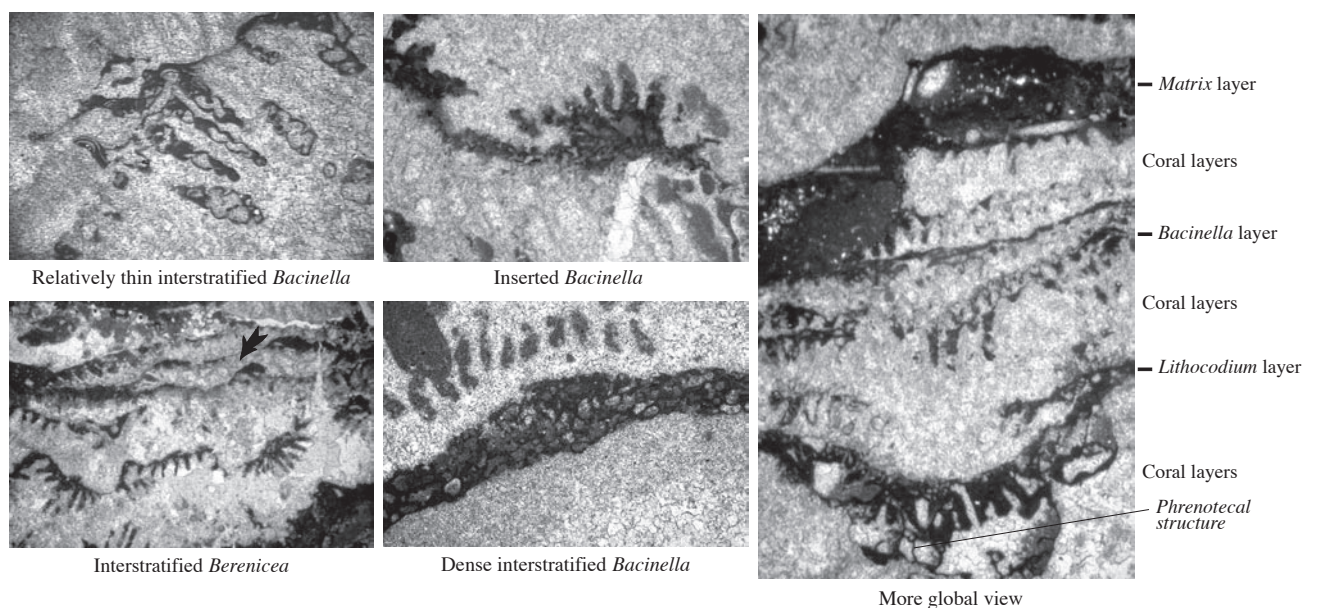


Fig. 12.6: Repetition of successive growth of corals, microbolite and micro-encrusters («sandwich» structure)

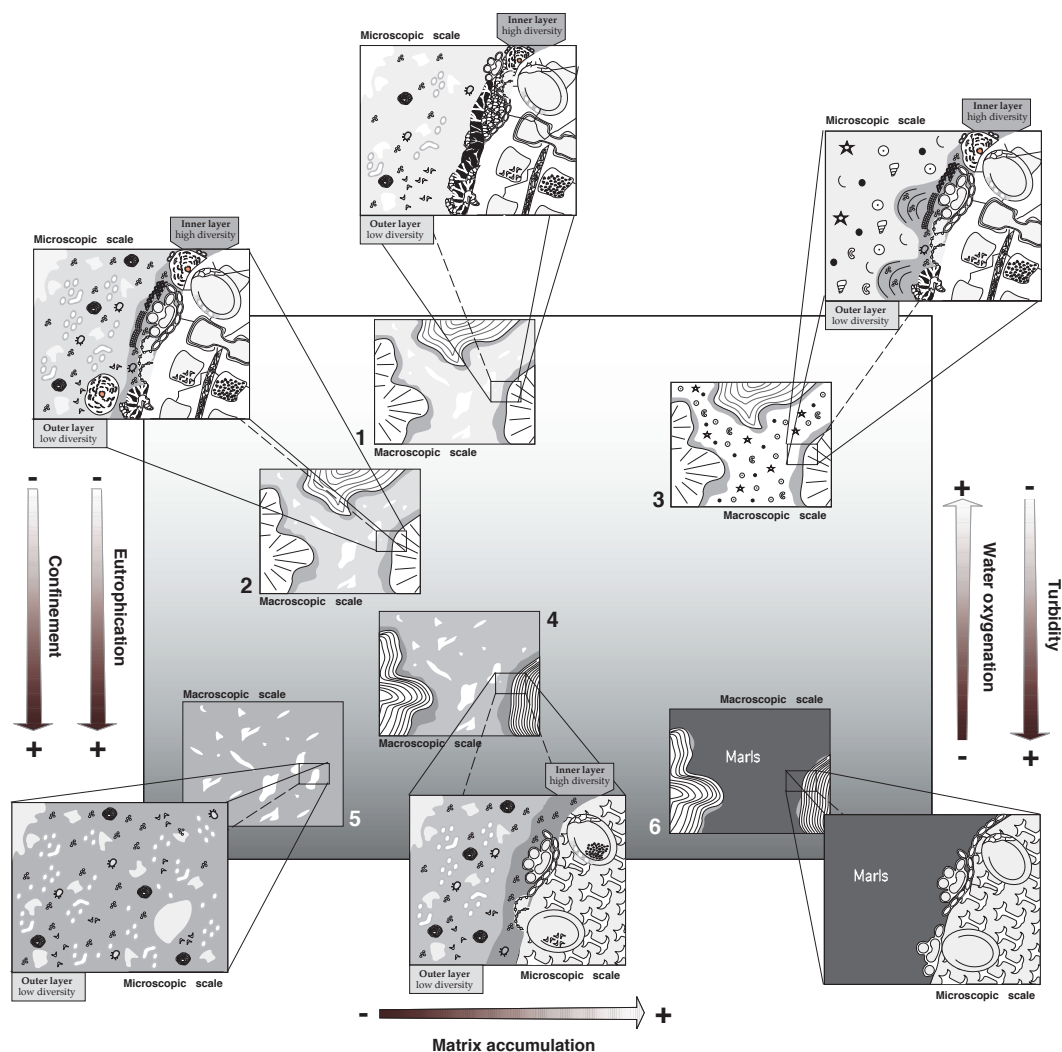


Fig. 12.7: Scenarios of encrustation related to environmental factors. Encrustation is generally organised in two layers. Micro-encruster diversity is higher in the first layer covering the coral substrate. The second layer, where present, is thrombolite-dominated and fills the remaining primary porosity. For discussion see text, for legend Fig. 9.3.

Scénarios d'encroûtement et facteurs de contrôle

Les deux couches se succèdent directement, mais ne se forment pas dans le même milieu. Il s'agit d'une superposition de faciès avec une évolution de l'ouverture vers une fermeture (protection). Cela explique la grande quantité de microbolite qui est observée dans les récifs oxfordiens étudiés. Il est important de voir que ce développement de croûtes est normal et n'est pas un indice de crise récifale. Cependant, lorsque les mêmes conditions de fermeture s'opèrent mais cette fois à l'échelle du lagon, la même évolution peut apparaître au niveau du récif en entier et engendrer une crise et un dépôt épais de microbolite à la surface de la construction.

Six principaux scénarios ont été reconnus. Ils ont été interprétés en fonction des principaux facteurs environnementaux décrits dans le point 12.1, c'est-à-dire le confinement de l'environnement de dépôt, le niveau

trophique, le taux d'accumulation de matrice, la turbidité et l'oxygénation (Fig. 12.7). Il s'agit bien entendu d'une sorte de simplification, afin d'établir des points d'ancrage pour les modèles paléocéologiques qui vont suivre. Les différents scénarios sont indiqués sur les log-dessins détaillés du chap. 9 et en partie sur ceux du chap. 10.

12.4 MODELES TROPHIQUES ET SCENARIOS D'ENCROUTEMENT

12.4.1 Environnement oligotrophique

Scénario d'encroûtement 1

Dans le premier scénario (1 dans la Fig. 12.7), les organismes dépendant essentiellement de la lumière comme les *Bacinella* et les *Lithocodium*, sont dominants et colonisent la surface des coraux. Ces encroûtements

sont corrélés avec des récifs bien diversifiés, mais dominés par des formes branchues phacéloïdes. Le contenu en microbolite est bas, la présence de quartz anecdotique. Les serpules, en tant qu'opportunistes, peuvent être présentes, accompagnées par de rares *Berenicea*. Les filtreurs sont très faiblement représentés avec quelques huîtres. Les échinodermes et les ostracodes sont essentiellement observés en faible quantité dans la matrice venant butter en "onlap" sur la construction. Tous ces éléments fournissent un contexte oligotrophique, avec une bonne transparence d'eau, perturbé parfois par une forte sédimentation de boue carbonatée. Cette accumulation de boue induit des encroûtements parfois colonnaires et dans certains cas extrêmes, dans des lieux plus confinés, la formation d'encroûtements dendritiques. Les formes de coraux dominants sont généralement les morphologies phacéloïdes ou rameuses.

La seconde couche d'encroûtement est constituée de thrombolite peu contrastée, car contenant peu de MO et donc de fer. Les conditions plus réductrices des scénarios 2 et 4 ne sont pas présentes et la quantité d'oxygène est suffisante pour décomposer la MO.

Environnement de dépôt

Les récifs se développent dans des contextes lagunaires dépourvus de siliciclastiques et de nutriments associés (Fig. 12.8). Le contrôle se fait essentiellement par la production de boue carbonatée, la migration des barres oolithiques, et par l'accommodation. L'intérieur des colonies fournit la protection nécessaire à la formation de thrombolite pauvrement structurée dans les cavités protégées de la sédimentation. A la surface des fluctuations de productivité sans doute liées à des variations d'accommodation, contrôlent des phases de récifs plus ou moins construites.

12.4.2 Environnement oligotrophique à faiblement mésotrophique

Scénario d'encroûtement 2

Dans le deuxième scénario (2, Fig. 12.7), les organismes dépendant de la lumière, comme les *Bacinella* et les *Lithocodium* sont toujours présents, mais en moins grande quantité que dans le scénario 1. Ils sont corrélés avec une bonne diversité de madréporaires (Stylinidés, Microsolénidés, Actinastraeidés, Latoméandridés...) et avec un contenu en microbolite généralement bas. Ils peuvent être associés avec une faune d'hétérotrophes abondante, comme les serpules et les bryozoaires du groupe des *Berenicea*. Ces microfaunes filtreuses se placent en dessous de la surface des biohermes, dans les endroits ombragés où il y a moins de compétition pour l'espace de colonisation. *Placopsilina* est souvent observée sur la surface des coraux, où elle pourrait

développer une probable relation symbiotique avec des algues photoautotrophes. Ces micro-encroûteurs sont généralement englobés par de la microbolite, qui localement peut présenter une structure laminée ou même colonnaire. Ce type d'encroûtement est associé aux coraux vivants et n'indique pas une crise environnementale. Il a souvent été observé que la bioérosion montrait une polarité, préférentiellement en dessous de la surface, suggérant une bioérosion des parties mortes pendant que les polypes vivants à la surface des colonies continuent leur croissance (e.g. LATHUILLÈRE, 1982). Ce type de bioérosion est typique pour des eaux peu profondes.

La seconde couche (outer layer) microbienne remplit les cavités du bioherme. Elle est composée principalement de thrombolite, bien contrastée, associée avec *Terebella* et *Tubiphytes*. Cet encroûtement est encore contemporain aux coraux vivants. A la manière d'un front de migration, il suit la croissance du corail, mais reste en dessous de la surface de la construction. Dans ces micro-environnements, la photosynthèse n'est plus possible et ce sont les métabolismes hétérotrophiques et de possible biofilm qui effectuent la carbonatogenèse (voir Chap. 3). Des remplissages thrombolitiques de cavités comparables et une cimentation induite par des organismes sciaphiles ont déjà été décrits dans des récifs actuels de Polynésie Française (CAMOIN & MONTAGGIONI, 1994; CAMOIN et al., 1997; LAURENTI & MONTAGGIONI, 1995), et dans l'Oxfordien du Bassin de Paris (BERTLING & INSALACO, 1998). Des séquences détaillées de mise en place de micro-encroûteurs et de microbolite comparable ont été illustrées par HELM & SCHÜLKE (1998) dans l'Oxfordien supérieur de l'Allemagne. Des zonations en fonction de la luminosité des environnements ont été observées dans des cavités récentes, mais avec d'autres types de micro-organismes (e.g. REITNER, 1993). Ces encroûtements jouent un rôle important dans la cimentation de la construction et favorisent ainsi la création de relief positif. Des coraux poussant directement les uns sur les autres pour former un framestone dense peuvent être présents, mais rares dans ce scénario.

Scénario d'encroûtement 3

Dans ce cas, une seule couche d'encroûtements est observée. Elle encroûte directement la surface du corail et comme dans le cas du scénario 2, elle possède une bonne diversité de micro-encroûteurs. Sa composition en est similaire, avec une tendance colonnaire plus marquée. L'absence de thrombolite dans les cavités est due à un plus fort taux de sédimentation. Il peut être lié à une augmentation de la productivité de carbonate dans des environnements plus favorables, ou/et à des tempêtes et à des courants de marées apportant plus de particules carbonatées dans le lagon. Parce que la porosité primaire est comblée par du sédiment, il n'y a pas formation de remplissage thrombolitique. Ce cas est principalement

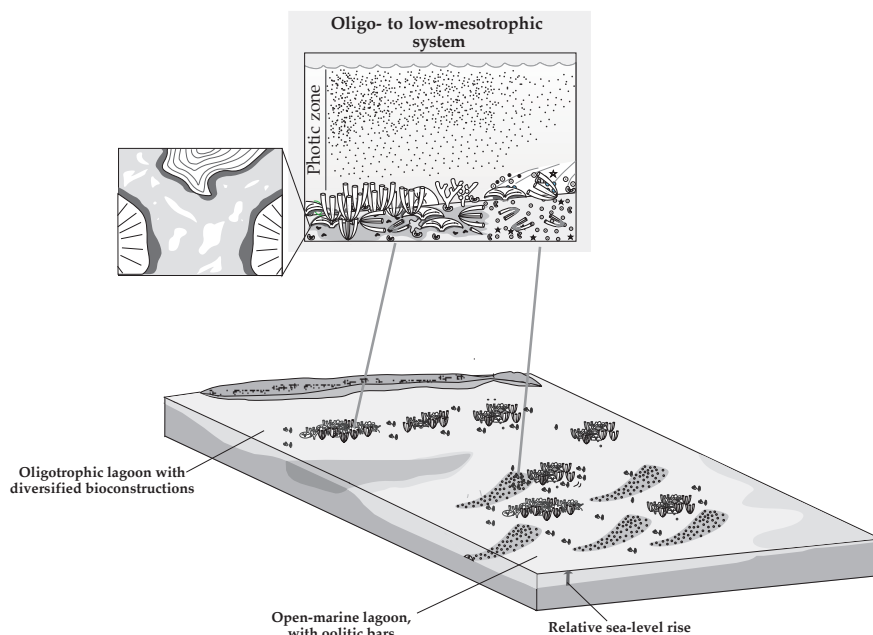


Fig. 12.8: Sketch of an oligotrophic depositional system (based on Fig. 12.5) in a high carbonate mud production phase (inset inspired from Caplan et al., 1996)

représenté dans des récifs constitués de gros débris récifaux et de matrice de type grainstone. Les clastes de coraux montrent souvent de fines couches d'encroûtement composées de *Serpula*, *Bacinella*, *Lithocodium* et aussi *Solenopora*.

Environnement de dépôt

Les bioconstructions montrant des scénarios d'encroûtement 2 et 3 se sont développées dans des lagons plus ou moins bien oxygénés (Fig. 12.9). La diversité des taxons et des morphologies est haute. La faible turbidité de l'eau permet l'établissement de faunes benthiques phototrophes dans les constructions, comme dans le fond du lagon. La productivité carbonatée est bonne, sans être comparable au scénario 1. Les apports terrigènes n'agissent pas directement sur le milieu, mais sont sous-jacents dans des environnements voisins. Le fait que des siliciclastiques soient proches, induit des conditions moyennes faiblement mésotrophes avec une augmentation de l'alcalinité, favorisant la production de croûtes par rapport aux environnements purement oligotrophes, dépourvus de terrigène (12.4.1). Cependant, les do-

maines de dépôt restent en contact avec la mer ouverte.

12.4.3 Environnement faiblement à fortement mésotrophique

Scénario d'encroûtement 4

Les deux couches d'encroûtements sont différenciées (4 dans la Fig. 12.7), mais leur composition en micro-encroûteurs est différente du scénario 2. Les encroûtements généralement dépendant de la lumière sont manquants. *Serpula*, *Berenicea*, et les nubéculaires colonisent la surface des coraux. *Placopsilina* peut être observée. La couche remplissant les porosités est principalement composée de thrombolite, bien contrastée, avec des *Terebella lapilloides*, des *Tubiphytes morronensis* et des nubéculaires. La diversité en coraux

est réduite avec une perte des Styliens et une domination des Microsolenidés (voir aussi 12.2). La bioérosion commence à être très développée.

Scénario d'encroûtement 5

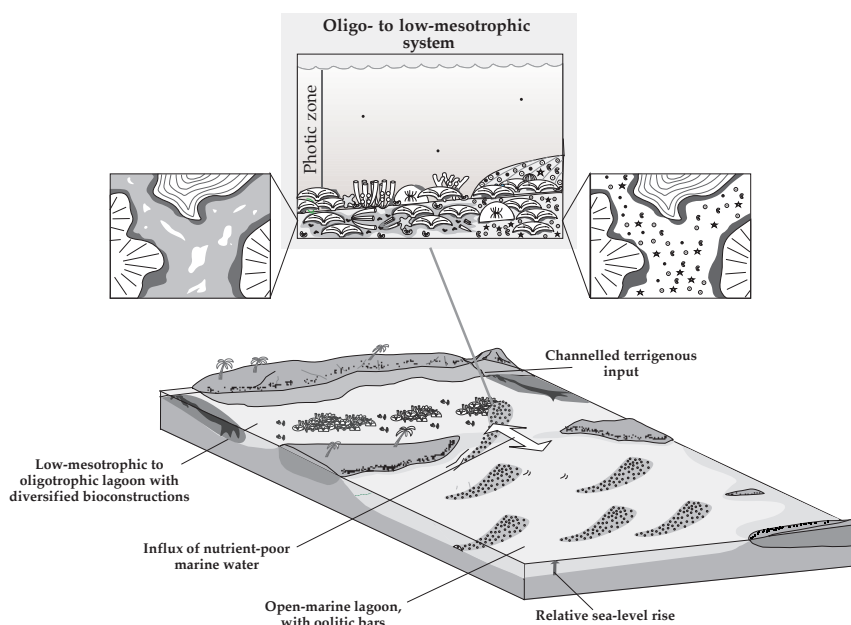


Fig. 12.9: Sketch of an oligotrophic to low-mesotrophic depositional system (based on Fig. 12.7). Note that the photic zone reaches the sea floor.

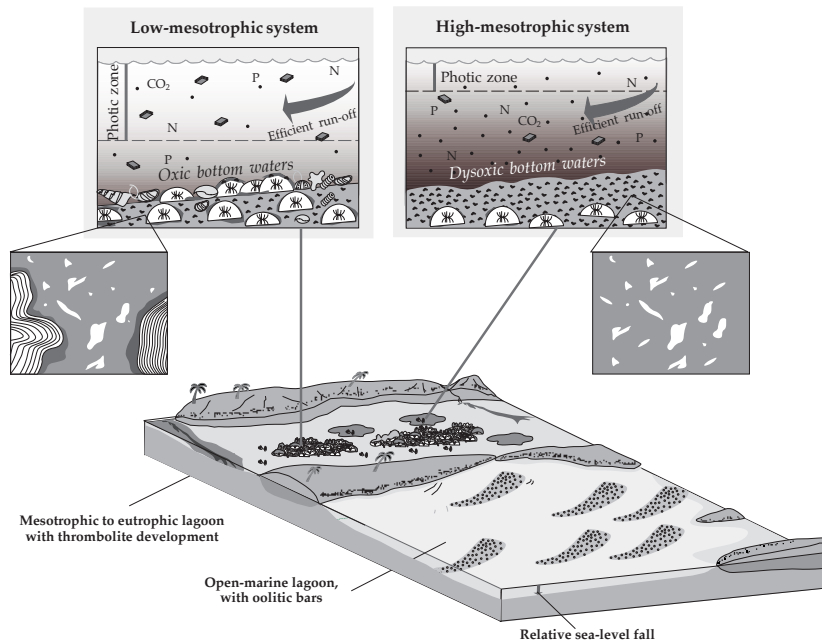


Fig. 12.10: Sketch of depositional system passing from low-mesotrophic to high-mesotrophic conditions (based on Fig. 12.7). Clay and nutrient input causes higher turbidity, and the photic zone diminishes. Thrombolite first grows inside the reef, then reaches the bioherm surface and finally covers all corals.

Les derniers coraux présents sont des microsolenidés (principalement *Microsolena*), avec une possibilité d'association avec *Clausastraea*. La première couche d'encroûtement est réduite à la portion congrue où quelques serpules sont présentes. Seule la seconde couche d'encroûtement (outer layer) est bien développée dans ce scénario (5 dans la Fig. 12.7): 75 à 90% de la roche est constituée par de la thrombolite associée à des térébelles et à des *Tubiphytes*. Des spicules d'éponges siliceuses et parfois des démosponges peuvent être trouvées. La bioérosion est présente mais réduite à son minimum, avec une augmentation au sommet des dépôts microbolitiques.

Environnement de dépôt

Dans les scénarios 4 et 5, la rareté, voir même l'absence, de faunes phototrophiques comme les coraux à symbiontes et l'association *Bacinella-Lithocodium*, indiquent des conditions environnementales

qui réduisent la zone photique (Fig.12.10). Un accroissement de la turbidité de l'eau, dû à une fermeture progressive du lagon peut en être la cause. Cela pourrait induire des conditions dysoxiques et un ralentissement du drainage des terrigènes hors du lagon (n'impliquant pas obligatoirement une augmentation de l'apport). Le système passe ainsi de conditions faiblement à fortement mésotrophiques. La grande concentration de nutriments et de MO provoquent un développement de la production primaire. Pendant un certain temps, les filtreurs arrivent à suivre la dégradation environnementale. La bioérosion par les bivalves, ainsi que les bryozoaires du groupe des *Berenicea* augmentent. Dans certains contextes, les macrofaunes filtreuses et brouteuses (gastéropodes, huîtres, brachiopodes et des éponges perforantes) trouvent de bonnes conditions de vie. De telles évolutions de modes nutri-

tionnels à dominance photo-trophique vers hétérotrophique au moyen d'un accroissement de nutriments ont déjà été décrites par plusieurs auteurs (e.g. BIRKELAND, 1987; CAPLAN et al., 1996; HALLOCK, 1987).

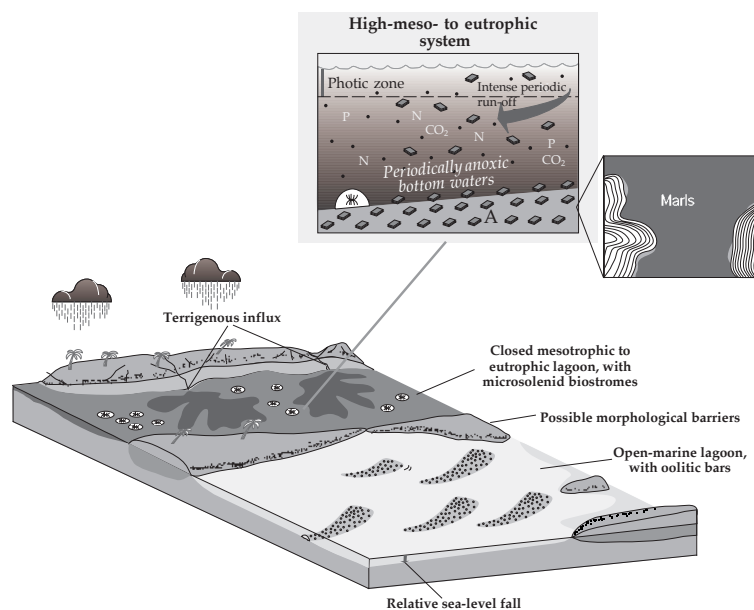


Fig. 12.11: Sketch of depositional system with high-mesotrophic to eutrophic conditions (based on Fig. 12.5). Clay and nutrient input is high but fluctuating, which allows for periodic colonisation by microsolenid corals.

Dans les conditions faiblement mésotrophiques, la thrombolite est confinée à l'intérieur des biohermes, remplissant les cavités. Cependant, si la croissance des coraux est entravée par l'augmentation du niveau trophique, la bioérosion dépasse la production carbonatée, le front de croissance de la thrombolite atteint le sommet du récif, et finalement le recouvre et le scelle. RIDING et al. (1991) décrit une évolution depuis un récif de type buissonneux ("thicket reef") vers une croûte composite, contenant de la microbolite, des algues rouges et des foraminifères dans les récifs frangeant du Messinien d'Espagne. Même si le contexte écologique est différent de celui de l'Oxfordien, les conséquences sont comparables: en premier lieu, la mort des coraux est initiée par des facteurs environnementaux, ensuite l'encroûtement par des organismes opportunistes prend le dessus et couvre le récif.

12.4.4 Environnement fortement mésotrophique à eutrophique fluctuant

Scénario d'encroûtement 6

Ce dernier scénario est représenté par quelques micro-encroûteurs opportunistes sur la surface de coraux type *Microsolenid* (6 in Fig. 12.7). La diversité très pauvre (principalement *Berenicea* et *Serpula*) et la rareté de l'encroûtement est due à l'abondante floculation de minéraux argileux. La microbolite peut être observée localement et généralement sous la surface des *Microsolenid*s. La bioérosion est très importante. Dans certains cas, les huîtres, s'étant installées sur de la microbolite, servent de substrat à des colonies massives de *Microsolena* produisant une morphologie en "champignon" ("mushroom shape"). Des sédiments de tempêtes apportés dans le lagon peuvent aussi servir de substrat. A plusieurs reprises, des *Microsolenid*s très encroûtés apparaissent dans les marnes. Ceci indique que l'apport d'argiles s'interrompt périodiquement pour permettre la croissance de la microbolite et la bioérosion par les bivalves.

Dans les cas extrêmes d'accumulation argileuse, aucun corail ne peut s'implanter. Dans certains cas, les nutriments produisent un "bloom" de production primaire périodique, induisant un développement très important des gastéropodes boteurs. Cette production peut être telle, qu'elle installe une anoxie dans le sédiment. Différentes phases de mise en place de mode de nutrition peuvent ainsi être décrites, une nutrition presque uniquement hétérotrophe.

Environnement de dépôt

D'importants apports d'argiles (et surtout d'accumulation), eustatiquement ou/et climatiquement contrôlés, dans des lagons peu profonds et leur association avec des contenus en nutriments élevés inhibent la

production carbonatée (EHRlich, 1996). La forte quantité de nutriments induit aussi un accroissement de la productivité primaire, créant des conditions de très faible oxygénation dans les eaux du fond, suivant la décomposition bactérienne de la MO (HALLOCK & SCHLAGER, 1986; HALLOCK, 1987). Ces phénomènes peuvent avoir un caractère saisonnier, entraînant des conditions poikiloaérobiques (OSCHMANN, 1991) à l'intérieur du lagon. La périodicité dans les déplacements des sources de siliciclastique permet l'implantation sporadique de colonies de *Microsolenid*s (Fig. 12.11). Les coraux présentent différents types de base (plate, convexe) indiquant différents modes d'implantation. Ils ne présentent pas de relief important, ni de mortalité partielle, typique pour les coraux ayant dû combattre une forte sédimentation (BERTLING, 1993). FÜRSICH et al. (1994) décrivent des prairies de coraux comparables, qui sont principalement contrôlées par la sédimentation.

12.5 EUSTATISME, TECTONIQUE ET CLIMAT

Les crises dans le mode de nutrition sont liées à une conjonction entre variations climatiques, tectoniques et eustatiques. Il est difficile de différencier concrètement les actions de ces différents composants sur les environnements de dépôts. Cependant, étant donné que les modifications de dominance dans la nutrition sont liées aux nutriments et que leur principale source provient du run-off terrigène issue du lessivage de terres émergées, il semble dès lors logique de lier les crises au climat et même plus précisément à sa composante humidité. Son augmentation entraîne une accélération du cycle de l'eau et un run-off plus important. Le relief modifie localement le climat et spécialement les précipitations, comme on peut le voir dans l'Actuel à Belize (voir Chap. 13). Le climat et la tectonique peuvent être ainsi étroitement liés.

Un apport important de siliciclastiques sur la plate-forme ne veut pas forcément dire que les environnements vont être étouffés directement par les siliciclastiques. Une grande partie du sédiment va être drainée vers les zones plus profondes. Là encore, la tectonique peut jouer un grand rôle dans la chenalisation et le drainage, par subsidence différentielle. La mobilité de blocs indépendants sur une marge passive étendue, entraîne des directions variées dans la conduction des apports. Certaines zones vont être préservées et d'autres non. De plus, l'impact des terrigènes sur les écosystèmes va se marquer différemment selon qu'il y ait accumulation ou drainage superficiel. Dans les deux cas, il va résulter un accroissement des faunes hétérotrophes par augmentation de nutriments et de turbidité, mais dans le second cas, aucun dépôt important de marnes ne va être constaté. Les communautés ne vont pas être étouffées par la floculation d'argiles, mais tout de même être influencées par les nutriments.

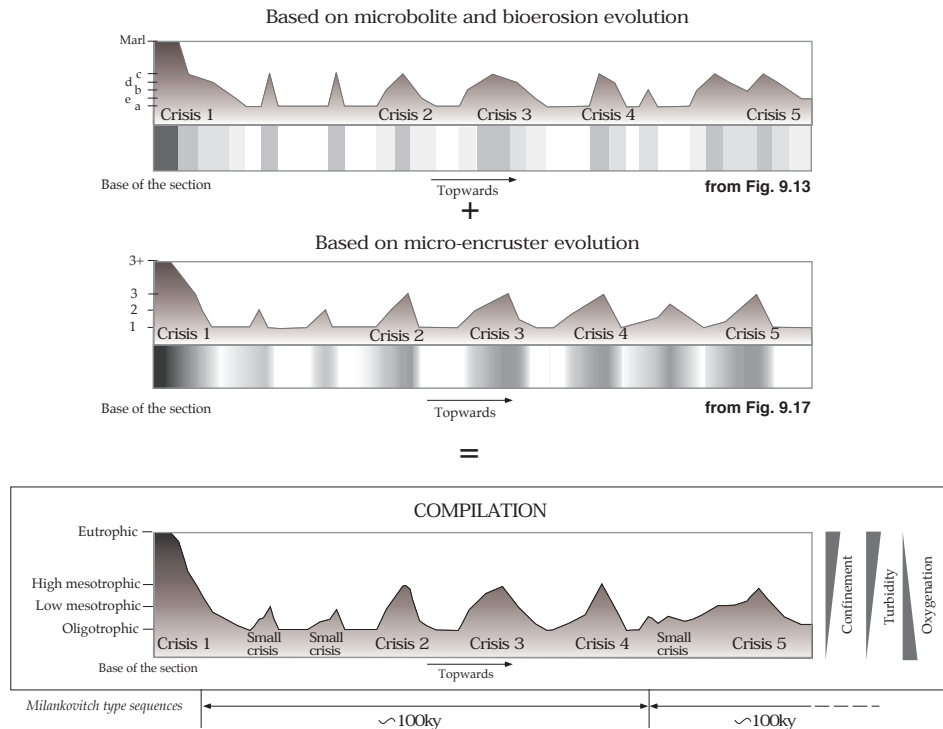


Fig. 12.12: Compilation of crises in reef evolution based on the interpretation of microbolite and bioerosion (Fig. 9.13) and micro-encruster variation (Fig. 9.17). Five major and three smaller crises are identified and attributed to trophic levels depending on environmental confinement, water turbidity, and oxygenation. Milankovitch-type sequences are indicated, based on chapter 11.

Le niveau marin va également contrôler les dépôts de siliciclastiques. Des fluctuations de moyen ordre commandées par le deuxième cycle d'excentricité (400 ka), entraînent le stockage des terrigènes dans les environnements fermés sur la plate-forme durant les bas niveaux marins, tandis que les hauts niveaux marins vont ouvrir les systèmes et entraîner un drainage des particules. Ce même mécanisme peut jouer sur les ordres inférieurs de fluctuations du niveau marin. Les fluctuations relatives aux cycles de 400 ka sont très visibles, car elles possèdent une grande amplitude et un grand potentiel de mobilisation de sédiment. Elles contrôlent aussi la présence ou l'absence de constructions coralliennes sur la plate-forme. Les variations d'ordre inférieur peuvent aussi avoir des influences importantes sur l'accommodation, mais il semble que leur action soit plus indirecte. Elles agissent sur la circulation des courants, donc sur l'ouverture et la fermeture des environnements. Cela pourrait être particulièrement vrai pour les cycles relatifs à la précession des équinoxes (environ 20 ka), car une fluctuation de 1 à 2 m du niveau marin n'a pas, dans la plupart des cas, d'incidence directe sur la construction récifale. Son influence se situe plutôt sur les modifications de circulation sur la plate-forme et donc sur le confinement des lagons. On peut le vérifier sur le secteur étudié avec

de bonnes corrélations pour des récifs situés dans le même lagon ou dans des lagons communicants (HAUTES-ROCHES CL A et MOUTIER CL).

Dans le détail, les trends des évolutions de faciès, du contenu en microbolite et des associations de micro-encroûteurs sont porteurs d'indications sur l'ouverture et la fermeture des systèmes, comme par exemple à HAUTES-ROCHES CL A avec un maximum d'ouverture (ou "marinité") manifesté par des barres oolithiques et une fermeture par des faciès de lagons restreints avec du quartz et des fragments de charbon (Fig. 9.2). Ce trend général est corrélable latéralement sur les autres coupes (voir chap. 11) et correspond à des cycles de transgression-régression. Les changements du niveau marin de faible amplitude reliés aux cycles orbitaux de 20 ky ont un meilleur potentiel de préservation dans les récifs situés dans une phase transgressive, quand il y a création d'accommodation et que la préservation est améliorée par une cimentation microbienne rapide. Les périodes de "early highstand" contiennent encore des biohermes, tandis que les dépôts de "late highstand" sont généralement caractérisés par des lagons quartzeux et marneux. Quelques récifs à très forte composante de microbolite peuvent s'établir dans des périodes de "lowstand" (voir PICHOUX CL).

Une méthodologie particulière basée sur les vitesses de changements des principales composantes interprétées comme significatives de l'écologie des récifs (microbolite, bioérosion et associations de micro-encroûteurs) a pu mettre en évidence des crises récifales et des périodes de moins bonnes conditions à l'intérieur des récifs étudiés (Fig. 9.13, 9.17, 10.8, 10.10, 10.20, 10.48). Bien que situés dans des positions séquentielles différentes, ces récifs sont tous contenus dans des cycles de 100 ky (voir Fig. 11.6). Le cas le plus intéressant est celui de HAUTES-ROCHES CL A (Fig. 9.17), dans lequel l'analyse de la microbolite, de la bioérosion et des associations de micro-encroûteurs a permis de déceler 5 crises majeurs et trois petites crises dans la croissance récifale, contrôlées par la pression environnementale (Fig. 12.12). Les 5 premiers cycles recouvrent une période de temps de 100 ky et il est suggéré ici qu'une correspondance existe avec une influence des cycles de 20 ky. Cette correspondance peut être aussi vérifiée en partie dans les autres coupes où l'on compte suivant les cas entre 3 et 5 crises ou périodes de conditions environnementales plus difficiles dans les récifs qui ne couvrent pas exactement la durée d'un cycle de 100 ky. Même dans les bonnes conditions qui semblaient sévir à l'Ouest du terrain durant la Formation de Vellerat (absence de siliciclastiques; PERTUIS CL), des trois périodes de "mini-crisis" ont pu être mises en évidence, sur une

durée inférieure au 100 ky. Ceci indiquerait que les apports de nutriments possèdent un grand rayon d'action même s'il n'y a pas directement accumulation de siliciclastiques.

Cependant, les corrélations de ces cycles de 20 ky est très difficile vu la densité insuffisante des récifs couvrant la même période cyclostratigraphique. De plus, la haute résolution et la concurrence des autocycles peut entraîner une plus grande possibilité d'erreurs dans les corrélations.

Il est peut-être important de préciser que les récifs ne sont pas des monolithes identiques et qu'ils possèdent aussi bien une variabilité entre les constructions que à l'intérieur de celles-ci. Elles peuvent se situer dans une multitude de positions trophiques, eustatiques et tectoniques. Une construction se trouvant dans un bas niveau marin, influencée par des nutriments, n'est pas comparable à une autre qui se situerait en pleine transgression, soumise à une forte sédimentation carbonatée. Ceci implique de regarder en détail à l'intérieur des faciès. L'estimation de la production passe par une étude approfondie des modes de nutrition, indicateur indirect des conditions de dépôt. Et si l'on veut quantifier les processus et faire des bilans de production, il est impératif de bien comprendre les processus écologiques qui sont à l'origine du dépôt.

13 - QUELQUES EXEMPLES ACTUELS

Pour compléter le tableau, voici quelques exemples de récifs en contact avec des siliciclastiques et des microbolites actuelles que j'ai eu la chance d'observer au Belize, au Bahamas et même en Suisse, dans la rivière Sarine. Ils n'ont pas été étudiés en détail, car ils ne faisaient pas l'objet direct du travail. Cependant, ils permettent de présenter des formes actuelles dans des contextes qui pourraient ressembler, sous certains aspects aux environnements oxfordiens.

13.1 CORAUX ET SILICICLASTIQUES (MONKEY RIVER, BELIZE)

Cadres

Faisant face à la mer des Caraïbes, Belize (ancien Honduras Britannique) se situe à la base de la Péninsule du Yucatán, coïncé entre le Mexique, le Guatemala et le Honduras, (Fig. 13.1a). Il possède une plate-forme qui s'étend sur une longueur de 240 km, bordée par le plus grand récif barrière de l'Océan Atlantique (216 km de long; PURDY, 1974). A l'Est de la barrière se situent trois atolls (Fig. 13.1b), Glovers Reef, Lighthouse Reef et Turneffe Islands, dont la sédimentation a été étudiée par GISCHLER (1994). De nombreuses structures karstiques ont été mises en évidence (PURDY, 1974) et notamment le spectaculaire Blue Hole dans l'atoll de Lighthouse Reef.

Les différents éléments de barrières récifales et d'atolls sont placés sur trois crêtes sous-marines (ridge) d'orientation NNE, issues de blocs basculés

de la marge continentale passive (DILLON & VEDDER, 1973). Deux crêtes de plus sont visibles en direction de l'Est et notamment celles qui donnent naissance aux Iles Caïman.

La géologie du pays est marquée par une dichotomie importante. Le Nord est constitué principalement de terrains du Cénozoïque et ne présente pas de relief important,

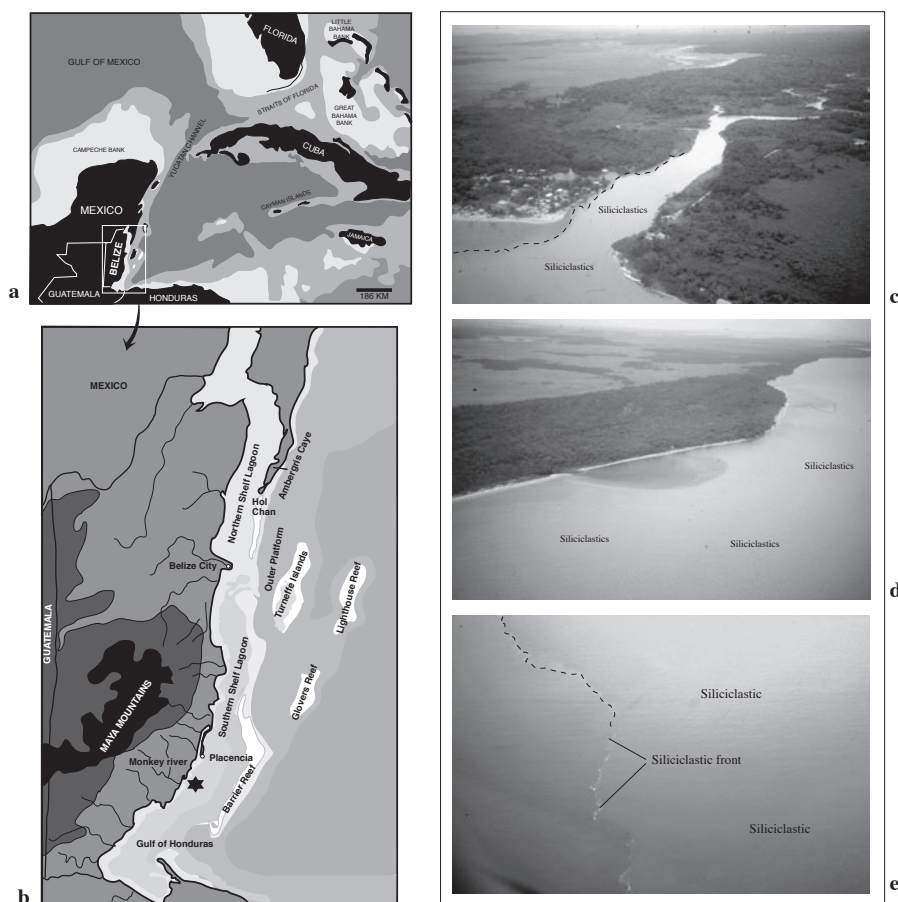


Fig. 13.1: Terrigenous run-off from the Monkey River (Belize). a. and b. Location maps. c. Monkey River mouth. d. Siliciclastics near the shore line. e. Offshore siliclastic front.

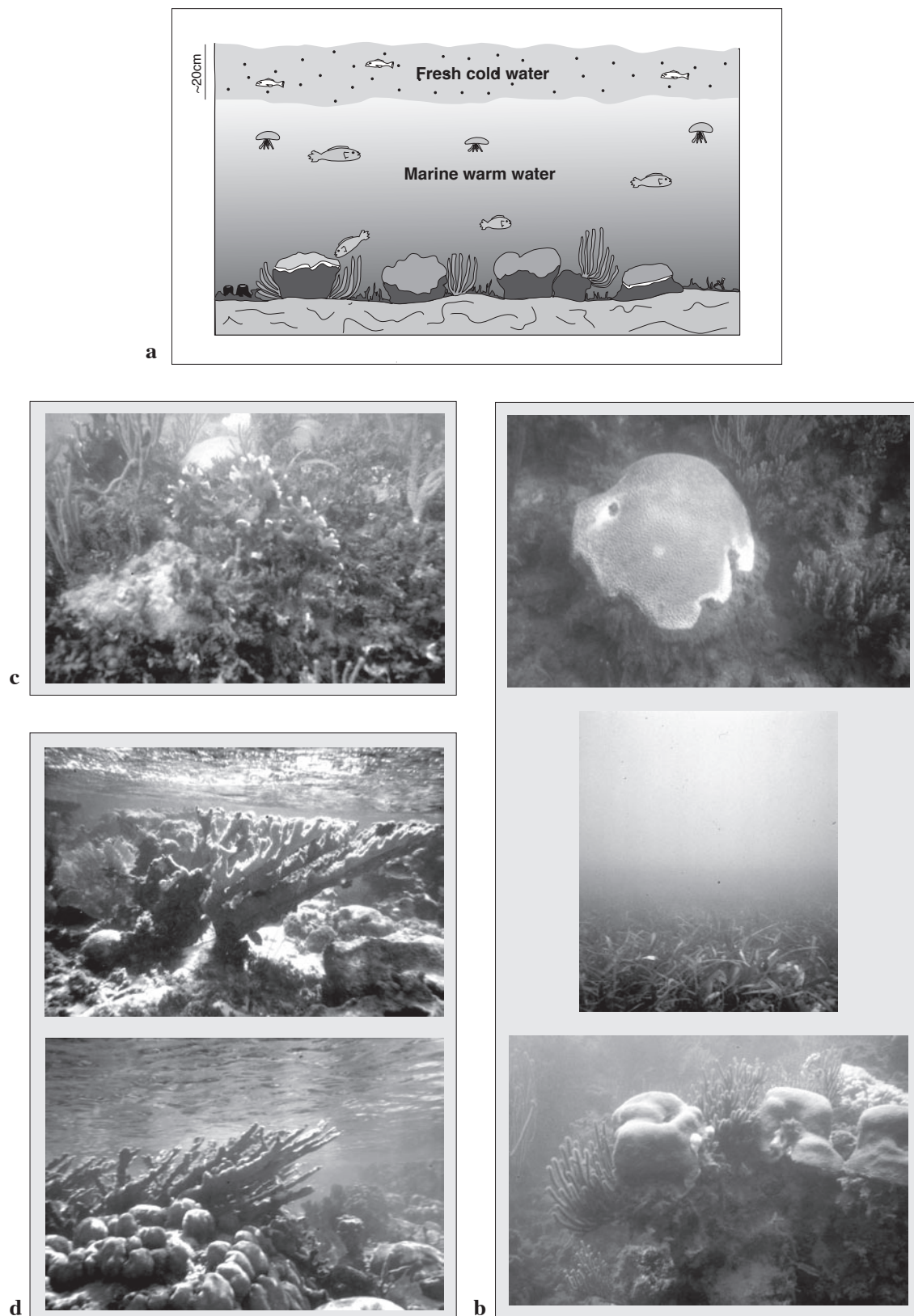


Fig. 13.2: Corals under siliciclastic influence in Belize (Monkey River). a. Corals beneath siliciclastic-rich fresh cold water. (Fresh water: siliciclastics, fishes. Marine water: *Porites*, *Diploria*, *Eunicea*, sponges, red algae, *Halimeda*, *Thalassia*, fishes, and jelly

tandis que le Sud est composé de sédiments crétacés entourant des granites et des porphyres paléozoïques, formant le relief des Maya Mountains (atteignant près de 1000m d'altitude, Fig. 13.1; PURDY, 1974).

Des coraux sous l'eau douce

La séparation de la géologie de Belize en deux zones distinctes a un impact direct sur l'écologie des récifs. La présence d'un relief différentiel induit un gradient de précipitation important, qui s'exprime par moins de 25 cm en moyenne annuelle au nord et plus de 70 cm au sud (JAMES & GINSBURG, 1979). Durant la saison humide, de violentes pluies alimentent les rivières qui descendent des Maya Mountains. Celles-ci se chargent en terrigènes, qui viennent se déverser dans le Southern Shelf Lagoon. C'est le cas de la Monkey River située au Sud de Placencia (Fig. 13.1b), qui draine un flux important de siliciclastiques dans le lagon (Fig. 13.1c et d). Ces siliciclastiques forment un front qui agit bien au-delà du shoreface, s'étendant au large sur une longue distance, sans se mélanger à l'eau de mer (Fig. 13.1e).

En plongeant dans le lagon, dans le rayon d'action de l'embouchure de la rivière (étoile Fig. 13.1b), on peut être le témoin d'un phénomène étonnant. Depuis le bateau, la surface de la mer montre une eau relativement fraîche, extrêmement turbide, chargée en terrigènes, et surtout parfaitement potable. Cependant, cette eau douce ne constitue qu'une couche variable, estimée à une vingtaine de centimètres. Au-dessous, on peut observer tout un monde récifal (Fig. 13.2a). Il se compose de zoanthaires, principalement de *Porites* et de *Diploria*, d'octocoralliaires (sans doute *Eunicea*) (Fig. 13.2b), d'éponges, d'*Halimeda*, de *Thalassia* et d'algues vertes et brunes non calcifiées, sans parler des poissons et de quelques méduses (Fig. 13.2a). L'eau marine est plus chaude, mais reste passablement turbide. Il semble que de la MO se trouve en suspension, pouvant indiquer la possibilité d'un système mésotrophe. Le tout baigne dans une couleur plutôt jaune. Les coraux montrent généralement des morphologies globuleuses et beaucoup d'entre eux présentent des signes de "white band disease" (Fig. 13.2b) et les parties mortes sont soumises à un encroûtement féroce. Dans un souci de comparaison, la photo de la figure 13.2c illustre un récif situé un peu plus loin dans le lagon, à hauteur de Placencia, où les influences terrigènes s'estompent un peu. Le récif possède une diversité un peu plus grande, notamment avec la présence de *Millepora*.

Dans le lagon du Nord (Fig. 13.1b), l'absence de run-off du continent produit un système oligotrophique, avec une salinité normale et une faible turbidité. A Hol Chan (Fig. 13.1b), le lagon fournit une bonne richesse de morphologies, avec notamment des *Acropora palmata* (Fig. 13.2d). Bien que les conditions soient meilleures, beaucoup de coraux sont morts complètement ou partiellement. Une

des explications possible est le réchauffement des eaux. En effet, la situation s'améliore dans les eaux plus profondes, où les éprons et sillons ("spurs and grooves") offrent une meilleure viabilité.

En conclusion, il faut être prudent, car l'étude n'est pas assez poussée. Elle possède cependant une valeur indicative intéressante. Il faudrait suivre le lagon sur toute une année pour observer les différences entre la saison sèche et la saison humide. Les apports terrigènes sont sans doute ralentis en période sèche, permettant l'amélioration des conditions. Sinon, les récifs ne supporteraient pas un tel traitement prolongé. De plus, il faudrait effectuer des mesures suivies de la turbidité (néphélométrie), de salinité, et comme dans le travail de WOOLFE & LARCOMBE (1998, 1999), calculer un rapport entre l'input terrigène et l'accumulation dans le lagon. Il semble en effet qu'une bonne partie des siliciclastiques soit drainée vers des zones plus distales. Il n'en demeure pas moins que le cas de la plateforme de Belize présente des fluctuations de turbidité très grandes d'une région à l'autre, qui pourraient être liées à des variations de niveaux trophiques.

13.2 ALTERNANCE THROMBOLITIQUE ET STROMATOLITIQUE DE STORR'S LAKE (SAN SALVADOR, BAHAMAS)

On trouve sur San Salvador, qui est l'une des îles qui forme les Bahamas (Fig. 13.1a), une multitude de lacs, ou "ponds", plus ou moins salins (Fig. 13.3a), dans lesquels on peut trouver des croûtes microbiennes minéralisées. L'un des plus connus est Storr's Lake (13.3a), où l'on peut observer plusieurs morphologies de "gélamines" microbiennes, de biofilms supposés et de microbolites. Ces différentes formes semblent en grande partie contrôlées par le niveau marin, qui fluctue annuellement d'une vingtaine de centimètres (MANN & NELSON, 1989). Ces auteurs indiquent aussi que le lac est en moyenne hypersalin, avec une variation allant de 38'500 ppm à 93'500 ppm. La zonation des formes microbiennes est la suivante (Fig. 13.3b):

- Le lac est entouré d'une couche plus ou moins épaisse de "gélamine" microbienne colorée, ou biofilm, pouvant atteindre une épaisseur de 20 cm, appelée "coagulated...hemispheroids of clear, gelatinous, extracellular ectoplasm" par NEUMANN et al. (1988), et "*Phormidium* mounds" par MANN & HOFFMAN (1984). Cette couche est aussi nommée curieusement "thrombolitic microbialites", par MANN & NELSON (1989), nom qui apparaît génétiquement infondé, car aucune biominéralisation n'a été observée dans cet ectoplasme. Ce dernier est annuellement exposé à l'air libre et comporte une grande quantité de cyanobactéries, principalement des *Phormidium*.

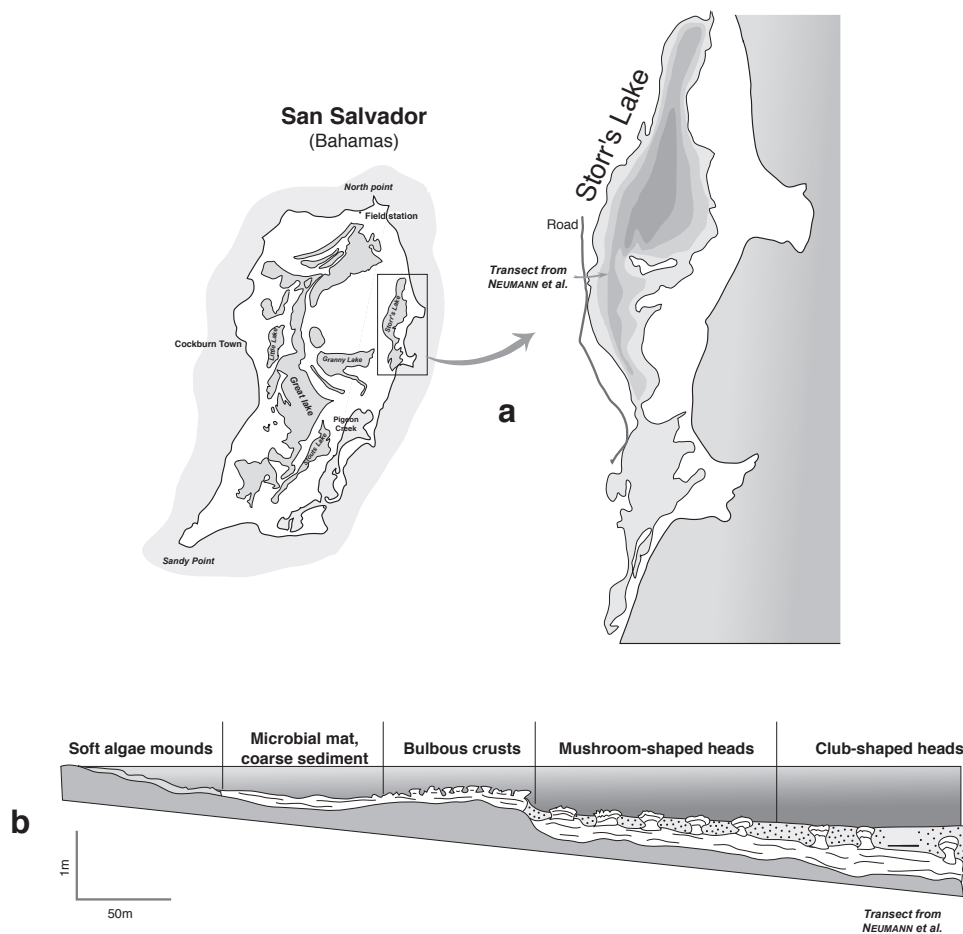


Fig. 13.3: Location maps of Storr's Lake (San Salvador, Bahamas) and transect modified from NEUMANN et al. (1988)

- Par la suite, un sédiment grossier très riche en petits gastéropodes de type Potamidae se met en place dans des environnements un peu plus profonds (40-50 cm). Ce sédiment est très riche en MO et il est "scellé" par un tapis microbien très cohésif (le "leathery mat" de NEUMANN et al., 1988). Ce tapis est omniprésent dans le lac. Il possède une première couche très sombre, verte foncée, qui passe quelques millimètres en dessous à une couche plus colorée, que NEUMANN et al. (1988) ont définie comme une zone formée de bactéries photo-synthétiques anaérobiques. En profondeur, il est possible que des bactéries sulfato-réductrices soient présentes dans les tapis microbiens, vu l'odeur d' H_2S qui se dégage quand on marche dans le sédiment.
- Une précipitation de carbonate laminée peut s'opérer dans ou sous le tapis microbien. Progressivement, ces carbonates laminés deviennent plus épais, jusqu'à produire une croûte "bulbeuse", pouvant former des "têtes". Cette couche est friable et irrégulière, bien que le sommet des bulbes soit presque tous à la même hauteur. Il s'agit de la "bulbous crust" de NEUMANN et al. (1988) et la "hard

calcareous table" de MANN & NELSON (1989). Le tapis microbien est omniprésent, avec sa zonation de couleur. Cependant, à des places, la surface des têtes est noircie et le tapis se trouve en dessous de la croûte.

- Plus loin en direction du centre du lac, la croûte se désolidarise pour former des têtes individuelles (Fig. 13.4). Ces dernières sont toujours immergées. Entre les constructions, une boue organique se dépose, recouverte d'une couche algaire cohérente (MANN & NELSON, 1989). Ces têtes montrent une alternance de niveaux stromatolitiques denses et de niveaux thrombolitiques, souvent agglutinés (voir Fig. 13.4b, c et d). L'explication de cette alternance reste une énigme. La nature des deux microbolites semble trop proche pour invoquer des micro-organismes différents pour leur genèse. Il s'agit d'une périodicité dans la direction de croissance: verticale lente pour les stromatolites et horizontale rapide pour les thrombolites. En regardant les échantillons (Fig. 13.4b,d), la différence entre les deux couches semble marquée par une croissance perturbée dans les niveaux thrombolitiques, présentant un résultat

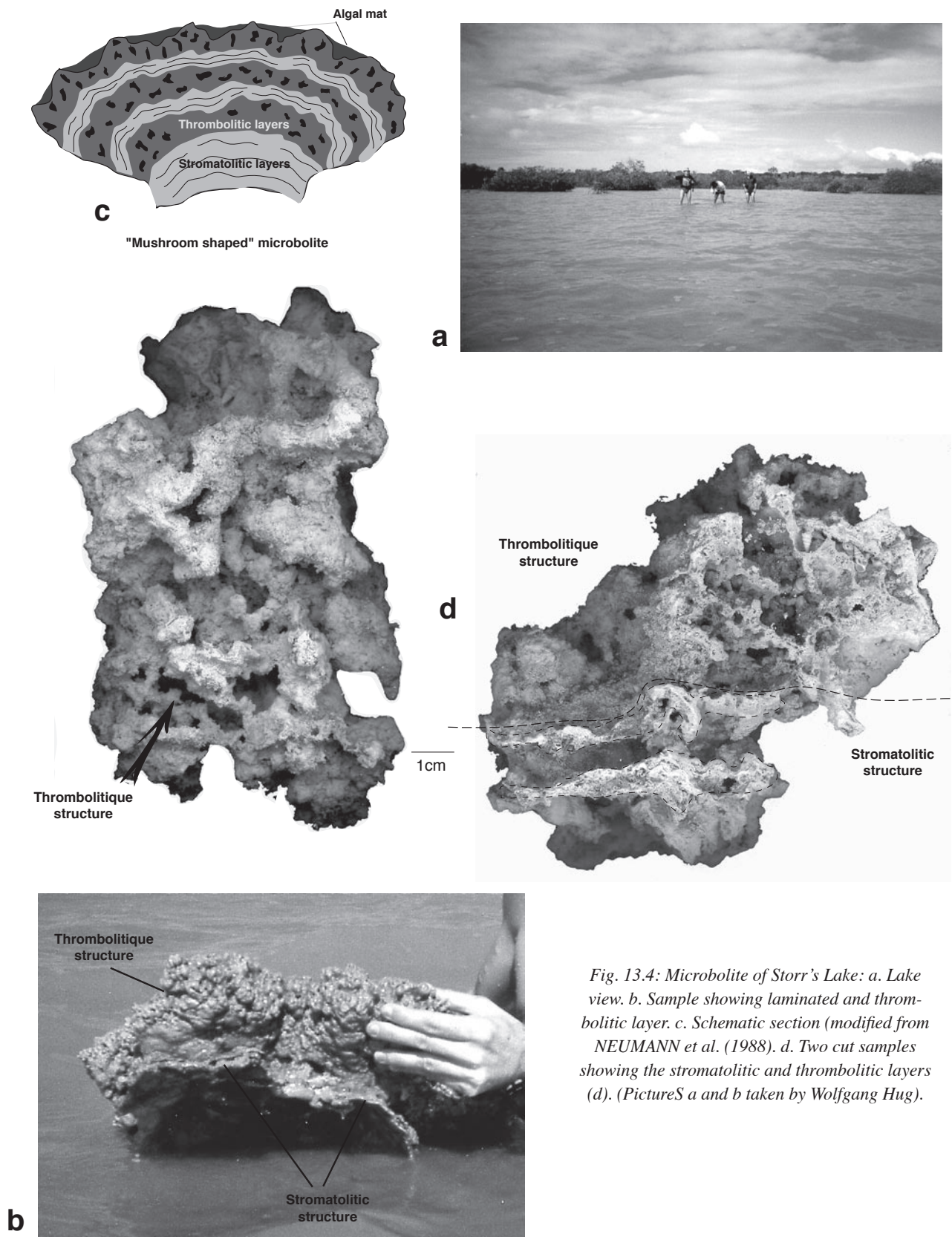


Fig. 13.4: Microbolite of Storr's Lake: a. Lake view. b. Sample showing laminated and thrombolitic layer. c. Schematic section (modified from NEUMANN *et al.* (1988). d. Two cut samples showing the stromatolitic and thrombolitic layers (d). (PictureS a and b taken by Wolfgang Hug).

chaotique. Une explication possible est un développement explosif de gastéropodes dans le lagon. Les coupes thrombolitiques sont caractérisées par un nombre très important de ces gastéropodes. Il semble possible que ces prédateurs perturbent la croissance des croûtes, produisant une structure plus aérée. Ces “blooms” de faunes pourraient être rattachés à des ouvertures périodiques du système. Il reste à définir les périodes et le mécanisme responsable.

- Plus au large, les constructions prennent une morphologie plus allongée (club-shaped heads, Fig. 13.3b).

NEUMANN et al. (1988) ont déterminé la microfaune dans les tapis microbiens. On peut y trouver: des cyanobactéries filamenteuses et coccoïdes (*Phormidium*, des *Microcoleus*, des *Calothrix*, des *Spirulina* et des *Scytonema*), des bactéries (*Beggiatoa*: “colorless sulfur”, *Chromatium*: “purple sulfur”) et des diatomées (*Navicula*). De plus, ces mêmes auteurs ont effectué des mesures de concentration d’oxygène dissout et de pH dans ces tapis. Elles mettent en évidence la présence importante de l’activité photosynthétique des cyanobactéries durant le jour. Ceci est associé à une augmentation de pH induisant une précipitation possible de carbonate la journée et une dissolution la nuit, lors du dégazage de CO₂. Le résultat, déterminé par ces auteurs, est une accréction relativement lente de la construction microbienne. Aucune remarque n’a été formulée sur la possibilité de précipitation via des métabolismes de bactéries hétérotrophes en dessous des cyanobactéries, comme le décrivent CHAFETZ & BUCZINSKI (1992). On peut légitimement penser que la grande masse de MO produite par les cyanobactéries est ensuite utilisée par les bactéries chimiohétérotrophes et chimioautotrophes dans leur métabolisme, comme par exemple dans le cas des éponges siliceuses. Ainsi, un très grand potentiel de précipitation carbonatée existe sous la surface de la croûte. En plus, il serait intéressant d’étudier la nature du biofilm qui tapisse l’intérieur des constructions pour déceler de possible macromolécules à l’aide de coloration (e.g. REITNER et al., 1995).

Les îles des Bahamas présentent un très grand nombre de ces lacs. Ils semblent que des types comparables de croûtes peuvent y être trouvés, comme par exemple à Eleuthera. Il n’est pas exclu qu’à l’Oxfordien de tels environnements aient existé, avec d’autres microfaunes, mais avec un très fort potentiel de carbonatogenèse. Les informations de l’Actuel ont déjà été englobées dans les modèles écologiques proposés dans le chapitre 12. Mais, il serait intéressant de comparer plus en détail ces croûtes, celles trouvées dans des environnements cryptiques (e.g. REITNER, 1993, REITNER et al., 1996), ainsi que les formes de mer ouverte (REID et al., 1995) avec les microbolites jurassiennes.

13.3 TRAVERTIN À *PHORMIDIUM ENCRUSTATUM* DANS LA SARINE (FRIBOURG, SUISSE)

Les microbolites d’eau douce n’entrent pas directement dans le sujet de cette thèse. Cependant, un très joli exemple m’a été fourni par l’intermédiaire d’un biologiste, M. Dr. Peter Landolt de l’institut de Zoologie de Fribourg, qui travaille sur les éphémères en Suisse. Par ce biais, il a été amené à étudier la rivière Sarine dans le secteur situé juste après le barrage de Rossens. Dans ce bras de rivière, la température de l’eau reste très stable, autour des 4 degrés, car elle provient directement des eaux profondes du lac. La chaîne alimentaire est extrêmement réduite, passant directement de la production primaire à celle de petits crustacés. Cette production primaire est représentée par une croûte organique et carbonatée qui recouvre les galets, au fond de la rivière. Le niveau d’eau est faible (quelques dizaines de centimètres).

Description

La croûte est de couleur jaunâtre à verdâtre. Elle constitue un dépôt d’un demi centimètre d’épaisseur, encroûtant la face exposée des galets. En dessous, où aucune croûte n’est visible, la surface des galets est recouverte d’un “film” noir. Morphologiquement, la croûte montre une surface irrégulière faite de petites colonnes, formées par des colonies coalescentes plus ou moins hémisphéroïdes, présentant une densité variable. Parfois, les colonies sont soudées ensemble pour former une croûte friable plus homogène. Une structure subhémisphéroïdale est présentée dans la figure 13.5, vue avec un binoculaire. Elle montre une surface munie de pores allongées (Fig. 13.5a) et une structure radiaire laminée en coupe (Fig. 13.5b). Cette organisation horizontale classe la microbolite chez les tufs stromatolitiques de RIDING (1991a). L’imagerie par microscope électronique à balayage (MEB) révèle une organisation tubulaire dense (Fig. 13.6). Les laminations sont représentées par une alternance de couches, constituée par:

- des tubes subverticaux très serrés (Fig. 13.6a-c), d’un diamètre environnant les 5 µm.
- des tubes, parfois subhorizontaux, pour la plupart brisés, donnant à la couche un aspect chaotique (Fig. 13.6d-f) et d’une épaisseur plus faible (une centaine de µm).

De très nombreuses diatomées sont associées à ces croûtes (Fig. 13.6h-i).

Discussion

Ce type de croûte n’est pas rare dans l’Europe de l’Ouest et de nombreux exemples sont décrits dans la littérature (e.g. FREYTET & PLET, 1991, 1996; FRITSCH, 1950;

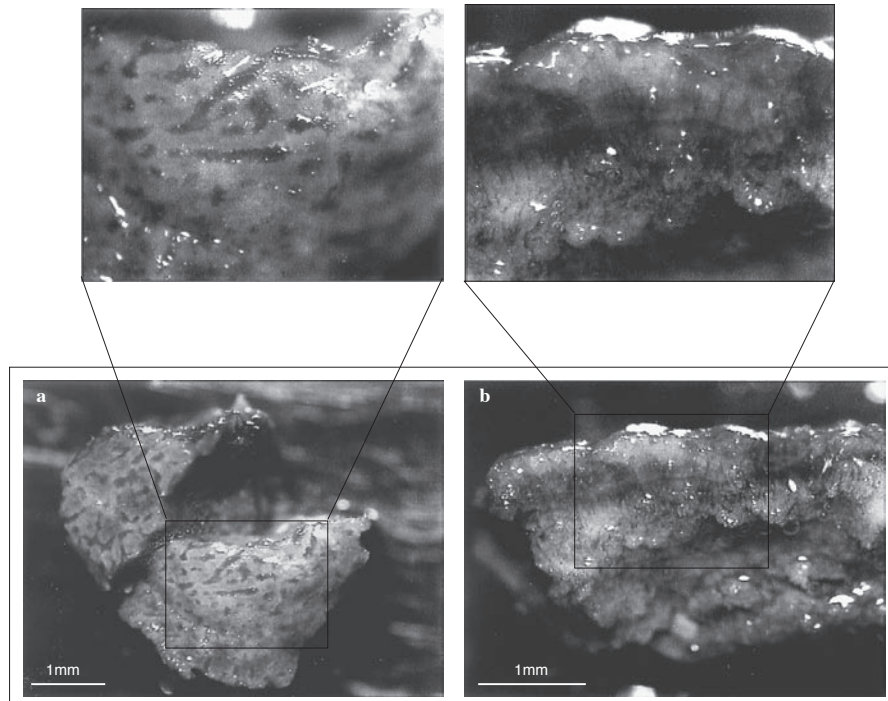


Fig. 13.5: Macroscopic view of a hemispheroidal encrusting colony of the Sarine river. a. Surface view. b. Section view.

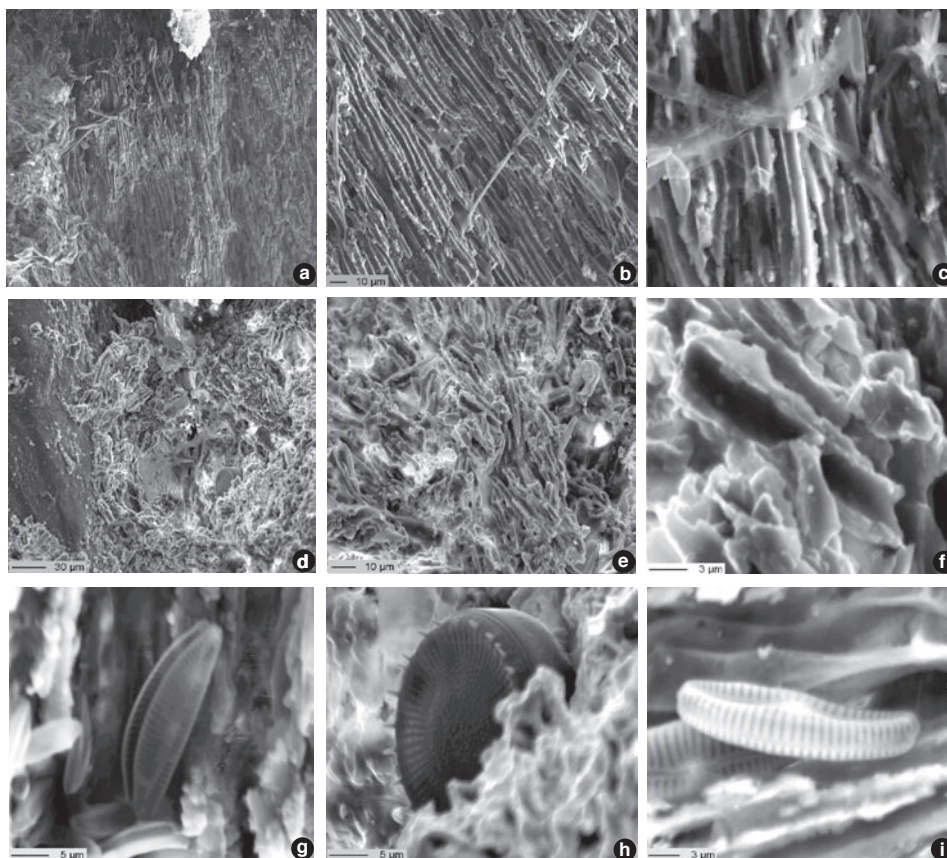


Fig. 13.6: SEM view of the Sarine river Phormidium microbolite. a-c: alpha-layer. d-f: beta-layer. g-i: diatoms

GEURTS, 1976, GOLUBIC et al., 1993; MONTY, 1976). Il s'agit cependant du premier cas décrit en Suisse. Les croûtes de la Sarine ressemblent beaucoup à l'exemple que FREYTET & PLET (1996) décrivent dans le Bassin de Paris. Bien que les déterminations soient encore en cours, les diamètres et les morphologies des tubes ressemblent parfaitement à la cyanobactérie *Phormidium incrustatum*, constructrice principale des croûtes françaises. De plus la comparaison avec le travail de FREYTET & VERRECCHIA (1998) et l'étude des photos par le second auteur confortent la diagnose.

Les laminations à l'intérieur de la croûte sont dues à l'alternance de formes de *Phormidium incrustatum*- α , caractérisées par des couches claires, et de *Phormidium incrustatum*- β , montrant des couches sombres. Cette zonation est contrôlée par les variations saisonnières de lumière (GEURTS, 1976; MONTY, 1976). La phase α est définie par des filaments entrelacés, rarement calcifiés, poussant de mai à janvier, tandis que la croissance β présente des faisceaux de tubes parallèles à croissance verticale, qui s'établissent de janvier à avril (MONTY, 1976).

Ces croûtes à *Phormidium* sont généralement présentes dans de petits cours d'eau, possédant des eaux basses en été et hautes en hiver (e.g. FRITSCH, 1949, FREYTET & PLET, 1996). La particularité des formes suisses réside dans le contrôle artificiel du débit de la rivière, dû au barrage proche. Celui-ci laisse continuellement un niveau d'étiage relativement bas, avec une eau stable à 4 degrés. Ces conditions particulières entraînent un déficit dans la chaîne alimentaire. Aucun poisson, ni autres prédateurs en dehors de petits crustacés, présents en énorme quantité sous les galets, n'ont été observés. Les croûtes peuvent ainsi prospérer à l'abri de la prédation. Ces crustacés semblent brouter les diatomées contenues dans les croûtes, car la dissection de l'un d'entre eux à montrer une grande proportion de ces algues. De plus, les variations saisonnières sont estompées artificiellement, ce qui peut expliquer la disproportion plus importante entre la croissance α et β , par rapport aux autres microbolites européennes. Les seules crises possibles peuvent intervenir lorsque le barrage ouvre ses vannes, provoquant une augmentation rapide du débit.

14 - CONCLUSION

L'étude très détaillée des différents composants des faciès récifaux de l'Oxfordien du Jura Suisse (coraux, microbolite, micro-encroûteurs, bioérosion, macrofaunes et matrice) a permis de préciser les milieux de dépôt et ainsi les facteurs de contrôle de la croissance des édifices récifaux. Le terme «récif» a été utilisé dans sa définition d'entité écologique et non seulement de construction développant un relief. Les formes constructrices dominantes des récifs étudiés sont les scléractiniaires. L'accent a été mis sur l'étude des communautés ou associations. Ainsi, des guildes ont été définies à partir des caractéristiques morphologiques, du lieu de vie et surtout du mode de nutrition des macro- et microfaunes rencontrées. Des évolutions de la répartition de ces guildes ont pu être présentées aussi bien dans les environnements récifaux que dans les micro-environnements à l'intérieur du récif.

Le travail de taxinomie partielle sur les scléractiniaires a permis de mettre en évidence la grande quantité de *Microsolenidae* contenue dans les coupes, ainsi que la présence de certains taxons particuliers, qui n'avaient que peu été décrits auparavant dans le secteur de l'étude (chez les *Amphiastraeidae*, c'est le cas de *Pleurophylia trichotoma* et d'*Amphiastraea piriformis*, et chez les *Montlivatidae*, l'espèce *Clausastraea parva*). De plus, les observations de répartition sur les *Microsolenidae* confirment l'hypothèse selon laquelle ils auraient développé une adaptation au mode de vie hétérotrophique. En effet, on retrouve ces formes pénuiaires dans des milieux de dépôts extrêmes, tandis que les *Stylinae* coloniseraient les optima environnementaux de lagons, c'est-à-dire les systèmes oligotrophiques. *Amphiastraea piriformis* serait lui adapté à des substrats meubles et grossiers sous de faibles tranches d'eau à haute turbidité, comme son homologue actuel *Goniastrea retiformis*. *Clausastraea parva* n'a été observé que dans des environnements difficiles, associé à une grande quantité de microbolite.

Dans les récifs oxfordiens du Jura suisse, l'équilibre entre la croissance des coraux, la bioérosion et l'encroûtement microbien est très fragile. Au contraire des constructions actuelles, une très grande proportion d'encroûtements

benthiques microbiens (microbolite) est comprise dans ces biohermes. Cette microbolite contribue activement à la croissance du récif et joue un rôle important dans sa cimentation et sa préservation. Trois types de microbolite ont pu être observés dans les récifs:

- Le type stromatolitique: macroscopiquement laminé.
- Le type thrombolitique: macroscopiquement coagulé.
- Le type léiolitique: sans structure macroscopique évidente.

Ces trois formes représentent des stades idéaux et de nombreux cas transitionnels sont observés. Elles peuvent comporter une microstructure péloïdale, micritique ou agglutinée. La microbolite peut montrer des adaptations morphologiques à son milieu par des structures columaires à dendritiques. Bien qu'il soit possible que les cyanobactéries participent à la précipitation de carbonate dans le patch-reef et dans le stromatolite à l'intérieur de la zone photique, la principale partie de l'encroûtement microbien est sans doute formée par des processus n'utilisant pas la lumière comme source d'énergie. Des bactéries sciaphiles à métabolisme hétérotrophe, associées à des macromolécules liant le Ca^{2+} , sont suspectées d'être à l'origine de la production de la plus grande partie de la carbonatogenèse microbienne à l'intérieur du récif, dans des domaines d'ombre et dans des conditions pouvant être anaérobiques.

Une grande diversité de micro-encroûteurs a pu être déterminée. Leur étude a permis de définir des associations, fondées principalement sur le mode de nutrition. C'est ainsi que l'association du foraminifère *Lithocodium aggregatum* et de la supposée cyanobactérie *Bacinella irregularis* est dépendante de la lumière, adoptant les mêmes milieux de vie oligotrophiques colonisés par les coraux à symbiontes. L'association de l'annélide *Terebella lapilloides* et du foraminifère *Tubiphytes morronensis* se

développe sous des conditions plus difficiles, pouvant supporter une absence de lumière et des conditions mésotrophiques, ainsi que, pour *Terebella*, des conditions dysoxiques. Les autres micro-encroûteurs, pour la plupart des filtreurs, vivent sous des conditions intermédiaires, dans des eaux oxygénées, mais comportant une quantité suffisante de nutriments.

Les encroûtements des récifs oxfordiens étudiés présentent dans une situation idéale, deux couches distinctes de compositions différentes.

- La première couche encroûte directement la surface du corail et englobe une bonne diversité de micro-encroûteurs. Elle se forme à la surface du récif, entre les coraux, dans les cavités ouvertes où l'eau oxygénée et la lumière peuvent entrer.
- La deuxième couche est constituée principalement de thrombolite qui remplit la porosité restante à l'intérieur du corail. On y trouve associé les *Terebella* et les *Tubiphytes*. Cet encroûtement se forme sous la surface du récif, par l'intermédiaire d'un front d'encroûtement progressant vers le haut en même temps que la croissance du récif.

Dans de bonnes conditions, le front de thrombolite n'atteint pas la surface du récif et reste cantonné dans les micro-environnements cryptiques, sans lumière. C'est ici que se produit la carbonatogenèse microbienne, liée à des métabolismes hétérotrophiques. Si les conditions du lagon se détériorent, par un confinement et une augmentation de turbidité, la croissance des coraux peut être ralentie ou stoppée et le front dépasser la surface du récif. Il en résulte ce qui a été défini comme une crise récifale, matérialisée par un dépôt thrombolitique à l'interface eau-sédiment.

Les associations de micro-encroûteurs ont permis de définir 6 scénarios d'encroûtement en fonction des conditions environnementales (turbidité, luminosité, oxygénation, confinement, accumulation sédimentaire). La succession d'une augmentation de la bioérosion, liée à l'augmentation de la macro- et de la microfaune filtreuse et suivit par un développement de thrombolite sur la surface du récif permet de mettre en évidence des évolutions dans le mode de nutrition à l'intérieur du récif. Il permet de mettre en place un timing précis avec une transition progressive pouvant être liée à l'ouverture et au confinement du domaine lagunaire. Ainsi, l'étude conjointe de la bioérosion, de l'encroûtement, des associations de micro-encroûteurs et de la macrofaune a permis de préciser la nature des crises récifales en mettant en évidence des évolutions de systèmes oligotrophiques à eutrophiques en passant par plusieurs stades mésotrophiques intermédiaires.

La plate-forme oxfordienne fournit durant l'équivalent temps de la Formation de St-Ursanne des environnements purement carbonatés. Les récifs s'y développant sont principalement contrôlés par le taux de production de micrite, ainsi que par sa migration sur les constructions. Les siliciclastiques ne sont présents que dans le bassin épicontinental qui s'est creusé à l'Est du terrain d'étude. Les environnements sont oligotrophiques la plupart du temps, fournissant des récifs riches en phototrophes. C'est ainsi que les encroûtements sont dominés par l'association *Bacinella-Lithocodium* et aucune crise récifale liée à des développements de niveaux thrombolitiques n'a été observée. Par la suite, la plate-forme est caractérisée par une sédimentation mixte siliciclastique-carbonatée. De plus, elle ne présente jamais d'environnement très profond dans la zone paléogéographique étudiée. L'apport massif de terrigènes sur une plate-forme à morphologie complexe et peu profonde fournit des environnements de dépôts juxtaposés très variés. La corrélation des coupes étudiées par la stratigraphie séquentielle à haute résolution a permis de mettre en évidence une dichotomie entre la partie Est et Ouest du terrain d'étude durant l'équivalent temps de la Formation de Vellerat. La partie Ouest comporte peu de siliciclastiques. Elle offre des constructions proches de celles décrites dans la Formation de St-Ursanne. Les récifs et les niveaux d'oncoïdes comportent une quantité comparable d'encroûtements phototrophes. La partie Est est soumise à des apports périodiques de terrigènes, accompagnés de nutriments. Ce contexte procure des environnements faiblement mésotrophiques à eutrophiques. Ces variations s'enregistrent dans les récifs par des crises récifales marquées par des changements dans les faunes et microfaunes. Les crises sont en premier lieu des crises de nutrition. Une évolution des macrofaunes et des microfaunes de l'auto-trophie vers l'hétérotrophie est constatée.

Sur la plate-forme oxfordienne, les changements climatiques globaux semblent être contrôlés par les cycles de Milankovitch (PITTET, 1996). En l'absence de calotte glaciaire (période de « greenhouse »), les variations d'insolation semblent influencer directement l'expansion des masses d'eau et ainsi les fluctuations du niveau marin (oscillations symétrique à amplitude non-constante, PITTET, 1996). PITTET & STRASSER (1998a) montrent que les bas niveaux marins sur le petit (100ky) et le moyen (400ky) ordres correspondent aux périodes les plus humides avec une augmentation des apports terrigènes. Ce mécanisme qui influence directement l'eutrophisation des écosystèmes et sur la turbidité de l'eau dans des lagons déjà restreint, pourrait aussi se marquer sur les cycles de 20 ka (voir Chap. 12.5). Les crises récifales ne seraient pas directement liées à la perte d'accommodation, mais plutôt à la fermeture progressive des systèmes. Les récifs oxfordiens croissent généralement bien dans des conditions de haut

niveau marin et de climat plus sec et commencent à souffrir quand le niveau marin baisse et que les précipitations augmentent dans l'arrière pays, causant une eutrophisation, une eau turbide, et des conditions dysoxiques. Les coraux commencent alors à ralentir leur croissance. La diversité se réduit et progressivement l'activité des bioérodeurs augmente. Finalement la microbolite, qui se développait à l'intérieur du récif envahit la surface du récif. Une fois que les conditions environnementales s'améliorent, la thrombolite sert de substrat à une nouvelle colonie.

Les variations climatiques plus locales sont aussi liées à la tectonique. Cette dernière fournit le potentiel d'érosion et les reliefs nécessaires à l'accélération du cycle de l'eau, donc à l'augmentation de l'humidité. Cette hausse entraîne un accroissement de l'apport terrigène dans les milieux carbonatés. Les variations eustatiques découlant des cycles d'insolation dans la bande de fréquence de Milankovitch semblent contrôler la distribution et l'accumulation des terrigènes sur la plate-forme. Ainsi, la répartition des récifs est le résultat d'une conjonction complexe des trois composants principaux que sont le climat, la tectonique et les fluctuations du niveau marin.

La complexité du rapport entre climat, tectonique, niveau marin et niveau trophique, dans les dépôts étudiés est énorme. Suivant la spécialité de l'auteur, les interprétations peuvent changer. Le groupe de chercheurs de Fribourg va engager des recherches pour quantifier plus précisément les corps sédimentaires et ainsi de mieux comprendre les

systèmes sédimentaires. La méthodologie alliant sédimentologie de pointe à une paléoécologie détaillée semble la plus porteuse d'avenir pour l'obtention de résultats. Des approches à l'aide de l'analyse par "fuzzy logic" pourraient produire des résultats intéressants dans ces systèmes plus ou moins chaotiques. C'est sans doute en prenant une séquence de temps bien cernée biostratigraphiquement et relativement réduite, mais sur une surface beaucoup plus grande, que des réponses climatiques pourront être trouvées.

Une étude paléoécologique à ce niveau de détail ouvre de grandes perspectives pour la compréhension des systèmes de dépôts et des facteurs les contrôlant. Un regard approfondi sur les confinements, qu'ils soient physiques ou chimiques, est très importante pour les recherches à venir. Dans le fossile, des études sur les biomarqueurs dans le sédiment afin de préciser les organismes responsables de la formation de croûtes seraient très intéressantes pour préciser les différents types de microbolite en fonction des environnements. Dans l'Actuel, des études dans des domaines de confinements variés paraient être une bonne approche pour l'appréhension des systèmes fossiles. Des travaux comme ceux de WOOLFE & LARCOMBE (1998, 1999) devraient se généraliser à d'autres environnements. Des comparaisons paraissent possibles entre les situations oxfordiennes et certains contextes actuels, comme à Belize ou aux Bahamas. Une meilleure compréhension de ces milieux charnières permettra de vérifier ou d'infirmer certains modèles et de trouver des réponses aux énigmes du fossile.

BIBLIOGRAPHIE

- ABERHAN, M.**, (1994): Guild-structure and evolution of Mesozoic benthic shelf communities.- *Palaaios*, **9**, 516-545.
- ADAMS, C.G.**, (1962): Calcareous adherent foraminifera from the British Jurassic and Cretaceous and the French Eocene.- *Palaeontology*, **5**(2), 149-170. London.
- AGARWAL-PREM, N.**, (1990): Foraminifer *Nodophthalmidium* from Kalapani Limestone, Kumaun Himalaya, India.- *Geoscience Journal*, **11**, 139-142. Lucknow, India.
- AILLUD, G. & DUPRAZ, C.**, (1998): The implications of environmental stress on microsolenid bioconstruction palaeoecology: a comparison of the Upper Jurassic of Switzerland and the Lower Cretaceous of Portugal.- *Sixth meeting of Swiss sedimentologists, Abstract*, 5.
- AITKEN, J. D.**, (1967): Classification and environmental significance of cryptalgal limestones and dolomites, with illustrations from the Cambrian and Ordovician of southwestern Alberta.- *J. Sed. Petrol.*, **37**/4, 1163-1178.
- AKPAN, E.B.**, (1991): Palaeoecological significance of *Lithophaga* borings in Albian stromatolites, SE Nigeria.- *Palaeogeog. Palaeoclim. Palaeoeco.*, **88**, 185-192. Amsterdam.
- ALLOITEAU, J.**, (1948): Polypiers des couches albiennes à grandes trigonies de Padern (Aude).- *Bull. Soc. Geol. France*, **5**/18, 699-738. Paris.
- ALLOITEAU, J.**, (1952): Embranchement des Coelentérés.- In: Piveteau, J. (ed): *Traité de Paléontologie*, **1**, 376-684.
- ALLOITEAU, J.**, (1957): Contribution à la systématique des madréporaires fossiles.- *Cent. Nat. Rech. Scient.*, **I** (texte) et **II** (planches), 462 p. Paris.
- ALLOITEAU, J.**, (1960): Sur le genre *Clausastrea*.- *Ann. Pal. (Invertébrés)*, **46**, 3-46. Paris.
- BANNER, F.T., FINCH, E.M. & SIMMONS, M.D.**, (1990): On *Lithocodium* Elliot (Calcareous algae); its paleobiological and stratigraphical significance.- *Micropal.*, **9**, 21-36.
- BARD, V.**, (1999): Géologie de la région de Vuillafans (Doubs, France).- *Diplôme non publiée, Université de Fribourg*. Suisse.
- BARON-SZABO, R. & BERTLING, M.**, (1995): *Adelocoenia* vs. *Pseudocoenia* - towards a taxonomic clarification.- *Fossil Cnidaria & Porifera*, **24**/2, 70. Münster.
- BARRON, E.J. & SALTZMAN, E.**, (1980): Occurrence of *Inoceramus* in the south Atlantic and oxygen isotopic paleotemperatures in hole 530A.- *Init. Repts. DSDP*, **75**/2, 893-904. Washington (U.S. Govt. Printing Office).
- BASILE, L.L., CUFFEY, R.J. & KOSICH, D.F.**, (1984): Sclerospores, pharetronids, and sphinctozoans (relict cryptic hard-bodied Porifera) in the modern reefs of Enewetak Atoll.- *J. Pal.*, **58**, 636-650.
- BASSE, E., ALLOITEAU, J., KARREBERG, H., LEFRANC, J.P. & LEHMANN, J.P.**, (1955): Fossiles du Jurassique supérieur et des «grès de Nubie» de la région de Sana (Yemen).- *Bull. Soc. Geol. France*, **4**, 655-687. Paris.
- BATHURST, R.G.C.**, (1966): Boring algae, micrite envelopes and lithification of molluscan biosparite.- *Geol. Journ.*, **5**, 15-32.
- BATHURST, R.G.C.**, (1975): Carbonate sediments and their diagenesis.- *Developments in Sedimentology* (2nd Ed.), **12**, 1-658. New-York (Elsevier).
- BAULD, J.**, (1981): Geobiological role of cyanobacterial mats in sedimentary environments: Production and preservation of organic matter.- *BMR J. Austral. Geol. Geophys.*, **6**, 307-317.
- BEAUVAIS, L.**, (1964): Etude stratigraphique et paléontologique des formations à madréporaires du Jurassique supérieur du Jura et de l'Est du Bassin de Paris.- *Mem. Soc. Geol. France, Nouv. Ser.*, **100/XLIII/1**, 595-598. Paris.
- BEAUVAIS, L.**, (1976): Madréporaires du Jurassique (1): Etude morphologique, taxonomique et phylogénétique du sous-ordre Amphistraeida Alloiteau.- *Mem. Soc. Geol. France, Nouv. Ser.*, **55/126**, 1-42. Paris.
- BEAUVAIS, L.**, (1994): Sur le genre *Heliocoenia* ETALLON, Scléractiniaire Mésozoïque.- *Eclog. geol. Helv.*, **87**/3, 869-893.
- BERGER, A., LOUTRE, M. F. & SIMMONS, M. D.**, (1989): Astronomical frequencies for pre-Quaternary paleoclimate studies.- *Terra Nova*, **1**, 474-479.
- BERNAN, A., AHN, D.H., LIO, A., SALMERON, M., REICHERT, A. & CHARYCH D.**, (1995): Total alignment of calcite at acidic polydiacetylene films: cooperativity at the organic-inorganic interface.- *Science*, **269**, 515-518.
- BERNER, R. A.**, (1971): Bacterial processes effecting the precipitation of calcium carbonate in sediment.- In: Bricker, O. P. (ed): *Carbonate cements*.- *Johns Hopkins Press*, 247-251. Baltimore and London.
- BERSET, S.**, (1986): Les collections du département de géologie et de paléontologie des Invertébrés du Museum Genève (21:) La collection C.H.T.Ebray.- *Revue de Paléobiologie*, **5**/2, 387-394. Genève.
- BERTLING, M.**, (1993): Ecology and distribution of the Late Jurassic Scleractinian *Thamnasteria concinna* (Goldfuss) in Europe.- *Palaeogeog., Palaeoclim., Palaeoeco.*, **105**, 311-335.
- BERTLING, M. & INSALACO, E.**, (1998): Late Jurassic coral/microbial reefs from the northern Paris Basin - facies, palaeoecology and palaeobiogeography.- *Palaeogeog., Palaeoclim., Palaeoeco.*, **139**, 139-175.
- BEVERIDGE, T. J. & FYFE, W. S.**, (1985): Metal fixation by bacterial cell walls.- *Can. J. Earth Sci.*, **22**, 1893-1898.
- BHARGAWA, O. & BASSI, U.**, (1985): Upper Triassic coral knoll reefs: Middle Norian, Spiti-Kinnaur, Himachal, Himalaya, India.- *Facies*, **12**, 219-242.
- BIRKELAND, C.**, (1987): Nutrient availability as a major determinant of differences among coastal hard-substratum com-

- munities in different regions of the tropics.- In: Birkeland, C. (ed): Differences between Atlantic and Pacific tropical marine coastal ecosystems: Community structure, ecological processes, and productivity.- *UNESCO reports in marine science*, 45-97. Paris.
- BIRKELAND, C.**, (1997): Introduction.- In: Birkeland, C. (ed): Life and death of coral reefs.- *Chapman & Hall, International Thomson Publishing*, 13-42. New York, Bonn, London, Paris.
- BISCHOFF, G. C. O.**, (1995): Adsorption of Pb-Cu-Mn by microbially-accumulated iron-containing aluminosilicates in a gossan environment, Brown's Deposit, northern Territory, Australia.- *Jb. Geol. Paläont. Abh.*, **196/1**, 19-43.
- BLANCHON, P., JONES, B. & KALBFLEISCH, W.**, (1997): Anatomy of a fringing reef around Grand Cayman: Storm rubble, not coral framework.- *J. Sed. Research*, **67/1**, 1-16.
- BOLLIGER, W. & BURRI, P.**, (1967): Versuch einer Zeitkorrelation zwischen Plattformcarbonaten und tiefermarinen Sedimenten mit Hilfe von Quarz-Feldspath-Schüttungen (mittlerer Malm des Schweizer Jura).- *Eclog. Geol. Helv.*, **60/2**, 491-507.
- BOLLIGER, W. & BURRI, P.**, (1970): Sedimentologie von Schelf-Carbonaten und Beckenablagerungen im Oxfordien des zentralen Schweizer Jura.- *Mat. Carte Géol. Suisse*, **140**, 96p.
- BOMBARDIERE, L.**, (1998): Distribution of sedimentary organic matter and sequence stratigraphy in Upper Jurassic carbonates of southeast France.- *Ph.D. thesis. Section des sciences de la terre, université de Genève, Terre & Environnement*, **14**, 1-145. Genève.
- BOSENCE, D.W.J.**, (1979): The factors leading to aggregation and reef formation in *Serpula vermicularis* L.- In: Larwood G. & Rosen, B.R. (eds): Biology and systematics of colonial organisms.- *Syst. Assoc. Spec. Publ.*, **11**, 299-318. London (Academic Press).
- BOSENCE, D.W.J. & BRIDGES, P.H.**, (1995): A review of the origin and evolution of carbonate mud-mounds.- *IAS Spec. Publs.*, **23**, 3-9.
- BOULLIER, A.**, (1976): Les Térébratulidés de l'Oxfordien du Jura et de la bordure Sud du Bassin de Paris.- *Ann. Sci. Univ. Besançon*, **3/27**, 457 p.
- BRACHERT, T.C.**, (1992): Late Jurassic sponge buildups: environmental interpretation by comparison with microfabrics of modern hardgrounds.- *Eclog. Geol. Helv.*, **85/1**, 45-58. Basel.
- BRACK, A. & RAULIN, F.**, (1991): L'évolution chimique et les origines de la vie: Les grands problèmes de l'évolution.- *Masson*, 181 p. Paris, Milan, Barcelone, Bonn.
- BRAGA, J. C., MARTIN, J. M. & RIDING, R.**, (1995): Controls on Microbial Dome Fabric Development along a Carbonate-Siliciclastic Shelf-Basin Transect, Miocene, SE Spain.- *Palaos*, **10**, 347-361.
- BRASIER, M.D.**, (1995a): Fossil indicators of nutrient levels. 1: Eutrophication and climate change.- In: Bosence, D.W.J. & Allison, P.A. (eds): Marine Palaeoenvironmental Analysis from Fossils.- *Geological Society Special Publication*, **83**, 113-132.
- BRASIER, M.D.**, (1995b): Fossil indicators of nutrient levels. 2: Evolution and extinction in relation to oligotrophy.- In: Bosence, D.W.J. & Allison, P.A. (eds): Marine Palaeoenvironmental Analysis from Fossils.- *Geological Society Special Publication*, **83**, 133-150.
- BRENCHLEY, P.J. & HARPER, D.A.T.**, (1998): Palaeoecology: ecosystems, environments and evolution.- *Chapman & Hall, Thomson Science*, 402 p. London, Weinheim, New York.
- BROMLEY, R.G.**, (1992): Bioerosion: Eating rocks for fun and profit.- *Short Courses in Paleontology, Paleontological Society*, **5**, 121-129.
- BROMLEY, R. G.**, (1994): The palaeoecology of bioerosion.- In: Donovan, S.K. (ed): The palaeobiology of trace fossils.- *Belhaven Press*, 134-154. London.
- BROMLEY, R. G. & ASGAARD, U.**, (1993a): Two bioerosion ichnofacies produced by early and late burial associated with sea-level change.- In: Donovan, S.K. (ed): The palaeobiology of trace fossils.- *Geol. Rundsch*, **82**, 276-280. London.
- BROMLEY, R. G. & ASGAARD, U.**, (1993b): Endolithic community replacement on a Pliocene rocky coast.- *Ichnos*, **2**, 93-116.
- BROMLEY, R. G. & MARTINELL, J.**, (1991): *Centrichnus*, new ichnogenus for centrally patterned attachment scars on skeletal substrates.- *Bull. geol. Soc. Denmark*, **38**, 243-252.
- BROMLEY, R.G., PEMBERTON, S.G. & RAHMANI, R.A.**, (1984): A Cretaceous woodground; the Teredolites ichnofacies.- *J. Pal.*, **58/2**, 488-498.
- BROWN, B. E.**, (1997): Disturbances to reefs in recent times.- In: Birkeland, C. (ed): Life and death of coral reefs.- *Chapman & Hall, International Thomson Publishing*, 354-379. New York, Bonn, London, Paris.
- BRUDER, H.J.**, (1968): Ökologische, geochemische und sedimentologische Untersuchungen im Lias zeta (Oberes Toarcium) Schwabens, mit Berücksichtigung des obersten Lias epsilon.- *Arb. aus dem Inst. Geol. und Paläont. der Uni. Stuttgart*, **56**, 1-165. Stuttgart.
- BÜHLER, T.**, (1997): Géologie de la région de la combe Tabeillon (Sud-Ouest de Glovelier), avec une analyse séquentielle d'une coupe de l'Oxfordien moyen (Formation de St-Ursanne).- *Dipl. non publiée, Université de Fribourg*. Suisse.
- BURNE, R. V. & MOORE, L. S.**, (1987): Microbialites: organosedimentary deposits of benthic microbial communities.- *Palaos*, **2**, 241-254.
- BURTON, M.**, (1929): Descriptions of South African sponges collected in the South African Marine Survey. Part II. The "Lithistidae", with a critical survey of the desmaforming sponges.- *Union of S. A. fisheries and marine biological survey report*, **7**, 1-12. Pretoria.
- CAMOIN, G.**, (1995): Nature and origin of Late Cretaceous mud-mounds, north Africa.- *IAS Spec. Publs.*, **23**, 385-400.
- CAMOIN, G. F. & MONTAGGIONI, L.F.**, (1994): High energy coral-algal-stromatolite frameworks from Holocene reefs (Tahiti, French Polynesia).- *Sedimentology*, **41**, 655-676.
- CAMOIN, G.F., MONTAGGIONI, L.F. & CABIOCH, G.**, (1997): Environmental significance of microbialites in quaternary reefs: the Tahiti Paradox Chichilianne.- *IAS-ASF-IGCP 380 International Workshop on «Microbial mediation in carbonate diagenesis», publication ASF, abstract*, **26**, 11.

- CAMOIN G., GAUTRET P., L. MONTAGGIONI L. & G. CABIOCH G., (1999): Nature and environmental significance of microbialites in Quaternary reefs: the Tahiti paradox.- *Sedimentary Geology*, **126**, 273-306.
- CAMOIN, G. & MAURIN, A.-F., (1988): Roles des micro-organismes (bactéries, cyanobactérie) dans la genèse des "Mud Mounds". Exemples du Turonien des Jebels Biréno et Mrhila (Tunisie) Evolution of hydrothermal ecosystems on Earth (and Mars?).- *Acad. Sci. Paris*, **307/4**, 401-407.
- CANU, F., (1913): Contributions à l'étude des bryozoaires fossiles. XIII. Bryozoaires jurassiques.- *Bull. Soc. Geol. France*, **13**, 267-276. Paris.
- CAPLAN, M. L., BUSTIN, R. M. & GRIMM, K. A., (1996): Demise of a Devonian-Carboniferous carbonate ramp by eutrophication.- *Geology*, **24/8**, 715-718.
- CASTANIER, S., (1987): Microbiogéologie: Processus et modalités de la carbonatogenèse bactérienne.- *Thèse Doct. ès Sciences, Université de Nantes, (dépot Soc. Géol. Fr., Paris)*, 541 p.
- CASTANIER, S., LE MÉTAYER-LEVREL, G. & PERTHUISOT, J.-P., (1997): Limestone genesis considered from the microbiogeologist point of view.- *IAS-ASF-IGCP 380 International Workshop on «Microbial mediation in carbonate diagenesis», publication ASF, abstract*, **26**, 13. Chichilianne.
- CASTANIER, S., MAURIN, A. & PERTHUISOT, J.-P., (1989): Production bactérienne expérimentale de corpuscules carbonatés, sphéroïdaux à structure fibroradiaire.- *Bull. Soc. Geol. France*, **8/5**, 589-595.
- CHAFETZ, H.S., (1986): Marine peloids: a product of bacterially induced precipitation of calcite.- *J. Sed. Petrol.*, **56/6**, 812-817.
- CHAFETZ, H. S., AKDIM, B., JULIA, R. & REID, A., (1998): Mn- and Fe-rich black travertine shrubs: bacterially (and nanobacterially) induced precipitates.- *J. Sed. Research*, **68/3**, 404-412.
- CHAFETZ, H. S. & BUCZYNSKI, C., (1992): Bacterially Induced Lithification of Microbial Mats.- *Palaaios*, **7**, 277-293.
- CHERCHI, A. & SCHROEDER, R., (1979): *Koskinobulina* n. gen., micro-organisme en colonie *incertae sedis* (Algues?) du Jurassique-Crétacé de la région méditerranéenne; note préliminaire.- *Bull. Cent. Rech. Explo.-Prod. Elf-Aquitaine*, **3**, 519-523. Pau.
- CHERCHI, A. & SCHROEDER, R., (1985): *Koskinobulina socialis* CHERCHI, A. & SCHROEDER, 1979: a colonial microfossil *incertae sedis* (algae?) from Jurassic - Cretaceous of the mediterranean region.- *Boll. Soc. Pal. Ital.*, **23**, 61-374. Pau.
- CHUVASHOV, B.I. & RIDING, R., (1984): Principal floras of Palaeozoic marine calcareous algae.- *Palaeontology*, **27(3)**, 487-500. London.
- CIRILLI, S., (1997): Environmental versus organic controls on biogenic mounds: examples from the Upper Triassic of northern and central Apennines (Italy).- In: Neuweiler, F., Reitner, J. & Monty, C. (eds): *Biosedimentology of Microbial Buildups IGCP Project n° 380. Proceedings of 2nd Meeting, Göttingen.- Facies*, **36**, 257-262.
- CLARK, F.E., (1993): Morphological details of the genus *Nubeulina* Cushman, 1924.- *J. For. Research*, **23**, 201-204.
- COOPER, P., (1988): Ecological succession in Phanerozoic reef ecosystems: Is it real?.- *Palaaios*, **3**, 136-152.
- COPPER, P., (1976): The cyanophyte *Wetheredella* in Ordovician reefs and Off-reef sediments.- *Lethaia*, **9**, 273-281.
- CRECHENTI, U., (1969): Biostratigrafia delle facies mesozoiche dell'Appennino centrale: correlazione.- *Geologica Romana*, **8**, 15-40. Roma.
- CROSSLAND, C.J., (1983): Dissolved nutrients in coral reef waters.- In: Barnes, D.J. (ed): *Perspectives on Coral Reefs.- Clouston, Manuka*, 56-68.
- CUFFEY, R. J. & EHLEITER, J. E., (1984): New bryozoan species from the Mid-Jurassic twin creek and Carmel Formations of Wyoming and Utah.- In: Moore, R. C. (ed.): *J. Pal.*, **58/3**, 668-682.
- CUSHMAN, J.A., (1930): Note sur quelques foraminifères jurassiques d'Auberville (Calvados).- *Bull. Soc. Linné, Norm.*, **8(2)**, (1929), 132-135.
- DAVAUD, E., STRASSER, A. & JEDOU, Y. (1990): Spiny ooids: Early subaerial deformation as opposed to late burial compaction. *Geology*, **18/9**, 816-819.
- DAVIS, B. D., DULBECCO, R., EISEN, H. N., GINSBERG, H. S., (1990): Microbiology: fourth edition.- *Lippincott company, Philadelphia, London*, 1215 p.
- DELPEY, G., (1939): Les gastéropodes mésozoïques de la région libanaise.- *Thèse de doctorat, Fac.Sc. Uni. Paris*, **A/1848**, 1-292. Paris.
- DILL, R.F., SHINN, E.A., JONES, A.T., KELLY, K. & STEINEN, R.P., (1986): Giant subtidal stromatolites forming in normal salinity water.- *Nature*, **324**, 55-58.
- DILLON, W.P. & VEDDER, J.G., (1973): Structure and development of the continental margin of British Honduras.- *GSA Bull.*, **84**, 2713-2732.
- DODD, J.R. & STANTON, R.J.JR., (1981): Palaeoecology, concepts and applications.- *Wiley-Interscience Pub., John Wiley and sons*, 557. New-York, Brisbane, Toronto.
- DRAGASTAN, O., (1993): New criteria for the classification of the "Porostromatae" algae.- *Revista Española de Micropaleontologia*, **25**, 59-89. Madrid.
- DRAVIS, J.J., (1983): Hardened subtidal stromatolites, Bahamas.- *Science*, **219**, 385-386.
- DUNHAM, R.J., (1962): Classification of carbonate rocks according to depositional texture.- In: Ham, W.E. (ed): *Classification of carbonate rocks.- Am. Ass. Petrol. Geol., Memoire*, **1**, 108-121.
- DUPRAZ, C., (1994): Géologie de la région de Moutier (Moron et Graiter) avec étude détaillée d'un récif oxfordien.- *Diplôme non publiée*, 189 p., Université de Fribourg. Suisse.
- DUPRAZ, C. & STRASSER, A., (1999): Microbolites and micro-en crusters in shallow coral bioherms (Middle-Late Oxfordian, Swiss Jura mountains).- *Facies*, **40**, 101-130. Erlangen.
- EHRLICH, H. L., (1996): Geomicrobiology. Third Edition, revised and expanded.- *Marcel Dekker, Inc.*, 393p. New York, Basel.
- EHRLICH, H.L., (1998): Geomicrobiology: its significance for geology.- *Earth Science Rev.*, **45**, 45-60.
- ELÍASOVÁ, H., (1975): Sous-ordre Amphistraeina Alloiteau, 1952 (Hexacorallia) des calcaires de Stramberk (Tithonien,

- Tchécoslovaquie).- *Casopis pro Mineralogii a Geologii*, **20/1**, 1-23, Praha.
- ELLIOT, G.F., (1956): Further records of fossil calcareous algae from the Middle East.- *Micropal.*, **2**, 327-334. New York.
- ENAY, R., CONTINI, D. & BOULLIER, A., (1988): Le Séquanien de Franche-Comté (oxfordien supérieur): datations et corrélations nouvelles, conséquences sur la paléogéographie et l'évolution du Jura et régions voisines.- *Eclog. geol. Helv.*, **81/2**, 295-363.
- ERRENST, C., (1990): Das korallenführende Kimmeridgium der nordwestlichen iberischen Ketten und angrenzender Gebiete (1).- *Palaeontographica*, A., **214/3-6**, 121-207.
- FAGERSTROM, J.A., (1988): A structural model for reef communities.- *Palaaios*, **3**, 217-220.
- FAGERSTROM, J.A., WEIDLICH, C & WEIDLICH, O., (1999): Strengths and weaknesses of the reef guild concepts and quantitative data: application to the Upper Capitan-massive community (Permian), Guadalupe Mountains, New Mexico-Texas.- *Facies*, **40**, 131-156.
- FELDMANN, M. & MCKENZIE, J.A., (1998): Stromatolite-Thrombolite associations in a modern environment, Lee Stocking Island, Bahamas.- *Palaaios*, **13**, 201-212.
- FISCHER, A.G., (1984): The two Phanerozoic supercycles.- In: Berggreen, W.A. & van Couvering, J.A. (eds): Catastrophes and Earth History.- *Princeton Univ. Press*, 129-150. Princeton.
- FISCHER, H. & GYGI R., (1989): Numerical and biochronological time scales correlated at the ammonite subzone level; K-Ar, Rb-Sr ages, and Sr, Nd, and Pb sea-water isotopes in an Oxfordian (Late Jurassic) succession of northern Switzerland.- In: Berggreen, W.A. & van Couvering, J.A. (eds): Catastrophes and Earth History.- *Geological Society of America Bulletin*, **101**, 1584-1597. Princeton.
- FLAKES, L.A., FRANCIS, J.E. & SYKTUS, J.I., (1992): Climate modes of the Phanerozoic.- Cambridge Univ. Press, 274 p. Cambridge.
- FLÜGEL, E., (1981): "Tubiphyten" aus dem fränkischen Malm.- *Geol. Bl. Nordost-Bayern*, **31**, 126-142.
- FLÜGEL, E., (1982): Microfacies analysis of limestones.- *Springer Verlag*, 633 p. Heidelberg.
- FLÜGEL, E. & FLÜGEL-KAHLER, E., (1992): Phanerozoic Reef Evolution: Basic Questions and Data Base.- *Facies*, **26**, 167-278.
- FLÜGEL, E., KIESSLING, W. & GOLONKA, J., (1996): Phanerozoic reef patterns: data survey, distribution maps and interpretation.- In: Reitner, J., Neuweiler, f. & Gunkel, F. (eds): Global and Regional Controls on Biogenic Sedimentation. I. Reef Evolution. Research Reports.- *Göttinger Arb. Geol. Paläont.*, **Sb2**, 391-396. Göttingen.
- FOLK, R.L., (1962): Spectral subdivision of limestone types.- In: Ham, W.E. (ed): Classification in carbonate rocks.- *Am. Ass. Petrol. Geol. Memoir 1*, 62-84.
- FOLK, R. L., (1993): SEM imaging of bacteria and nannobacteria in carbonate sediments and rocks.- *J. Sed. Petrol.*, **63**, 990-999.
- FOLK, R. L., (1997): Nannobacterial mediation in carbonate diagenesis.- *IAS-ASF-IGCP 380 International Workshop on «Microbial mediation in carbonate diagenesis», publication ASF, abstract*, **26**, 23. Chichilianne.
- FREY, R.W. & PEMBERTON, S.G., (1985): Biogenic structures in outcrop and core.- *Bull. Canadian Petr. Geol.*, **33**, 72-115.
- FREYTET, P. & PLET, A., (1991): Les formations stromatolitiques (tufs calcaires) récentes de la région de Tournus (Saône et Loire).- *Geobios*, **24**, 129-139. Lyon.
- FREYTET, P. & PLET, A., (1996): Modern freshwater microbial carbonates: The *Phormidium* stromatolites (Tufa-travertine) of southeastern Burgundy (Paris Basin, France).- *Facies*, **34**, 219-238.
- FREYTET, P. & VERRECCHIA, E.P., (1998): Freshwater organisms that build stromatolites: a synopsis of biocrystallization by prokaryotic and eukaryotic algae.- *Sedimentology*, **45**, 535-563.
- FRITSCH, F.E., (1950): *Phormidium incrustatum*, an important member of lime-encrusting communities of flowing waters.- *Biol. Jaarb.*, **17**, 27-39. Gent.
- FÜRSICH, F.T., (1980): Preserved life positions of some Jurassic bivalves.- *Palaeontologische Zeitschrift*, **54/3-4**, 289-300.
- FÜRSICH, F. T., PANDEY, K.D., OSCHMANN, W., JAITLEY, A.K. & SINGH, I.B., (1994): Ecology and adaptive strategies of corals in unfavourable environments: Examples from the Middle Jurassic of the Kachchh Basin, Western India.- *Jb. Geol. Paläont. Abh.*, **194/2**, 269-303.
- FÜRSICH, F.T., FREITAG, S., RÖHL, J. & SCHMID, A., (1995): Palaeoecology of benthic associations in salinity-controlled marginal marine environments; examples from the lower Bathonian (Jurassic) of the Causses (southern France).- *Palaeogeog. Palaeoclim. Palaeoeco.*, **113**, 135-172.
- FÜRSICH, F.T. & WERNER, W., (1986): Benthic associations and their environmental significance in the Lusitanian Basin (Upper Jurassic, Portugal).- *N. Jb Geol. Palaont. Mh.*, **172**, 271-329.
- FÜRSICH, F. T. & WERNER, W., (1991): Palaeoecology of coralline sponge-coral meadows from the Upper Jurassic of Portugal.- *Paläontologische Zeitschrift*, **65**, 35-69.
- GALL, J.-C., (1995): Paléoécologie. Paysages et environnements disparus.- *Masson*, 239p. Paris, Milan, Barcelone.
- GEHLING, J.G. (1999): Microbial mats in terminal Proterozoic siliciclastics: Ediacaran death masks.- *Palaaios*, **14/1**, 40-58.
- GEISTER, J., (1984a): Catalogue préliminaire des types et originaux de Scléractiniaires fossiles conservés au Muséum d'Histoire Naturelle de la Ville de Genève.- *Fossil Cnidaria. International Newsletter*, **13/2**, 66-73. Münster.
- GEISTER, J., (1995): Sclerochronology of Jurassic corals: geological applications.- In: Lathuilière, B. & Geister, J. (eds): Coral reefs in the past, present and future.- *Publ. serv. géol. Lux., Proc. 2nd. Europ. Regional Meeting ISRS*, **29**, 150-152. Luxembourg.
- GEISTER, J. & LATHUILLIÈRE, B., (1991): Jurassic Coral Reefs of the northeastern Paris Basin (Luxembourg and Lorraine).- *International Symposium on Fossil Cnidaria including Archaeocyatha and Porifera. Fossil VI. Cnidaria: Excursion guidebook. Münster*.
- GEURTS, M.A., (1976): Genèse et stratigraphie des travertins de fond de vallée en Belgique.- *Acta geographica Lovaniensia*, **16**, 1-66. Louvain.

- GILL, G.A., (1967): Quelques précisions sur les septes perforés des polypiers mésozoïques. - *Mém. Soc. Géol. France (nouv. sér.)*, **II/106**, 55-82. Madréporaires.
- GILL, G.A., (1977): Essai de regroupement des Stylines (Hexacoralliaires) d'après la morphologie des bords internes de leurs septes. - *Mém. B.R.G.M., 2e Symp. Intern. Coraux Récifs coral. foss.*, **89**, 283-295.
- GILL, G.A., (1982): A supposed rhythmic mechanical process in coral skeletal growth. - In: Gallitelli E.M. (ed): *Palaeontology, Essential of Historical Geology. - Proc. First Intern. Meeting*, 445-446. Modena, Italy.
- GILL, G.A. & LAFUSTE, J.G., (1971): Madréporaires simples du Dogger d'Afghanistan: Etude sur les structures de type "Montlivatia". - *Mém. Soc. Géol. France (nouv. sér.)*, **L/115**, 1-40. Madréporaires.
- GILL, G.A. & SANTANTONIO, M., (1995): Ecological significance of pennular coral assemblages in the Upper Jurassic pelagic deposits of the Unbria-Marche-Sabina Apennines (Central Italy). - *Abstracts, VII Intern. Symp. Fossil Cnidaria and Porifera*. Madrid.
- GILL, R., (1989): Chemical fundamentals of geology. - *Unwin Hyman*, 292 p. London.
- GINSBURG, R. N. ET SCHROEDER, J. H., (1973): Growth and submarine fossilization of algal cup reefs, Bermuda. - *Sedimentology*, **20**, 575-614.
- GISCHLER, E., (1994): Sedimentation of three Caribbean Atolls: Glovers Reef, Lighthouse Reef and Turneffe Islands, Belize. - *Facies*, **31**, 243-254.
- GISCHLER, E., (1997): Holocene cemented beach deposits in Belize. - *Sedimentary Geology*, **110**, 277-297.
- GISIGER, M., (1967): Géologie de la région Lac Noir-Kaiseregg-Schafberg (Préalpes médianes plastiques fribourgeoises et bernoises). - *Eclog. geol. Helv.*, **60/1**, 237-355.
- GOHAR, H.A.F. & SOLIMAN, G.N., (1963a): On 3 mytilid boring in dead corals. - *Publ. marine biol. Sta. Al Ghardaga (red sea)*, **12**, 65-98.
- GOHAR, H.A.F. & SOLIMAN, G.N., (1963b): On 3 mytilid boring in dead corals. - *Publ. marine biol. Sta. Al Ghardaga (red sea)*, **12**, 205-218.
- GOLUBIC, S., FRIEDMANN, I. & SCHNEIDER, J., (1981): The lithobiontic ecological niche, with special reference to microorganisms. - *J. Sed. Petrol.*, **51**, 475-478.
- GOLUBIC, S., VIOLANTE, C., FERRERI, V. & D'AREGENIO, B., (1993): Algal control and early diagenesis in Quaternary travertine formation (Rochetta a Volturno, Central Apennines). - In: Barattolo, F. et al. (eds): *Studies on Fossil Benthic Algae. - Boll. Soc. Pal. Ital., Spec. Vol.*, **1**, 231-247. Modena (Mucchi).
- GOREAU, T.J. & HARTMAN, W.D., (1963): Boring sponges as controlling factors in the formation and maintenance of coral reefs. - *Amer. assoc. adv. sci.*, **75**, 25-54. Washington.
- GOURNAY J., R. L., FOLK, R.L. & KIRKLAND, B.L., (1997): Evidence for nannobacterially precipitated dolomite in pennsylvanian carbonates. - *IAS-ASF-IGCP 380 International Workshop on «Microbial mediation in carbonate diagenesis», publication ASF, abstract*, **26**, 33. Chichilianne.
- GREESLY, A., (1838): Observations géologiques sur le Jura soleurois. - *N. Denkschr. allgem. schweiz. Ges. Naturwiss.*, **2**. Neuchâtel.
- GREPPIN, E., (1867): Essai géologique sur le Jura suisse. - *Helg et Boechat*, 152 p. Delémont.
- GREPPIN, E., (1870): Description géologique du Jura Bernois. - *Mat. Carte Géol. Suisse*, **18/XX**, 357 p. Delémont.
- GYGI, R. A., (1969): Zur Stratigraphie des Oxford-Stufe (oberes Jura-System) der Nordschweiz und des Süddeutschen Grenzgebietes. - *Mat. Carte Géol. Suisse*, **136**, 43-69.
- GYGI, R. A., (1990): The Oxfordian ammonite succession near Liesberg BE and Péry BE, northern Switzerland. - *Eclog. geol. Helv.*, **83/1**, 177-199.
- GYGI, R. A., (1995): Datierung von Seichtwassersedimenten des Späten Jura in der Nordwestschweiz mit Ammoniten. - *Eclog. geol. Helv.*, **88/1**, 1-58.
- GYGI, R. A. & PERSOZ, F., (1986): Mineralostratigraphy, litho- and biostratigraphy combined in correlation of the Oxfordian (late Jurassic) formations of the Swiss Jura range. - *Eclog. geol. Helv.*, **79/2**, 385-454.
- HALLAM, A., (1963): Mahor epirogenic and eustatic changes since the Cretaceous and their possible relationship to crustal structure. - *Am. J. Sci*, **261**, 164-177.
- HALLOCK, P., (1987): Fluctuations in the trophic resource continuum: a factor in global diversity cycles? - *Paleoceanography*, **2/5**, 457-471.
- HALLOCK, P., (1997): Reefs and reef limestones in earth history. - In: Birkeland, C. (ed): *Life and death of coral reefs. - Chapman & Hall, International Thomson Publishing*, 13-42. New York, Bonn, London, Paris.
- HALLOCK, P. & SCHLAGER, W., (1986): Nutrient excess and the demise of coral reefs and carbonate platforms. - *Palaios*, **1**, 389-398.
- HARDENBOL, J., THIERRY, J., FARLEY, M.B., JACQUIN, T., DE GRACIANSKY, P.-C. & VAIL, P.R., (1998): Jurassic chronostratigraphy. - In: De Graciansky, P.-C., Hardenbol, J., Jacquin, T., Vail, P.R. & Farley, M.B. (eds): *Sequence Stratigraphy of European Basins. - SEPM Spec. Pub.*, **XX**.
- HARLAND, T.L. & TORRENS, H.S., (1982): A redescription of the bathonian red alga *Solenopora Jurassica* from Gloucestershire, with remarks on its preservation. - *Palaeontology*, **25**, 905-912.
- HASLETT, S.K., (1992): Rhaxellid sponge microscleres from the Portlandian of Dorset, UK. - *Geological Journal*, **27**, 339-347.
- HATTIN, D.E., (1982): Stratigraphy and depositional environment of Smoky Hill Chalk Member, Niobrara Chalk (Upper Cretaceous) of the type area, Western Kansas. - *Kansas geological survey bulletin*, **225**, 108 p.
- HECKENDORN, W., (1974): Zur Tektonik der Vellerat-Antiklinale. - *Mat. Carte Géol. Suisse, Neue Folge Lieferung*, **147**.
- HEER, O., (1865): Die Urwelt der Schweiz. - *Schulthess-Verlag, Zürich.*, **54/4**, 367-441. London.
- HELM, C. & SCHÜLKE, I., (1998): A coral-microbialite patch-reef from the Late Jurassic (florigemma-Bank, Oxfordian) of NW Germany (Süntel Mountains). - *Facies*, **39**, 75-104.

- HILLGAERTNER, H., DUPRAZ, C. & HUG, W. A., (1999): Microbially induced stabilization of carbonate sands in marine phreatic environments or are micritic meniscus cements good indicators for vadose diagenesis?.- *Sedimentology*. (in press).
- HILLGÄRTNER, H., (1999): The evolution of the French Jura platform during the Late Berriasian to Early Valanginian: controlling factors and timing.- *Thèse de doctorat, non publiée, Université de Fribourg*. Suisse.
- HUBBARD, D. K., (1997): Reefs as dynamic systems.- In: Birke-land, C. (ed): Life and death of coral reefs.- *Chapman & Hall, International Thomson Publishing*, 43-67. New York, Bonn, London, Paris.
- HUG, W. A., (2000.): *Thèse de doctorat, non publiée, Université de Fribourg*. Suisse. (in prep.)
- IANNACE, A. & ZAMPARELLI, V., (1996): The serpulid-microbialite bioconstructions of the "Scisti ittiolitici" basin of Giffoni Vallepiana (Upper Triassic, Southern Apennines).- *Palaeo-pelagos*, **6**, 45-62.
- INSALACO, E., (1996a): Upper Jurassic microsolenid biostromes of northern and central Europe: Facies and depositional environment.- *Paleogeog., palaeoclim., palaeoeco*, **121**, 169-194.
- INSALACO, E., (1996b): The Use of Late Jurassic Coral Growth Bands as Palaeoenvironmental Indicators.- *Palaeontology*, **39/2**, 413-431.
- INSALACO, E., (1998): The descriptive nomenclature and classification of growth fabrics in fossil scleractinian reefs.- *Sedimentary Geology*, **118**, 159-186.
- INSALACO, E. (1999): Facies and palaeoecology of Upper Jurassic (Middle Oxfordian) coral reefs in England.- *Facies*, **40**, 81-100.
- INSALACO, E., HALLAM, A. & ROSEN, B., (1997): Oxfordian (Upper Jurassic) coral reefs in Western Europe: reef types and conceptual depositional model.- *Sedimentology*, **44**, 707-734.
- JÄGER, M., (1983): Serpulidae (Polychaeta sedentaria) aus der norddeutschen höheren Oberkreide. Systematik, Stratigraphie, Ökologie.- *Geologisches Jahrbuch*, **A 68**, 3-219.
- JAMES, N.P., (1983): Reef Environment.- In: Scholle, Bedout & Moore (eds): Carbonate depositional environments.- *AAPG Memoir*, **33**, 345-462. Tulsa, Oklahoma, USA.,
- JAMES, N.P. & GINSBURG, R.N., (1979): The seaward margin of Belize barrier and atoll reefs.- *SEPM Spec. Pub.*, **3/XI**, 1-191.
- JANICKE, W., (1970): Gastropoden-Fauna und Oekologie der Riffkalke von Laisacker bei Neuburg a. d. Donau (Unter-Tithon) Translated Title: Lower Tithonian gastropod fauna and ecology of the reef limestone of Laisacker near Neuburg on the Danube.- *Palaeontographica*, **A., 135**, 60-81.
- JELL, J.S., (1974): The microstructure of some scleractinian corals.- *Proc. 2nd Intern. Coral Reef Symp.*, **2**, 301-320. Brisbane.
- KELLY, S.R.A., (1980): *Hiatella* - a jurassic bivalve squatter?.- *Palaeontology*, **23/4**, 769-781. London.
- KENNARD, J. M. & JAMES, N. P., (1986): Thrombolites and stromatolites: Two distinct types of microbial structures.- *Palaios*, **1**, 492-503.
- KEUPP, H., BRUGGER, H., GALLING, U., HEFTER, J., HERRMANN, R., JENISCH, A., KEMPE, S., MICHAELIS, W., SEIFERT, R. & THIEL, V., (1996): Paleobiological controls of Jurassic spongiolites.- In: Reitner, J., Neuweiler, f. & Gunkel, F. (eds): Global and Regional Controls on Biogenic Sedimentation. I. Reef Evolution. Research Reports.- *Göttinger Arb. Geol. Paläont*, **Sb2**, 209-214. Göttinger.
- KEUPP, H., JENISCH, A., HEERMANN, R., NEUWEILER, F. & REITNER, J., (1993): Microbial carbonate crusts - a key to the environmental analysis of fossil spongiolites.- *Facies*, **29**, 41-54.
- KEUPP, H., KOCH, R. & LEINFELDER, R., (1990): Controlling processes in the development of Upper Jurassic spongiolites in Southern Germany: state of the art, problems and perspectives.- *Facies*, **23**, 3-17.
- KEUPP, H. & REITNER, J., (1988): The excavating spongia *Aka* (Haplosclerida, Demospongiae) within the fossil record.- *Berliner Geowiss. Abh.*, **A 100**, 20 p.
- KLEEMANN, K., (1982): Ätzmuscheln im Ghetto? *Lithophaga* (Bivalvia) aus dem Leithakalk (Mittel-Miozän: Badenien) von Müllendorf im Wiener Becken, Österreich.- *Beitr. Paläont. Österr.*, **9**, 211-231. Wien.
- KLEEMANN, K., (1990a): Evolution of chemically-boring Mytilidae (Bivalvia)..- In: B. Morton (ed.): The Bivalvia.- *Proc. Memorial Symp. Sir C. M. Yonge, Edinburgh, 1986* (Iniv. Press), 111-124. Hong Kong.
- KLEEMANN, K., (1990b): Coral association, biocorrosion, and space competition in *Pedum spondyloideum* (Gmelin) (Pectinacea, Bivalvia).- *PSZNI Mar. Ecol.*, **11**, 77-94. Berlin, Hamburg.
- KLEEMANN, K., (1994): Associations of corals and boring bivalves since the Late Cretaceous.- In: B. Morton (ed.): The Bivalvia.- *Facies*, **31**, 131-140.
- KNOLL, A. T. & AWRAMIK, S. M., (1983): Ancient microbial ecosystems.- In: Krumbein, W.E. (ed): Microbial Geochemistry.- *Blackwell Scientific Publishers*, 287-315. Oxford.
- KOBLUK, D. R., (1988): Cryptic faunas in reefs: ecology and geologic importance.- *Palaios*, **3**, 379-390. Copenhagen.
- KOBY, F., (1881-1889): Monographie des polypiers jurassiques de la Suisse. - *Mém. Soc. Pal. Suisse*, **VII à XVI**.
- KOBY, F., (1894): Deuxième supplément à la monographie des polypiers jurassiques de la Suisse.- *Mém. Soc. Pal. Suisse*, **21**, 20 p. Basel.
- KRAUTTER, M., (1997): Aspekte zur Paläökologie postpaläozoischer Kieselschwämme.- *Profil*, **11**, 199-324. Stuttgart.
- KRAUTTER, M. & SCHWEIGERT, G., (1999): Revision der Gattung *Rhaxella* (Demospongiae, Porifera).- (in prep.)
- KRUMBEIN, W.E., (1974): On the precipitation of aragonite on the surface of marine bacteria.- *Naturwissenschaften*, **61**, 167.
- KRUMBEIN, W.E. & SWART, P.K., (1983): The microbial carbon cycle.- In: Krumbein, W.E. (ed): Microbial Geochemistry.- *Blackwell Scient. Pub.*, 5-62. Oxford.

- KRUMM, D.K. & JONES, D.S.**, (1993): New coral-bivalve association (Actinastrea-Lithophaga) from the Eocene of Florida.- *J. Pal.*, **67/6**, 945-951.
- LAMBELET, E.**, (1968): Korallen im korallen-Oolith mit besonderer Berücksichtigung der Gattungen Montlivaltia und Thecosmilia.- *Dissertation*, 235. Hamburg.
- LANG, B.**, (1989): Die Schwamm-Biohermfacies der Nördlichen Frankenalb (Ursprung; Oxford, Malm): Microfazies, Palökologie, Paläontologie.- *Facies*, **20**, 199-274.
- LATHUILIÈRE, B.**, (1981): Paléocéologie des calcaires à polypiers et facies associés du Bajocien dans le Jura du Sud.- *PhD Thesis, Université Claude-Bernard*, **1087**, 199. Lyon I.
- LATHUILIÈRE, B.**, (1982): Bioconstruction bajociennes à madréporaires et faciès associés dans l'Île Crémieu (Jura du Sud; France).- *Geobios*, **15/4**, 491-504.
- LATHUILIÈRE, B.**, (1988): Analyse de populations d'Isastrées bajociennes (scléractiniaires jurassiques de France). Conséquences taxonomiques stratigraphiques et paléocéologiques.- *Geobios*, **21/3**, 269-305.
- LATHUILIÈRE, B.**, (1989a): *Isastrea*, polypier branchu! - *Acad. Sci. Paris*, **308/II**, 887-892.
- LATHUILIÈRE, B.**, (1989b): Répertoire objectif des coraux Jurassiques.- *Presses Universitaires de Nancy*, 76.
- LATHUILIÈRE, B.**, (1990): *Periseris*, scléractinaire colonial jurassique. Révision structurale et taxinomie de populations bajociennes de l'est de la France.- *Geobios*, **23/1**, 33-55.
- LATHUILIÈRE, B.**, (1996a): Is morphology a good way to understand the evolution of corals? - *Paleontological Society Papers*, **1**, 81-105.
- LATHUILIÈRE, B.**, (1996b): Itinéraires astogéniques chez des coraux simples et coloniaux montlivaltiides du Bajocien de France.- *Geobios*, **29/5**, 577-603.
- LATHUILIÈRE, B. & GILL, G.A.**, (1995): Some new suggestions on functional morphology in pennular corals.- In: Lathuilière, B. & Geister, J. (eds): Coral reefs in the past, present and future.- *Publ. serv. géol. Lux., Proc. 2nd. Europ. Regional Meeting ISRS*, **29**, 259-264. Luxembourg.
- LEES, A.**, (1975): Possible influences of salinity and temperature on modern shelf carbonate sedimentation.- *Mar. Geol.*, **19**, 159-198.
- LEINFELDER, R.R.**, (1986): Facies, stratigraphy and palaeogeographic analysis of Upper? Kimmeridgian to upper Portlandian sediments in the environs of Arruda dos Vinhos, Estremadura, Portugal.- *Münchner Geowis. Abh.*, **7**, 1-215. München.
- LEINFELDER, R.R.**, (1992): A Modern-Type Kimmeridgian Reef (Ota Limestone, Portugal): Implications for Jurassic Reef Models.- *Facies*, **26**, 11-34.
- LEINFELDER, R.R., KRAUTER, M., LATERNER, R., NOSE, M., SCHMID, D.U., SCHWEIGERT, G., WERNER, W., KEUPP, H., BRUGGER, H., HERRMANN, R., REHFELD-KIEFER, U., SCHROEDER, J.H., REINHOLD, C., KOCH, R., ZEISS, A., SCHEIZER, V., CHRISTMANN, H., MENGES, G. & LUTERBACHER, H.**, (1994): The Origin of Jurassic Reefs: Current Research Developments and Result.- *Facies*, **31**, 1-56.
- LEINFELDER, R. R., KRAUTTER, M., NOSE, M., RAMALHO, M. M., WERNER, W.**, (1993a): Siliceous sponge facies from the Upper Jurassic of Portugal.- *Jb. Geol. Paläont. Abh.*, **189/1-3**, 199-254, 1-56.
- LEINFELDER, R. R., NOSE, M., SCHMID, D.U. & WERNER, W.**, (1993b): Microbial Crusts of the Late Jurassic: Composition, Palaeoecological Significance and Importance in Reef Construction.- *Facies*, **29**, 195-230.
- LEINFELDER, R. R. & WERNER, W.**, (1993): Systematic position and palaeoecology of the Upper Jurassic to Tertiary alga *Marinella lugeoni* Pfender.- *Zitteliana*, **20**, 105-122. Hagn/Herm-Festschrift.
- LEINFELDER, R. R., WERNER, W., NOSE, M., SCHMID, D.U., KRAUTTER, M., LATERNER, R., TAKACS, M., HARTMANN, D.**, (1996): Paleoeecology, growth parameters and dynamics of coral, sponge and microbolite reefs from the Late Jurassic.- In: Reitner, J., Neuweiler, f. & Gunkel, F. (eds): Global and Regional Controls on Biogenic Sedimentation. I. Reef Evolution. Research Reports.- *Göttinger Arb. Geol. Paläont.*, **Sb2**, 227-248. Göttinger.
- LOCQUIN, M.V.**, (1987): Aux origines de la vie.- *Nouvelle encyclopédie des sciences et des techniques, Fayard fondation Diderot*, 359 p.
- LOEBLICH, A. R. & TAPPAN, H.**, (1988): Foraminiferal Genera and their classification.- *Van Nostrand Reinhold compagny*, 970 p. New-York.
- LÖSER, H.**, (1998): *Adelocoenia* versus *Pseudocoenia* - some rectifications.- *Fossil Cnidaria & Porifera*, **27/2**, 29-32. Munster.
- LÖSER, H. [ED] & al.**, (1994): The Mesozoic Corals. Bibliographie 1758-1993.- *Coral Research Bulletin, C Press*, **1**, 25 p. Dresden.
- LOWENSTAM, H.A. & WEINER, S.**, (1989): On biomineralization.- *Oxford University Press*, 324 p. New-york.
- LOYA, Y.**, (1972): Community structure and species diversity of hermatypic corals at Eilat, Red Sea.- *Mar. Biol.*, **13**, 100-123.
- LOYA, Y.**, (1976): Effects of water turbidity and sedimentation on the community structure of Puerto Rican corals.- *Bull. Mar. Science*, **23**, 450-466. Coral Gable.
- MACINTYRE, I.G.**, (1985): Submarine cements - the peloidal question.- In: Schneidermann, N. & Harris, P.M. (eds): Carbonate cements.- *Soc. Econ. Paleont. Miner., Spec. Pub.*, **36**, 109-115.
- MCINTYRE, I.G. & REID, R.P.**, (1998): Recrystallization in a living porcelaneous foraminifer (*Archaias angulatus*): Textural changes without mineralogic alteration.- *J. Sed. Research*, **68**, 11-19.
- MACLEOD, K.G. & HOPPE, K.A.**, (1992): Evidence that inoceramid bivalves were benthic and harbored chemosynthetic symbionts.- *Geology*, **20**, 117-120.
- MANILOFF, J.**, (1997): Nannobacteria: size limits and evidence.- *Science*, **267**, 1776.
- MANN, C.J. & HOFFMAN, L.R.**, (1984): Algal mounds in Storr's Lake, San Salvador, Bahamas.- *Proc. 2nd Symp. on Geology of the Bahamas, CCFL Bahamian Field Station*, 41-51.
- MANN, C.J. & NELSON, W.M.**, (1989): Microbialitic structures in Storr's Lake, San Salvador Island, Bahamas Islands.- *Palaos*, **4**, 287-293.

- MARSHALL, J.F., (1983): Submarine cementation in a high-energy platform reef: One Tree Reef, southern Great Barrier Reef.- *J. Sed. Petrol.*, **53**, 1133-1149.
- MARTI, J. & ERNST, G. J., (1998): Volcanoes and the environment.- In: Marti, J. and Ernst, G.J. (eds): Volcanoes and the environment.- *Cambridge University Press (In press)*.
- MARTIN, R. E., (1995): Cyclic and secular variation in microfossil biomineralization: clues to the biogeochemical evolution of Phanerozoic oceans.- In: Marti, J. and Ernst, G.J. (eds): Volcanoes and the environment.- *Global and Planetary Change*, **11**, 1-23.
- MASLOW, V.P., (1956): Iskopaemye isvestkovye wodorosli SSSR. (Algues fossiles d'URSS).- *Trudy Instituta Geologitscheskich Nauk, Akademia Nauk SSSR*, **160**, 1-301. Moskwa.
- MERZ, M. U. E., (1992): The biology of carbonate precipitation by cyanobacteria.- *Facies*, **26**, 81-102.
- MERZ, M. & ZANKL, H., (1993): The influence of the sheath on carbonate precipitation by cyanobacteria.- In: Barattolo, F. et al. (eds): Studies on Fossile Benthic Algae.- *Boll. Soc. Pal. Ital., Spec.*, **1**, 325-331.
- MILLIMAN, J.D., FREILE, D., STEINEN, R.P. & WILBER, R.J., (1993): Great Bahama Bank aragonitic muds: mostly inorganically precipitated, mostly exported.- *J. Sed. Petrol.*, **63/4**, 589-595.
- MITTERER, R. M., (1971): Influence of natural organic matter on CaCO₃ precipitation.- In: Bricker, O P. (ed): Carbonate cements.- *Johns Hopkins Press*, 252-296. Baltimore and London.
- MITTERER, R.M. & CUNNINGHAM, R., (1985): The interaction of natural organic matter with grain surfaces: implications for calcium carbonate precipitation.- *Spec. Publ. Soc. econ. Paleont. Mineral.*, **36**, 17-31.
- MONTY, C., (1977): Evolving concepts on the nature and the ecological significance of stromatolites.- In: Flügel, E. (ed): Fossil algae.- *Springer-Verlag*, 15-35. Berlin, Heidelberg, New-york.
- MONTY, C., (1981): Spongistromate vs. Porostromate Stromatolites and oncolites.- In: Monty, C. (ed): Phanerozoic Stromatolites.- *Springer*, 1-4. Berlin Heidelberg New york.
- MONTY, C.L.V., (1976): The origin and development of crypalgal fabric.- In: Walter, M.R. (ed): Stromatolites.- *Developments in Sedimentology*, **20**, 193-249.
- MOORE, R.C., HILL, D. & WELLS, J.W., (1956): Glossary of morphological terms applied to corals.- In: Moore, R.C. (ed): Geol. Soc. of America and Univ. of Kansas Press.- *Treatise on invertebrate paleontology. Coelenterata, Part F*, 245-251.
- MORSCH, S.M., (1996): Les scléractiniaires jurassiques (Bajocien) d'Argentine (Bassin de Neuquén). Systématique.- *Geobios*, **29/6**, 671-706.
- MORYCOWA, E., (1974): Hexacorallia d'un bloc exotique de calcaire tithonique à Wozniki près de Wadowice (Carpathes polonaises occidentales).- *Acta Pal. Pol.*, **24/3**, 457-484.
- MORYCOWA, E. & RONIEWICZ, E., (1990): Revision of the genus *Cladophyllia* and description of *Apocladophyllia* gen. n. (Cladophylliidae fam. n.; Scleractinia).- *Acta Pal. Pol.*, **35**, 165-190.
- MORYCOWA, E. & RONIEWICZ, E., (1995): Microstructural disparity between recent fungiine and Mesozoic microsolenine scleractinians.- In: Taylor (ed.): Origin and evolutionary radiation of the Mollusca.- *Acta Pal. Pol.*, **40/4**, 361-385.
- MULLER-PARKER, G. & D'ELIA, C.F., (1997): Interactions between corals and their symbiotic algae.- In: Birkeland, C. (ed): Life and Death of Coral Reefs.- *Chapman and Hall. International Thomson Publishing*, 96-113. New-York, Bonn, London, Paris.
- NAISH, T. & KAMP, P.J.J., (1997): Sequence stratigraphy of sixth-order (41 k.y.) Pliocene-Pleistocene cyclothems, Wanganuibasin, New Zealand: A case for the regressive systems tract.- *GSA Bull.*, **109/8**, 978-999.
- NEUMANN, A.C. & MACINTYRE, I., (1985): Reef response to sea-level rise: keep-up, catch-up, or give-up.- *Proc. 5th Internat. Coral Reef Congr., Tahiti*, **3**, 105-110.
- NEUMANN, A.C., BEBOUT, B.M., MCNEESE, L.R., PAULL, C.K., AND PAERL, H.A., (1988) Modern stromatolites and associated mats: San Salvador, Bahamas. *Proceedings of the 4th Symposium on the geology of the Bahamas, Bahamas Field Station*.
- NEUMEIER, U., (1998): Le rôle de l'activité microbienne dans la cimentation précoce des beachrocks (sédiment intertidaux).- *Ph.D. thesis. Section des sciences de la terre, université de Genève, Terre & Environnement*, **12**, 183 p. .
- NEUWEILER, F., (1993): Development of Albian microbialites and microbialite reefs at marginal platform areas of the Vasco-Cantabrian basin (Soba reef area, Cantabria, n. Spain).- *Facies*, **29**, 231-250.
- NEUWEILER, F., REITNER, J. & ARP, G., (1996): Controlling factors and environmental significance of organomicrite production and buildup development.- In: Reitner, J., Neuweiler, f. & Gunkel, F. (eds): Global and Regional Controls on Biogenic Sedimentation. I. Reef Evolution. Research Reports.- *Göttinger Arb. Geol. Paläont*, **Sb2**, 185-192. Göttinger.
- NOSE, M., (1995): Vergleichende Faziesanalyse und Palökologie korallenreicher Verflachungsabfolgen des iberischen Ober-Jura).- *Profil*, **8**, 1-237.
- NOSE, M. & LEINFELDER, R. R., (1997): Upper jurassic coral communities within siliciclastic settings (Lusitanian basin, Portugal): Implications for symbiotic and nutrient strategies.- *Proc. 8th Int. Coral Reef Sym.*, **2**, 1755-1760.
- OSCHMANN, W., (1991): Anaerobic - Poikiloaerobic - Aerobic: a New Facies Zonation for Modern and Ancient Neritic Redox.- In: Einsele, G., Richey, W., & Seilacher, A. (eds): Events and Cycles in Stratigraphy.- *Springer - Verlag*, 565-571. Heidelberg,.
- OSCHMANN, W., (1994): Adaptive pathways of benthic organisms in marine oxygen-controlled environments.- *Jb. Geol. Paläont. Abh.*, **191/3**, 393-444.
- OSWALD, D., (1998): Géologie de la région de St-Ursanne (Jura).- *Diplôme non publiée*, 94 p., Université de Fribourg. Suisse.
- PASQUIER, J.B., (1995): Sédimentologie, stratigraphie séquentielle et cyclostratigraphie de la marge Nord-Téthysienne

- au Berriasien en Suisse occidentale (Jura, Helvétique et Ultrahelvétique; comparaison avec les séries de bassin des Domaines Vocontien et Subbriançonnais).- *Thèse de doctorat, non publiée, Université de Fribourg*. Suisse.
- PASQUIER, J.-B. & STRASSER, A.**, (1998a): Platform-to-basin correlation by high-resolution sequence stratigraphy and cyclostratigraphy (Berriasian, Switzerland and France).- *Sedimentology*, **44**, 1071-1092.
- PEDERSEN, K.**, (1997): Microbial life in deep granitic rock.- *FEMS, Microbiology reviews*, **20**, 399-414. Amsterdam.
- PEDERSEN, K., ARLINGER, J., EKENDAHL, S. & HALLBECK, L.**, (1996): 16S rRNA gene diversity of attached and unattached bacteria in boreholes along laboratory, Sweden.- *FEMS, Microbiology Ecology*, **19**, 249-262.
- PEDERSEN, K., EKENDAHL, S., TULLBORG, E.-L., FURNES H., THORSETH, I. & TUMYR, O.**, (1997b): Evidence of ancient life at 207 m depth in a granitic aquifer.- *Geology*, **25/9**, 827-830.
- PEDERSEN, K., HALLBECK, L., ARLINGER, J., ERLANDSON, A.-C. & JAHROMI, N.**, (1997a): Investigation of the potential for microbial contamination of deep granitic aquifers during drilling using 16S rRNA gene sequencing and culturing methods.- *J. Microbiol. methods*, **30**, 179-192.
- PELLETIER, M.**, (1950): Définition du genre *Isastrea* Milne-Edwards et Haime 1851 d'après la structure du génotype: *Astrea helianthoides* Goldfuss 1826.- *C.R. som. Soc. géol. France*, **10**, 160-162. Paris.
- PENTECOST, A. & BAULD, J.**, (1988): Nucleation of calcite on the sheaths of cyanobacteria using a simple diffusion cell.- *Geomicrobiol.*, **6**, 129-135.
- PENTECOST, A. & RIDING, R.**, (1986): Calcification in cyanobacteria.- In: Leadbeater, B.S.C. & Riding, R. (eds): Biomineralization in lower plantes and animals.- *Clarendon press*, 73-90. Oxford.
- PERTHUISOT, J.-P., CASTANIER, S., LE MÉTAYER-LEVREL, G. & LOUBIERE, J.-F.**, (1997): Limestone genesis considered from the microbiogeologist point of view.- *IAS-ASF-IGCP 380 International Workshop on «Microbial mediation in carbonate diagenesis», publication ASF, abstract*, 55-56. Chichilianne.
- PEYROT-CLAUSADE M., LE CAMPION-ALSUMARD T., HARMELIN-VIVIEN M., ROMANO J.-C., CHAZOTTES V., PARI N. & LE CAMPION J.**, (1995): La bioérosion dans le cycle des carbonates: essais de quantification des processus en Polynésie française.- *Bull. Soc. géol. France*, **166/1**, 85-94.
- PFIRTER, U.**, (1982): Zur Lithostratigraphie und Tektonik der Raimeux-Antiklinale (Kt. Bern, Kt. Jura).- *Diss., Univ. Basel, Schweiz*. Basel.
- PFIRTER, U. & GOUFFON, Y.**, (1996): Notice explicative - Feuille 1106 Moutier.- *Notice explicative, Feuille Moutier 1106*.
- PIA, J.**, (1927): Thallophyta.- In: Hirmer, M. (ed): *Handbuch der Paläobotanik*, **1**, 1-136.
- PITTET, B.**, (1996): Contrôles climatiques, eustatiques et tectoniques sur des systèmes mixtes carbonates-siliciclastiques de plate-forme: exemple de l'Oxfordien (Jura suisse, Normandie, Espagne).- *Thèse de doctorat, non publiée, Université de Fribourg*. Suisse.
- PITTET, B., & DUPRAZ, C.**, (1994): Shallow-marine lagoonal patchreefs of the Oxfordian in the Swiss Jura mountains.- In: Lathuilière, B. & Geister, J. (eds): *Coral reefs in the past, present and future.- Publ. serv. géol. Lux., Proc. 2nd. Europ. Regional Meeting ISRS*, **29**, 35. Luxembourg.
- PITTET, B. & STRASSER, A.**, (1998a): Long-distance correlations by sequence stratigraphy and cyclostratigraphy: examples and implications (Oxfordian from the Swiss Jura, Spain, and Normandy).- *Geol. Rundsch.*, **86**, 852-874.
- PITTET, B. & STRASSER, A.**, (1998b): Depositional sequences in deep-shelf environments formed through carbonate-mud import from the shallow platform (Late Oxfordian, German Swabian Alb and eastern Swiss Jura).- *Eclog. geol. Helv.*, **91**, 149-169.
- PITTET, B., STRASSER, A. & DUPRAZ, C.**, (1995): Palaeoecology, palaeoclimatology and cyclostratigraphy of shallow-water carbonate-siliciclastic transitions (Oxfordian, Swiss Jura).- In: Lathuilière, B. & Geister, J. (eds): *Coral reefs in the past, present and future.- Livret guide d'excursion, Congrès IAS d'Aix-les-Bains*, 104. Luxembourg.
- PLUNKETT, J.M.**, (1997): Early diagenesis of shallow platform carbonates in the Oxfordian of the Swiss Jura mountains.- *Thèse de doctorat, non publiée*. Université Fribourg.
- POIGNANT, A.F.**, (1991): The Solenoporaceae: a general point of view.- In: Riding, R. (ed): *Calcareous Algae and Stromatolites.- Springer-Verlag*, 88-97. Berlin, Heidelberg.
- POMONI-PAPAIANO, F., FLÜGEL, E. & KOCH, R.**, (1989): Depositional environments and diagenesis of Upper Jurassic subsurface sponge- and Tubiphytes reef limestones: Altensteig 1 Well, Western Molasse basin, Southern Germany.- *Facies*, **21**, 263-284.
- PRATT, B.R.**, (1995): The origin, biota and evolution of deep-water mud-mounds.- *IAS Spec. Publs.*, **23**, 49-123.
- PÜMPIN, V. F.**, (1965): Riffsedimentologische Untersuchungen im Rauracien von St Ursanne und Umgebung (Zentraler Schweizer Jura).- *Eclog. geol. Helv.*, **58/2**, 799-876.
- PURDY, E.G.**, (1974): Karst-determined facies patterns in British Honduras: Holocene carbonate sedimentation model.- *AAPG Bull.*, **58/5**, 825-855.
- PURVES, W.K., ORIAN, G.H. & HELLER, H.C.**, (1994): Le monde du vivant: Traité de biologie.- *Sciences, Flammarion, Paris*, 1224 p. Paris.
- RADOICIC, R.**, (1959): Some problematic microfossils from the Dinarian Cretaceous.- *Bull. Serv. Géol. Géophys. R. P. Serbie*, **17**, 87-92.
- REID, R.P. & BROWNE, K.M.** (1991): Intertidal stromatolites in a fringing Holocene reef complex in the Bahamas.- *Geology*, **19**, 15-18.
- REID, R.P. & MACINTYRE** (1998): Carbonate recrystallization in shallow marine environments: a widespread diagenetic process forming micritized grains.- *J. Sed. Research*, **68**, 928-946.
- REID, P.R., MACINTYRE, I.G., BROWNE, K.M., STENECK, R.S. & MILLER, T.**, (1995): Modern marine Stromatolites in the Exuma Cays, Bahamas: Uncommonly Common.- *Facies*, **33**, 1-18.

- REIF, W.-E.**, (1967): Schwammspicule aus dem Weissen Jura Zeta von Nattheim (Schwäbische Alb).- *Palaeontographica*, **A/127**, 85-102.
- REISWIG, H.M.**, (1990): In situ feeding in two shallow-water hexactinellid sponges.- In: Rützler, K. (ed): New Perspectives in Sponge Biology.- *Smithsonian Inst. Press*, 504-510. Washington.
- REITNER, J.**, (1993): Modern cryptic microbialite/metazoan facies from Lizard Island (Great Barrier Reef, Australia) formation and concepts.- *Facies*, **29**, 2-40.
- REITNER, J., ARP, G., THIEL, V., GAUTRET, P., GALLING, U. & MICHAELIS, W.**, (1997): Organic matter in Great Salt Lake ooids (Utah, USA): first approach to a formation via organic matrices.- In: Neuweiler, F., Reitner, J. and Monty, C.: Biosedimentology of microbial Buildups, IGCP Project N° 380. Proceedings of 2nd meeting.- *Facies*, **36**, 210-219.
- REITNER, J. & GAUTRET, P.**, (1996): Skeletal formation in the modern but ultraconservative chaetetid sponge *Spirastrella* (*Acanthochaetetes*) *wellsi* (*Demospongiae*, *Porifera*).- *Facies*, **34**, 193-208.
- REITNER, J. & KEUPP, H.**, (1991): The fossil record of the haplosclerid excavating sponge *Aka de Laubenfelds*.- In: Reitner, J. & Keupp, H. (eds): Fossil and recent sponges.- *Springer-Verlag*, 102-120. Berlin, New York, Paris.
- REITNER, J. & NEUWEILER, F.**, (1995): Supposed principal controlling factors of rigid micrite buildups.- In: Reitner, J. & Neuweiler, F. (eds): Mud Mounds: a Polygenetic Spectrum of Fine-grained Carbonate Buildups.- *Facies*, **32**, 62-65.
- REITNER, J. & NEUWEILER, F. & GAUTRET, P.**, (1995): Modern and fossil automicrites: implications for mud mound genesis.- In: Reitner, J. & Neuweiler, F. (eds): Mud Mounds: a Polygenetic Spectrum of Fine-grained Carbonate Buildups.- *Facies*, **32**, 4-17.
- REITNER, J., PAUL, J., ARP, G. & HAUSE-REITNER, D.**, (1996): Lake Thetis domal microbialites - a complex framework of calcified biofilms and organomicrites (Cervantes, Western Australia).- In: Reitner, J., Neuweiler, F. & Gunkel, F. (eds): Global and Regional Controls on Biogenic Sedimentation. I. Reef Evolution. Research Reports.- *Göttinger Arb. Geol. Paläont.*, **Sb2**, 85-89. Göttinger.
- REITNER, J. & SCHUMANN-KINDEL, G.**, (1997): Pyrite in mineralized sponge tissue - product of sulfate reducing sponge related bacteria?.- In: Neuweiler, F., Reitner, J. & Monty, C. (eds): Biosedimentology of Microbial Buildups IGCP Project n° 380. Proceedings of 2nd Meeting, Göttingen.- *Facies*, **32**, 272-276.
- REVELLE, R.**, (1990): Sea level change. *National Research Council, Studies in Geophysics*, Nat. Acad. Pres. Washington.
- RHEINHEIMER, G.**, (1980): Aquatic microbiology (2nd ed.).- *John Wiley & sons*, 1-235. New York.
- RHOADS, D.C. & MORSE, I.W.**, (1971): Evolutionary and ecological significance of oxygen-deficient marine basins.- *Lethaia*, **4**, 413-428.
- RICHTER, D.K.**, (1983): Calcareous ooids: a synopsis.- In: Bolli, H.M., Saunders, J.B. & Perch-Nielsen, K. (eds): Plankton stratigraphy.- *Univ. Press*, 555-572. Cambridge.
- RIDING, R.**, (1977): Systematics of *Wetheredella*.- *Lethaia*, **10**, 94.
- RIDING, R.**, (1991a): Classification of microbial carbonates.- In: Riding, R. (ed.): Calcareous algae and stromatolites.- *Springer-verlag*, 21-51.
- RIDING, R.**, (1993): *Shamovella obscura*: the correct name for Tubiphytes obscurus (Fossil).- In: Riding, R. (ed.): Calcareous algae and stromatolites.- *Taxon*, **42**, 71-73.
- RIDING, R.**, (1997): Stromatolites: development and preservation.- *IAS-ASF-IGCP 380 International Workshop on «Microbial mediation in carbonate diagenesis», publication ASF, abstract*, **26**, 65. Chichilianne.
- RIDING, R. & GUO, L.**, (1992): Affinity of *Tubiphytes*.- *Palaeontology*, **35/1**, 37-49.
- RIDING, R. & VORONOVA, L.**, (1985): Morphological groups and series in Cambrian calcareous algae.- In: Toomey & Nitecki (eds): Palealgology.- *Springer-Verlag*, 56-78. Berlin, Heidelberg.
- ROGER, J.**, (1977): Paléocéologie.- *Masson, collection d'écologie*, **10**, 170 p. Paris, Milan.
- ROGERS, C.S.**, (1993): Hurricanes and coral reefs: the intermediate disturbance hypothesis revisited.- *Coral Reefs*, **12**, 127-137.
- RONIEWICZ, E.**, (1966): Les madréporaires du Jurassique Supérieur de la Bordure des Monts de Sainte-Croix, Pologne.- *Acta Pal. Pol.*, **11/2**, 157-256. Wien.
- RONIEWICZ, E.**, (1970): *Kobyastrea* n. gen., genre homomorphique de *Thamnasteria* Lesauvage, 1823 (Hexacoralla).- *Acta Pal. Pol.*, **15/1**, 137-151. Warszawa.
- RONIEWICZ, E.**, (1975): Upper Jurassic coralliferous limestones from the Holy Cross mountains (Poland).- *En Russe!!*, **11/2**, 157-256.
- RONIEWICZ, E.**, (1976): Les scléractiniaires du Jurassique supérieur de la Dobrogea centrale Roumanie.- *Palaeontologia Polonica*, **34**, 17(23)-121.
- RONIEWICZ, E.**, (1979): Jurassic scleractinian coral *Thamnoseris* Etallon, 1864 and its homeomorphs.- *Acta Pal. Pol.*, **24/1**, 51-70.
- RONIEWICZ, E.**, (1983): Pennular and non-pennular Jurassic scleractinians - some examples.- *Acta Pal. Pol.*, **27**, 157-193.
- RONIEWICZ, E.**, (1989): Triassic scleractinian corals of the Zlam-bach Beds, Northern Calcareous Alps, Austria.- *Denkschriften der Akademie des Wissenschaften, Mathem.-naturwissensch. Klasse.*, **126**, 1-152. Wien.
- RONIEWICZ, E. & RONIEWICZ, P.**, (1971): Upper Jurassic coral assemblages of the Central Polish Uplands.- *Acta Geol. Pol.*, **21/3**, 399-423.
- RONIEWICZ, E. & STANLEY, G.D.**, (1998): Middle Triassic cnidarians from the new pass range, central Nevada.- *J. Pal.*, **72/2**, 246-256.
- ROOT, R.B.**, (1967): The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher.- *Ecological monographs*, **97**, 317-350.
- ROSENDAHL, S.**, (1985): Die Oberjurassische Korallenfazies von Algarve (Südportugal).- *Arb. Inst. Geol. Paläont. Univ. Stuttgart, N. F.*, **82**, 1-125. Stuttgart.
- ROUGERIE, F. & FAGERSTROM, J. A.**, (1994): Cretaceous History of Pacific Basin Guyot reefs: a reappraisal based on geothermal endo-upwelling.- *Palaeogeo., Palaeoclim., Palaeoeco.*, **112**, 239-260.

- RUGET, C., (1985): Les foraminifères (Nodosariides) du Lias de l'Europe occidentale.- *Doc. Lab. géol. Lyon*, **94**, 276.
- SAVRDA, C.E. & BOTTJER, D.J., (1987): The exaerobic zone, a new oxygen-deficient marine biofacies.- *Nature*, **327**, 54-56.
- SCHLICHTER, D., (1992): A perforated gastrovascular cavity in the symbiotic deep water coral *Leptoseris fragilis*: a new strategy to optimize heterotrophic nutrition.- *Helgoländer Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen*, **45**, 423-443. Hamburg.
- SCHMALZRIEDT, A., (1991): Die Mikrofauna in Schwämmen, Schwammriff- und "Normal"-Fazies des unteren und mittleren Malm (Oxfordium und Kimmeridgium, Ober-Jura) der westlichen und mittleren Schwäbischen Alb (Württemberg).- *Tübinger Mikropaläontologische Mitteilungen*, **10**, 1-120. Tübingen.
- SCHMID, D. U., (1995): "Tubiphytes" morronensis - eine falkulativ inkrustierende Foraminifere mit endosymbiontischen Algen.- *Profil*, **8**, 305-317. Stuttgart.
- SCHMID, D. U., (1996): Marine microbolithe und mikroinkrustierer aus dem Oberjura.- *Profil*, **9**, 101-251. Stuttgart.
- SCHMID, D.U. & LEINFELDER, R. R., (1995): *Lithocodium aggregatum* Elliot n'est pas une algue mais un foraminifère encroûtant, commensalisé par le foraminifère Troglotella incrustans Wernli.- *Acad. Sci. Paris*, **IIa/320**, 531-538. Hamburg.
- SCHMID, D. U & LEINFELDER, R. R., (1996): The Jurassic *Lithocodium aggregatum*-Troglotella incrustans foraminiferal consortium.- *Palaeontology*, **39/1**, 21-52.
- SCHMIDT, U. & JÄGER, R., (1993): Bestimmungstabelle für einige inkrustierende Foraminiferen aus den Unterordnungen Textulariina und Rotaliina.- *Zitteliana*, **20**, 171-178. München.
- SCHNEIDER, J., (1977): Carbonate construction and decomposition by epilithic and endolithic micro-organisms in salt- and freshwater.- In: Flügel, E. (ed): Fossil Algae.- *Springer-Verlag*, 248-260. Berlin, Heidelberg, New-york.
- SCHULTZE-LAM, S., FORTIN, D., DAVIS, B.S. & BEVERIDGE, T.J., (1996): Mineralization of bacterial surfaces.- *Chem. geol.*, **132**, 171-181.
- SCHUMANN-KINDEL, G., BERGBAUER, M. MANZ, W., SZEWCZYK, U. & REITNER, J., (1997): Aerobic and anaerobic microorganisms in modern sponges: a possible relationship to fossilization-processes.- In: Neuweiler, F., Reitner, J. & Monty, C. (eds): Biosedimentology of Microbial Buildups IGCP Project n° 380. Proceedings of 2nd Meeting, Göttingen.- *Facies*, **32**, 268-272.
- SCHUMANN-KINDEL, G., BERGBAUER, M. & REITNER, J., (1996): Bacteria associated with mediterranean sponges.- In: Reitner, J., Neuweiler, f. & Gunkel, F. (eds): Global and Regional Controls on Biogenic Sedimentation. I. Reef Evolution. Research Reports.- *Göttinger Arb. Geol. Paläont*, **Sb2**, 125-128. Göttinger.
- SEGONZAC, G. & MARIN, P., (1972): *Lithocodium aggregatum* Elliot et *Bacinaella irregularis* Radiocic de l'Aptien de Teruel (Espagne: deux stades de croissance d'un seul et même organisme incertae sedis.- *Bull. Soc. géol. France*, **7/14**, 331-335.
- SEILACHER, A., (1999): Biomat-related lifestyles in the Precambrian.- *Palaaios*, **14/1**, 86-93.
- SELLWOOD, B. W., (1978): Jurassic (part).- In: McKerrow, W.S (ed): The Ecology of Fossils: an Illustrated Guide.- 204-279.
- SEMIKHATOV, M.A., GEBELEIN, C.D., CLOUD, P., AWRAMIK, S.M., & BENMORE W.C., (1979): Stromatolite morphogenesis - progress and problems.- *Can. J. Earth Sci.*, **16/5**, 992-1015.
- SMITH, A.B. & WRIGHT, C.W., (1989a): British cretaceous echinoids. Part 1, general introduction and cidaroida.- *The Palaeontographical society, monograph*, **141/578**, 101 p. London.
- SMITH, A.B. & WRIGHT, C.W., (1989b): British cretaceous echinoids. Part 2, Echinothurioida, Diadematoidea and Stirodonta (1, Calycina).- *The Palaeontographical society, monograph*, **143/583**, 101-198. London.
- STANLEY JR., G. D., (1988): The History of Early Mesozoic Reef Communities: A Three-Step Process.- *Palaaios*, **3**, 170-183.
- STANLEY JR., G.D. & BEAUVAIS, L., (1994): Corals from an Early Jurassic coral reef in British Columbia: refuge on an oceanic island reef.- *Lethaia*, **27**, 35-47.
- STANLEY, S.M., (1970): Relation of shellform to life habits of the Bivalvia (Mollusca).- *Geol. soc. Amer.*, **125**, 296 p.
- STETTER, K. O., (1996): Hyperthermophilic procaryotes.- *FEMS, Microbiology reviews*, **18**, 149-158.
- STETTER, K. O., (1997): Primitive archae and bacteria in the cycles of sulfur and nitrogen near the temperature limit of life.- In: Martins et al. (ed): Progress in microbial ecology.- *Proc. Seventh International Symposium on Microbial Ecology*, 55-61. Santos, Sao Paulo, Brazil.
- STRASSER, A., (1984): Black-pebble occurrence and genesis in Holocene carbonate sediments (Florida Keys, Bahamas, and Tunisia).- *J. Sed. Petrol.*, **54/4**, 1097-1109.
- STRASSER, A., (1986): Ooids in Purbeck limestones (lowermost Cretaceous) of the Swiss and French Jura.- *Sedimentology*, **33**, 711-727.
- STRASSER, A., (1994): Milankovitch cyclicity and high-resolution sequence stratigraphy in lagoonal-peritidal carbonates (Upper Tithonian-Lower Berriasian, French Jura Moutains).- *Spec. Pubs Int. Ass. Sediment*, **19**, 285-301.
- STRASSER, A., (1997): Korallenriffe: von der Vergangenheit in die Zukunft.- *Bull. Soc. Frib. Sc. Nat.*, **86**, 39-53. Fribourg, Suisse.
- STRASSER, A & DAVAUD, E., (1983): Black pebbles of the Purbeckian (Swiss and French Jura): lithology, geochemistry and origin.
- STRASSER, A. & HILLGÄRTNER, H., (1998): High-frequency sea-level fluctuations recorded on a shallow carbonate platform (Berriasian and Lower Valanginian of Mount Salève, French Jura).- *Eclog. Geol. Helv.*, **91**, 375-390.
- STRASSER, A., PITTET, B., DUPRAZ, C. & HILLGÄRTNER, H., (1996): Mixed carbonate-siliciclastic shallow-water sedimentary systems (Upper Jurassic and Lower Cretaceous, Swiss and French Jura Mountains).- *Carbonates and Global Change: an interdisciplinary approach. SEPM/IAS Research conference*, 39 p. Wildhaus, Switzerland.

- STRASSER, A., PITTET, B., HILLGÄRTNER, H. & PASQUIER, J.-B., (1999): Depositional sequences in shallow carbonate-dominated sedimentary systems: concepts and definitions.- *Sedimentary Geology*, (submitted).
- Suess, E. & FÜTTERER, D., (1972): Aragonitic ooids: experimental precipitation from sea water in the presence of humic acid.- *Sedimentology*, **19**, 129-139.
- SZABO, J., (1994): Tethyan Jurassic gastropod provinciality and some palaeogeographical implications.- *Geobios, Mémoire Spécial*, **17/2**, 615-621. Lyon.
- TAYLOR, P. D., (1979): Functional significance of contrasting colony form in two Mesozoic encrusting bryozoans.- *Palaeogeog., Palaeoclim., Palaeoeco.*, **26**, 151-158. Oxford, New York, Tokyo.
- TEN HOVE, H.A. & VAN DEN HURK, P., (1993): A review of Recent and fossil serpulid "reef"; actuopalaeontology and the "Upper Malm" serpulid limestones in NW Germany.- *Geologie en Mijnbouw*, **72**, 23-67. Amsterdam.
- THOMPSON, J.B., MULLINS, H.T., NEWTON, C.R. & VERCOUTERE, T.L., (1985): Alternative biofacies model for dysaerobic communities.- *Lethaia*, **18**, 167-179.
- THURMANN, J., (1851): Abraham Gagnebin de la Ferrière, fragment pour servir à l'histoire scientifique du Jura bernois.- *Porrentruy.*, **41/2**, 317-333.
- TUCKER, M.E. & WRIGHT, V.P., (1990): Carbonate sedimentology.- *Blackwell Scient. Pub.* Oxford.
- TURNSEK, D., (1972): Upper Jurassic corals of southern Slovenia.- *Razprave Slovenska akademija znanosti in umetnosti*, (4)/15/6, 147-265. Ljubljana.
- VAIL, P.R., AUDEMARD, F., BOWMAN, S.A., EISNER, P.N. & PEREZ-CRUZ, C., (1991): The stratigraphic signatures of tectonics, eustasy and sedimentology - an overview.- In: Einsele, G., Ricken, W. & Seilacher, A. (eds): Cycles and events in stratigraphy. *Springer Verlag*, 617-659. Berlin, Heidelberg.
- VÉNEC-PEYRÉ, M.-T., (1996): Bioeroding foraminifera: a review.- *Mar. Micropal.*, **28**, 19-30.
- VERRECCHIA, E.P., DUMANT, J.-L. & COLLINS, K.E., (1990): Do fungi building limestone exist in semi-arid regions?.- *Naturewissenschaften*, **77**, 584-586.
- VERRECCHIA, E.P., FREYTET, P., VERRECCHIA, K.E. & DUMONT, J.L., (1995): Spherulites in calcrete laminar crusts: biogenic CaCO₃ precipitation as a major contributor to crust formation.- *J. Sed. Research*, **A65**, 690-700.
- VOIGT, E., (1973): *Vinelloidea* Canu, 1913 (angeblich jurassische Bryozoa Ctenostomata) = *Nubeculinella* Cushman, 1930 (Foraminifera).- *Paläontologische Abhandlungen*, **4**, 665-670.
- WANLESS, H.R., TEDESCO, L.P. & TYRRELL, K.M., (1988): Production of subtidal tubular and surficial tempestites by hurricane Kate, Caicos Platform, British West Indies.- *J. Sed. Petrol.*, **58/4**, 739-750.
- WALKER, R.G. & JAMES, N.P. (eds), (1992): Facies models: a response to sea level change.- *Geol. Assoc. Canada*.
- WALTER, B., (1969): Les bryozoaires jurassiques en France.- *Doc. Lab. Géol. Fac. Sciences de Lyon*, **35**, 328p.
- WELLS, J.W., (1956): Scleractinia.- In: Moore, R.C. (ed): *Geol. Soc. of America and Univ. of Kansas Press.- Treatise on invertebrate paleontology. Coelenterata*, **Part F**, 329-444.
- WERNER, W., LEINFELDER, R.R., FÜRSICH, F.T. & KRAUTTER, M., (1994): Comparative palaeoecology of marly coralline sponge-bearing reefal associations from the Kimmeridgian (Upper Jurassic) of Portugal and Southwestern Germany.- *Sonderdruck aus CFS-Courier 172, Forschungsinstitut Senckenberg*, 381-397.
- WERNLI, R. & FOOKES, E., (1992): *Troglotela incrustans* n. gen., n. sp., un étrange et nouveau foraminifère calcicavicole du complexe récifal Kimméridgien de Saint Germain-de-Joux (Ain, France).- *Boll. Soc. Pal. Ital.*, **31/1**, 95-103. Modena.
- WERNLI, R. W. & SEPTFONTAINE, M., (1971): Micropaléontologie comparée du Dogger du Jura méridional (France) et des Préalpes Médiannes Plastiques romandes (Suisse).- *Eclog. geol. Helv.*, **64/3**, 437-458. Modena.
- WILSON, J.L., (1975): Carbonate facies in geologic history.- *Springer-Verlag*. Heidelberg.
- WILSON, M.A. & PALMER, T.J., (1998): The earliest *Gastrochaenolites* (Early Pennsylvanian, Arkansas, USA): An Upper Paleozoic bivalve boring?.- *J. Pal.*, **72/4**, 769-772.
- WOOD, R., (1993): Nutrients, predation and the history of reef-building.- *Palaaios*, **8**, 526-543.
- WOOLFE, K.J. & LARCOMBE, P., (1998): Terrigenous sediment accumulation as a regional control on the distribution of reef carbonates.- *IAS Spec. Publs*, **25**, 295-310.
- WOOLFE, K.J. & LARCOMBE, P., (1999): Terrigenous sedimentation and coral reef growth: a conceptual framework.- *Mar. Geol.*, **155**, 331-345.
- ZEISS, A., (1955): *Pholadomya* (Procardia) *ziergiebeli* n.sp., eine neue Lamellibranchiaten-Art aus dem Callovien Europas.- *N. Jb Geol. Palaont. Mh.*, **11**, 498-503.
- ZIEGLER, P.A., (1988): Evolution of the Arctic-North Atlantic and the western Tethys.- *Am. Assoc. Petrol. Geol. Mem.*, **43**, 1-198.

PLANCHES

Plate 1: Corals

1. *Stephanastraea* sp., transversal section. - d: 2.4 mm. HR91". Thin section.
2. *Allocoenia* sp., transversal section. - d: 1.7 mm. HR74. Thin section.
3. *Pleurophyllia trichotoma*, transversal section, showing the "Taschenknospung" budding (arrow) - d: 1 cm. Ra36. Thin section.
4. *Pleurophyllia trichotoma*, longitudinal section, showing the "Taschenknospung" budding (arrow) - d: 2.1 cm. Ra36. Thin section.
5. *Amphiastraea piriformis*, transversal section with binocular. - d. 1.2 cm. SJM 14. Etched slab.
6. *Amphiastraea piriformis*, transversal section. - d: 9 mm. SJM 8. Thin section.
7. *Amphiastraea piriformis*, transversal section, showing cardinal septa. - d: 5.3 mm. SJM14. Thin section.
8. *Amphiastraea piriformis*, transversal section, showing possible lonsdaleoid septa. - d: 8.5 mm. Thin section.
9. Idem. - d: 6.6 mm. SJM14. Thin section.
10. Microstructure of *Amphiastraea piriformis*. - d: 1.2 mm. SJM14. Thin section.
11. Microstructure of *Amphiastraea piriformis*. - d: 0.6 mm. SJM14. Thin section.
12. *Pseudocoenia* sp., transversal section. - d: 2.4 mm. HR82". Thin section.
13. *Cyatophora* sp., longitudinal section. - d: 2.85 cm. CV77. Etched section.
14. *Incertae sedis*, aff. *Pseudocoenia* sp., transversal section. - d: 4.1 mm. HR110'. Thin section.
15. *Heliocoenia variabilis*, transversal section, showing the pseudo-double wall - d: 9.5 mm. HR185. Thin section.

"d" represents the width of the picture

"h" represents the height of the picture.

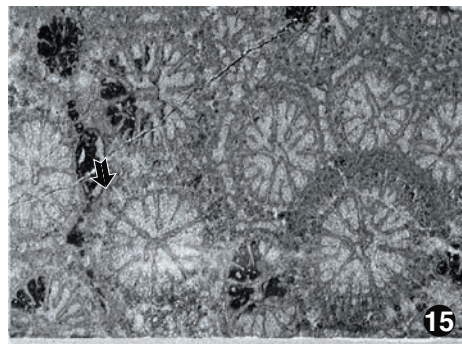
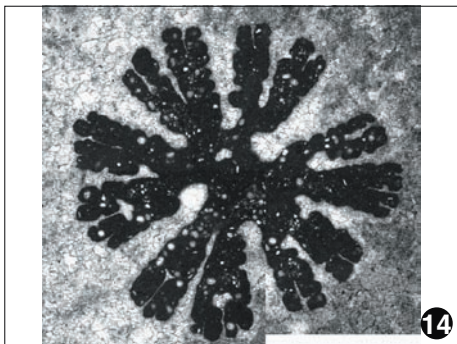
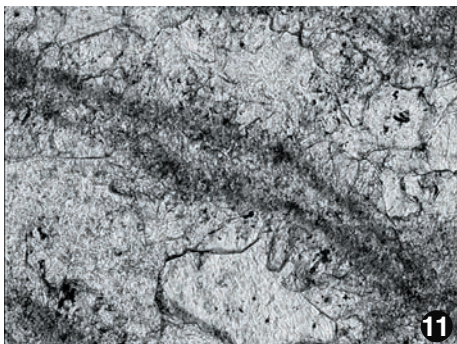
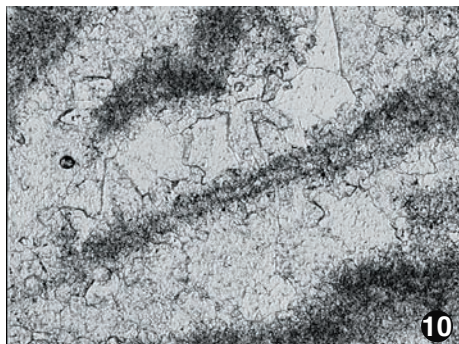
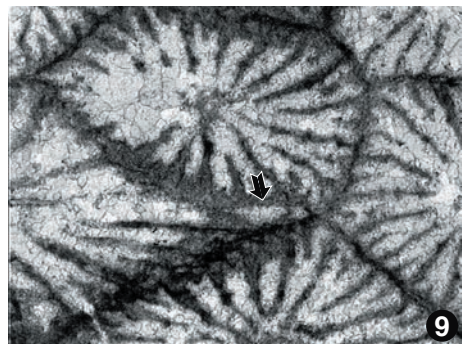
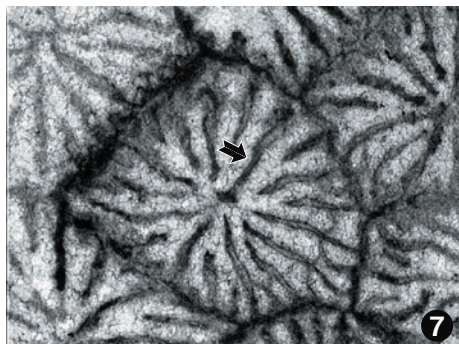
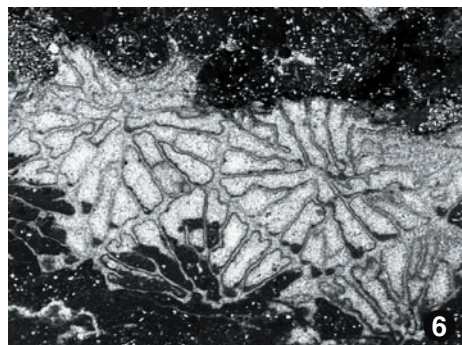
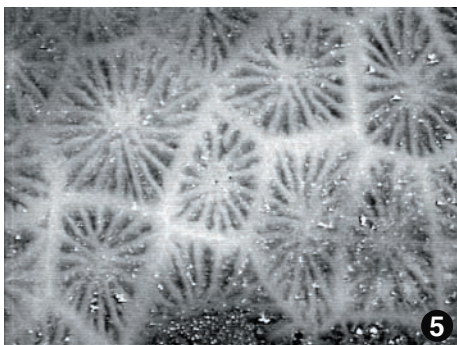
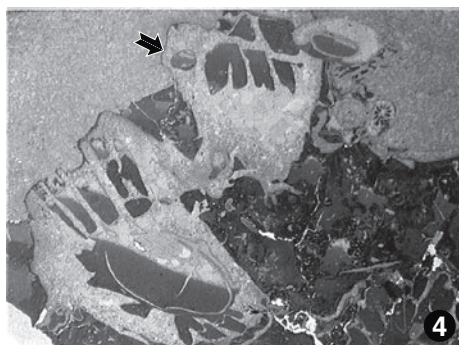
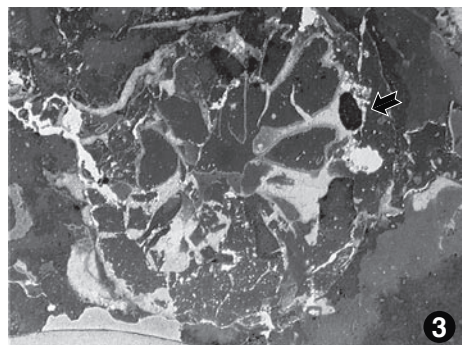
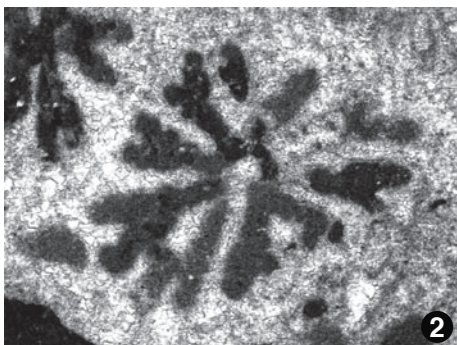
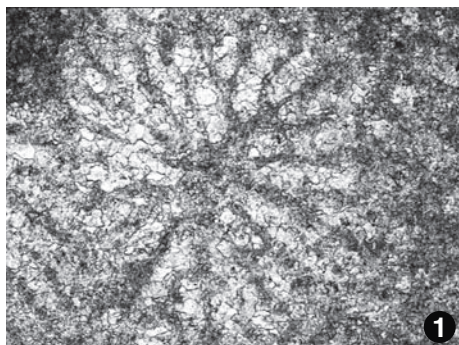


Plate 2: Corals

1. *Heliocoenia* sp., transversal section, showing the symmetry by 8. One specimen with columella visible and another without, perhaps a cut effect in the marginal part of the corallum. This example shows that the criteria of the columella can be unstable.- d: 7 mm. RA20. Thin section.
2. *Heliocoenia variabilis*, detail of the peritheca. - d: 2.4 mm. HR185. Thin section.
3. *Stylina* sp., transversal section, showing the styliform columella. - d: 4.8 mm. T78. Thin section.
4. *Stylosmilia* sp., transversal section. Note the well-developed auricles. - d: 3.5 mm. H110". Thin section.
5. *Stylohelix* sp., longitudinal section, with the well-marked tabular exotheca. - d: 2.85 cm. C73. Etched slab.
6. *Stylohelix* sp., sub-transversal section, with auricles and styliform columella. - d: 8.5 mm. C73. Etched slab.
7. *Enallhelix* sp., oblique section. - d: 2.45 mm. T58. Thin section.
8. *Complexastraea* sp., oblique section. - d: 4 cm. Ra16a. Etched slab.
9. *Complexastraea* sp., oblique section. - d: 4.5 cm. CV72. Etched slab.
10. *Clausastraea parva*, longitudinal section. - d: 2.85 cm. P40. Thin section.
11. *Clausastraea parva*, transversal section. - d: 9 mm. P74. Thin section.
12. *Clausastraea parva*, detail of the endotheca. - d: 2.4 mm. P37. Thin section.
13. *Isastraea*, transversal section. - d: 2.85 cm. CV3. Polished slab.
14. *Isastraea* sp., detail of the vesicular endotheca. - d: 2.4 mm. HR92b. Thin section.
15. Aff. *Placophyllia* sp., transversal section. - d: 2.85 cm. SJM7. Thin section.

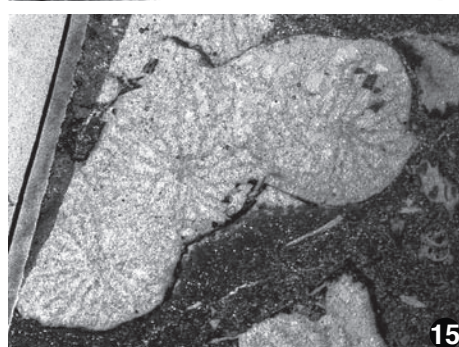
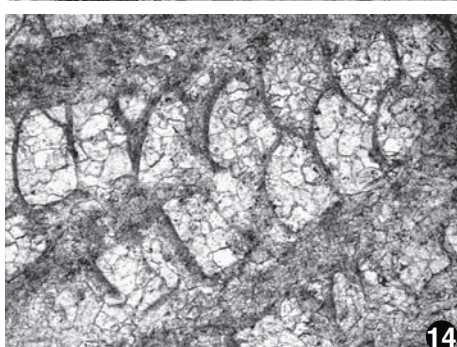
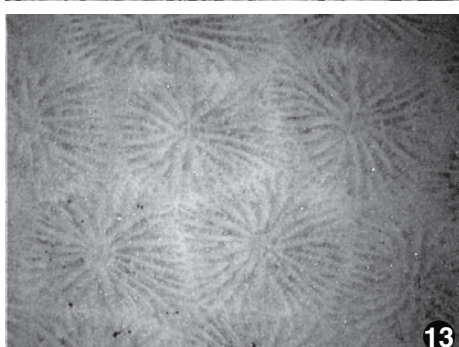
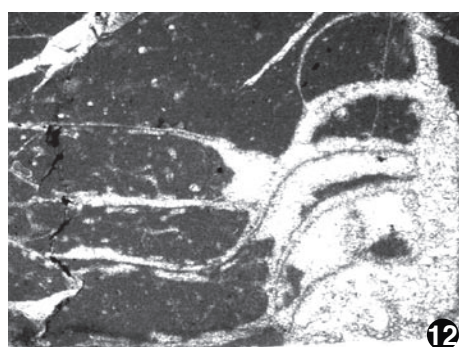
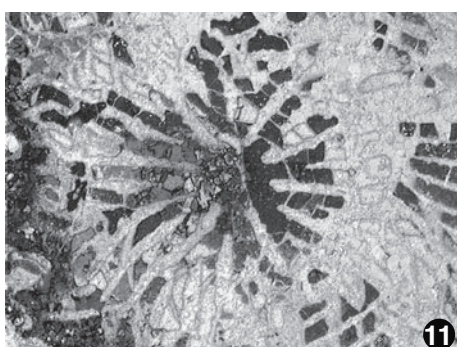
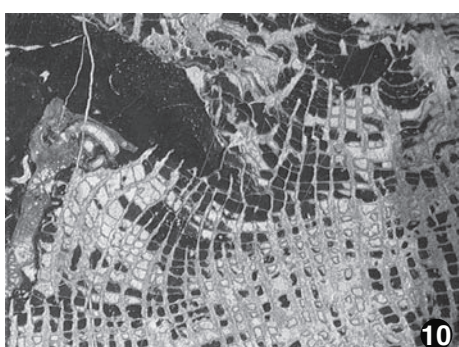
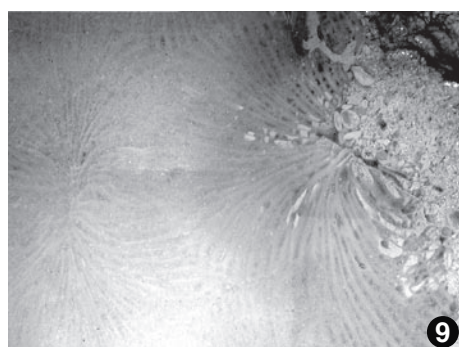
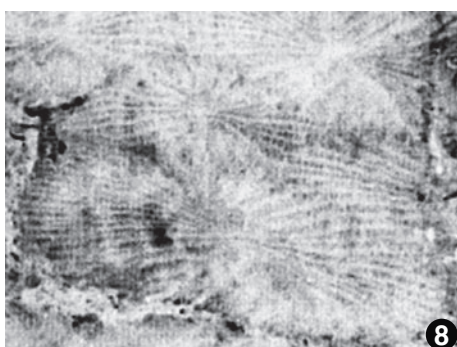
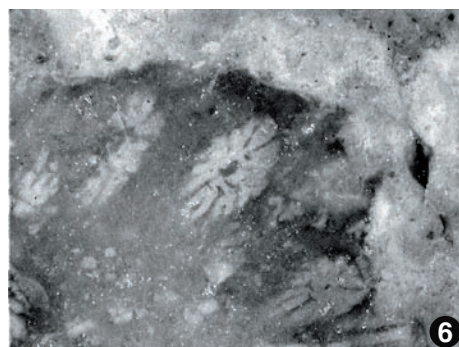
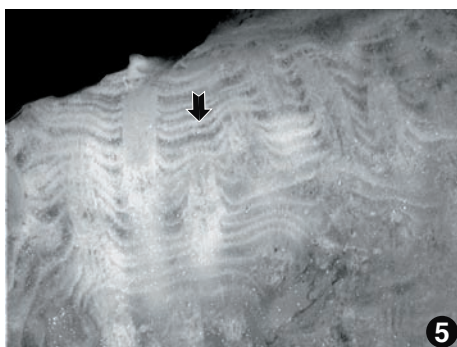
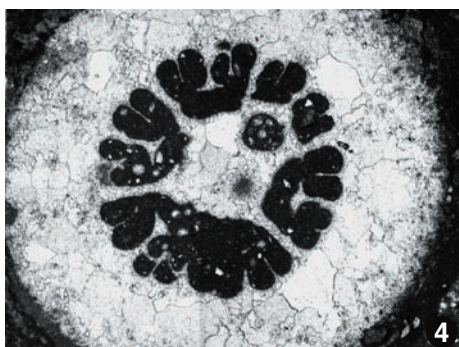
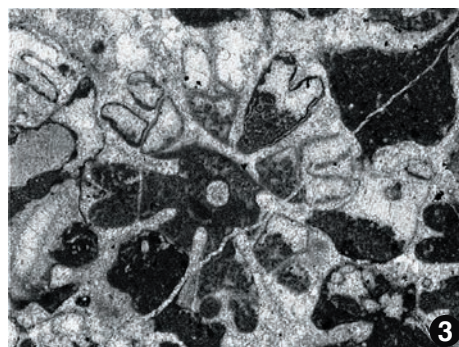
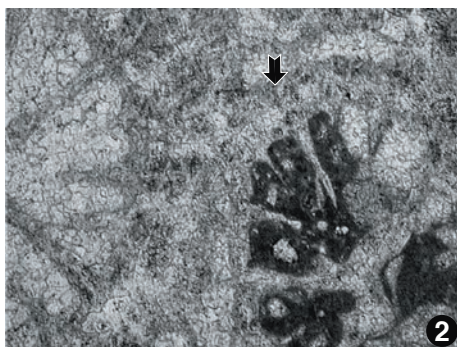
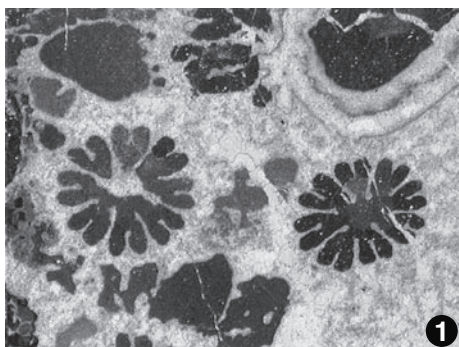


Plate 3: Corals

1. *Calamophylliopsis* sp., transversal section. - d: 1.3 cm. T3. Thin section.
2. *Calamophylliopsis* sp., longitudinal section. - d: 9.5 mm. HR38. Thin section.
3. Detail on transversal view of *Calamophylliopsis* sp., showing a “zigzag” shaped septum. - d: 2.4 mm. HR36. Thin section.
4. Possible *Dermosmilia*, transversal section. - d: 2.85 cm. HB18. Thin section.
5. *Aplosmilia* sp., transversal section. Note the lamellar peritheca, which can be closely related to the one of the Agathelidae BEAUVAIS. - d: 1.5 cm. HR115'. Thin section.
6. White zigzagging line representing the remaining microstructure of the supposed *Aplosmilia* sp. of Plate 3/5. - d: 2.4 mm. HR115'. Thin section.
7. Parathecal wall of a *Aplosmilia* sp., transversal section. - d: 5.7 mm. HR91. Thin section.
8. *Phytogyra magnifica*, transversal section. - d: 2.85 cm. HR X1. Etched slab.
9. *Microsolena* sp., transversal section. - d: 2.45 cm. HR4. Thin section.
10. *Microsolena* sp., longitudinal view, showing the alternating penulae. - d: 600 μ m. HR5. Thin section.
11. *Comoseris* aff. *minima*, transversal section. - d: 2.85 cm. CV73. Polished section.
12. *Comoseris* sp., longitudinal section. - d: 2.85 cm. CV15. Etched section.
13. Possible *Latomeandra* sp., transversal view. - d: 8.6 mm. Ra04. Thin section.
14. Possible *Dimorphastraea* sp., transversal section. - d: 1.56 cm. P177. Thin section.
15. *Fungiastraea* sp., longitudinal view, showing the alternating penulae and the compact septa. - d: 6.5 mm. HR192. Thin section.

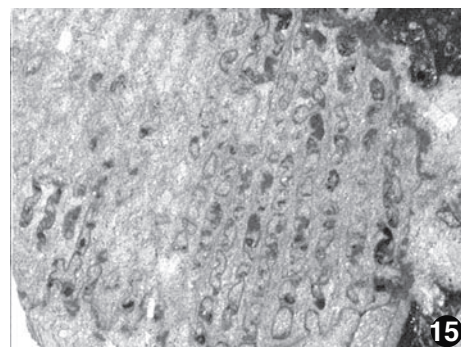
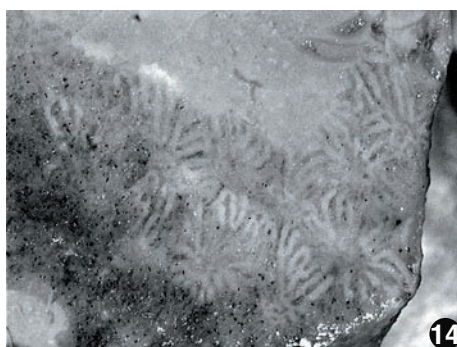
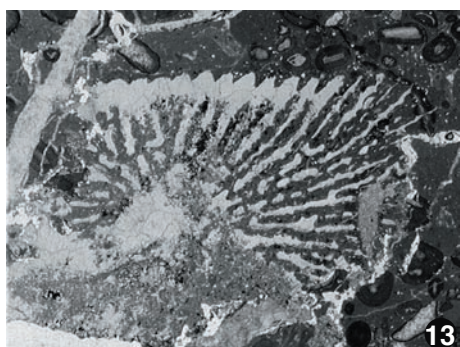
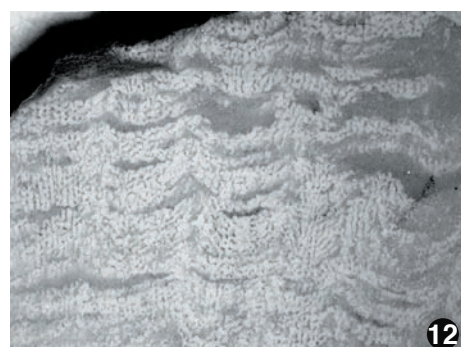
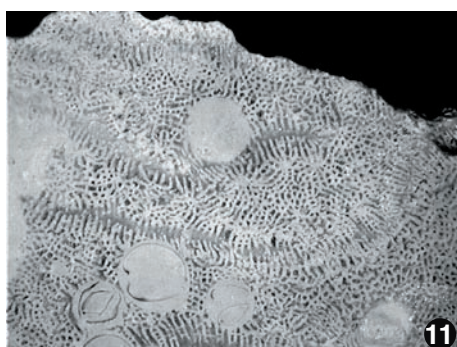
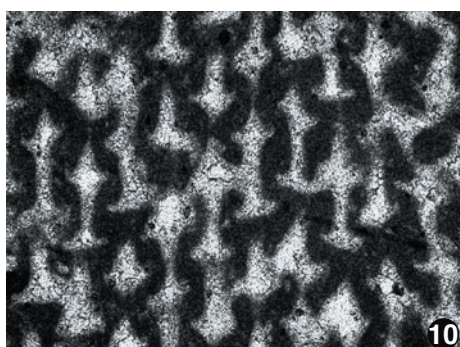
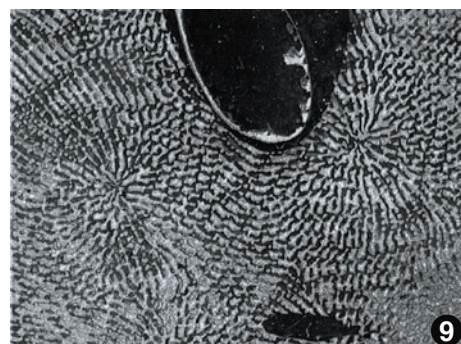
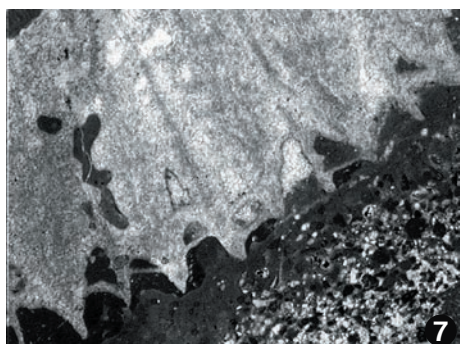
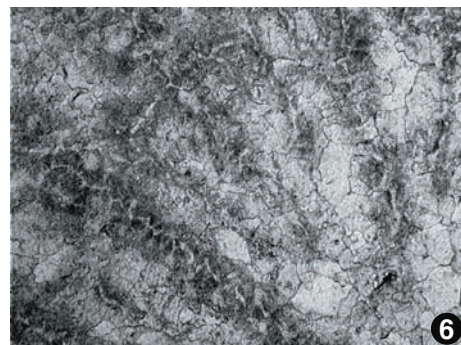
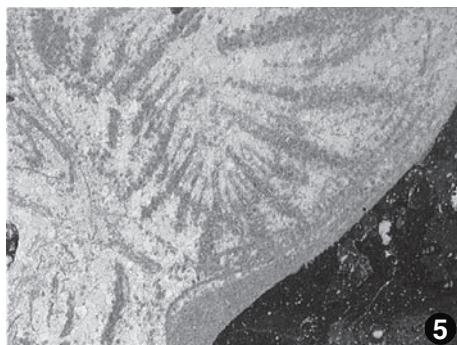
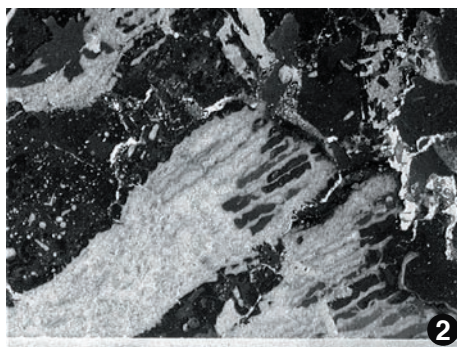


Plate 4: Corals & Microbolite

1. Supposed *Latiastrea*, transversal section. - d: 6.2 mm. H113. Thin section.
2. Possible *Thamnasteria* sp., transversal section. - d: 2.4 mm. HR36(2). Thin section.
3. “Barre adtrabeculaire” from a possible *Thamnasteria* sp. - d: 5.7 mm. HR125. Thin section.
4. Tabular endotheca from a possible *Thamnasteria* sp. - d: 7.3 mm. HR153. Thin section.
5. *Actinaraea* sp., transversal section. - d: 2.4 mm. HR95a. Thin section.
6. *Solenocoenia sexradiata*, transversal section. - d: 4 mm. HR98. Thin section.
7. *Solenocoenia sexradiata*, transversal section, showing the channel structure linking the corallites. - d: 4 mm. HR98. Thin section.
8. Macroscopical view of microbolite, showing stromatolitic fabric. HR101b. Polished slab.
9. Skeletal stromatolitic crust. Note the peloidal microstructure. - d: 2.4 mm. HR142. Thin section.
10. Well-contrasted thrombolitic encrustation. The clotted fabric is well visible with mesoclots and micritic matrix. - d: 13 cm. HR 21. Polished slab.
11. Poorly-contrasted thrombolitic encrustation. The difference between mesoclots and matrix is weakly visible. - d: 20 cm. T118. Polished slab.
12. Peloidal microfabric of the thrombolite. - d: 2.4 mm. T123. Thin section.
13. Idem. - d: 2.4 mm. T134. Thin section.
14. Pebble of micropeloidal crust in micritic matrix. - d: 2.4 mm. T116. Thin Section.

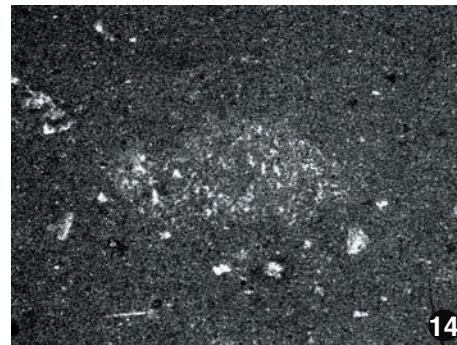
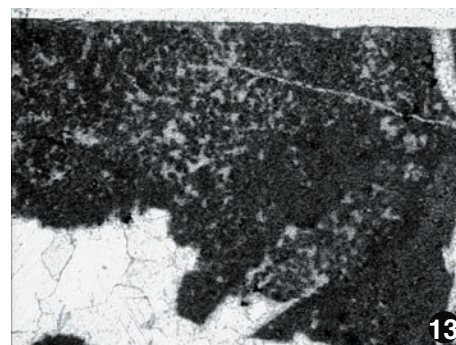
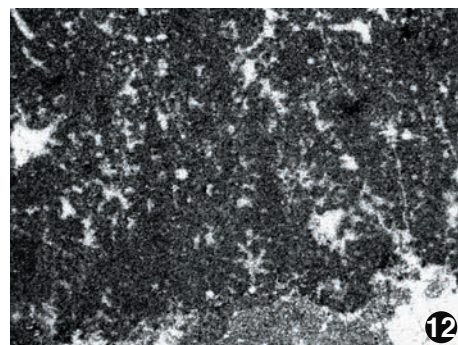
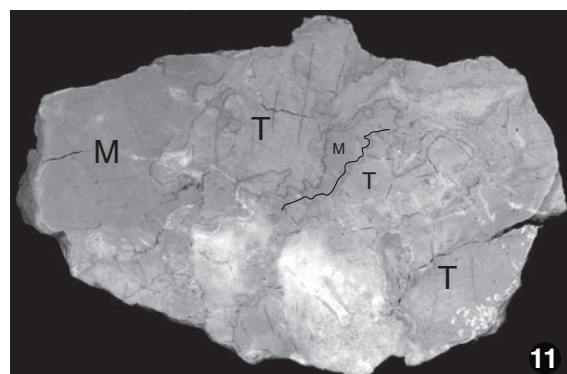
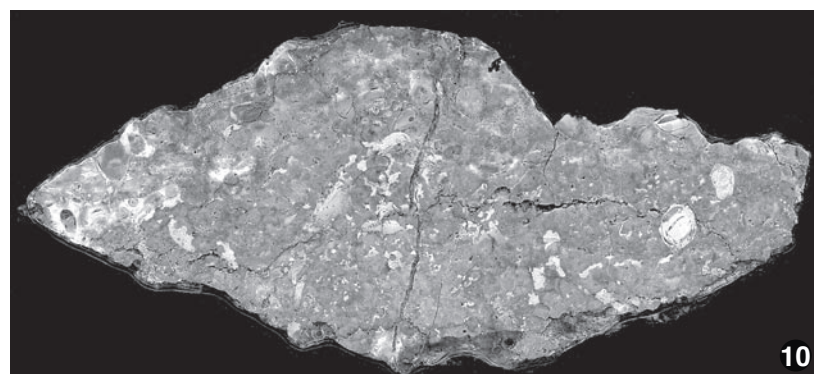
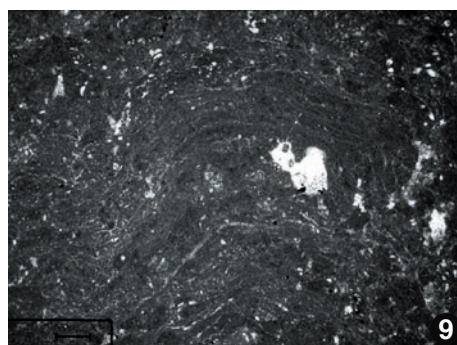
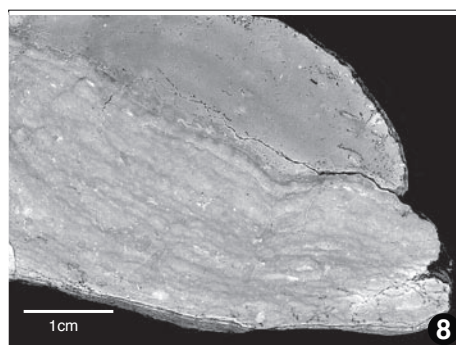
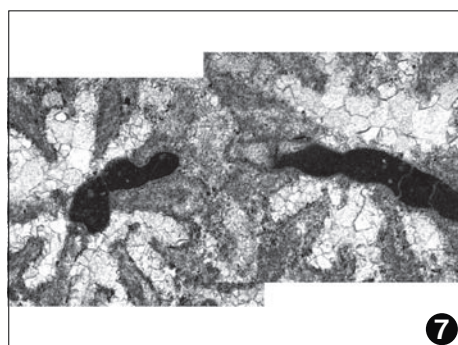
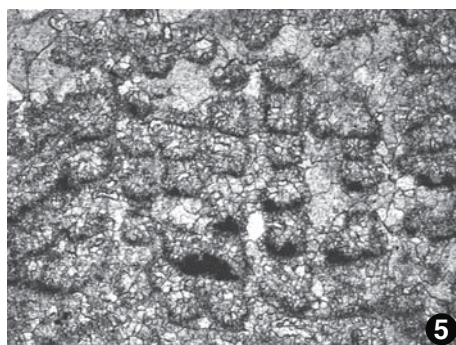
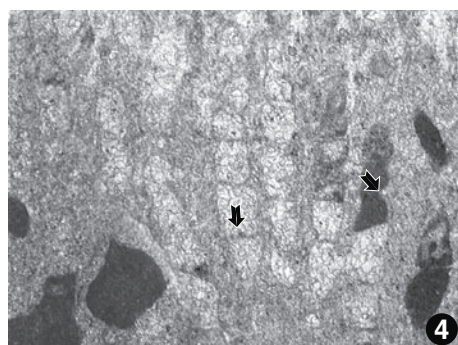
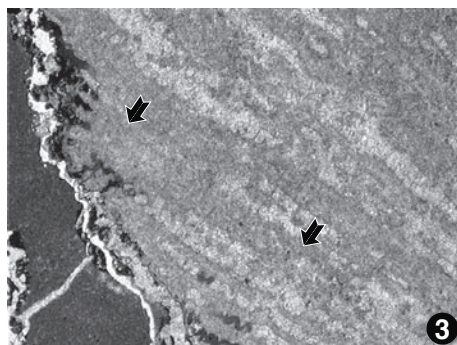
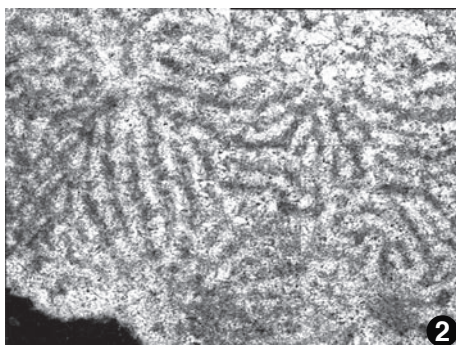
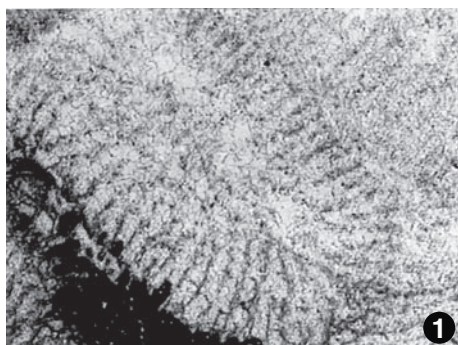


Plate 5: Microbolite and micro-encrusters

1. Progression from oo-biomicrite to microbolite. After the deactivation of a oolite bar, encrustation contributes to the stabilisation of the substrate, permitting coral growth. - h°: 3 cm. T83. Thin section.
2. Columnar cryptic microbial crust. This encrustation starts to grow between coral fragments. The remaining porosity is filled by bioclastic matrix. - d: 1.4 cm. HB11. Thin section.
- 3.. Fragment of columnar encrustation, composed of microbolite and *Placopsilina*. - d: 2.4 mm. HB15. Thin section.
4. Dendritic encrustation, starting from a coral surface. - d: 10 cm. CV156'. Polished slab.
5. Dendritic encrustation. - d: 7.5 cm. CV156''. Polished slab.
6. *Bacinella irregularis*. - d: 2.9 cm. T11. Thin section.
7. Idem with higher magnification. - d: 300 μ m. HR 141. Thin section.
8. Dense *Bacinella* between two phases of coral growth. - d: 600 μ m. HR 86''. Thin section.
9. Idem. d: 600 μ m. HR 66'. Thin section.

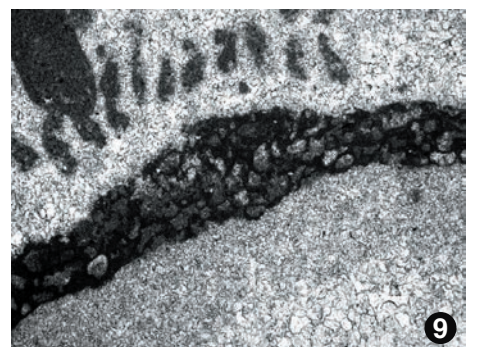
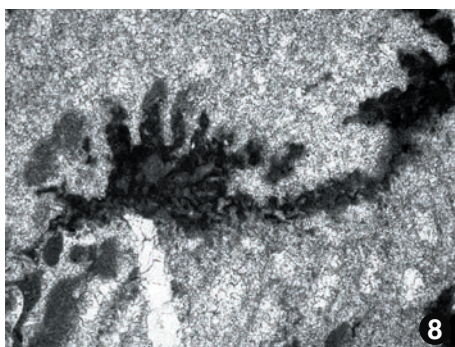
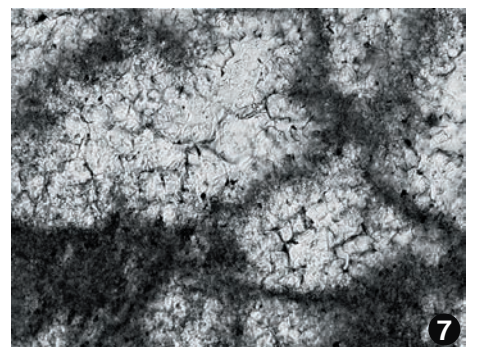
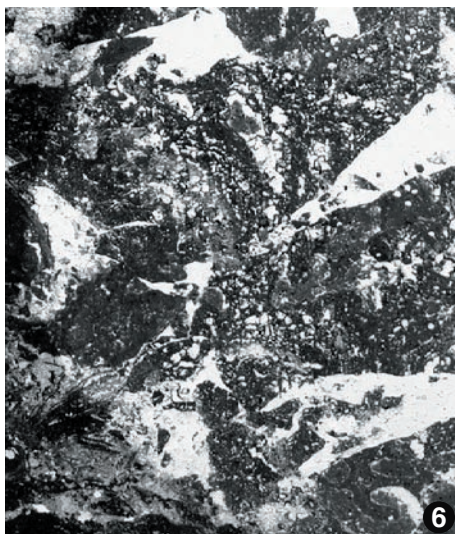
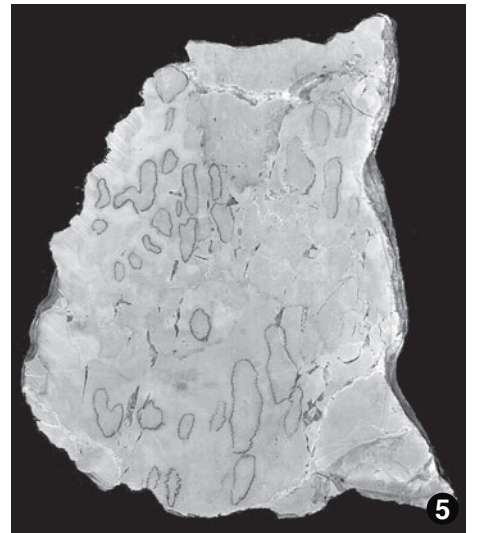
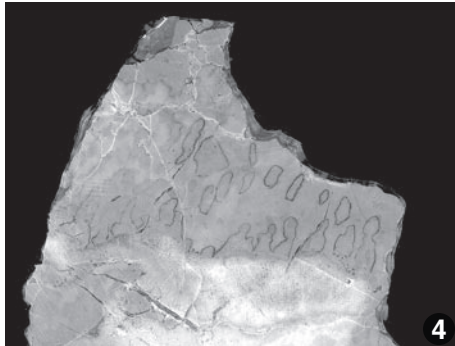
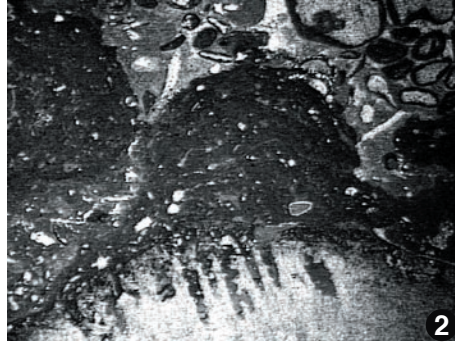
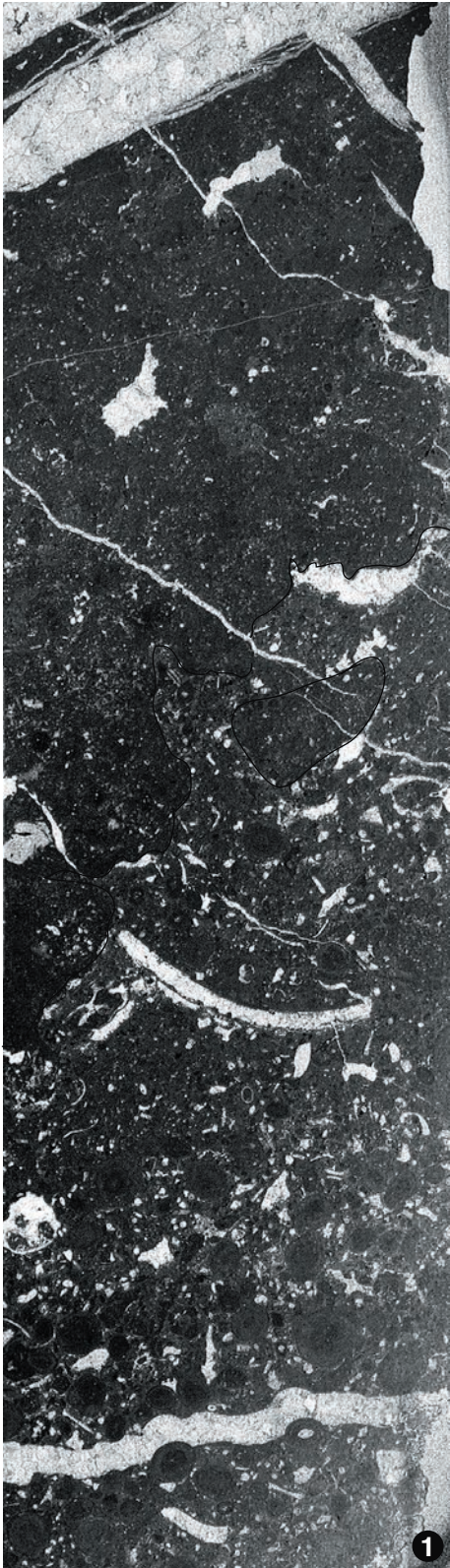


Plate 6: Micro-encrusters

1. *Koskinobullina socialis*. - d: 1.2 mm. P25. Thin section.
2. *Koskinobullina socialis*. - d: 2.4 mm. HR48. Thin section.
3. *Solenopora jurassica*. - d: 2 cm. HR203. Thin section.
4. *Solenopora cayeuxiformis*. - d: 7.5 mm. HR36(2). Thin section.
5. Thin recrystallised *Solenopora* sp. - d: 300 μ m. HR36(2). Thin section.
6. *Solenopora jurassica*. - d: 10 cm. HR178. Polished slab.
7. *Solenopora* associated with *Bacinella irregularis*. - d: 600 μ m. HR178. Thin section.
8. *Lithocodium aggregatum* encrusting *Cladophyllia*. - d: 7 mm. T69. Thin section.
9. *Lithocodium* associated with *Bacinella irregularis*. - d: 2.4 mm. HR113". Thin section.
10. *Troglotella incrustans* inside and perforating *Lithocodium*. - d: 2.4 mm. HR118. Thin section.
11. *Troglotella* perforating its substratum (coral) in its first stage of ontogenesis. - d: 60 μ m. HR16e. Thin section.
12. *Troglotella incrustans* in an aberrant shape, living inside a *Lithocodium*. - d: 2.4 mm. HR112a. Thin section.
13. Idem. - d: 2.4 mm. SJM3. Thin section.
14. Idem. - d: 600 μ m. HR41. Thin section.
15. Idem. - d: 2.4 mm. T164. Thin section.

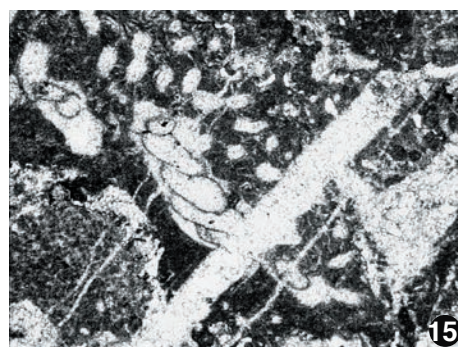
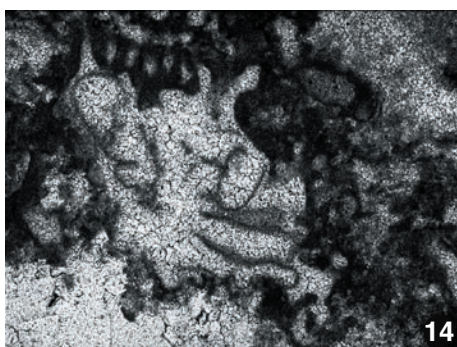
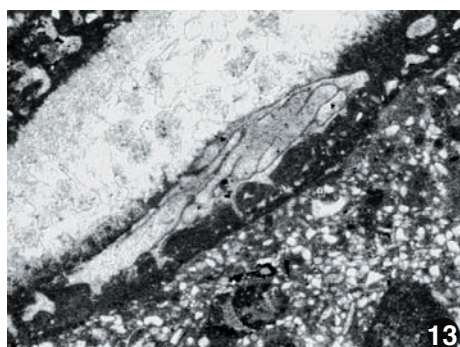
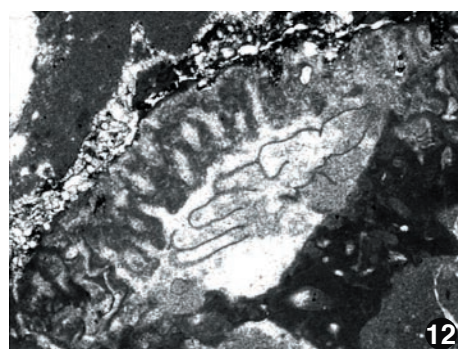
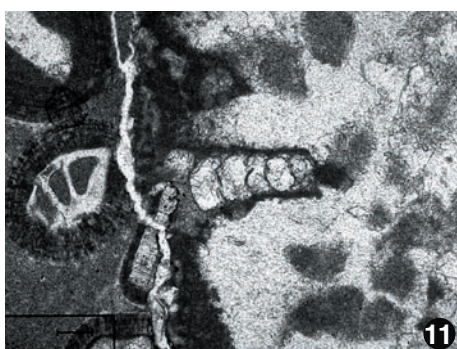
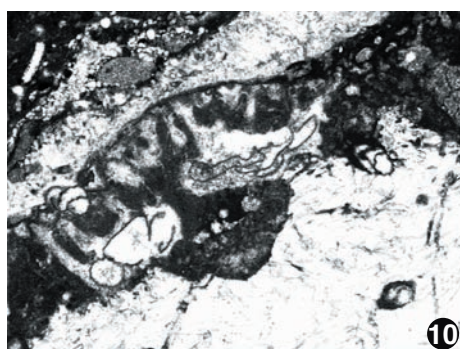
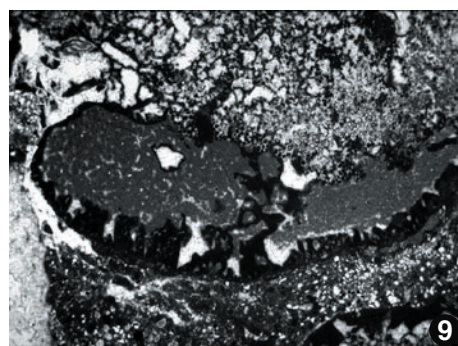
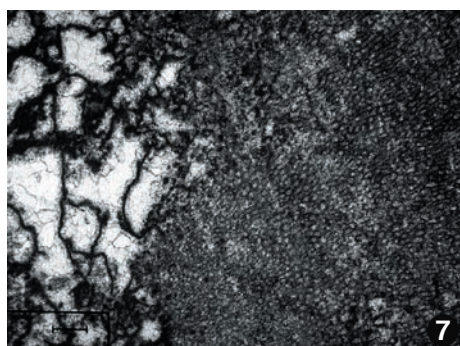
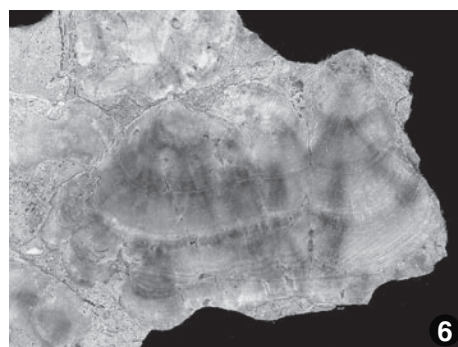
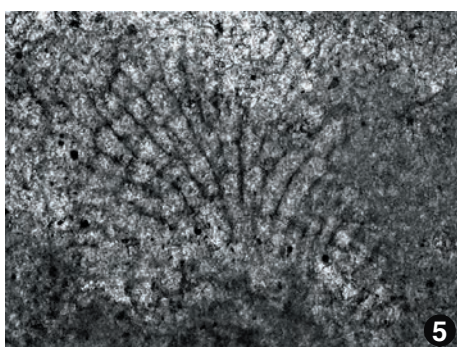
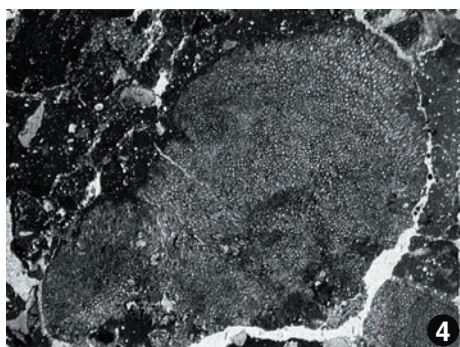
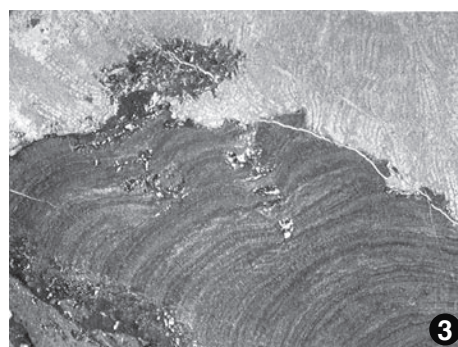
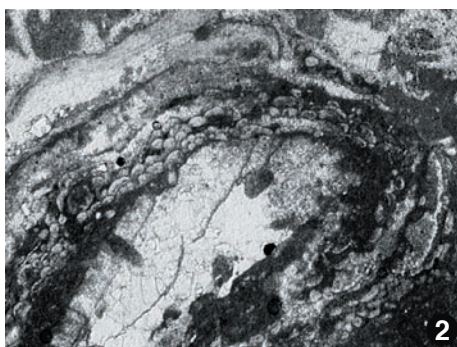
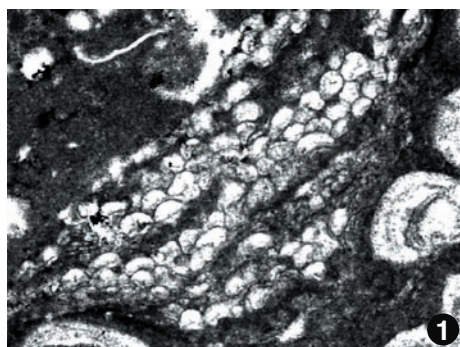


Plate 7: Micro-encrusters

1. *Tubiphytes* sp., longitudinal view. - d: 600 μ m. HR32. Thin section.
2. *Tubiphytes* sp. , showing a chimney morphology. - d: 2.4 mm. T47. Thin section.
3. Idem. - d: 1.2 mm. T58. Thin section.
4. *Tubiphytes* sp., growing in the crust, with the aperture just at the encrustation borderline. - d: 2.4 mm. Ra49. Thin section.
5. Many layers of *Placopsilina*, interlaced with microbolite coats. d: 5.4 mm. Ra49. Thin section.
6. *Placopsilina* agglutinating quartz grains and *Rhaxella* microscleres to build its test.
7. *Placopsilina* showing affinities with the Cretaceous form *Acruliammina*. - d: 2.4 mm. P57. Thin section.
8. Possible *Placopsilina*, showing finer wall structure. - d: 2.4 mm. P55. Thin section.
9. Idem. - d: 5 mm. P56. Thin section.
10. Nubeculariid foraminifer, longitudinal section. - d: 600 μ m. P65. Thin section.
11. *Bullopore tuberculata*, with its typical spines. d: 1.2 mm. P69. Thin section.
12. *Bullopore* sp., longitudinal section, showing its ball-shaped structure. d: 2.4 mm. T155. Thin section.
13. *Bullopore* sp., having grown in a dead coral. d: 1.2 mm. HR77. Thin section.
14. *Bullopore* sp. colonising the porosity of a grainstone (stabilised shoal). - d: 2.4 mm. T5. Thin section.
15. Bryozoan from the *Berenicea*-group. d: 2.8 mm. Ra 29a. Thin section.

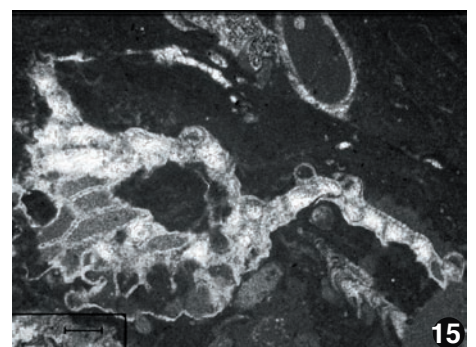
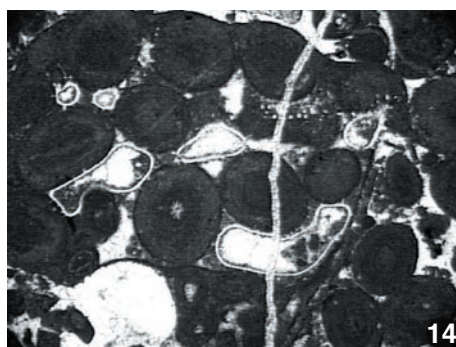
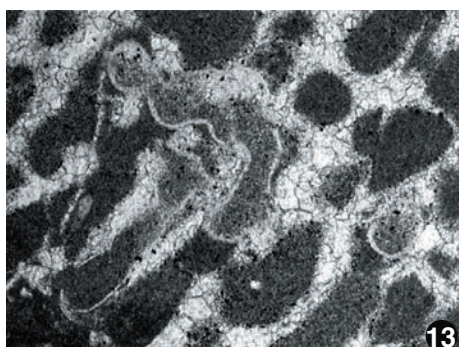
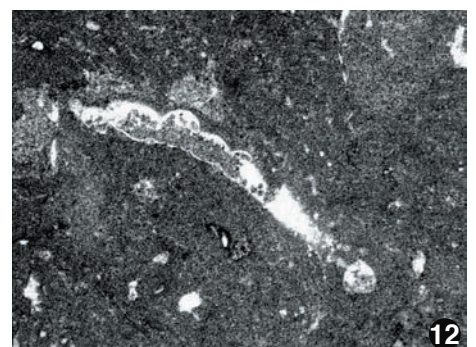
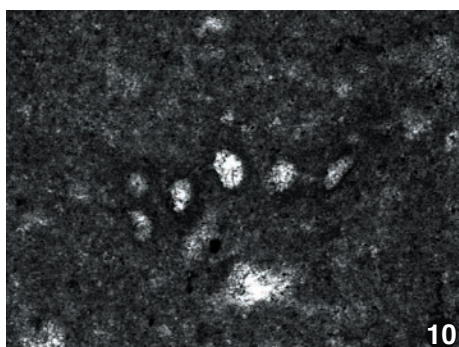
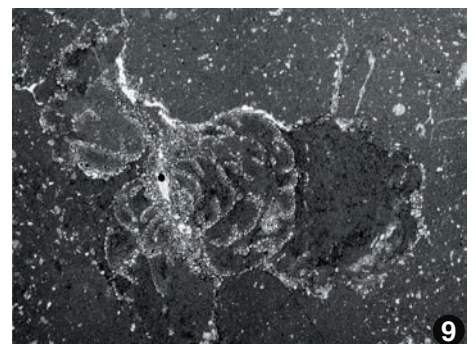
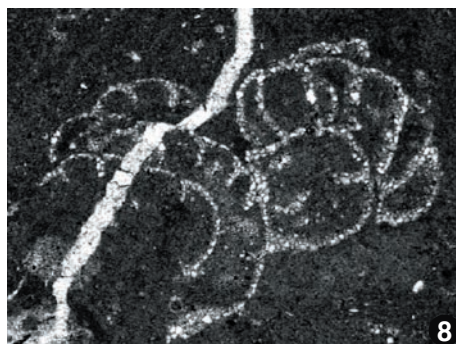
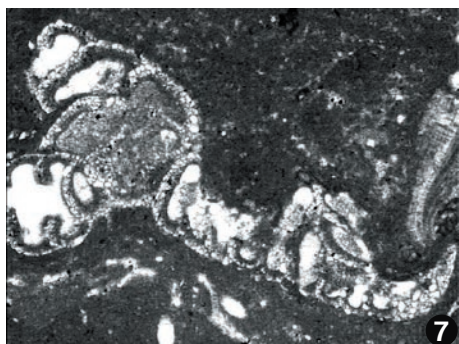
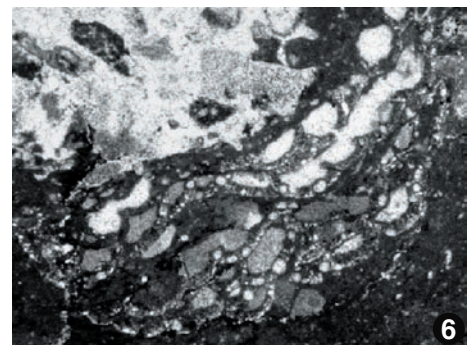
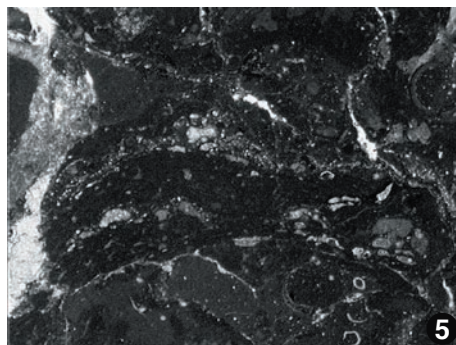
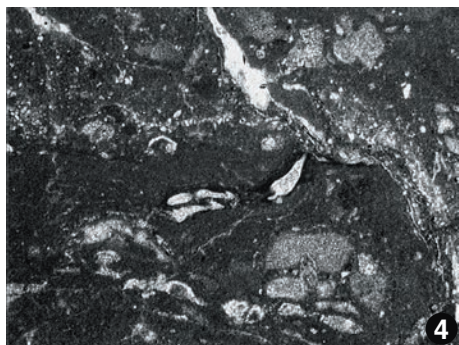
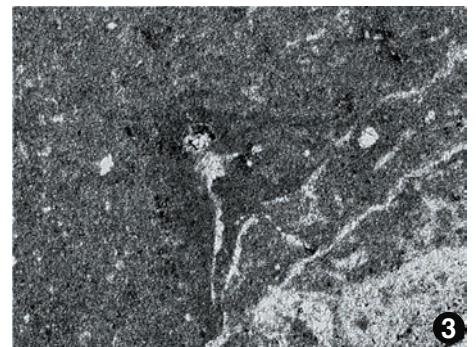
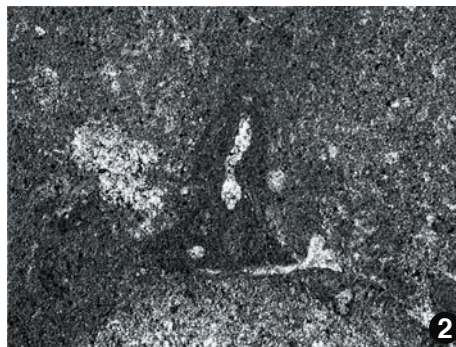
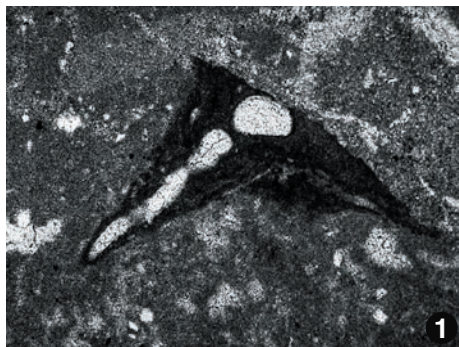


Plate 8: Micro-encrusters

1. Bryozoan from the *Berenicea*-group. - d: 7.2 mm. P62. Thin section.
2. Serpulid worms. - d: 4.2 mm. Ra9. Thin section.
3. Intertidal serpulid worm reef from Florida Bay. Outcrop.
4. *Terebella lapilloides*. - d: 2.3 mm HR13. Thin section.
5. *Terebella* sp. agglutinating *Rhaxella* microscleres. - d: 1.2 mm. HR99b. Thin section.
6. *Terebella* sp. agglutinating ooid particles. - d: 2.4 mm. T56. Thin section.
7. Very large and coarse *Terebella* sp. on coral surface. - d: 2 cm. HR226. Thin section.
8. *Terebella* sp. inside bivalve perforation (between the wall cavity and the shell). - d: 1.2 cm. Ra16d. Thin section.
9. *Terebella* sp. inside bivalve perforation. - d: 5.5 mm. T56. Thin section.
10. Pharetronid calcareous sponge. - d: 1.4 cm. HR74. Thin section.
11. Dense structure type of pharetronid sponge. - d: 1 cm. HR78. Thin section.
12. Light structure type of pharetronid sponge. - d: 1 cm. HR240. Thin section.
13. Sphinctozoan sponge. - d: 4.6 mm. HR45. Thin section.

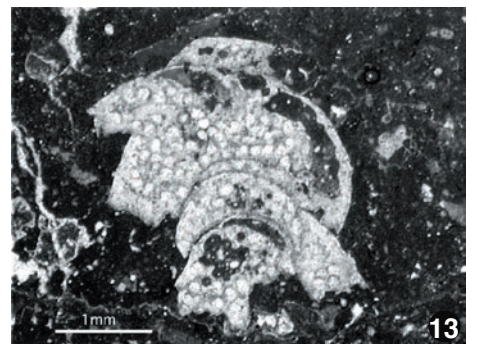
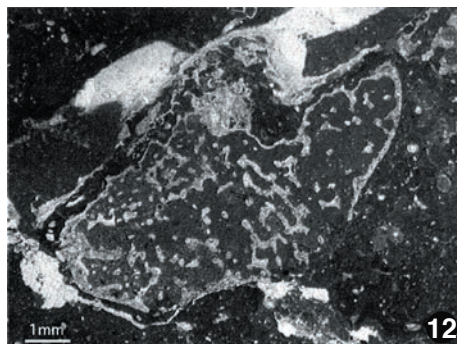
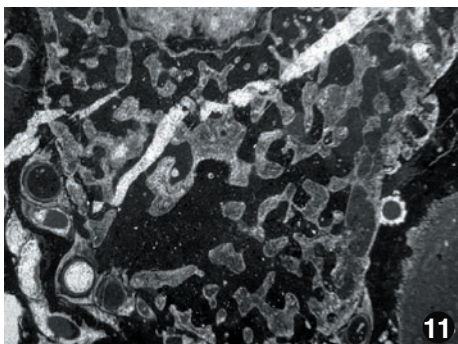
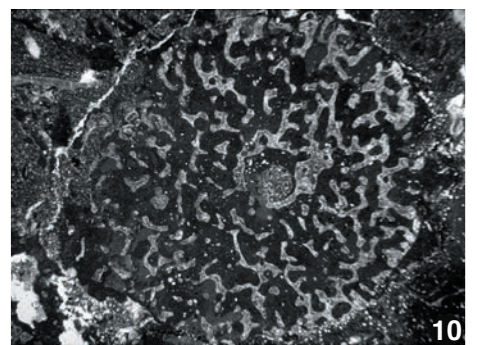
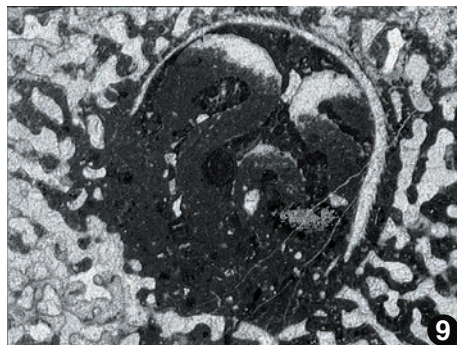
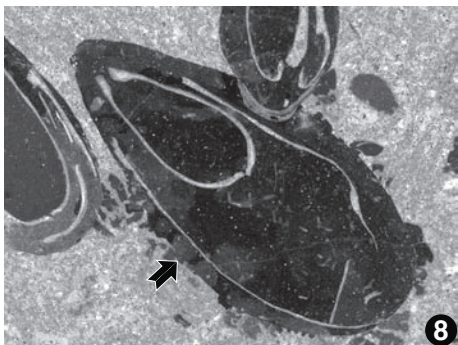
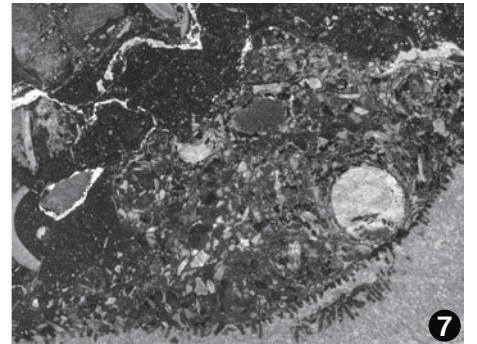
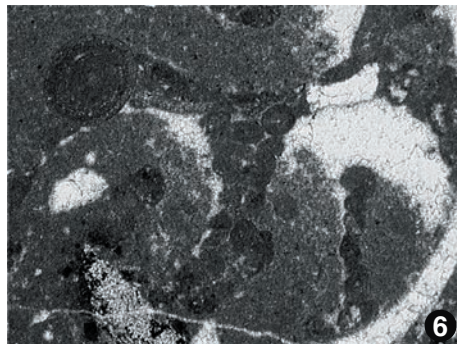
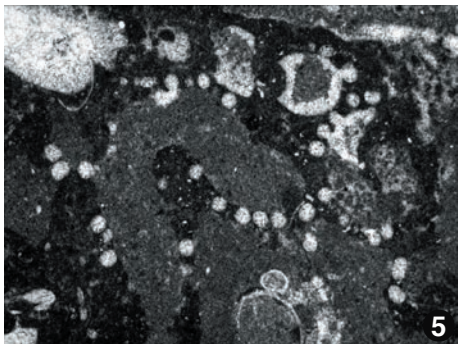
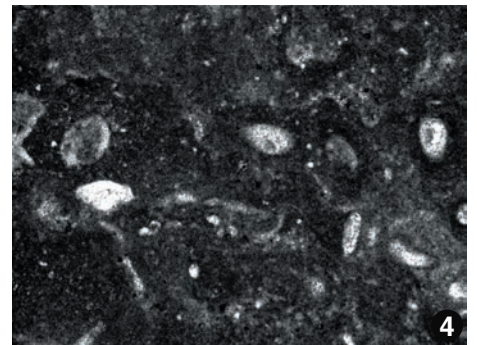
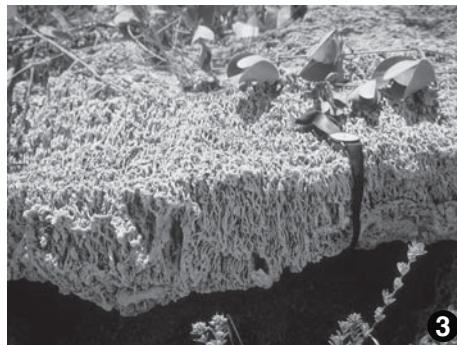
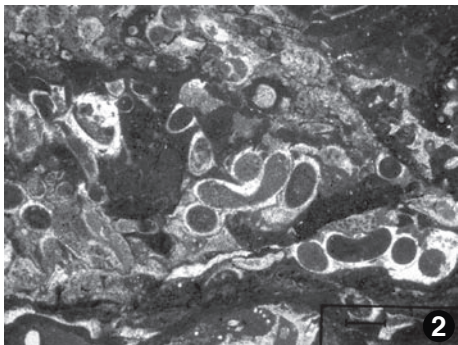
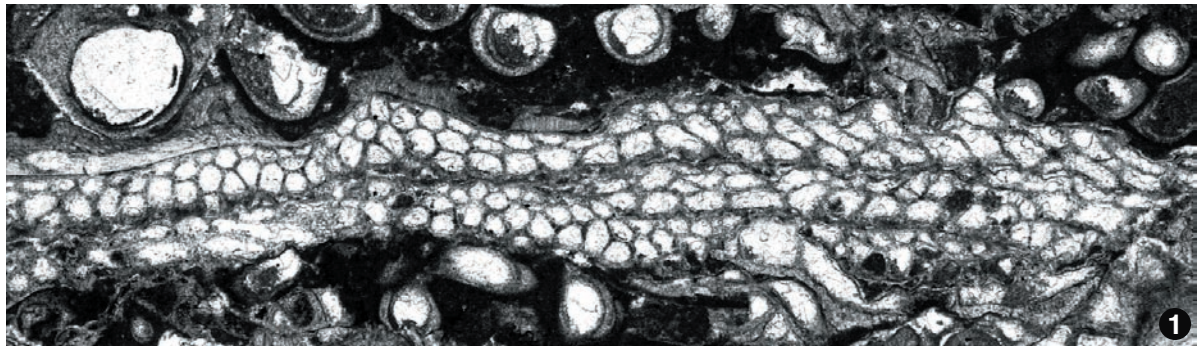
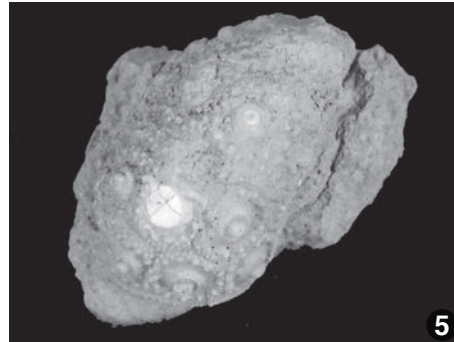
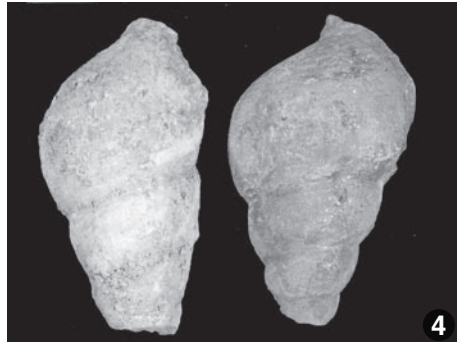
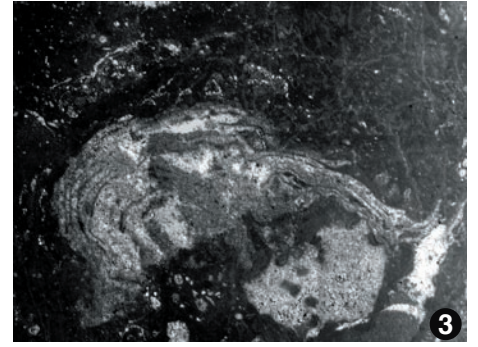
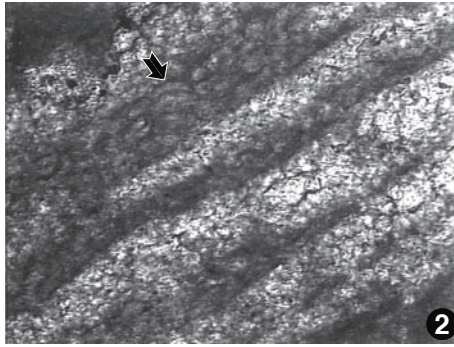
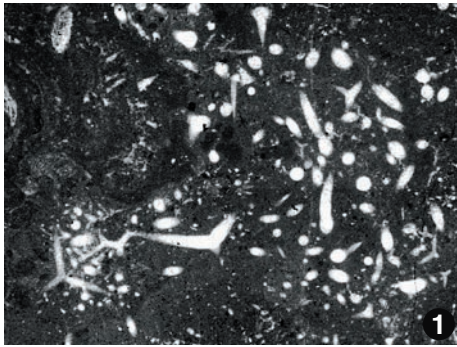


Plate 9: Micro-encrusters, macrofauna, bioerosion

1. Siliceous Demosponge in peloidal thrombolite. - d: 4.8 mm. P62. Thin section.
2. Microproblematicum 3, resembling to the “Krustenproblematikum” of SCHMID (1996). - d: 300 μ m. HR 138”. Thin section.
3. Problematic recrystallized micro-encruster (Microproblematicum 4) (affinity with the Palaeozoic encrusting alga *Archeolithoporella* ENDO). - d: 6 mm. HR158. Thin section.
4. *Bourguetia striata*. - d: 13 cm. Rainfo, first marly level before the Framestone 1.
5. Possible *Hemicidaris*. - d: 4 cm. Rainfo, first marly level before the Framestone 1.
6. Fragments of Millericrinids. - d: 6.7 cm. Rainfo marly-limestone level before Framestone 1.
7. Bioerosion by lithophag bivalve, interpreted as a perpendicular cross-section of a lithophag following coral growth. - d: 9 mm. Ra31”. Thin section.
8. Lithophag which calcified the tube of the siphon pass (see also Fig. 6.2). - d: 2.85 cm. CV77. Polished slab.
9. Many large *Gastrochaenolites*. They perforate the surface of a small *Pseudocoenia* colony. There is no trace of coral adaptation around the perforations, indicating that the coral was dead. The *Gastrochaenolites* also cut the beginning of the microbolite in the right part of the picture.- d: original size. HR121. Polished slab.



Bioerosion

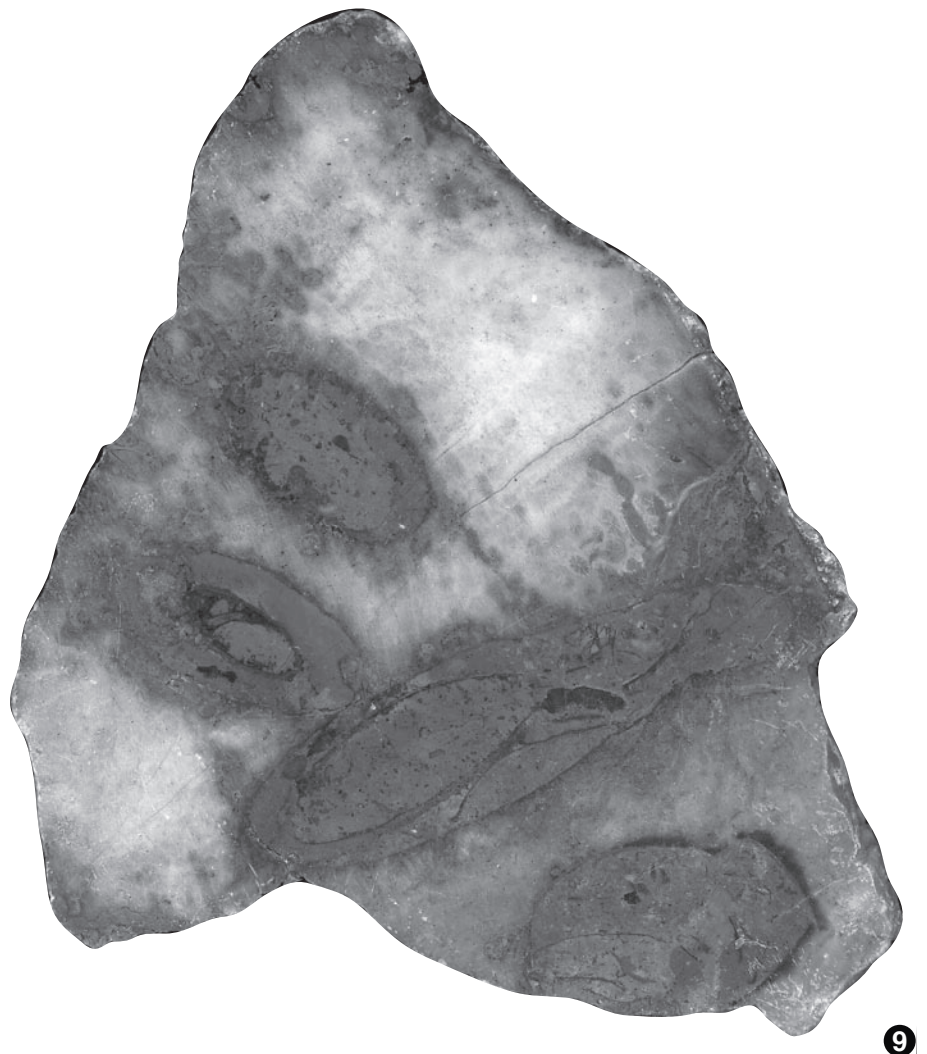
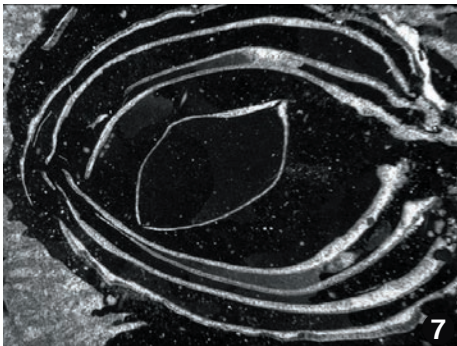


Plate 10: Bioerosion and macroscopic samples

1. Perforations by lithophag bivalves in thrombolite. - d: 1.56 mm. CV78. Polished slab.
2. Perforation of micropeloidal thrombolite, showing the geopetal infill. - d: 2.4 mm. P45. Thin section.
3. *Entobia* (sponge perforation). - d: 1.2 cm. HB17. Polished slab.
4. Perforating siliceous sponge *Aka*, note the boomerang-shaped spicules. - d: 5.7 mm. P51. Thin section.
5. Para- or cryptoendolithic agglutinated foraminifera in a recrystallized coral. - d: 2.4 mm. HR206. Thin section.
6. *Calamophylliopsis* colony not in-situ, encrusted by microbolite. HR38. Polished slab.
7. Interlaced microbolite and coral structure ("sandwich"). HR26. Polished slab.
8. Serpulid worm growth in coral cavity. Serpulids are coated by columnar microbolite. Polished slab.
9. Black core, possibly representing reduced conditions through high MO content and rapid burial. HR33. Etched slab.

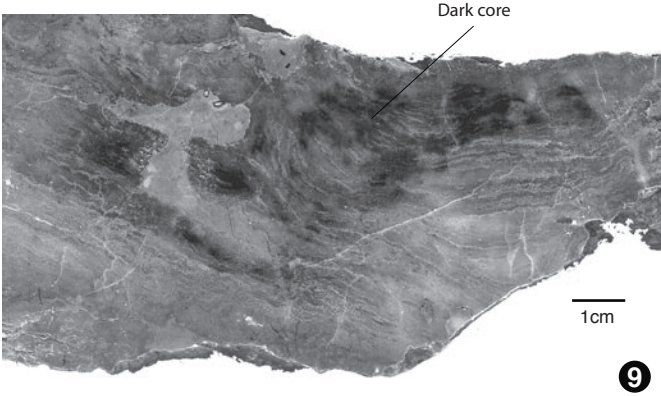
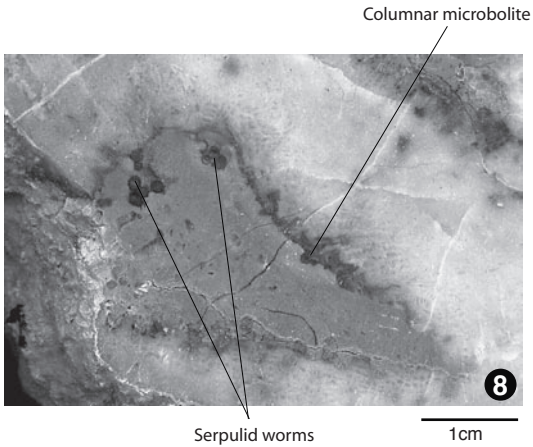
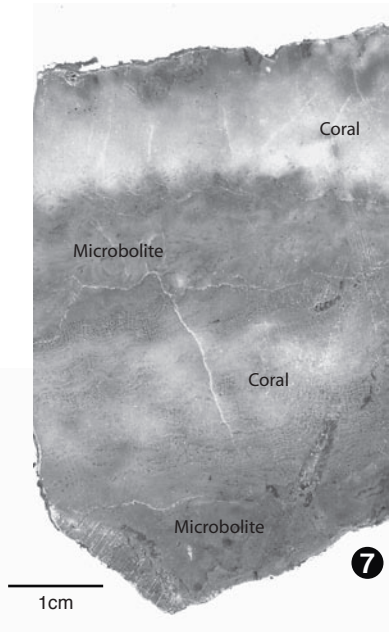
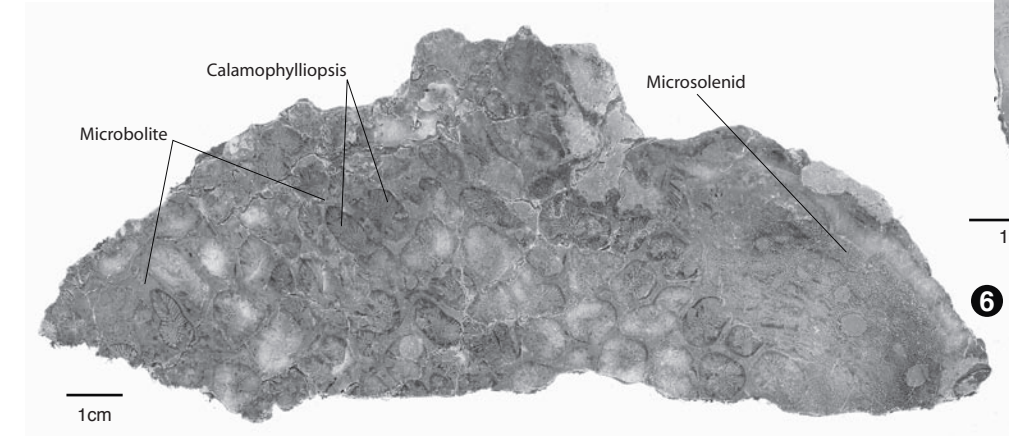
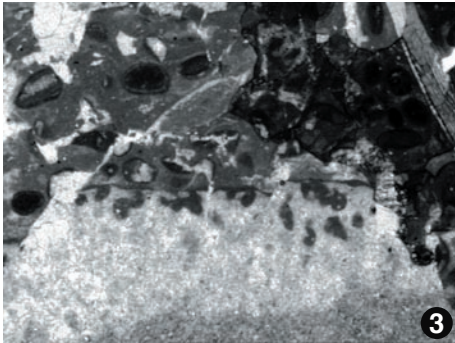
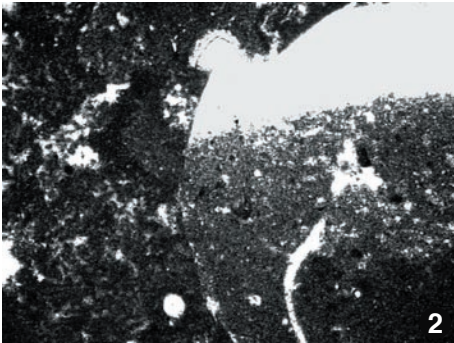
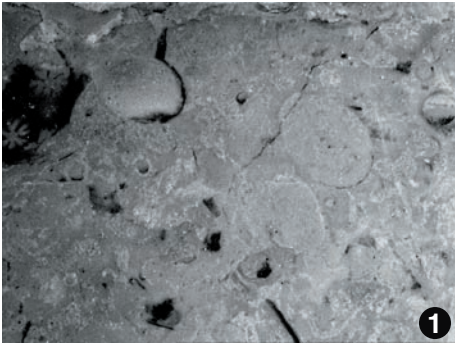


Plate 11: Macroscopic samples

1. Coral rubble. HR91. Polished slab.
2. Complex coral-microbolite sequence. A microsolenid coral is abraded and bioeroded, before a weakly stromatolitic crust cover it. The crust stops its growth and oysters develop on the hardground surface. The crust is then reworked in the matrix. HR101b. Polished slab.
3. Coral exposed to matrix sedimentation. The remaining porosity are filled by muddy sediment. Microbolite has just time to develop light columnar shapes. HR112'. Polished slab.
4. Overgrowth of an encrusting microsolenid coral on other coral clasts. HR138. Polished slab.
5. Microsolenid coral encrusting bioeroded coral clast. HR143. Etched slab.
6. Microbolite growth directly on matrix sediment. HR169. Etched slab.

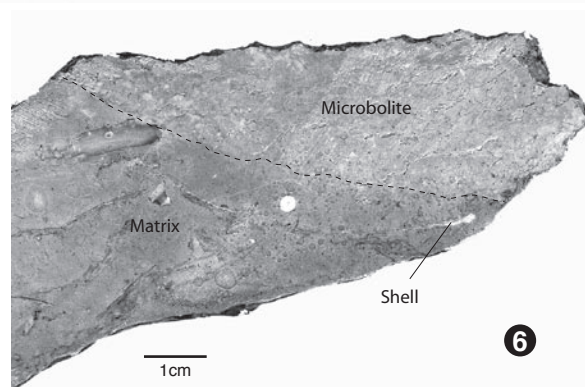
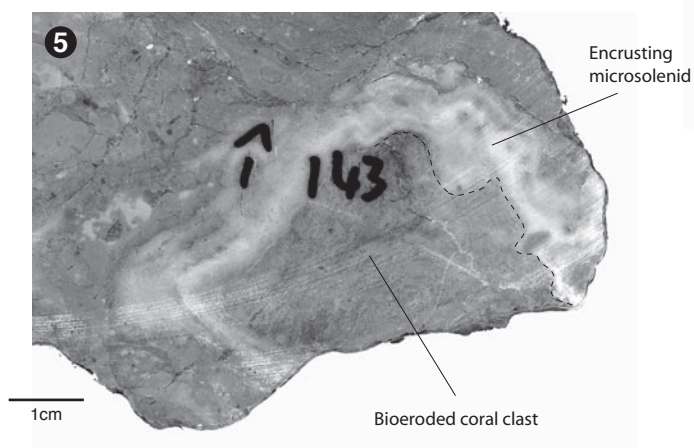
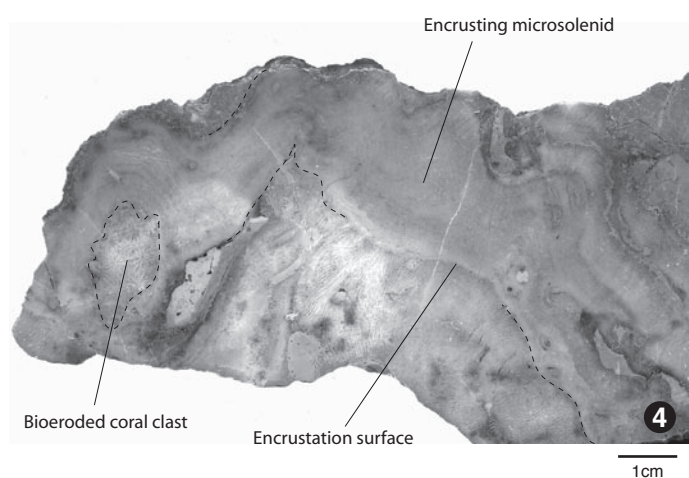
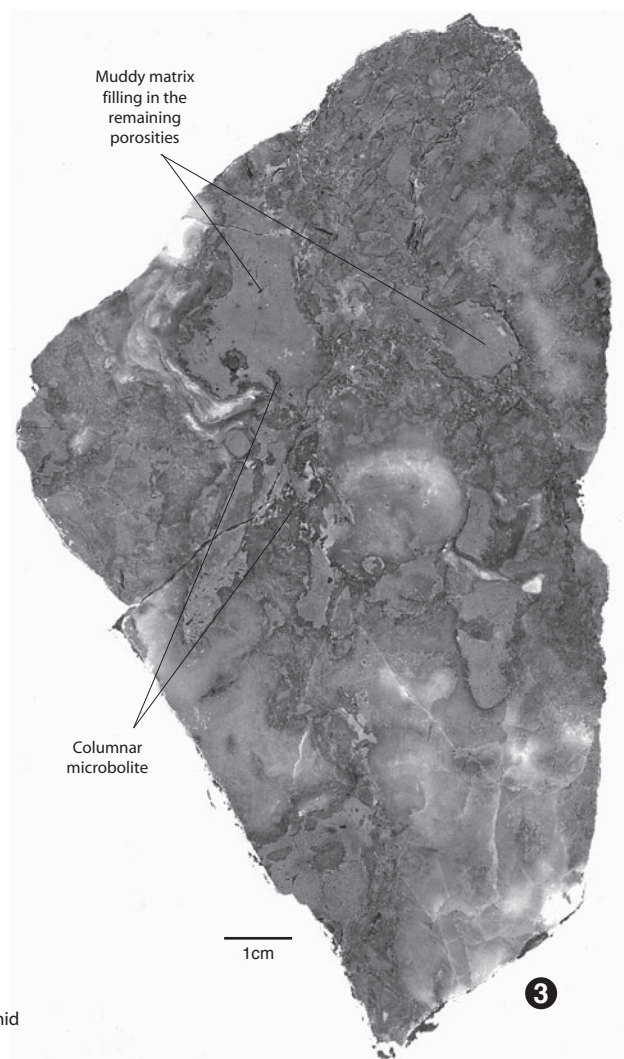
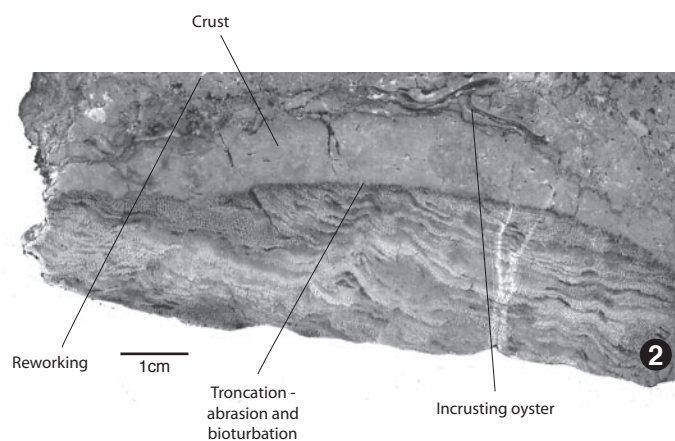
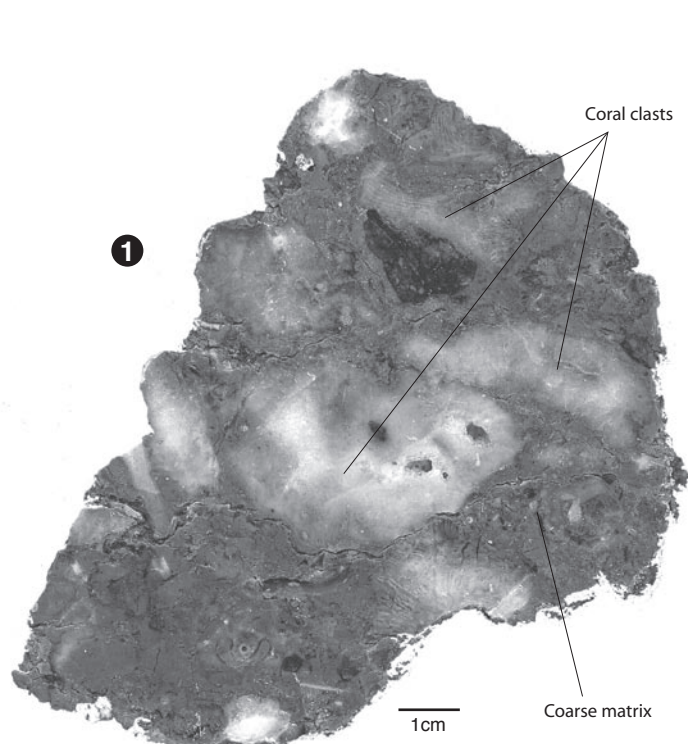


Plate 12: Some agglutinated foraminifera

1. Flat *Allocoenia*, encrusting bioperforated and encrusted *Clausastraea* clast. d: actual size. P72. Polished slab.
2. *Amobaculites* sp., longitudinal section - d: 2.4 mm. SJM02. Thin section.
3. *Amobaculites* sp., oblique section - d: 2.4 mm. SJM02. Thin section.
4. *Amobaculites* sp., oblique section - d: 2.4 mm. T9. Thin section.
5. Possible *Amobaculites* sp. agglutinating ooids. d: 2.4 mm. T164. Thin section.
6. Large agglutinated (?) foraminifer (affinity with *Alveosepta*) incorporating ooids, thus contributing to the stabilisation of the sediment. d: 1.2 cm. T5''. Thin section.
7. Idem, higher magnification. d: 7 mm. T5''. Thin section.

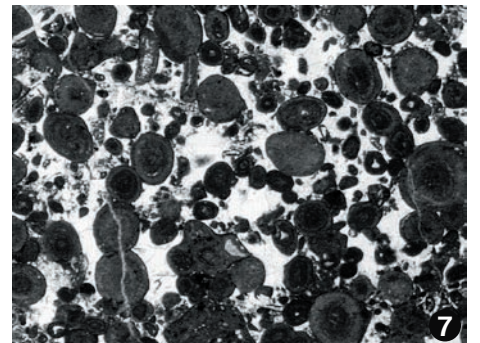
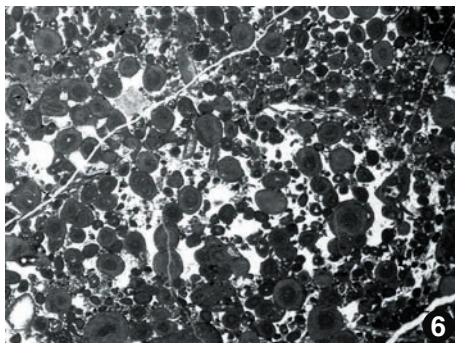
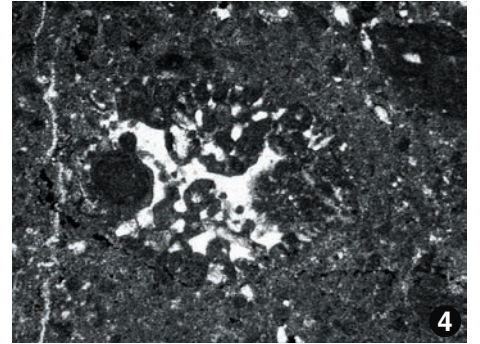
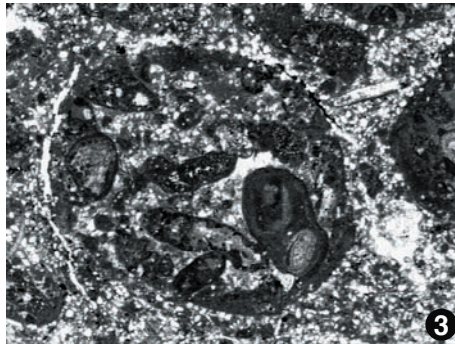
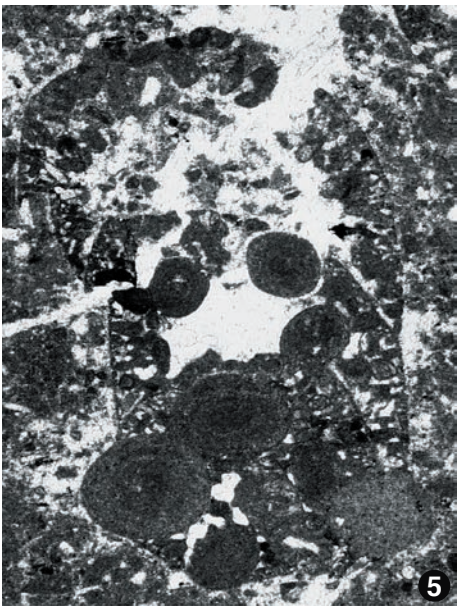
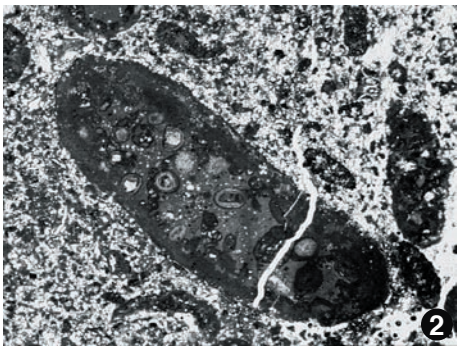
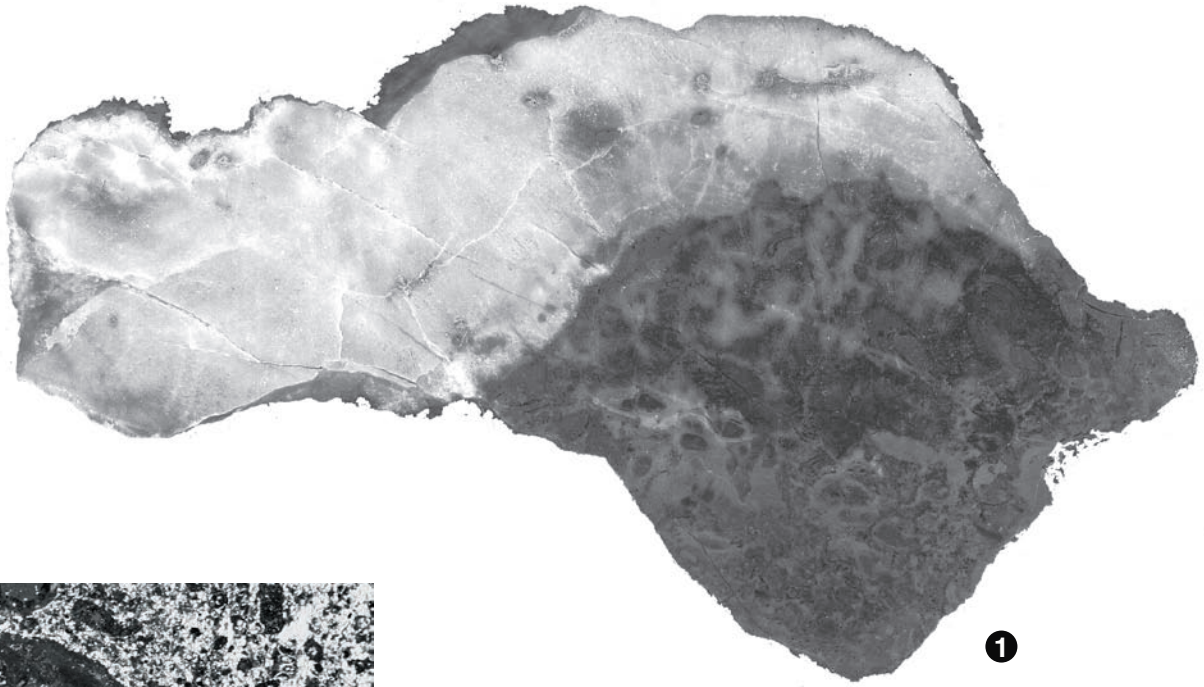
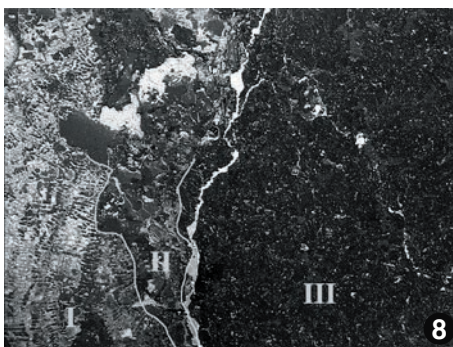
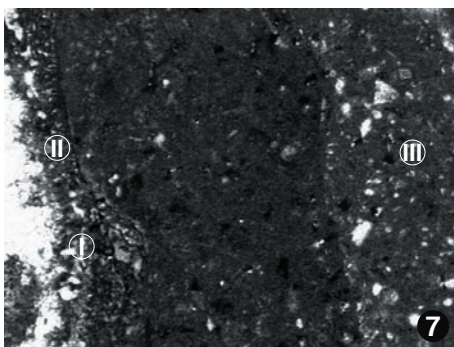
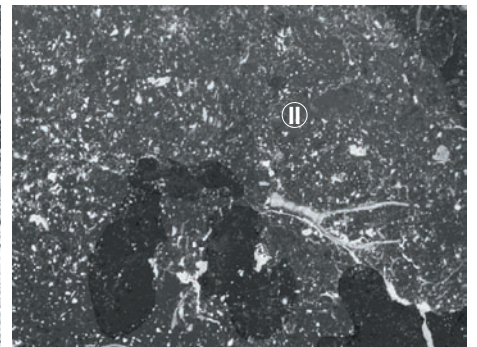
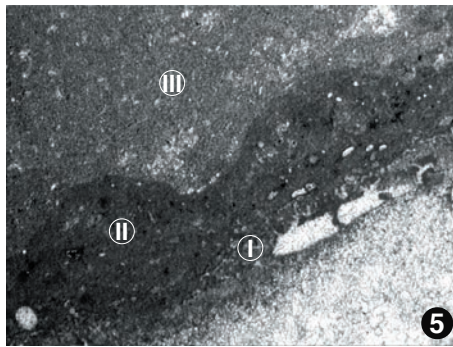
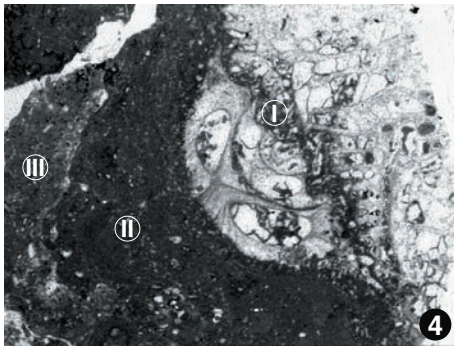
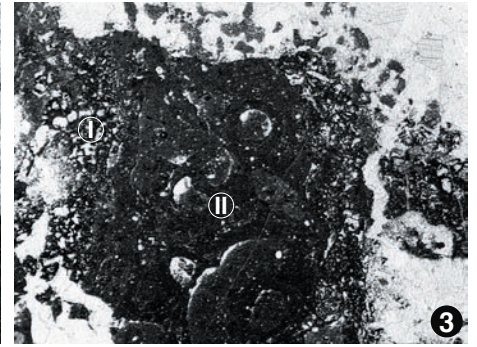
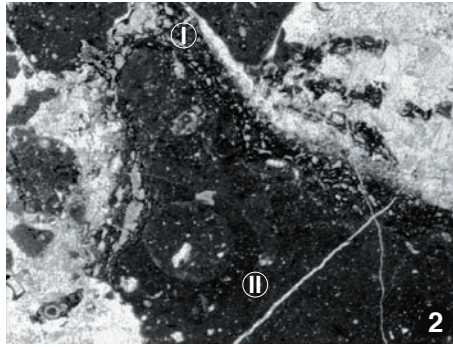
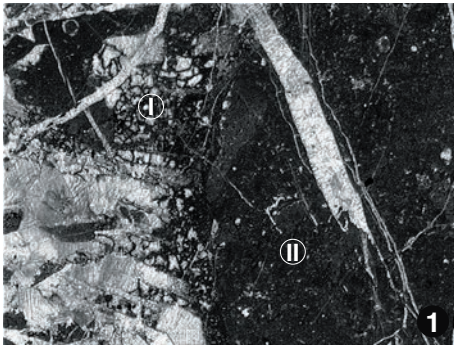


Plate 13: Zones in microbolite

1. Encrustation displaying two layers. The first one directly encrusts the coral substrate and is composed of *Bacinella* (I), the second one fills the remaining porosity and consists of *Terebella* -*Tubiphytes* association and peloidal thrombolite (II). - d: 8.2 mm. T82. Thin section.
2. The two same layers, but the first one is composed of *Bacinella* and *Lithocodium* (I), the second one fills the remaining porosity and consists of *Terebella* and peloidal thrombolite (II). - d: 8.2 mm. T82. Thin section.. - d: 1.7 cm. T24. Thin section.
3. Idem. - d: 1.7 cm. T19. Thin section.
4. Succession in the first layer. *Bacinella* -*Lithocodium* association encrusts the substrate first (I). Columnar encrustation coats it (II) and the remaining porosity is filled by matrix (III). - d: 1.7 cm. T28. Thin section.
5. Idem. The first layer is mainly composed by *Lithocodium*. Note the nubeculariid foraminifera into the columnar encrustation. - d: 2.4 mm. HR66'. Thin section.
6. Idem. But without marked columnar shape. - d: 2.9 cm. T10. Thin section.
7. Idem. - d: 2.4 mm. T12. Thin section
8. Encrustation with two layers: coral (I), a first encrustation (II) with high micro-encruster diversity (*Placopsilina*, *Serpula*, *Berenicea*) but without *Lithocodium* and *Bacinella*, and a second layer (III) composed of peloidal thrombolite with some *Tubiphytes*. - d: 1.9 cm. HR102'. Thin section.

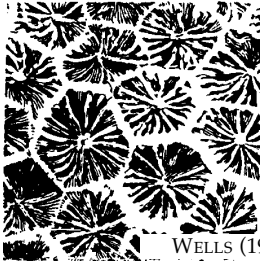


ANNEXE

**QUELQUES INDICATIONS SUR LES CRITÈRES
UTILISÉS DANS LA DIAGNOSE
DES MADRÉPORAIRES JURASSIQUES**

Actinastreaeidae

ARCHAEOCAENIINA

Génotype *Astrocoenia goldfussi*

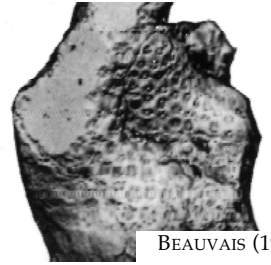
WELLS (1956)

Actinastrea

WELLS (1956): Cérioïde; rameux, massif ou encroûtant; bourg. extratentaculaire, columelle bien dével., styliforme.

ALLOITEAU (1957): Coloniaux massifs ou dendroïdes - subcérioïdes - Muraille septothéquale synaptculaire et lacunaire (trou) - Endothèque très peu développée, quelques dissépiments - Septes compacts avec symétrie variable (4,5,6,8,10,12) souvent bilatérale, bord sup. grains arondis (pas de dent), présence de Granules spiniformes sur les faces septales, qui ne forment jamais de synaptcules - Columelle styliforme, septes rejoignant la collumelle dans la plupart des cas - Bourgeonnement intercalicinal, rarement intra formant des calices doubles.

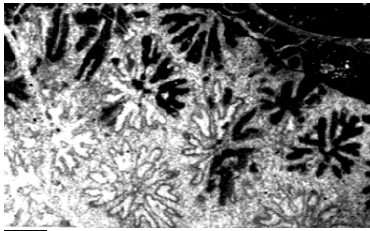
RONIEWICZ (1976): Polygonaux - Muraille septothéquale - Pas de pali - columelle styliforme - septes non confluent (différence avec *Stephanastraea*) - Anastomosés



BEAUVAIS (1976)

Actinastreaeidae

ARCHAEOCAENIINA

Génotype *trochiformis*

1mm

HR74

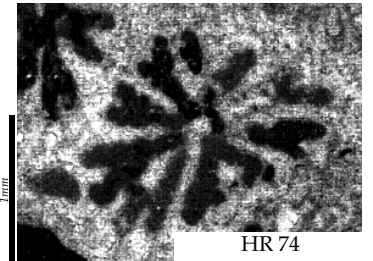
Allocoenia

WELLS (1956): Genre non reconnaissable

ALLOITEAU (1957): le place en synonymie de *Stephanocoenia* car il possède des palis qui ne sont visibles ni chez *Astrocoenia*, ni chez *Actinastrea*.

BEAUVAIS (1964): Muraille septothéquale épaisse, compacte - septes avec anastomose par leur bord interne - une seule couronne de pali et gros centre de calcification.

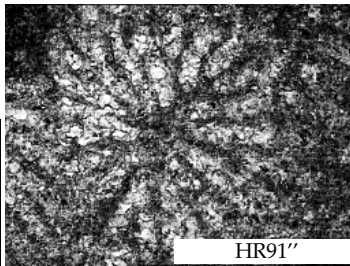
RONIEWICZ (1976): Polygonaux - cérioïde - Muraille septothéquale - Palis devant les septes de II ordre - Septes subconfluent à non confluent - Anastomosés - Columelle styliforme. (voir échantillon HR42)



HR 74

Actinastreaeidae

ARCHAEOCAENIINA

Génotype *ramulifera*

1mm

HR91"

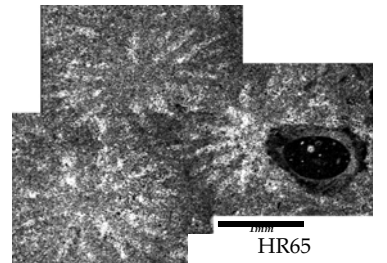
Stephanastraea

BEAUVAIS (1964): Muraille formant une arête simple, cloisons confluentes, deux cycles inégaux de palis.

RONIEWICZ (1976): Placé chez les Actinastreaeidae à cause des trabécules relativement robustes et terminées au bord distal sous forme de grosses dents.

Polypier massif ou lamellaire - Cérioïdes (avec tendance subplocoïde à subthamnastéroïde) - Polygonaux - Muraille septothéquale - Pali inconnu - Collumelle styliforme - Subconfluences des septes - Anastomosés

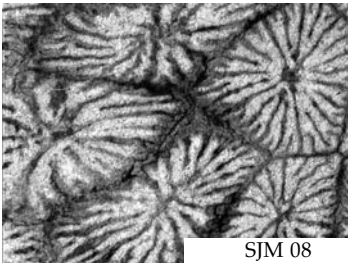
L'étude des palis est à effectuer.



HR65

Amphiastreaeidae

AMPHIASTRAEINA

Génotype *basaltiformis*

SJM 08

Amphiastrea piriformis

WELLS (1956): Cérioïde massif - Zone extrême de l'endothèque vésiculaire foncée.

Sous la Jean Mathey S14

Ou alors *Goniastrea favulus* devenu *Isastrea favulus*

Description sur l'échantillon SJM14:

- Diam. des calices: 2-3mm

- Structure cérioïde très irrégulière avec des calices à 6, 5 et 4 côtés.

- Columelle styliforme aplatie

- Muraille semble épithéquale

- Septes moyennement épais

- 30 à 40 septes par calices

- Entre 3 et 4 générations septales

- 1 et 2 cycles peuvent se trouver soudés à la columelle

- Bourgeonnement intratentaculaire

- Présence de gros granules sur la face septale à distance relativement égale

- Septes du 3 et 4 cycles (plus petit) parfois anastomosés sur des cycles plus bas

- Septes subconfluent, les derniers cycles se rejoignant

- Septes lonsdaléoides possible

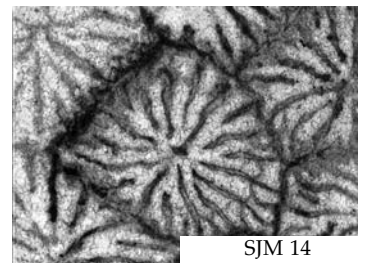
Décrit dans Fürsich et al. (1994) comme monospécifique dans des milieux extrêmes.

ERRENT 1990: *Amphiastrea piriformis* Gregory 1900

Syn: *Connectastrea piriformis* Koby 1904 - *Connectastrea gregory*

Koby 1904 - *Connectastrea ogilviei* Koby 1938

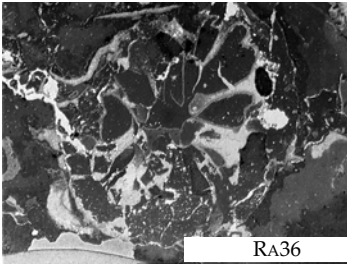
Colonie massive, polygonale irrégulière avec un mur épais. Env. 12 septes atteignant le centre du calice. Présence d'un sept plus important "Hauptseptum" dans l'alignement de l'axe de partage du polypier.



SJM 14

Amphistraeidae

AMPHIASTRAEINA

Génotype *trichotoma* de

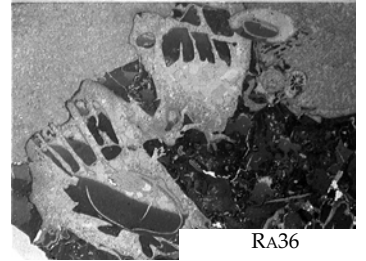
RA36

Pleurophyllia trichotoma

RONIEWICZ (1976): Forme ayant des caractéristiques reliques - Septes lonsdaléoides et septé cardinal par où passe le plan de symétrie bilatérale.

Caractéristiques de l'holotype:

Diamètre du polypier: 7x8 mm - Nb de septes: 20(24) - Polypier phacéloïde - Septé cardinal bien plus long - 9 septes plus ou moins bien visibles, les autres très courts.



RA36

Cyathophoridae

STYLININA

Génotype

Cryptocoenia

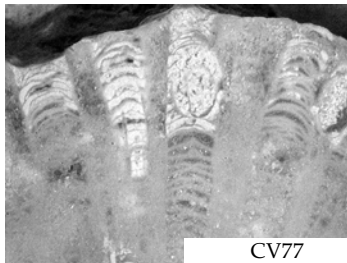
RONIEWICZ 1976: Synonyme de *Cyathophora* avec septes quasiment pas développés et endothèque tabulaire (très visible en photo (RONIEWICZ (1976): Planche 4b) - Pas de collumelle.

Synonyme de *Pseudocoenia* avec septes extrêmement réduits, mais genre mal défini - Périthèque large et septes, très courts - Pas de collumelle.

LÖSER 1998: Genre valide, tandis que *Cyathophora* serait incertain.

Cyathophoridae

STYLININA

Génotype *richardi*

CV77

Cyathophora claudiensis

RONIEWICZ (1976): Espèces à endothèque plus ou moins distinctement tabulaire et à septes courts - Très proche de *Cryptocoenia* - Synonymie à retravailler.

Synonyme de *Cryptocoenia* (nom plus jeune) avec septes quasiment pas développés et endothèque tabulaire (très visible en photo (Ronie.76) - Pas de collumelle. Synonyme de *Pseudocoenia* avec septes extrêmement réduits, mais genre mal défini - Périthèque large et septes très courts - Pas de columelle. *Claudiensis*: Polypier subsphérique - Calices non saillants - Périthèque peu développée - Septes 1er n'atteignent pas la moitié du rayon - Il eme très courts - Endothèque à fort éléments tubuloïdes - Périthèque de même densité que l'endothèque, éléments aussi forts.

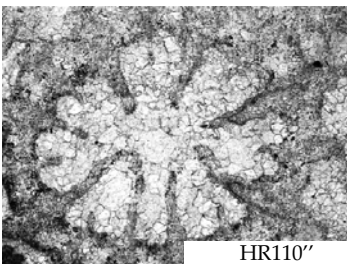
Problème: Diamètre du polypier trop faible: Littérature 5.5-6.5mm; échantillon CV77, 3-4 mm.

ERRENT (1990): Diamètre entre 5.5 et 6.5, avec échantillon à 3.5 - Photographie ressemble beaucoup à échantillon CV77 - Autre espèce possible *C. bourgueti*., mais le diamètre du polypier étudié semble trop petit.

LÖSER (1998): *Cyathophora* est un genre incertain, tandis que *Cryptocoenia* serait valable.

Stylinidae

STYLININA

Génotype *subcoctonis*

HR110''

Pseudocoenia

RONIEWICZ (1966): *Adelocoenia* cité abondamment par BEAUVAIS (1964) et d'autres, est à mettre en synonymie de *Pseudocoenia*.

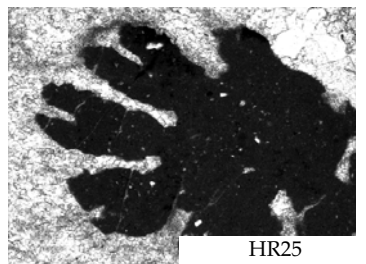
ALLOITEAU (1948): rétabli ce genre, mis par de nombreux auteurs dans la synonymie de *Stylina* Lamarck.

RONIEWICZ (1976): Diagnose du genre: les éléments radiaires sont des costo- septes - ceux des deux premiers cycles ont une lame septale verticalement continue, bien développée - Le bord interne est muni de dents équidistantes - Endothèque composée d'éléments subhorizontaux formant des planchers complets et incomplets (*endothèque pseudo tabulaire*) - La périthèque constituée par des dissépiements et par les parties costales des éléments radiaires qui, à une certaine distance de la muraille, deviennent verticalement discontinus - la densité proche de celle de l'endothèque - Muraille septo-parathéciale - **Columelle absente**. Au genre *Pseudocoenia* sont rattachées des espèces dont le type de symétrie est varié: les espèces à symétrie nono- et décamérale et à bord interne rhopaloïde, introduites par RONIEWICZ (1966) sont à ranger dans le genre *Pseudocoeniopsis*.

Le nom de *Pseudocoenia*, depuis MILNE-EDWARDS (1857) et jusqu'à la révision d'ALLOITEAU (1948) inclus dans la synonymie du genre *Stylina*. Cependant, synonymie possible aussi bien avec *Cyathophora* et surtout *Cryptocoenia*. - *Pseudocoenia* et *Cryptocoenia* ont beaucoup de caractères en commun - Trop d'attention sur les ressemblances entre les genres *Cryptocoenia* et *Cyathophora*. Vu que *Pseudocoenia* est rétabli, les synonymies doivent être réétudiées. **Conclusion**: Matériel-type de *Cryptocoenia* trop mal conservé: genre mal défini, possible maintien du genre, mais sans doute synonymie avec *Pseudocoenia* avec septes extrêmement réduits, - Périthèque large et septes très courts. Pas de columelle.

BARON-SZABO & BERTLING (1995): Ils choisissent *Pseudocoenia*, bien qu'il soit un synonyme plus récent d'*Adelocoenia*, car il est plus utilisé dans la littérature et mieux connu des auteurs.

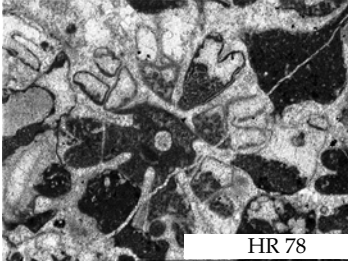
LÖSER (1998): *Pseudocoenia* est valide, mais possède les caractéristiques de *Stylina*. *Adelocoenia* est valable.



HR25

Stylinidae

STYLININA

Génotype *echinulata*

HR 78

Stylinina

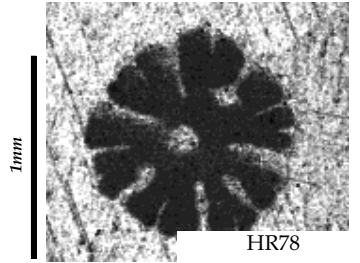
WELLS (1956): Plocoïde - Massive ou rameuse - Protubérants polypiers, unis par des côtes - Coenosteum subtabulaire - Columelle styliforme ou absente - Septes variablement arrangés.

TURNSEK (1972): Périthèque costulée, septes confluent, endothèque subtabulaire à vésiculeuse et columelle styliforme.

RONIEWICZ (1976):

Définition sur *Stylinina* sp.: Diam. du calice entre 1 et 4 mm - Calices non saillants - Côtes minces, égales, subconfluentes - Différentiation des douze premiers septes en deux tailles, devenant subégaux dans une coupe transversale en dessous du calice - Septes courts, atteignant le tiers du rayon - Columelle petite, aplatie. Mais en général columelle styliforme.

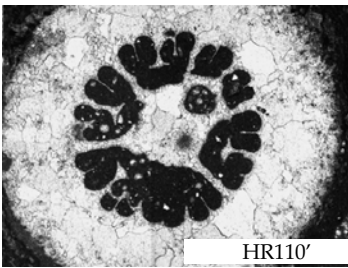
Remarque: Ressemble énormément à *Heliocoenia*. Pour la détermination jusqu'à nouvel avis, je le regroupe avec *Heliocoenia*. Différent d'avec *Pseudocoenia* par la présence d'une columelle styliforme ou aplatie.



HR78

Stylinidae

STYLININA

Génotype *micelini*

HR110'

Stylosmilia

WELLS (1956): Phacéloïde, bourgeon. intratentac., côtes visibles uniquement dans la marge du calice, Columelle styliforme épaisse, pas de coenosteum.

GILL (1977): Appartient aux Stylines, par leur très beaux auricules, en compagnie d'*Heliocoenia*, de *Stylinina*, de *Enallhelia* et de *Goniocora*.

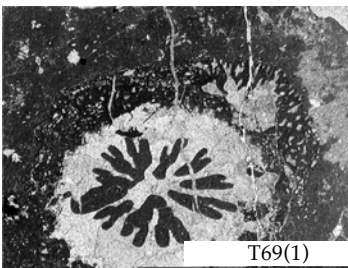
RONIEWICZ (1976): En général colonie phacéloïde - Bourgeoisement marginal - Endothèque tabuloïde - Columelle styliforme, légèrement aplatie, pouvant se dissocier en trabécules. *Aplophyllia* d'Orbigny, 1849 est à mettre en synonymie. Deux groupes d'espèce:

- Individu à symétrie hexamérale régulière, bord interne du septo-ropaloïde (auricule).
- Individu à symétrie par 8 ou 10. Bord interne du septo peu épaissi.



Cladophylliidae

STYLININA

Génotype *Lithodendron dichotomum*

T69(1)

Cladophyllia

ALLOITEAU 1957: proche de *Stylosmilia*, mais différent par son absence de bilatéralité dans la disposition des septes, la réduction de la columelle (pariétale). Possible archéothèque.

MORYCOWA & RONIEWICZ 1990:

Famille: Trabécules branchues, arangées en séries. Auriculae visible sur les bords septals internes. Septothèque formé par des septes développés et abortifs. Bourgeoisement intracalical.

Genres dans la famille: *Cladophyllia* et *Apocladophyllia* et ?*Halysitastrea*.

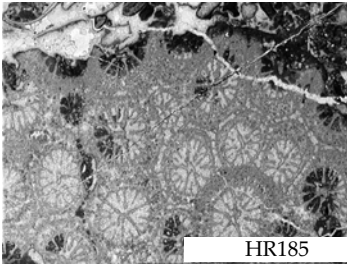
Cladophyllia: Phacelloïde, Polypierites libres, Symétrie radiaire ou radio-bilatérale. Polypierite subcirculaire en coupe perpendiculaire. Granules sur les faces septales. Présence d'anastomoses septales. Columelle pariétale, trabeculaire. Endothèque tabulaire.

Différences principales avec *Apocladophyllia*: Polypierites connectés par des extensions latérales (apophyse). Polypierites sub-polygonaux à sub-circulaires. *Schizosmilia* rentre en synonymie de *Cladophyllia* et de *Apocladophyllia*.

Différence avec *Stylosmilia*: Bourgeoisement (extracalical pour *Stylosmilia*) et la nature des septes (costoseptes pour *Stylosmilia*, septes pour *Cladophyllia*).

Agatheliidae

STYLININA

Génotype *variabilis*

HR185

Heliocoenia

WELLS (1956): Comme *Stylina*, mais coenosteum non costae et surface granulée

ALLOITEAU (1948): Différence avec *Stylina*: Agencement particulier des septes - Columelle aplatie soudée à un ou deux S1 - Muraille septothéciale - Fausse muraille externe déterminée par des côtes intercalaires qui donne à la surface péricalicinale de la périthèque un aspect granuleux.

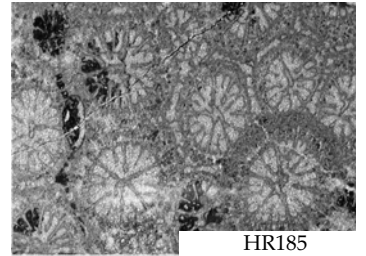
KOBY (1881): Gémation abondante, collumelle elliptique et comprimée.

GILL (1977): Forme plocioïde à regrouper dans la famille des Stylinés (avec *Stylina*, *Stylosmilia*, *Enallhelia* et *Goniocora*)

3 ordres de septes: S₁: en général 6 s'attachant périodiquement à la columelle, parfois 1 septième se soudant (confluant) sur un septe majeur juste avant la collumelle. Pores uniformes entre septes et columelle. Attention, columelle peut apparaître libre (attachement non systématique et périodique). Présence d'Auricules ou auriculæ. S₂: except. 7 général 6. toujours libres pas de confluence. auriculæ régulièrement espacée sur la coupe longit. (en pointe de flèche); concave en coupe transv. (aspect fourchu). S₃: rudimentaire, disparaissent reg., souvent en épine.

BEAUVAIS (1994): Symétrie bilatérale souvent soulignée par l'aplatissement de la columelle. Théorie sur l'insertion septale (symétrie bilatérale) - Muraille: double créée par 1 ou 2 anneaux de dissépinements exothécaux, par des côtes correspondant aux septes et des côtes intercalaires (implique souvent que le nomb. de côtes est double par rapport aux septes - Périthèque: couches subhorizontales se redressant près de la thèque (= concave en coupe longitudinale) avec des épines dorsales. Trabécule divergeant pouvant se dissocier formant une périthèque costulée ou granulée - Microstructure: Ligne claire zigzagée centrale entourée de deux lignes foncées (quand la préservation est bonne) - Présence de Auriculæ sur le bord interne des septes. (GILL, 1977)

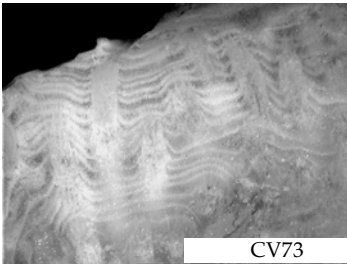
Diamètre des polypiers entre 1 et 3mm (except. 6)



HR185

Agatheliidae

STYLININA

Génotype *mammilata* de

CV73

Stylohelina mammilata

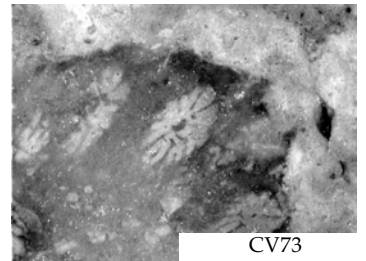
BEAUVAIS (1964): Plocioïde, massive - Polypierite cylindrique à faible diamètre, largement espacée - Croissance comme les stylines par emboîtement - Périthèque tabulaire - Les "faux-planchers" étant formés par l'expansion des murailles au début de chaque période de croissance - Bourgeonnement intracalical - Costoseptes compacts - Symétrie radiaire - Endothèque rare - Columelle styliforme, unie aux septes - Muraille parathéciale, saillante, tranchante.

BEAUVAIS (1975): Mis dans la nouvelle famille des Agatheliidae, au même titre que *Agathelia*, *Bracthelia*

Caractère de la famille: Plocioïde - Bourgeonnement intracalical - Costo-septes compacts - Bord distal des septes armé de dents sub-aigues ou arrondies - Faces latérales ornées de granules spiniformes ou non - Symétrie par six - Columelle styliforme - Endothèque peu abondante - Muraille septothéciale, entourée ou non de lamelles concentriques - Périthèque feuilletée, à surface granulée, constituée de lamelles superposées, avec ou sans dissépinements vésiculeux - Les lamelles périthécales à structure trabéculaire comme chez les Heterocoeniida.

BEAUVAIS (1994): englobe aussi le genre *Heliocoenia* dans la famille des Agatheliidae.

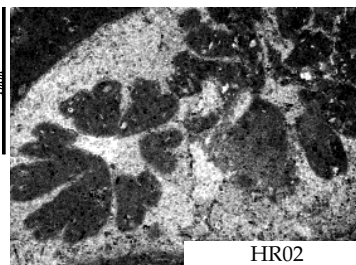
Pour le cas de l'échantillon CV73, possible ressemblance avec *Stylina stellata* décrit dans BEAUVAIS (1964, p.138), mais impossible à trancher car manque de coupe longitudinale.



CV73

Euhellidae

STYLININA

Génotype *Lithodendron compressum*

HR02

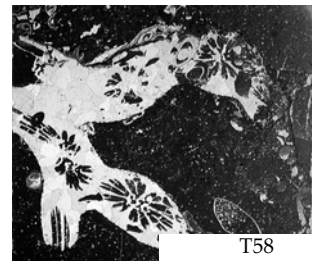
Enallhelia sp

WELLS (1956): Forme branchue, généralement anatomosée - Calices produit alternativement - Columelle styliforme, bien développée

RONIEWICZ (1976): Forme branchue mais non phacéloïde, "dendroïde".

Distribution des polypiers de part et d'autre de la branche. Ressemblance avec *Stylosmilia*, mais morphologie rameuse - Dim. branche: 4mm - Dia: 1,5-2

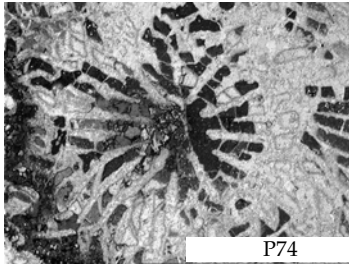
- DI: 1,2-1,5 - S: 6+6+12



T58

Montlivaltiidae

ASTRAEOINA

Génotype *tessellata*

P74

*Clausastrea parva*Caractéristique de la famille: voir *Complexastrea*WELLS (1956): Synonymie de *Favites* ou *Elysastraea* (Faux selon ALLOITEAU (1957))

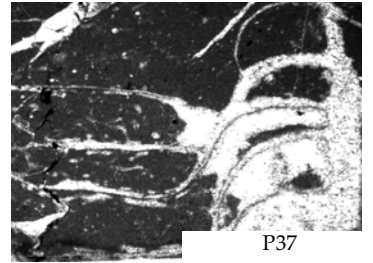
KOBY (1885): Polypier massif, à surface subplane - Calices circulaires, peu profonds - Polypiérites serrées, à muraille rudimentaire - Cloisons minces, subconfluentes s'arrêtant avant le centre calicinal - Traverses très développées, formant de véritables planchers, déprimés au centre et se continuant horizontalement entre les rayons septo-costaux formant des lames continues qui unissent les cloisons - Collumelle nulle.

ALLOITEAU (1957): Septes en général confluent
Diam. 5 à 7 mm

ALLOITEAU (1960): Propose d'en faire une famille. Etude complète sur le genre - 2 groupes d'espèce:

- Bourg. extra. donnant des polypiérites gardent leur individualité Jurassique moyen
- Bourg. Intra donnant une organisation thamnastéroïde remplace l'autre au Crétacé

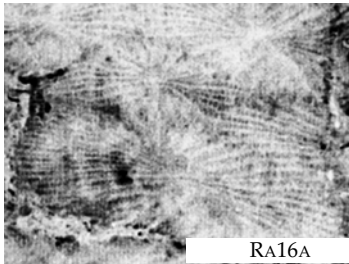
RONIEWICZ (1976): *Clausastraea parva*: Polypier massif - Septes non confluent, différenciés en 4 cycles, système très irrégulier - Septes du 1er cycle au nombre de 10 env. laissant une cavité centrale libre d'env. 1 mm - Septes du IV sont courts et rares - Présence de granules grands aigus en rangs subverticaux sur la face septale - Endothèque et périthèque denses et régulières, tabuloïdes, concaves au centre du polypier.



P37

Montlivaltiidae (ou

ASTRAEOINA

Génotype *Astraea rustica*

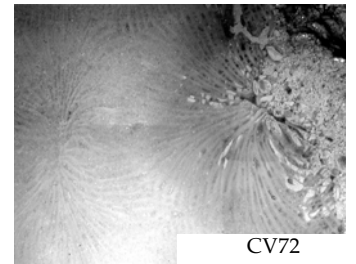
RA16A

Complexastrea

ALLOITEAU (1957) et LATHULIÈRE (1981): Beaucoup d'anciennes espèces de *Complexastrea* ont été redéfinies comme *Confusastraea* et aussi *Isastraea* (Cf. LATHULIÈRE, 1989b)

Complexastrea: Subcarioïde - Calices exserts - Périthèque nulle - Septes non confluent avec bord distal avec des dents fortes, égales et équidistantes - Endothèque très abondante, traversant la cavité axiale - Gemmation extra-calicinal - Columelle nulle.

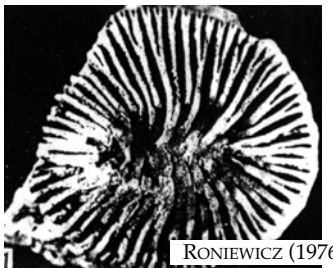
LATHULIÈRE (1996): *Montlivaltiidae*: trabécules disposés "en jet d'eau" dans le septe et présentant des épines latérales à intervalles réguliers - Ces épines s'alignent en carènes et se terminent sur le bord distal par des dents pyramidales à section losangique - Les carènes peuvent disparaître par épaississement du septe à l'aide de couches laminaires - La microstructure des trabécules est fibreuse - Disposition des fibres en barbe de plume dans leur plan médian.



CV72

Montlivaltiidae

ASTRAEOINA

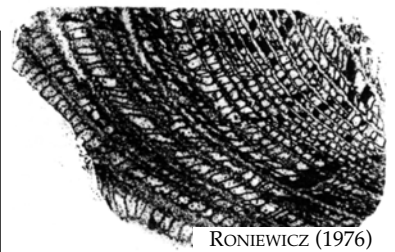
Génotype *caryophyllata*

RONIEWICZ (1976)

*Montlivaltia*Caractéristique de la famille: voir *Complexastrea*

MORSCH (1996): Polypier simple, discoïde à cylindrique - Surface calicinal arrondie - Costoseptes compacts distribués en 6 cycles avec une partie des S1 S2 et S3 d'égale épaisseur et longueur - Parfois les S6 sont soudés aux septes voisins impliquant une forme en trident - Bord distal ornés de grosses dents à cuspides usées - Bord axial fin, arrondi - Muraille fine parathéciale souvent formée par la convergence de dissépinement.
Pas de collumelle - Dimension: Diam. cali.: 24-30 mm, H: 11mm, Ns: 94-110, ds: 5/3 mm

Voir aussi: LAMBELET (1968); GILL & LAFUSTE (1971); LATHULIÈRE (1996b).



RONIEWICZ (1976)

Montlivaltiidae

ASTRAEOINA

Génotype *trichotomum*

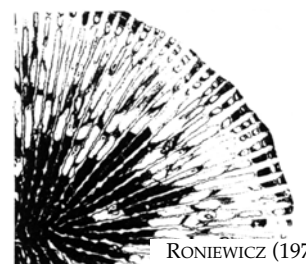
WELLS (1956)

*Thecosmilia*Caractéristiques de la famille: voir *Complexastrea*

WELLS (1956): Phacéloïde formée par bourgeon. polystomodaal.

RONIEWICZ (1976): Polypier phacéloïde. Surface couverte de côtes - Septes minces, différenciés en 3 à 4 cycles - Les S1 arrivent jusqu'au centre, laissant une fossette - Granules sur les faces septales - Endothèque abondante, faite de grands dissépinements traversant la cavité axiale.

GEISTER & LATHULIÈRE (1991): Phacéloïde, diamètre plus grand que 8 mm - Pas de contraste important entre les générations de septes (à la différence d'*Aplosmilia*).



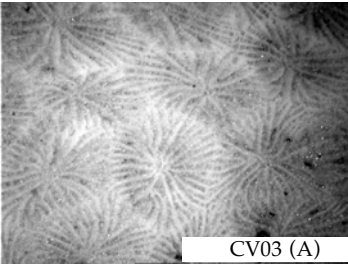
RONIEWICZ (1976)

Isastraeidae

ASTRAEOINA

Génotype *Helianthoides*

Isastrea



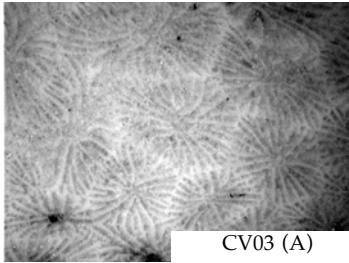
CV03 (A)

WELLS (1956): Cérioïde lamellaire à massive. Murs du polypier septothécal à parathécal, mais communément partiellement absents à la confluence des septes - Polypiers mono ou dicentrique.

PELLETIER (1950): Toutes les espèces cérioïdes dont les septes compacts ont sur leurs faces latérales des carènes se terminant au niveau du bord supérieur par des dents régulières - Muraille parathécale imparfaite, columelle nulle ou pariétale faible - Endothèque ordinairement importante - Microstructure avec 1 à 2 rangs de centres de calcification alignés perpendiculairement au plan septal.

RONIEWICZ (1976): Espèce type *helianthoides*
Polypier lamellaire - Polypierites polygonaux - Septes forts, ornés de carènes, disposés en systèmes irréguliers, en principe différenciés en 3-4 cycles - Les septes du 1er cycle, au nombre de 10 ou plus, arrivent jusqu'au centre - Les septes du IV cycle sont rares - Le bord interne des septes du 1er cycle a des lobes trabéculaires pénétrant à la cavité axiale et formant une columelle pariétale rudimentaire - Endothèque vésiculeuse, abondante.

Voir aussi: LATHUILLÈRE (1988, 1989a)



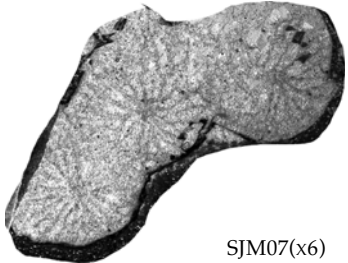
CV03 (A)

Placosmiliidae

ASTRAEOINA

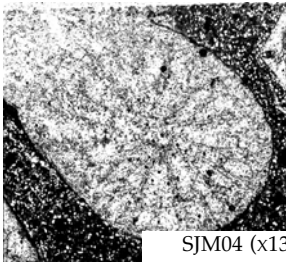
Génotype *Lithodendron dianthus*

?Placophyllia



SJM07(x6)

RONIEWICZ (1976): Polypier phacéloïde à bourgeonnement extratentaculaire - Diam. env. 4,5mm
muraille épiscopale mince, mais nette - Eléments radiaires touchent la muraille - Columelle aplatie - Deux cycles de septes bien visibles, avec le 2ème à moitié du premier - Autres cycles rudimentaires - Endothèque bien développée - Bourgeonnement extratentaculaire marginal.



SJM04 (x13)

Dermosmiliidae

ASTRAEOINA

Génotype *flabellata* de

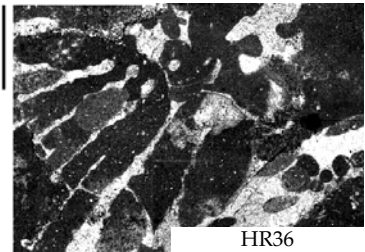
Calamophylliopsis



HR38

ALLOITEAU (1957): Polypier colonial phacéloïde - Bourgeoisements intracalicinaux - Polypierites très allongées subparallèles - Séparation des polypiers selon un angle très aigu, subcylindrique - Muraille septothéquale épaisse - Eléments radiaires faits de costoseptes compacts avec de rares et grosses perforations près du bord interne - Septes fréquemment anastomosés (S1 ou S1 et S3) - Bord sup. a dents coniques - Granules arrondis sur les faces latérales, gros et épars - Dissépinement endothéquaux nombreux, fortement arqués et répartis partout - Côtes droites, simples, avec des dents coniques émoussées en bord externe - Collumelle - Microstructure: Ligne claire fine entourée par deux lignes noires.

RONIEWICZ (1976): Même famille que *Dermosmilia* et *Epistreptophyllum*



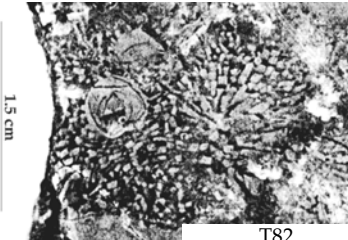
HR36

Dermosmiliidae

ASTRAEOINA

Génotype *crassa*

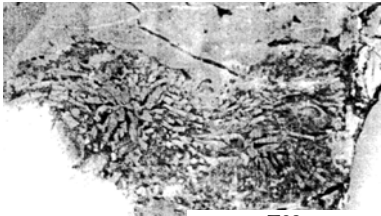
Dermosmilia



T82

WELLS (1956): Colonie dendroïde formée par bourgeon. intraten. monostomodaeal complexe, Corallites unies par la base.

RONIEWICZ (1976): Même famille que *Calamophylliopsis* et *Epistreptophyllum* - Polypier phacéloïde - Petit nombre de polypierites, subcylindriques - Côtes subégales - Septes minces perforés, rarement anastomosants - Grandes porosités septales surtout dans sa moitié interne - Granules sur les faces septales - Septes différenciés en trois cycles distincts - Columelle spongieuse assez abondante et dense - Endothèque très développée avec dissépiments - Bourgeoisement intratentaculaire - Muraille septothéquale mince - Dimensions: Diam. env. 1,5 à 3 cm. Septes env. 110 à 130

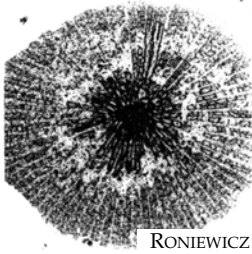


T82

Dermosmiliidae

ASTRAEOINA

Génotype commune

Epistreptophyllum

RONIEWICZ (1976)

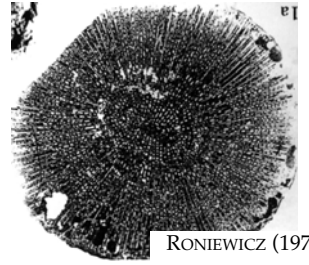
RONIEWICZ (1976): Diagnose sur *E. giganteum*: Individus atteignant 200 mm de hauteur, de 60-70 mm de diamètre, et un nombre de septes se rapprochant de 300.

“Description: Polypier simple cylindrique au calice peu profond, courbé légèrement de la base - La surface est couverte d'une pellicule qui laisse entrevoir des côtes - Septes minces différenciés en 3-4 cycles - Les septes du 1er cycle subégaux, en nombre de 50-60 arrivent au centre - L'épaisseur des septes des premiers cycles est presque égale, et les septes du dernier cycle sont visiblement plus minces - Tous les septes sont poreux près du bord interne, les pores sont fréquents dans toute la lame des septes du IIC et IIle cycles - Les faces septales sont couvertes de granules nombreux, petits, ronds - Columelle étroite, lâche - L'endothèque abondante, composée de grands dissélements bas, rangés obliquement dans la zone périphérique, et presque horizontalement au centre - Muraille parathéciale, épiscopale”.

E. giganteum ressemble le plus à l'espèce-type qui a un grand diamètre et un nombre de septes proportionnellement élevé. Il en diffère par la hauteur des polypiers au moins deux fois plus grande et par des dimensions maxima de diamètre. Les représentants de l'espèce nouvelle montrent une plus distincte différenciation de la grandeur des septes en comparaison avec les échantillons de *E. commune* de la Pologne”.

De la même famille que *Calamophylliopsis* et *Dermosmilia*

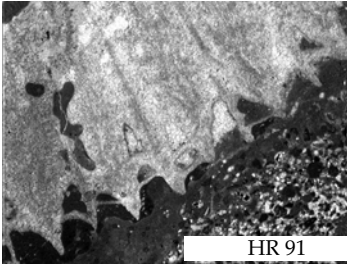
PANDEY & LATHULIÈRE (1997): Les genres *Protethmos*, *Metethmos* et *Frechia* (de Kachchh, India) sont à mettre en synonymie d'*Epistreptophyllum*... Description de structure ressemblant à des pennules, mais n'est pas directement lié aux coraux typiquement pennulaires comme *Microsolena*, *Chomatoseris*... Attribution à une famille difficile.



RONIEWICZ (1976)

Rhipidogyridae

RHIPIDOGYRINA

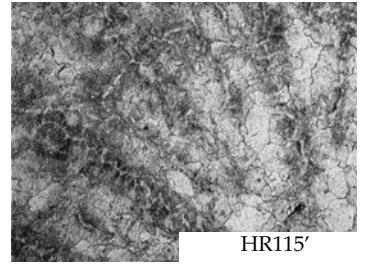
Génotype *Lobophyllia semisulcata**Aplosmilia*

HR 91

WELLS (1956): colonies phacéloïde formées par bourgeonnement mono- ou distomodaal complet.

RONIEWICZ (1976): Genre *Aplosmilia* d'ORBIGNY, 1849

Polypier phacéloïde de grande taille - Polypierites généralement aplaties - Septes différenciés en 4 cycles bien développés - 1er et II' cycle en général d'une longueur pareille, différenciés par l'épaisseur - Septes des deux derniers cycles pas du tout épaissis - Bord interne des septes les plus longs en général forme de T - Faces septales ornées de grosses granules rares - Endothèque constituée de grands dissélements minces tranchant la cavité axiale - Columelle mince ou épaissie par la sclérenchyme - Zone de la muraille épaisse et composée de costoseptes bicunéiformes - En sections transversales vestiges de la microstructure visibles sous la forme d'accumulations de fins centres chaotiques se concentrant dans les parties périphériques de costoseptes, s'allongeant en forme de centres linéairement disposés dans la partie médiane des septes de laquelle partent les ramifications vers les côtés.

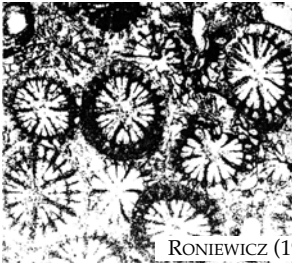


HR115'

Rhipidogyridae

RHIPIDOGYRINA

Génotype

Ironella

RONIEWICZ (1976)

RONIEWICZ (1976): A rapprocher selon la microstructure à *Aplosmilia* de la famille des Rhipidogyridae - En effet, septes se composant de trabécules néorhipidacanthos (divergeance vers les faces septales de trabécules secondaires depuis une trabécule primaires) - Quand la colonie est plocioïde, elle peut ressembler à *Heliocoenia*, genre de la famille des Stylinidae. Mais la différence se trouve au niveau de la muraille:

Ironella à la muraille constituée par les larges parties costales des septes de troisième ordres

Heliocoenia a sa muraille constituée par les septes minces de tous les cycles.

De plus la collumelle est très peu développée.

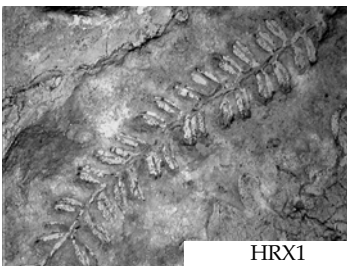
Endothèque subtabulaire et périthèque vésiculeuse.



RONIEWICZ (1976)

Rhipidogyridae

RHIPIDOGYRINA

Génotype *magnifica**Phytogyra magnifica*

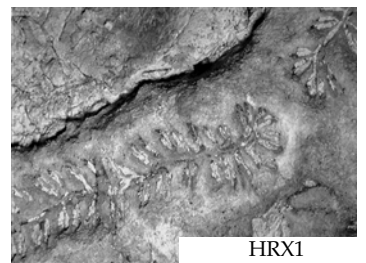
HRX1

BEAUVAIS (1964): Peut-être à reclasser dans le genre *Rhipidogyra*

KOBY (1894): Décrit l'espèce *magnifica* et introduit l'espèce *rauracina* (*rauraciensis*?) KOBY - Il se peut que les deux espèces soient présentes dans les échantillons de Hautes-Roches. Mais, l'échantillon HRX1, semble par son diamètre plus petit, appartenir à l'espèce *P. magnifica* d'Orbigny.

BEAUVAIS (1976): Colonie méandroïde - Longues séries, sinueuses à centres calcinaux indistincts, séparées par une large périthèque costulée - El. radiaires compacts, costoseptes, droits, à bord interne épaissi en T ou cunéiformes - Présence de granules sur la face septale - Septes S3 et S4 sont lonsdaleoïdes - La muraille est parathéciale épaissie - Longue et mince collumelle lamellaire.

Remarque: La distribution systématique de ce genre, n'est pas claire. Roniewicz introduit un sous-ordre des Rhipidogyrina, mais ne parle pas du genre *Phytogyra*. Il est mis pas BEAUVAIS (1976) dans le sous-ordre Meandrina, avec *Rhipidogyra* et *Aplosmilia*. L'affinité de *Phytogyra* et de *Rhipidogyra* est telle que il devrait être groupé ensemble. Du coup, le genre *Phytogyra* a été placé dans le sous-ordre des Rhipidogyrina Roniewicz.



HRX1

Rhipidogyridae

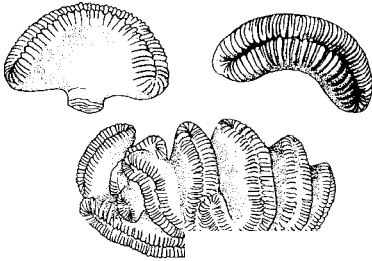
RHIPIDOGYRINA

Génotype *Lobophyllia flabellum*

Rhipidogyra

WELLS (1956): Flabelliforme, polypiers en séries linéaires latéralement libres, communément "contortionnées"

RONIEWICZ (1976): Polypier phacélo-flabelloïde - Partie distale de la lame démembrée en calices individuels - Calices particuliers bas, longs, étroits - Surface externe granulée - Septes du Ier et II^e cycle de même longueur mais différents en épaisseur - Septes plus jeunes de plus en plus minces et courts, selon le cycle - Faces septales granulées - Columelle mince. Certaines formes possèdent des caractères intermédiaires entre *Rhipidogyra* et *Aplosmilina*



Microsolenidae

MICROSOLENINA

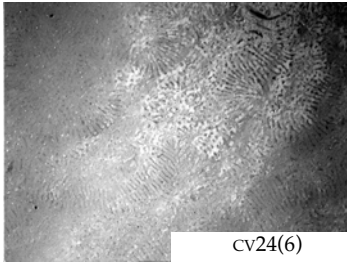
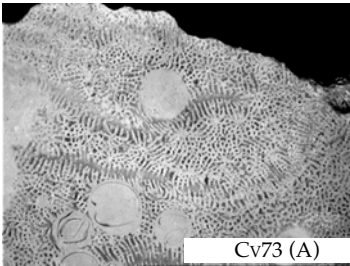
Génotype *Pavonia meandrinoides*

Comoseris

WELLS (1956): Colonie massive ou en forme de colonne formée par bourgeon. intratentaculaire intramurale, colonies continues, vallées discontinues, folieuses avec plusieurs séries de centres entre les vallées.

RONIEWICZ (1976): Méandroïde. Diamètre de la vallée: 2.5 à 3 m - Polypier massif, convexe - Collines fortement sinueuses tholiformes, séries longues - Polypierites isolées rares - Septes minces et poreux surtout près du bord interne - Anastomose commune - Faces septales ornées de granules - Dans les collines, septes non confluent et subconfluent - Synapticules visibles - Dissépiments tabuloïdes, étendus et forts - Trabécules minces. Ressemble beaucoup à *Meandraraea*: Collines tholiformes, septes régulièrement perforés, ménianes fortement développés à côté des éléments tabulaires.

GEISTER & LATHUILIÈRE (1991): Septes perforés régulièrement, méandroïdes avec séquence de pennulae irrégulière alternante altérée par un dissépiment tabuloïde (endothèque) - Collines sinueuses et tholiformes - colonie en forme de dôme.



Microsolenidae

MICROSOLENINA

Génotype *Microsolenia koechlini*

Dimorpharaea

RONIEWICZ (1976): Forme massive - Septes régulièrement perforés - Thamnastéroïde: Penulae clairement régulièrement alternante.

GEISTER & LATHUILIÈRE (1991): Ressemble à *Microsolenia*. Différence: Séries concentriques de polypierites.

BEAUBAIS ET GILL (1967): Photo pl. XI, dissépiment de travers avec pénules asymétriques alternées.

Microsolenidae

MICROSOLENINA

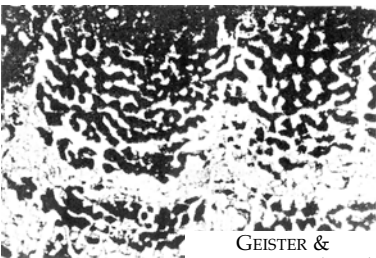
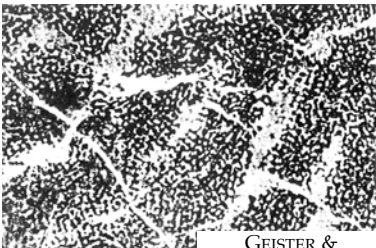
Génotype *gresslyi*

Meandraraea

GEISTER & LATHUILIÈRE (1991): Septes perforés régulièrement, méandroïdes avec séquence de pennulae irrégulière alternante altérée par un dissépiment tabuloïde (endothèque). Collines droites et tectiformes, colonies lamellaires

Ressemble à *Comoseris*

RONIEWICZ (1976): Caractéristique de *Meandraraea*: Vallées unisérielles, droites, collines tectiformes, calices nets, liés par des septes de vallées - Columelle trabéculaire, simple - Un rang simple de synapticules forme une muraille incomplète dans la colline - Septes poreux, ornés de granules, éléments horizontaux tabuloïdes, forts, rares.



Microsolenidae

MICROSOLENINA

Génotype *porosa*

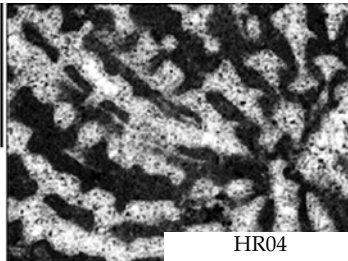
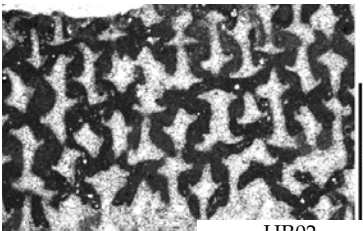
Microsolenia

WELLS (1956): Thamnastéroïde, massive, colonie par bourgeon. intratentaculaires marginaux, calices superficiels.

RONIEWICZ (1976): Forme massive - Septes régulièrement perforés - Thamnastéroïde: Pennulae régulièrement alternante clairement - Pas de série concentrique de polypierites Ressemble à *Dimorpharaea*

Voir surtout GILL (1967, 1995)

MORYCOVA & RONIEWICZ (1995): Classement dans le nouveau sous-ordre des Microsolenina: Éléments radiaires composés de costo-septes ou de lame biseptale, denses, formés de trabécules composées et structurellement poreuses - Trabécules avec une striation longitudinale. - Faces septales ornées de penulae, pouvant fusionner par des ménianes - Synapticules trabéculaires en bâtonnets.



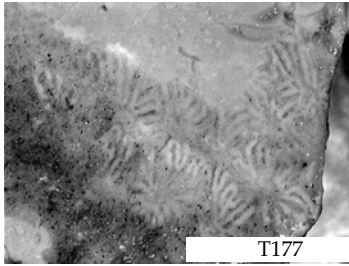
Latomeandridae

MICROSOLENINA

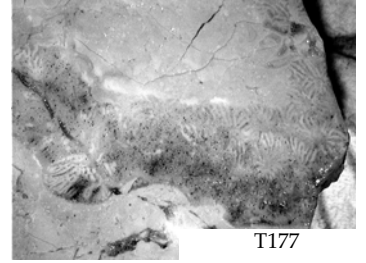
Génotype *grandiflora**Dimorphastraea* sp

WELLS (1956): Thamnasterioïde - bourgeon. circummural - pas de relief.

RONIEWICZ (1976): Séries concentriques de polypières - Septes gros irrégulièrement poreux - Anastomoses fréquentes - Pennulae fortes - Columelle papilleuse - Dissépiments abondants.



T177



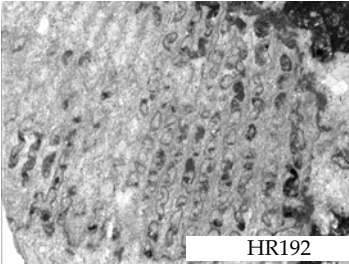
T177

Latomeandridae

MICROSOLENINA

Génotype *Astrea laganum**Fungiastrea* arachnoides

RONIEWICZ (1976): Polypier lamellaire - Calices plans - Septes très minces, nombreux - Calices plans, rangés plus ou moins distinctement en séries concentriques - Septes sont irrégulièrement poreux - Porosités fréquentes près du bord interne - Pennules fortes qui se fondent en ménianes - Columelles papilleuses, bien développée - Endothèque abondante, dissépiment bas, au centre des polypières.



HR192



GEISTER &
LATHUILIÈRE (1991)

Latomeandridae

MICROSOLENINA

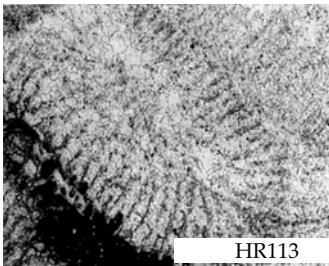
Génotype *foulassen**Latiastrea* foulassensis

BEAUVAIS (1964): Définition du genre

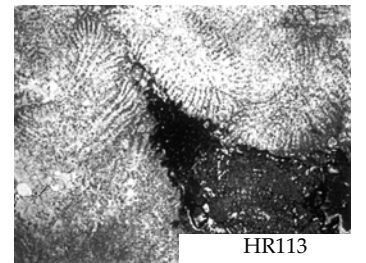
Polypier colonial, cérioïde - Calices polygonaux, allongés, renfermant parfois deux centres calicinaux - Bougeonnement intracalical simple - Costoseptes non à subconfluents, peu perforés - Les perforations sont irrégulières et éparses - Faces latérales ornées de gros granules spiniformes et le bord distal de petites dents rondes et régulières - Synapticules peu nombreuses - Columelle pariétale spongieuse - Endothèque rare - Muraille synapticulo-septothécale - Caractères le rapprochant des Latomeandridae.

Photo n°3 (Echantillon HR113) agrandie env. fois cinq. A peu près 0.5 cm de diam.

Diffère d'avec *Mixastrea* par des septes plus grossiers et un type de bougeonnement différent (intratentaculaire avec liaisons trabéculaires).



HR113



HR113

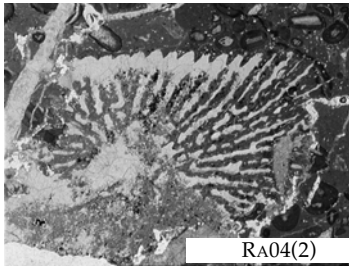
Latomeandridae

MICROSOLENINA

Génotype *Lithodendron plicatum**Latomeandra*

WELLS (1956): Comme *Calamophyllia*, mais avec polypiers pour la plupart di- à triconiques.

RONIEWICZ (1976): Famille: Eléments radiaires s'anastomosant, irrégulièrement poreux, constitués de minces trabécules par rapport aux dimensions des septes - Ornement pennulaire de la face septale, sous forme de granules transversalement allongés, semi-lunaires - Lobes trabéculaires - Columelle pariétale, bien développée - Endothèque dissépimentale, abondante - Muraille septothécale ou synapticulothécale - Bourgeonnement intratentaculaire.



RA04(2)

Actinacididae

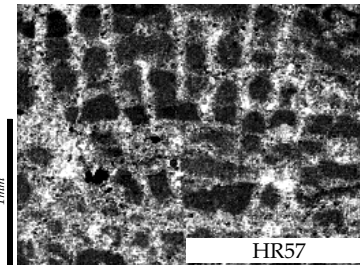
FUNGIINA

Génotype *Agaricia granulata**Actinaraea*

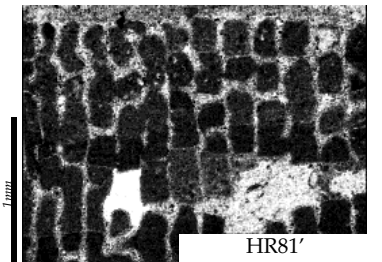
WELLS (1956): Septes perforés - bougeonnement intratentaculaire - Septocostae présents mais souvent vagues.

RONIEWICZ (1976): Genre *Actinaraea* d'ORBIGNY, 1949
Actinaraea minuta RONIEWICZ, 1966

Dans le calice, il y a 20 septes environ - Polypier lamellaire - Surface inférieure couverte d'une mince holothèque sous laquelle on voit la costulation - Calices éloignés - Costoseptes généralement assez compacts dans le calice - Centre du calice occupé par une columelle papilleuse, constituée de quelques lobes trabéculaires du bord interne - Éléments transversaux subéquidistants, tabuloïdes - Columelle constituée de lobes trabéculaires du bord interne.



HR57



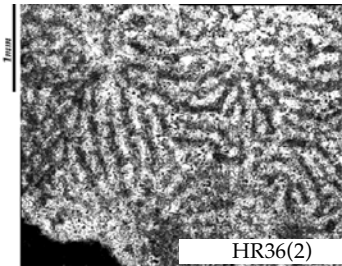
HR81'

Thamnasteriidae

FUNGIINA

Génotype *Thamnastraea dendroidea*

Thamnasteria



WELLS (1956): Massive, rameuse ou encroûtante - Centre des polypiers étroitement uni par une septocostae confluyente et courte - Columelle styliforme, septes avec des rangées granuleuses ou des rides discontinues.

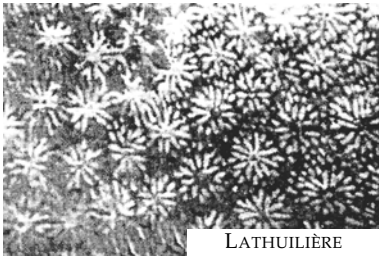
RONIEWICZ (1970): Genre homomorphique de *Kobyastraea*.

ERRENST (1990): Famille: Septes parfaitement confluentes et peu perforés - Bord supérieur orné de dents égales, faces septales avec des granules pointues, columelle petite et styliforme aplatie, synaptiques en couronne près de la muraille, endothèque tabulaire. Barrade trabéculaire.

Différence d'avec Kobyastraea:

Kobyastraea: disposition plus horizontale des granules septales, structure "lobée" des bords internes des septes et endothèque tabulaire.

Thamnasteria: bords internes dentelés et endothèque vésiculeuse.

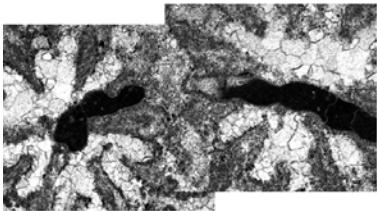


Incertae sedis

INCERTAE SEDIS

Génotype *semiradiata*

Solenocoenia



RONIEWICZ (1976):

Plocoïde - Diam: 1.3-2,5 mm - Symétrie hexamérale - Costoseptes bicunéiformes, non-confluents - Bords internes hérissés de dents équidistantes - Faces latérales à granules pointus

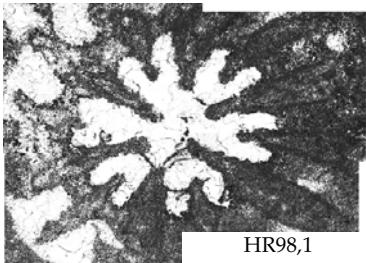
2 zones d'endothèques:

1° zone périphérique avec anneaux (1-3) de dissépiment vésiculeux.

2° zone axiale à dissépiments horizontaux.

Périthèque à dissépiments horizontaux et côtes verticales continues - Muraille parathécale - Pas de columelle, bourgeonnement extratentaculaire.

Polypierites reliés par des canaux droits simples ou bifurqués, parallèles à la surface calicifère, formant des sections arrondies ou allongées verticalement avec des dissépiments à l'intérieur.



CURRICULUM VITAE

Originaire de Middelsteilen dans le canton de Fribourg, je suis né à Fribourg le 21 Décembre 1968 de Roland Dupraz et Thérèse, née Clément. Après les écoles primaires dans le village de Corpataux, j'entre au Collège St-Michel à Fribourg, où j'obtiens, en 1989, le certificat de Maturité type C (scientifique).

En automne 1989, je m'inscris à la Faculté des Sciences de l'Université de Fribourg, où j'obtiens le diplôme de Géologie en juillet 1994 avec un mémoire intitulé "Géologie de la région de Moutier (Moron et Graivery) avec étude détaillée d'un récif oxfordien".

Dans la même année, j'entreprends ce travail de thèse en paléoécologie à l'Institut de Géologie et Paléontologie de l'Université de Fribourg sous la direction du Professeur André Strasser, tout en occupant le poste d'assistant en paléontologie sous la responsabilité du Professeur Jean-Pierre Berger, avec qui j'ai assuré les travaux pratiques en Paléontologie ainsi que de nombreuses autres activités (exposition "Hominidae" au musée d'Histoire Naturelle, inventaire des gisements du canton de Fribourg, stages paléontologiques, etc.).

Fribourg, le 25 mai 1999