

MINISTÈRE DES AFFAIRES CULTURELLES

TRAVAUX SCIENTIFIQUES  
DU MUSÉE D'HISTOIRE NATURELLE DE LUXEMBOURG



X

EPIFAUNE ET ENDOFAUNE DE  
*LIOGRYPHAEA ARCUATA* (LAMARCK)

Contribution à l'écologie des populations de *Liogryphaea arcuata*  
(LAMARCK) dans le Sinémurien au NE du Bassin de Paris

par Armand HARY

Luxembourg

1987

Impression: Imprimerie Reka, Luxembourg

MINISTERE DES AFFAIRES CULTURELLES  
TRAVAUX SCIENTIFIQUES  
DU MUSEE D'HISTOIRE NATURELLE DE LUXEMBOURG

X

**EPIFAUNE ET ENDOFAUNE DE  
*LIOGRYPHAEA ARCUATA* (LAMARCK)**

Contribution à l'écologie des populations de *Liogryphaea arcuata*  
(LAMARCK) dans le Sinémurien au NE du Bassin de Paris

par Armand HARY

Luxembourg 1987

Musée d'Histoire Naturelle  
Marché-aux-Poissons  
L-2345 Luxembourg

# EPIFAUNE ET ENDOFAUNE DE *LIOGRYPHAEA ARCUATA* (LAMARCK)

Contribution à l'écologie des populations de *Liogryphaea arcuata* (LAMARCK) dans le Sinémurien au NE du Bassin de Paris  
par Armand HARY

## Résumé

Plus de 2000 exemplaires de *Liogryphaea arcuata* (LAMARCK), provenant de quatre populations du nord-est du Bassin de Paris, Sinémurien en faciès lorrain, ont été examinés du point de vue paléontologique et paléo-écologique.

Dans une première partie sont répertoriés les représentants de l'épifaune : jeunes Huitres, Bryozoaires (*Stomatopora* sp.), Crinoïdes, Spongiaires encroûtants, ainsi que les taraudages dus à divers organismes : loges de Cirripèdes acrothoraciques (Zapfellidae), systèmes de taraudages filiformes de plusieurs types, perforations dues à des Gastéropodes, à des Spongiaires encroûtants et enfin taraudages récents et actuels.

Une deuxième partie essaie de reconstruire l'environnement biologique et sédimentologique des populations en question, tandis que, dans un dernier chapitre, l'auteur examine la position de vie de *Liogryphaea arcuata* (LAMARCK) dans le contexte de l'épifaune et de l'endofaune.

## Zusammenfassung

Mehr als 2000 Exemplare von *Liogryphaea arcuata* (LAMARCK), aus dem Sinemurium in lothringischer Fazies, aus vier Populationen im Nordosten des Pariser Beckens wurden aus paläontologischer und palökologischer Sicht untersucht.

Im ersten Teil werden sämtliche Vertreter der Epifauna erfasst : Jungaustern, Bryozoen (*Stomatopora* sp.), Crinoïden und Schwämme; sowie die verschiedenen Bohrspuren : Wohngruben von Bohrbryozoen (Zapfellidae), verschiedene Typen stengeliger Bohrsysteme, Bohrlöcher von

Raubschnecken, von Bohrschwämmen und zum Schluss rezente und subrezente Bohrspuren und Anlöschungerscheinungen.

In einem zweiten Teil wird versucht, den Lebens- und Sedimentationsraum zu rekonstruieren. In einem letzten Kapitel wird die Aussagekraft der verschiedenen Vertreter von Epi- und Endofauna im Zusammenhang mit der Lebensstellung von *Liogryphaea arcuata* (LAMARCK) untersucht.

## Abstract

More than 2000 specimens of *Liogryphaea arcuata* (LAMARCK), coming from four populations of the Sinemurian in lotharingian facies in the north-eastern part of the Paris Basin have been analysed as to their paleontological and paleoecological evidence.

In a first part is given a detailed description of the epifauna, such as young Oysters, Bryozoans (*Stomatopora* sp.), Crinoids and encrusting Sponges, as well as borings done by different organisms: boreholes made by Barnacles, filiform boring-systems of different types, boreholes due to Gastropodes, to encrusting Sponges, and finally recent and actual borings.

In a second part the author tries to reconstruct the biological and the sedimentological environment of the different populations, whilst, in a last chapter, he examines the presumed live-position of *Liogryphaea arcuata* (LAMARCK) in connexion with the epifauna and the endofauna.

## Préface

Il y a une quinzaine d'années, des recherches sur la valeur stratigraphiques des Liogryphées du Sinémurien, au nord-est du Bassin de Paris (HARY, 1969), ont porté mon attention aux taraudages très variés, observés déjà par d'autres auteurs en ce qui concerne les formes les plus fréquentes, *Zapfella* et systèmes de taraudages filiformes (MAUBEUGE, 1955). J'ai rendu également attentif à l'épifaune assez variée, dont seuls les Ostréidés, surtout de jeunes Gryphées, avaient été cités par certains auteurs (SCHAEFLE, 1929, SCHENK, 1966, etc.).

Dans mon étude de 1969 j'ai déjà avancé quelques conclusions écologiques préliminaires, tout en annonçant une publication détaillée sur l'épifaune et l'endofaune en question. Après bien des années, occupées par des recherches ichnologiques et autres, j'ai enfin ressorti des tiroirs le matériel ramassé il y a une vingtaine d'années, alors que les affleurements cités ci-dessous étaient encore frais.

Trois affleurements luxembourgeois (deux tranchées de routes et une récolte massive sur un champ fraîchement labouré) ainsi qu'un affleurement lorrain (ancienne carrière près de Distroff, alors abandonnée depuis peu de temps seulement) ont fourni la majeure partie des récoltes considérées ici. Des Liogryphées isolées de deux autres affleurements, Mecleuves (Lorraine) et Arlon (Belgique) serviront seulement à la comparaison.

Enfin, le matériel de l'affleurement de Distroff, ramassé pratiquement dans un seul horizon, très riche et très frais à ce moment-là, sera réexaminé du point de vue de la variabilité de *Liogryphaea arcuata* (LAMARCK) (cf. SCHAEFLE, 1929 et SCHENK, 1966) et du point de vue de la position de vie présumée des Liogryphées (cf. ZEUNER, 1932, PFANNENSTIEL, 1928 et 1930, SEILACHER, 1954, HALLAM, 1968, etc.).

## *Remerciements*

Je tiens à remercier M. Norbert Stomp, conservateur du Musée d'Histoire Naturelle à Luxembourg et M. Alain Faber, chef de service de la section paléontologie du même musée, pour l'admission de cette étude dans la série des publications scientifiques du Musée d'Histoire Naturelle.

Mon merci va également à mon collègue M. Jean Welter, professeur au Lycée Technique Joseph Bech à Grevenmacher, et à M. Jean-Pierre Meisch, chef de service au Musée d'Histoire Naturelle pour la prise et le tirage des figures des planches photographiques.

## Présentations des populations de Liogryphées examinées

Sont examinées en détail trois populations de Liogryphées au sud-est du Luxembourg et une quatrième dans le nord-est de la France, toutes les quatre dans le Sinémurien en faciès lorrain. Quelques exemplaires de deux autres populations, une en Lorraine, l'autre dans le Luxembourg belge, sont prises en considération pour quelques exemplaires qui servent à des comparaisons concernant l'un ou l'autre type d'épifaune ou d'endofaune. Les quatre populations examinées en détail sont les suivantes :

### Population P.1

Plusieurs centaines de Liogryphées ont été ramassées sur un champ fraîchement labouré, sur une aire bien restreinte, à proximité immédiate du réservoir d'eau de Burmerange (x. 9210; y. 6020). Du point de vue stratigraphique on se trouve dans le Sinémurien, zone à *Arietites bucklandi*.

Malgré les labourages, les Liogryphées, surtout *Liogryphaea arcuata* (LAMARCK), sont assez bien conservées, environ 10% des exemplaires ayant les deux valves qui se tiennent. L'endofaune est très riche, surtout sur valves gauches isolées. La faune qui accompagne les Liogryphées est composée de quelques Lamellibranches et de rares articles de tiges de *Pentacrinus tuberculatus* Miller et de *Pentacrinus basaltiformis* Miller.

### Population P.2

Une centaine de Liogryphées ont été récoltées dans la tranchée de la route C.R. 192, entre Ellange et Elvange, près du réservoir d'eau (x. 9050; y. 6404), dans les couches du Sinémurien, zone à *Amioceras semicostatum*.

Lors de la récolte du matériel, la tranchée était toute fraîche, présentant un seul banc calcaire dans une série marneuse. Les couches marneuses étaient de loin les plus fossilifères, avec d'assez rares exemplaires de *Liogryphaea arcuata* (LAMARCK) et de nombreux exemplaires s'apparentent à *Liogryphaea ovalis* (ZIETEN). L'état de conservation est généralement très bon, avec de nombreux exemplaires à deux valves. La

faune qui accompagne les Gryphées se compose de nombreux Lamellibranches, de petites Belemnites et d'articles de *Pentacrinus* sp., ainsi que de rares Brachiopodes.

### Population P.3

Des centaines de Gryphées proviennent d'une tranchée de la route E.42, Remich-Luxembourg, peu avant Sandweiler (x. 8466; y. 7450 et x. 8476; y. 7492): La population se place stratigraphiquement dans le Sinémurien, au passage de la zone à *Arietites bucklandi* vers la zone à *Arnioceras semicostatum*. Il s'agit d'une alternance de couches calcaires et de couches marneuses, les meilleurs exemplaires de la population provenant des marnes. Les Liogryphées de cet affleurement ont déjà été examinées par V. SCHENK (1966), surtout en ce qui concerne les variations morphologiques, le mode de vie et les conditions de sédimentation.

De nombreux exemplaires de *Liogryphaea arcuata* (LAMARCK) sont bien conservés, d'autres plus ou moins cassés et même roulés. Comme faune annexe on peut citer des Lamellibranches, puis *Pentacrinus* sp., *Rhynchonella* sp. et de rares exemplaires de *Spiriferina walcotti* SOWERBY.

### Population P.4

Une carrière abandonnée près de Distroff, en Lorraine (x. 8805; y. 4349), encore très fraîche au moment de la récolte des quelque 800 exemplaires, a fourni, dans une série calcaro-marneuse, du matériel extrêmement bien conservé. Là encore on se trouve au passage de la zone à *Arietites bucklandi* vers la zone à *Arnioceras semicostatum*.

Les Gryphées, surtout *Liogryphaea arcuata* (LAMARCK), dont de très nombreux exemplaires à deux valves, sont accompagnées de nombreux articles de tiges de *Pentacrinus tuberculatus* MILLER et de *Pentacrinus basaltiformis* MILLER, de rares Lamellibranches et Rhynchonelles ainsi que de *Spiriferina walcotti* SOWERBY, généralement rare, mais assez fréquent dans un banc calcaire; vers le milieu de la coupe.

### **Autres affleurements, pris en considération pour comparaison**

1° Carrière abandonnée près de Mecleuves, Lorraine. Le Sinémurien y affleure en faciès lorrain.

2° Tranchée de route au lieu dit «Côte Rouge», au nord d'Arlon, Belgique. Le Sinémurien y affleure partiellement en faciès gréseux.

## Pourcentages des exemplaires à épifaune et à endofaune

Ces pourcentages, d'après HARY (1969), sont calculés par rapport au nombre total des exemplaires ramassés. D'après la publication en question, le pourcentage des exemplaires à épifaune et (ou) à endofaune varie de 34% à 49% pour les 4 affleurements considérés ici, mais peut cependant atteindre 80% pour quelques autres populations non considérées dans la présente publication. Pour la population de Burmerange (P.1) on arrive à 40%, pour Elvange (P.2) à 34%, pour Sandweiler (P.3) à 46% et pour la population de Distroff (P.4) à 49%.

Dans le détail, la répartition est la suivante :

	P.1	P.2	P.3	P.4
épifaune: Huitres	12%	12%	13%	27%
Serpules	2%	15%	6%	8%
Crinoïdes fixés		2%		
Spongiaires encroûtants	1 ex.	2 ex.	2 ex.	1 ex.
Bryozaires	1%		4%	7%
endofaune: Zapfella	12%	5%	16%	20%
Taraudages filiformes divers	17%	1%	14%	17%
perforations dues à des Gastéropodes(?)	2 ex.		2 ex.	2%
taraudages actuels et récents	7%	1%	11%	6%

Dans les chapitres qui vont suivre, les différentes espèces d'épifaune sur Liogryphées ainsi que les différents types de taraudages (endofaune) causés par des organismes contemporains des Liogryphées seront décrits en détail. Certains de ces taraudages, tous d'origine organique, seront ensuite comparés à des taraudages récents et actuels d'origines diverses.

Après la description, les différents représentants de l'épifaune et de l'endofaune seront réexaminés dans le contexte paléo-écologique et paléo-géographique.

# I. Epifaune sur Liogryphées du Sinémurien en faciès lorrain

## 1° Huitres

Parmi les représentants de l'épifaune sur Liogryphées les jeunes Huitres sont omniprésentes. Quant à l'appartenance à tel ou tel genre on peut admettre qu'il s'agit exclusivement de jeunes Gryphées. Vu que les Gryphées vivaient attachées, au moins pendant une partie de leur vie, la plupart des auteurs (PFANNENSTIEL, 1928, SCHAEFLE, 1929, SCHENK, 1966, SEILACHER, 1954) sont de ce même avis. PFANNENSTIEL et SCHAEFLE discutent, parmi d'autres, le développement des Gryphées depuis le stade de larves jusqu'à la forme adulte. Ils relèvent la grande variabilité des formes chez les jeunes animaux (planche I, figure 2), la forme typique du genre *Gryphaea* ne se développant que peu à peu, cela après le détachement de l'animal du substrat.

Quelques exemplaires à grande surface d'attache confirment cette constatation par leurs formes aberrantes. Ce sont surtout les valves droites qui montrent, après détachement du substrat, la forme de l'objet auquel la jeune Gryphée était attachée, soit un Lamellibranche (planche II, figure 1), soit un Brachiopode (planche II, figure 2), soit une autre Gryphée (planche II, figure 3b) ou un bout de bois (planche II, figure 3a). En principe, si la conservation est bonne, la même empreinte se trouve sur les deux valves, dont une fois en relief inversé. Dans des cas exceptionnels, si la Gryphée ne se détache que très tardivement, on arrive à des formes aberrantes (planche II, figure 3a).

Ce dernier fait est encore mieux illustré par quelques rares valves de Gryphées où deux exemplaires adultes restent attachés l'un à l'autre. SCHAEFLE (1929, planche II, figure 8) en montre un exemplaire de Rissenhofen en Alsace. Les 4 populations examinées ici présentent de rares exemples (une dizaine) de ce même phénomène. Nous figurons trois couples de ce cas spécial, sur la planche I (figure 2) et sur la planche XIII (figure 1 et 2), qui proviennent du Sinémurien de Distroff.

## 2° Bryozoaires

Une quinzaine de Liogryphées de la population de Distroff (P.4) portent des zoariums de Bryozoaires, dont la plus grande dimension ne

dépasse que rarement les 10 mm. Tous les zoariums en question sont à ranger dans le genre *Stomatopora dichotoma* (LAMOUREUX). Les déterminations sont basées sur ORIEUX (1939, p.3ff, pl.I à IV) et WALTER (1969, p.33ff, pl.I).

Je fais suivre une brève description du néotype de *Stomatopora dichotoma* (LAMOUREUX) d'après WALTER (1969, p.34 et pl.I, fig.1). «Le zoarium est encroûtant, rameux, unisérié puis bisérié...La taille moyenne des zoécies est de 0,26 mm de large et 1 mm de long. Les péristomes sont peu récurvés, ils sont cylindriques et ont à leur base un diamètre très peu différent de celui de la zoécie, 0,20 mm environ. Le zoarium est, au plus, bisérié (une zoécie donnant naissance à deux autres) mais son diamètre augmente du fait que les deux zoécies ainsi bourgeonnées peuvent être assez longuement coalescentes avec la zoécie-mère. Aucune ovicelle n'existe sur le zoarium.».

A cette description du néotype WALTER ajoute, entre autres, les remarques suivantes : «La description du néotype ne suffit pas à la description de l'espèce. Elle ne concerne que le stade encroûtant. En effet, d'autres colonies montrent le passage à un stade érigé. A l'endroit où le zoarium devient érigé, 3 ou 4 zoécies se trouvent sur une même section transversale et le zoarium acquiert une section circulaire et une symétrie radiaire; les péristomes s'ouvrent indifféremment tout autour du zoarium. Cependant les dimensions et autres caractéristiques zoéciales ne sont pas changées: la largeur est d'environ 0,25 mm, la longueur apparente varie de 1 à 1,6 mm, les péristomes sont moyennement récurvés, cylindriques, ils ont à leur base un diamètre peu différent de celui de la zoécie: 0,20 mm. L'ovicelle est une simple dilatation du péristome, son oeciostome étant aperture non transformée.»

Citons, avant de passer à la description de nos exemplaires, une dernière remarque de WALTER (1969, p.35) concernant l'écologie. «*Stomatopora dichotoma*, comme la quasi totalité des espèces de *Stomatopora* connues actuellement, semble avoir préféré les eaux peu profondes. Ceci est particulièrement vrai pour la forme érigée...La gracilité de cette forme pourrait laisser supposer également une eau calme.»

Passons aux zoariums rencontrés sur les Liogryphées de la présente étude. Pour huit zoariums sur valves gauches et un sur une valve droite la description de WALTER (1969, p.34) correspond assez précisément à mes exemplaires. Les zoariums sont encroûtants, unisériés, puis bisé-

riés. La taille des zoécies varie de 0,2 à 0,3 mm en largeur, de 0,7 à 1 mm en longueur, le rétrécissement à la base des zoécies étant à peine perceptible. Quant à l'aspect général des zoariums, il est généralement encore plus près de la description d'ORIEUX (1939, pl. IV, fig. 2). Les rameaux grêles sont plus ou moins régulièrement dichotomes. Les angles formés par le bourgeonnement qui engendre deux rameaux varient très largement, mais sont généralement inférieurs ou égaux à  $90^\circ$ . Les différentes branches d'un zoarium ou de plusieurs zoariums qui s'entrecroisent peuvent donner lieu à des figures plus ou moins polygonales (planche III, figures 1 et 2, planche IV, figure 2), figuration que nous allons retrouver pour un type bien fréquent de taraudages décrits dans le chapitre sur l'endofaune.

Deux autres zoariums sur valves droites, les deux provenant de la population de Distroff, méritent une description plus détaillée. Il y a d'abord un, ou plutôt trois zoariums de *Stomatopora dichotoma* (LAMOUREUX) qui ont l'air d'en former un seul, sur la face intérieure d'une valve droite (planche III, figure 1, ainsi que figure 1 dans le texte). Il s'agit en effet de trois zoariums qui se touchent et se superposent partiellement, formant ainsi les figures polygonales citées par ORIEUX. En plus, en s'approchant de l'empreinte musculaire de *Gryphaea*, des parties du zoarium II et du zoarium III (figure 1 dans le texte) montrent le passage vers un stade érigé. Les zoécies, dressées d'environ 0,4 mm, se trouvent dans une petite dépression, ce qui est également le cas pour plusieurs zoécies du zoarium à l'extérieur d'une autre valve droite, situées dans un creux protégé par le crochet de la valve gauche, exemplaire non figuré, étant assez mal conservé. Cette constatation a l'air de confirmer la préférence du mode de construction érigé (WALTER, 1969, p.35) pour des eaux plus calmes, les parties exposées davantage aux courants étant strictement encroûtantes.

Une autre valve droite de *Liogryphaea* sp. (figure 1 de la planche IV, figure 2 dans le texte) montre un autre fait cité par WALTER (1969, p.34) et ORIEUX (1939, p.5) à savoir, qu'après gemmation, les zoécies peuvent rester intimement soudées entre elles par leurs côtés ou ne s'écarter que très faiblement, donnant l'air d'un zoarium bisérié. Quoique les zoécies de ce zoarium soient plus courtes, 0,6 à 0,8 mm, je pense qu'il s'agit quand même de *Stomatopora dichotoma* (LAMOUREUX).

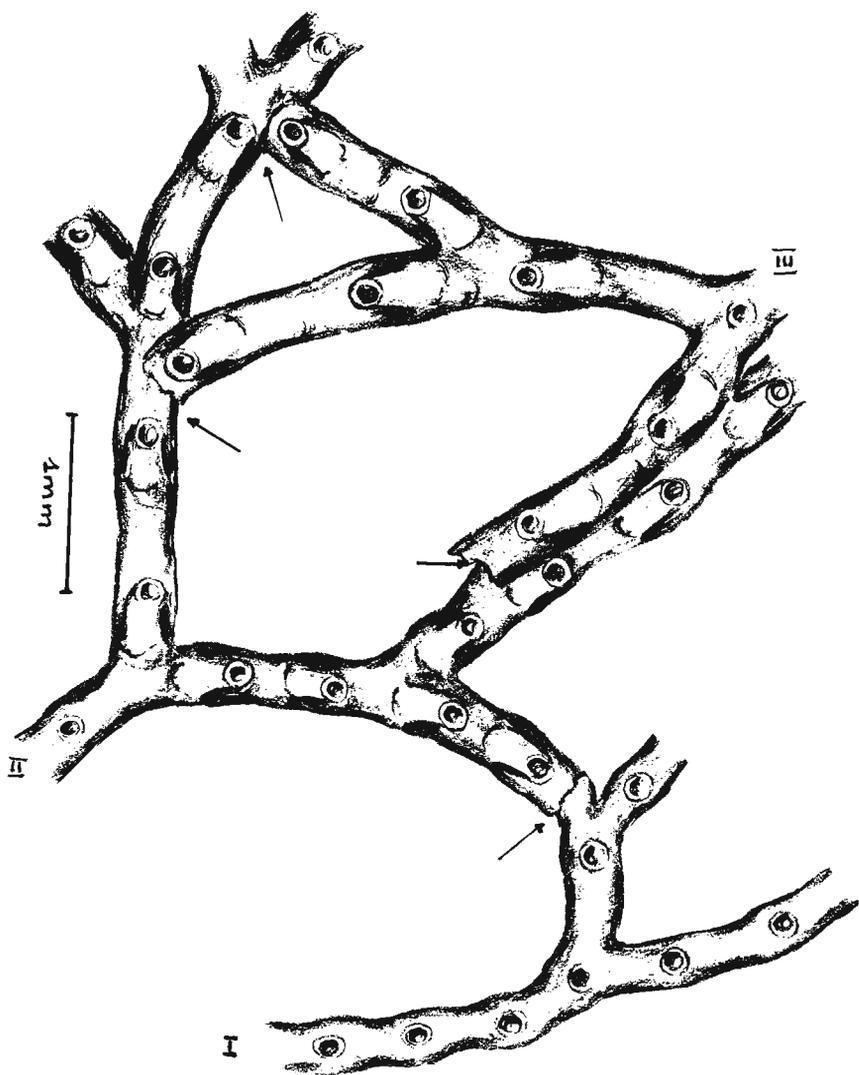


Figure 1 : Détail d'une partie de la figure 1 de la planche III, montrant, d'une part, l'interpénétration (en partie superposition) de trois zoariums de *Stomatopora* sp., d'autre part le passage d'une partie des zoariums II et III vers un stade érigé. Les numéros I, II et III indiquent les trois zoariums, dans l'ordre chronologique de leur croissance, les flèches indiquant les points de rencontre.

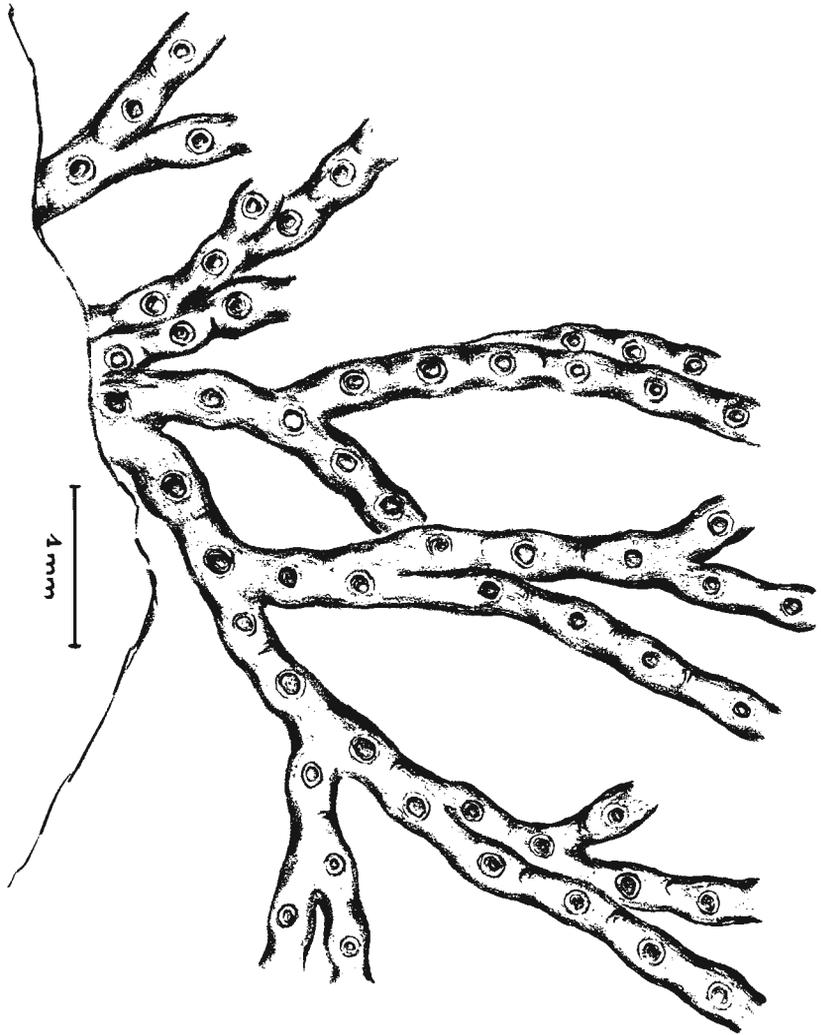


Figure 2 : Détail d'une partie du zoarium de la figure 1 de la planche IV, montrant l'aspect bisérié, dû au petit angle entre deux branches, après gemmation. Remarquons également le raccourcissement des zoécies.

Enfin, si, sur environ 2000 Gryphées examinées, une quinzaine seulement ont montré des Bryozoaires comme épifaune, certains types de l'endofaune, qui seront examinés dans la deuxième partie de cette étude, ont bien l'air d'être dus à des Bryozoaires encroûtants.

### 3° Spongiaires encroûtants

Une bonne dizaine de valves gauches ainsi qu'un exemplaire complet de *Liogryphaea arcuata* (LAMARCK), provenant des quatre populations examinées, sont encroûtées plus ou moins largement par des Spongiaires. L'examen superficiel, au binoculaire seulement, permet de les classer éventuellement dans la famille des *Leiodorellidae* SCHRAMMEN, famille connue à partir du Jurassique. D'après la description sommaire de LAUBENFELS (1955, p.E48) les représentants de cette famille ont des formes diverses avec «a smooth corticate surface with abundant small oscules surrounded by a circular raised rim which has a rounded upper edge».

Au sein de la famille des *Leiodorellidae*, les Spongiaires de nos quatre populations de Liogryphées sont éventuellement à mettre dans la sous-famille *Epistomella* ZITTEL, en partie peut-être aussi, vu la configuration plus ou moins étoilée, dans *Hyalospongia siemiradzki*. Une détermination exacte devrait être faite par un spécialiste.

Les photos des figures 1 et 2 de la planche V fournissent une idée générale des encroûtements spongiaires en question. L'aspect général n'est cependant pas lisse, comme l'indique la description sommaire de LAUBENFELS, mais légèrement granulé, correspondant pourtant tout à fait à la figuration de cet auteur (1955, p.E47, fig. 21, la). De cette surface granulée sortent des monticules, «oscules» de LAUBENFELS, crénelés, plus ou moins circulaires, disséminés, soit d'une manière irrégulière, soit assez régulièrement (planche V, figure 1 et 2), autour desquels on observe parfois une structure vaguement radiée (planche V, figure 2), qui rappelle *Hyalospongia*. La granulation est très peu prononcée, mais les monticules s'élèvent de 0,5 à 1 mm et ont un diamètre d'1 mm en moyenne, jusqu'à 3 mm avec la structure radiaire. Les centres de ces monticules sont distants de 2 à 3 mm.

### 4° Serpules

Quelque 8% en moyenne des Liogryphées examinées portent des Serpules attribuables aux deux espèces *Serpula globiceps* QUENSTEDT et

*Serpula triedra* QUENSTEDT (HARY, 1969).

Les tubes de *Serpula triedra* QUENSTEDT présentent parfois de belles orientations parallèles. Mais, les exemplaires en question étant fixés justement sur le côté convexe des Gryphées, donc avec une très grande probabilité sur des valves vides, enfouies l'ouverture vers le bas, l'épifaune de *Serpula* sp. ne permet ici aucune conclusion concernant l'écologie des Gryphées.

### 5° Crinoïdes

Les articles de tiges de Crinoïdes ne sont pas rares dans les associations à Liogryphées. Il est cependant exceptionnel de trouver des «racines» de Crinoïdes sur les valves mêmes les Liogryphées. Cela est le cas pour 4 valves gauches de l'association du réservoir d'eau d'Elvange (P.3).

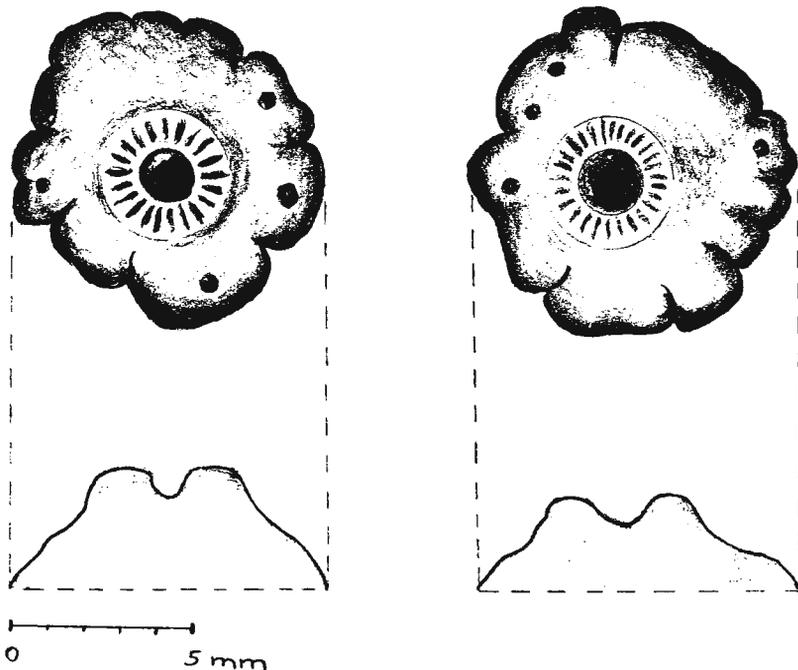


Figure 3 : Détail de deux «racines» de Crinoïdes (exemplaires F.1857 et F.2165) sur *Liogryphaea arcuata* (LAMARCK) de la population d'Elvange (p. 2). Sont représentées la vue d'en haut ainsi qu'une coupe longitudinale.

Sur ces 4 valves on observe en tout les «racines» (=attaches encroûtantes) de 11 exemplaires de Crinoïdes, le diamètre variant de 5 à 8 mm. Les figures 1 et 2 de la planche VI montrent deux valves gauches de *Liogryphaea* sp. avec chaque fois une base de Crinoïde bien conservée, la figure 3 de la même planche 4 «racines» sur une seule valve gauche de *Liogryphaea* sp. La fig. 3, dans le texte, donne le détail de deux «racines» de Crinoïdes sur *Liogryphées* d'Elvange.

La détermination précise est difficile (cf. PALMER et PALMER, 1977, p.179), vu que, d'un côté, les «racines» ne sont pas spécifiques dans leur forme pour une espèce bien déterminée et que, d'un autre côté, aucune partie de la tige n'est restée attachée à la «racine». Relevons seulement que les nombreux articles de tiges trouvés au même endroit et dans le même banc appartiennent tous à *Pentacrinus* sp.

## II. Taraudages d'origine organique sur Liogryphées

### 1° *Zapfella*

Parmi les taraudages sur Liogryphées, au nord-est du Bassin de Paris, ces cavités allongées, rappelant vaguement des virgules, sont les traces de vie les plus connues. Elles affectent surtout les valves de *Liogryphaea arcuata* (LAMARCK), mais également toutes sortes d'autres organismes, tels des Belemnites, des tests d'Oursins, etc.

En ce qui concerne les Liogryphées, je crois que MAUBEUGE (1955, p.68) est le premier à des mentionner, avant tout sur les Ostréidés des genres *Liogryphaea* et *Alectryonia*, mais aussi sur les Belemnites, des Gastéropodes, très rarement sur les Brachiopodes, jamais sur des Ammonites. Cette sélection dans le choix du substrat porte l'auteur à des conclusions paléo-écologiques, conclusions qu'il sera utile de reconsidérer dans la dernière partie de la présente étude.

MAUBEUGE relève aussi le pourcentage très élevé de Liogryphées taraudées par *Zapfella*. Ce même fait est mentionné par HARY (1969, tableau 1) qui trouve *Zapfella* sur 12% des Liogryphées de Burmerange (p.1) contre 5% pour Elvange (p.2), 16% pour Sandweiler (P.3) et 20% pour Distroff (P.4). En ne considérant que les Liogryphées avec épi-et (ou) endofaune (la présente étude), *Zapfella* occupe la deuxième place, avec 41,5% des exemplaires examinés.

La première description de cette trace de vie est de ZAPFE (1936, p.130) qui décrit, sur des Gastéropodes du Miocène de Hongrie, des cavités en forme de petits sacs allongés, à ouverture en forme de virgule, avec un bout plus large, l'autre plus étroit. Il considère ces traces de vie, en les comparant à des formes des mers actuelles, comme des taraudages dus à des Cirripèdes acrothoraciques. CODEZ et SAINT-SEINE (1957, p. 704ff) distinguent plusieurs types au sein de ce qu'ils appellent la famille des *Zapfellidae*, à savoir *Simonizapfes*, *Brachyzapfes* et *Zapfella*, ainsi qu'une deuxième famille, les *Rogerellidae*. Ces auteurs constatent, dans la même étude (p. 712, tableau 2) que *Zapfella pattei* est limité au Tertiaire, principalement au Miocène, les «*Zapfella*» du Jurassique étant différentes, surtout en ce qui concerne la forme des «sacs». CODEZ (1957) crée pour les *Zapfellidae* du Lias le genre *Simoni-*

zapfes et, en particulier, l'espèce *Simonizapfes elongata* CODEZ.

Le genre *Simonizapfes elongata* CODEZ étant, en quelque sorte, la trace de vie type sur Liogryphées, il me semble utile d'en donner une description succincte d'après CODEZ et SAINT-SEINE (1957, p.705f et p.710, fig.4), figure qui est reproduite ci-dessous (figure 4). D'après

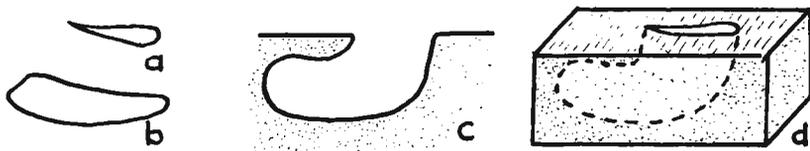


Figure 4: Loges de *Simonizapfes elongata* CODEZ d'après CODEZ et SAINT-SEINE (1969, p. 710, fig. 4):

a: ouverture; b: section tangentielle maximale; c: section longitudinale; d: loge. En ce qui concerne les dimensions, voir dans le texte.

CODEZ et SAINT-SEINE la loge de *Simonizapfes elongata* «se caractérise par une grande longueur, une relative étroitesse, et une faible profondeur. Elle se prolonge en profondeur bien au-delà de l'extrémité céphalique de son ouverture; sa région antérieure peut même se recourber, ce qui amincit le plafond et entraîne plus rapidement l'érosion de celui-ci.» Ce dernier fait est illustré par bon nombre de Liogryphées de mes récoltes (figure 2 de la planche VII), surtout pour la population de Burmerange (P.1) où les Liogryphées furent ramassés sur un champ.

Pour les exemplaires types CODEZ et SAINT-SEINE ont constaté les dimensions moyennes suivantes: 2,3 mm sur 0,4 mm environ pour l'ouverture, 4,5 sur 1,1 mm pour la plus grande section horizontale de la loge. Ils arrivent aux deux rapports suivants concernant la largeur (l), la longueur (L) et la profondeur (p):

$$\frac{l \times 100}{L} = 23$$

$$\frac{p \times 100}{L} = 58$$

Sur les Liogryphées de mes récoltes j'ai mesuré la longueur et la largeur de 160 loges de *Simonizapfes*, les mesures concernant généralement l'ouverture, mais, l'érosion aidant, l'ouverture primitive est probablement agrandie pour un certain nombre des loges. Dans mes mesures, L varie de 1,6 à 5,7 mm, l de 0,4 à 1,4 mm, coupes en surface et plus en profondeur confondues, cela en relation de cause et effet avec l'érosion plus ou moins prononcée à laquelle étaient soumises les Liogryphées des différentes populations. Les résultats de ces mesures sont illustrées par le graphique de la figure 5 afin de montrer l'éparpillement le long du rapport  $\frac{l \times 100}{L}$  qui donne une valeur moyenne de 25,5 donc assez voisine de la valeur de CODEZ et SAINT-SEINE.

Il est peut-être intéressant de mentionner une publication de SEILACHER (1969, p.705 ff) où l'auteur explique le processus de «forage» des Cirripèdes acrothoraciques et donne d'autres indications écologiques en ce qui concerne ces organismes et leur environnement. En plus, la première figure de la page 710 montre des moulages de «Zapfella» et de taraudages filiformes comparables au type I (planche VII, figure 1) de la présente étude.

## 2° Taraudages filiformes du type I

Trois types de perforations filiformes se rencontrent sur bon nombre de valves isolées, mais aussi sur des exemplaires complets où les deux valves restent réunies. Si deux de ces types sont assez rares et, en plus, sont à peine apparents à l'oeil nu, le troisième, je le désigne par type I, est très frappant (figures 1 à 4 de la planche VIII) et a été cité par MAUBEUGE (1955, p.69) et HARY (1969). Si quelques interprétations sommaires ont été avancées, une description précise de ces taraudages filiformes manque toujours. Je vais donc donner une description succincte des taraudages en question et faire la comparaison avec des taraudages similaires décrits pour d'autres niveaux stratigraphiques, d'autres milieux de sédimentation et d'autres substrats.

Si les photos de la planche VIII donnent une bonne idée générale des taraudages en question, une description plus détaillée, accompagnée de dessins, me paraît nécessaire. Vus au microscope, les taraudages du type I se présentent comme un système de tubulures ramifiées (angles de ramification variant de 30° à 150°), soit en demi-relief creux (sil-

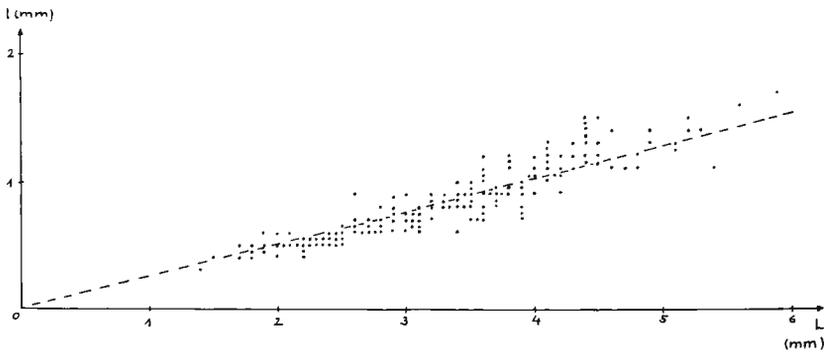


Figure 5 : Mesures de 160 loges de *Zapfella* portées sur un diagramme concernant la longueur (L) et la largeur (l) des ouvertures. La ligne oblique indique le rapport trouvé par calcul :

$$R = \frac{l \cdot 100}{L} = 0,25.$$

La disposition des points montre que l'éparpillement des 160 rapports isolés est assez serrée autour du rapport moyen trouvé par calcul.

lons) en surface, soit en tunnels, à coupe circulaire, dans le test de la Gryphée, mais à très faible profondeur, à peine quelques dixièmes de millimètre. Les tubuleurs sont accompagnées, d'une manière irrégulière, de perforations circulaires qui descendent dans le test de la Gryphée, soit verticalement, soit obliquement, mais jamais au-delà de 1 mm. Le diamètre de ces tubulures varie de 0,12 à 0,20 mm. La figure 6, ci-dessous, donne une idée de l'aspect superficiel de quelques-uns des systèmes de taraudages du type I.

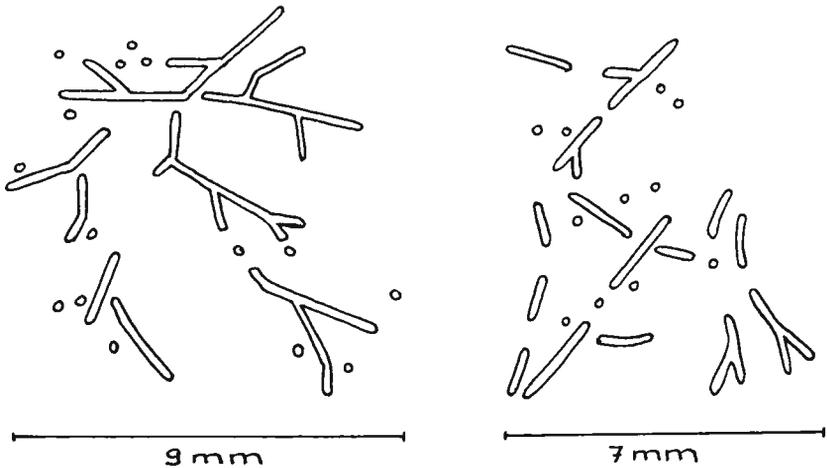


Figure 6: Détail de taraudages filiformes du type I, vus en surface. L'exemplaire à gauche (F.1801) provient de la population 1, de Burmerange, celui à droite (F.1855) de la population 2, près d'Elvange.

Afin de pouvoir examiner les systèmes de taraudages en entier, j'ai enlevé, à l'aide d'une fine aiguille, le «toit» des passages en tunnel d'une Gryphée bien conservée. De ce «travail de déblaiement» résulte un système bien continu (figure 7), pratiquement parallèle à la surface extérieure de la Gryphée.

Avant de passer aux essais d'interprétation, considérons le tracé sommaire de plusieurs systèmes de taraudages sur *Liogryphaea arcuata* (LAMARCK) de Distroff (p.4), systèmes qui, vu uniquement la configuration extérieure, ressemblent étrangement aux zoariums de *Stomatopora dichotoma* (LAMOUREUX), que l'on rencontre justement dans

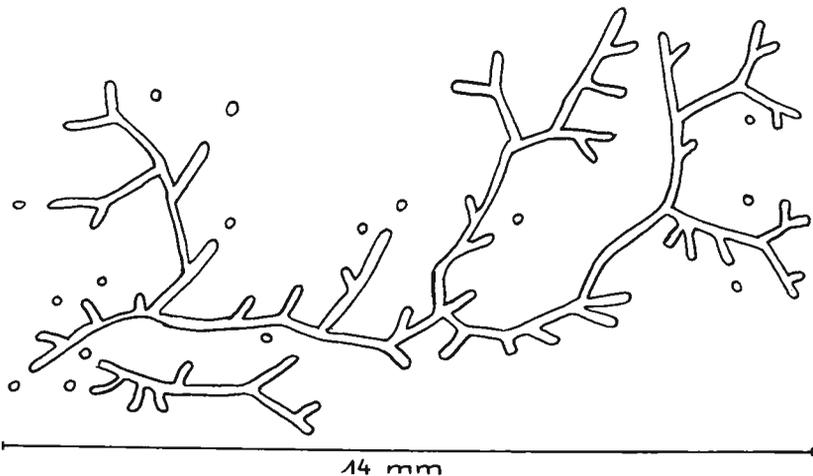


Figure 7 : Détail d'un système du type I, plus ou moins complet, dégagé par ouverture des «passages sous tunnel». L'exemplaire (F.1333c) provient de la population de Burmerange.

cette même population (figures 1 et 2 de la planche III, figure 2 de la planche IV). Signalons encore que les diamètres des filaments de la figure 8, ci-dessous, avec 0,15 à 0,20 mm et l'étendue totale des systèmes, ici 4 à 7 mm, mais pouvant aller jusqu'à 13 mm, sont comparables aux dimensions des zoariums de *Stomatopora* du même affleurement.

En ce qui concerne l'interprétation de la genèse de ces taraudages j'ai eu, lors des récoltes sur le terrain, en 1967, des discussions avec le professeur A. Seilacher de Tübingen et avec le Dr. W. Müller d'Esslingen, qui, tous les deux, ont examiné en détail les Liogryphées du Wurtemberg, de même qu'une sélection de mes Liogryphées de Burmerange et de Distroff. Ils ont trouvé, dans leur région, une épifaune et une endofaune comparables, exceptés les Bryozoaires encroûtants. Si les interprétations concernant les loges de *Zapfella* et les systèmes du type II, décrits ci-dessous, sont concordantes chez la plupart des auteurs, mes deux correspondants hésitent, pour mes taraudages du type I, entre des taraudages d'Algues et de Bryozoaires.

Une étude assez complète sur les différentes perforations d'origine organique a été publiée par BROMLEY (1970, p.49-90). Aux pages 54 et 55, l'auteur fait la comparaison entre des perforations d'Algues et celles de Tallophytes, parfois difficiles à distinguer, les dimensions des

perforations filiformes étant très variables dans les deux cas. Si, cependant, le diamètre moyen des perforations dépasse 0,05 mm, ce qui est partout le cas pour mes systèmes du type I, alors l'origine algale est plus probable. Un autre argument pour une origine algale serait le fait que les Algues cherchent protection en perforant le substrat, tandis que les Tallophytes sont à la recherche de nourriture. Un autre argument en faveur des Algues serait leur affinité pour le fer (BROMLEY, 1970, p.55). Or, plusieurs systèmes de perforations du type I présentent des remplissages limonitiques. Par contre, BROMLEY trouve pour les Algues des perforations de diamètres très variables sur un même système ainsi que des ramifications seulement apparentes. Mes perforations du type I, par contre, présentent, pour chaque système, des diamètres sensiblement égaux, en plus les ramifications sont réelles (cf. figures 7 et 8).

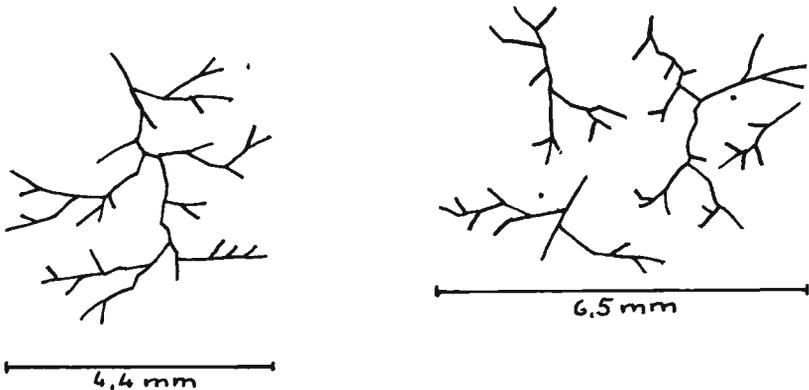


Figure 8 : Systèmes dont la configuration superficielle ressemble à des zoariums de *Stomatopora* sp. mais qui se présentent entièrement en semi-relief creux. Les deux exemplaires, F.1346a à gauche et F.1873 à droite, proviennent de la population de Distroff (P.4).

Aux pages 56 à 58, BROMLEY décrit des perforations des Bryozoaires et donne les caractéristiques suivantes que je reproduis textuellement, vu que cette description correspond largement aux systèmes de mon type I. BROMLEY (197 =. p.56) décrit les taraudages des Bryozoaires comme suit : «Borings most easily confused with those of Thallophytes are those of Bryozoa. These are usually superficial, slender, branching stolons partially or wholly sunken into the carbonate matrix, and communicating repeatedly with the surface at points where zooids are deve-

loped. These zooids themselves may also be houses within the substrate, or be free and deciduous on the surface and leave no boring trace.» De plus, les figures de la publication de BROMLEY (figures 1, pages 56 et 3, page 58) rappellent largement la configuration des taraudages de mon type I. Les dimensions sont également compatibles.

RODRIGUEZ et GUTSCHICK (1970, p.402-411, figures c et d de la planche 2, figures b, c et e de la planche 3) donnent la description et la figuration de perforations, elles aussi, très comparables à mon type I. Les traces de vie en question, observées sur Brachiopodes et Gastéropodes paléozoïques, sont mis dans l'ichnogenre *Conchotrema* TEICHERT: Du point de vue paléo-écologique il est peut-être utile de relever la coexistence de ces taraudages filiformes avec des loges de Cirripèdes acrothoraciques, semblables à *Zapfella*.

Pour être complet, rappelons la ressemblance tout à fait fortuite des systèmes de mon type I avec *Chondrites*. Ni le substrat, ni les dimensions, ni la disposition exclusivement plane et en contact avec la surface ne correspondent à *Chondrites*.

### 3° Taraudages filiformes du type II

Sept valves gauches de *Liogryphaea* sp., provenant de trois des quatre populations étudiées (P.1, 3 et 4), montrent un autre type de perforations formant des systèmes ramifiés. Ce ne sont cependant pas les sillons qui constituent l'élément caractéristique, mais deux rangées parallèles de petites loges, à ouverture circulaire, les loges étant généralement placées symétriquement des deux côtés du sillon médian (cf. figure 9a). Bien des fois le sillon médian peut manquer (cf. figure 9b et planche IX, figure 1).

La plus grande dimension des fragments de systèmes de mon type II est de 15 mm, la distance entre deux cavités symétriques varie de 0,6 à 1,2 mm, restant pourtant à peu près constante pour un même système. La distance entre deux cavités successives varie de 0,2 à 0,5 mm, variation qui affecte également un même système. Le diamètre des petites cavités est de 0,12 à 0,15 mm, la profondeur ne dépassant 0,2 mm. Enfin, la largeur du sillon médian varie de 0,1 à 0,2 mm, tandis la profondeur atteint au maximum 0,2 mm.

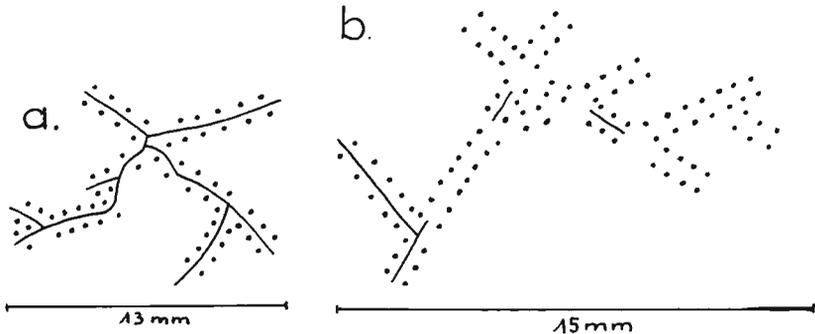


Figure 9: Fragments de deux systèmes du type II, sur valves gauches de Liogryphées, taraudages probablement dus à des Bryozoaires. a: Cet exemplaire (F.1798) provient de Burmerange. La distance entre deux cavités symétriques est d'environ 1,2 mm, le diamètre des cavités d'environ 0,2 mm. Le sillon médian est partout visible. b: Exemplaire (G.7766) de la population de Sandweiler (P.3). La distance entre deux cavités symétriques varie de 0,6 à 0,7 mm, entre deux cavités successives elle est de 0,2 à 0,5 mm, le diamètre des cavités variant de 0,12 à 0,15 mm. Un sillon médian n'existe que partiellement.

D'après ma correspondance avec MM. W. Müller et A. Seilacher, les auteurs de ces taraudages sont avec une grande probabilité des Bryozoaires lithophages. BROMLEY (1970, figure 2a) présente un type de Bryozoaires lithophages actuel qui produit des taraudages vaguement comparables à ceux de mon type II. Les cavités ne sont cependant pas symétriques, mais alternés et, en plus, plutôt en forme de virgule. Le même auteur, ainsi que d'autres auteurs cités par lui, met en garde contre des conclusions trop hâtives en comparant des taraudages fossiles à des formes actuelles.

#### 4° Taraudages attribués à des Gastéropodes

Un certain nombre de Liogryphées de chaque population présente des taraudages tout à fait circulaires (planche X, figure 1) qui se rencontrent en majeure partie sur le crochet, plus rarement sur les autres parties de la valve gauche, une seule fois sur une valve droite. Sur les parties épaisses des valves de Liogryphées, la forme de ces cavités va de la calotte sphérique peu profonde à la demi-sphère, l'ouverture variant, en diamètre, de 1,4 à 3,7 mm, avec un pourcentage élevé entre 2,2 et 2,8

mm. Il n'y a que deux de ces taraudages qui traversent le test de la Liogryphée entièrement, l'un sur une valve droite, l'autre sur le flanc d'une valve gauche. Dans ces deux cas, les perforations ont une forme intermédiaire entre un segment sphérique et un tronc de cône, le diamètre extérieur et de diamètre intérieur étant respectivement 2,2 et 1,8 mm pour la perforation de la valve droite, 1,8 et 1,4 mm pour l'autre.

Des taraudages de ce type se rencontrent depuis le Paléozoïque jusqu'aux coquillages sur les plages de nos mers actuelles, où on les observe fréquemment. Des recherches sur les perforations actuelles de ce type, ainsi que sur des taraudages fossiles similaires, ont été faites par divers auteurs, dont LIVAN (1937, p.138-150), ABEL (1935, p.369-378), BROMLEY (1970, p.61-64), par bien d'autres sur les perforations actuelles seulement. Les taraudages actuels de ce type, segments sphériques pour les perforations qui traversent complètement le test du coquillage, calotte sphérique pour les autres, sont dus exclusivement à des Gastéropodes prédateurs, surtout du genre *Natica* sp., mais également d'autres genres et d'autres familles. Deux des auteurs cités plus haut (ABEL, 1935, fig. 311, p. 375 et LIVAN, 1937, fig. 2, p. 141) décrivent également le processus du taraudage sur des échantillons actuels. Relevons encore que les perforations en forme de calotte peuvent montrer, dans le fond, un petit monticule central.

L'aspect morphologique des perforations généralement hémisphériques sur Liogryphées est tout à fait comparable aux taraudages actuels par des Gastéropodes prédateurs. Si de nombreux auteurs ont admis que même les perforations paléozoïques de notre type sont dues à des Gastéropodes prédateurs (FENTON 1931, BUCHER 1939, BRUNNTON 1966, BUEHLER 1969, cités par BROMLEY 1970, p. 62), d'autres, par contre, contestent une telle origine. SOHL (1969), cité par BROMLEY (1970, p.62) considère comme très peu probable que les taraudages paléozoïques de ce type soient causés par des Gastéropodes prédateurs, des Gastéropodes présentant cette faculté n'ayant probablement pas apparu avant le Cénomanién. Si cette supposition était vérifiée, alors les perforations de nos Liogryphées ne seraient pas non plus attribuables à des Gastéropodes, fait qui pourrait être confirmé par l'absence presque totale de Gastéropodes dans les associations à Liogryphées. Le doute sur les véritables auteurs de nos perforations mis à part, je suis cependant convaincu d'une origine biogène.

## 5° Taraudages attribués à l'action de Spongiaires

Sur les Liogryphées examinées il reste à citer et à décrire brièvement deux types de taraudages, bien différents entre eux, qui pourraient être mis en relation avec deux types différents de Spongiaires.

Il y a d'abord des surfaces d'un à plusieurs cm<sup>2</sup>, parsemées, plus ou moins régulièrement, de petites cavités à ouverture circulaire (planche X, figure 2). Le diamètre des cavités varie de 0,15 à 0,20 mm, les espaces entre les trous de 0,10 à 0,25 mm. La disposition rappelle celle des monticules des Spongiaires encroûtants décrits plus haut. Pour le moment, je ne saurais donner une preuve d'une telle relation; il s'agit donc d'une supposition qui devrait être contrôlée ultérieurement par des études spéciales, éventuellement en enlevant des Spongiaires encroûtants de l'un ou l'autre exemplaire de *Liogryphaea* et d'examiner la surface d'attache. Pour deux valves gauches de *Lyogryphaea* il y a les deux «protagonistes», Spongiaires encroûtants et aires taraudées, réunis sur la même valve, malheureusement en des endroits différents, sans passage de l'un à l'autre.

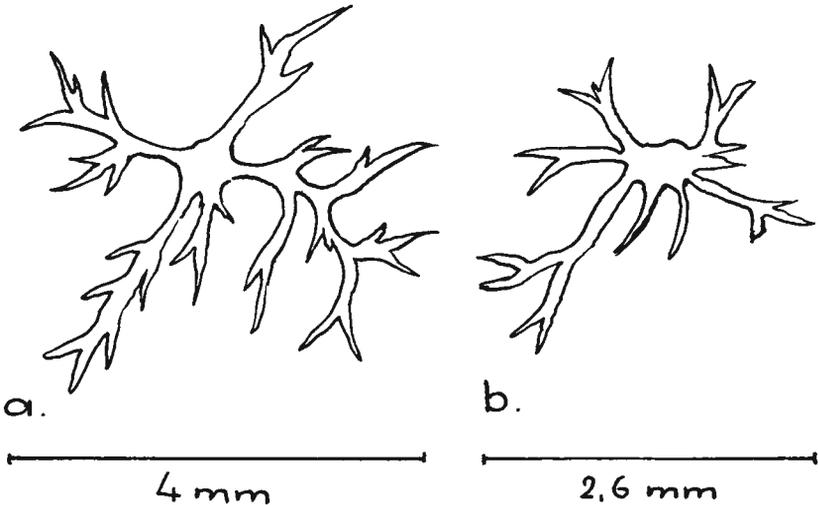


Figure 10: Taraudages sur deux valves gauches de *Liogryphaea arcuata* (LAMARCK) de Sandweiler (F.1844, fig. 10a) et d'Elvange (F. 1859, fig. 10b). Les organismes qui sont à l'origine de ces taraudages sont à rapprocher, avec une assez grande probabilité, du genre *Cliona*.

Puis on rencontre parfois des taraudages peu profonds (voir figure 10 ci-dessus) où des ramifications irrégulières partent, en tous sens, dans un plan parallèle à la surface de *Liogryphaea*. Vu l'altération plus ou moins prononcée des exemplaires en question, il est difficile de vérifier si les taraudages ont été creusés en surface ou à très faible profondeur, apparaissant seulement après altération, le «toit» très mince s'étant effondré (cf. taraudages filiformes du type I, figure 7 dans le texte).

Plusieurs auteurs, dont ABEL (1935, p.492, figures 418 et 419) et HAENTZSCHEL (1975, p.W125, figure 1a), figurent des taraudages de Spongiaires du genre *Clionolithes* CLARKE. Les taraudages de ces figurations proviennent du Paléozoïque, on les connaît du reste aussi sur tests de Brachiopodes de l'Emsien des Ardennes. Citons la brève description de HAENTZSCHEL (1975, p.W127): «Bent or cracked borings, generally radiating in one plane to all sides from very small central cavity; commonly branching dichotomously; diameter several mm; always etched into shell of some host animal.»

Si le genre *Clionolithes* CLARKE est seulement décrit pour des niveaux paléozoïques, BROMLEY (1970, p. 57, figure 2d) figure un taraudage actuel d'un Spongiaire clinioïde qui rappelle largement les taraudages de ma figure 10. BROMLEY admet que les taraudages cités par divers auteurs, également pour le Jurassique, sont à considérer, avec une grande probabilité, comme des taraudages de *Cliona*.

## 6° Taraudages actuels ou récents

Citons, pour être complet, deux types de taraudages qui, d'une part, ne sont sûrement pas contemporains des organismes étudiés ici, d'autre part, sont dus surtout à des phénomènes de dissolution chimique.

Il y a d'abord des sillons de 2 à 5 mm de large et de plusieurs cm de longueur sur des valves gauches assez altérées de *Liogryphées* (planche XI, figures 1 et 2). La profondeur en est de l'ordre de quelques mm.

PFANNENSTIEL (1928) décrit des taraudages pareils sur *Liogryphées* de Kandern, Bade (R.F.A.) et les explique comme des phénomènes de dissolution chimique, sous pression des couches sédimentaires de couverture, en contact avec des objets durs, en majeure partie d'autres *Liogryphées*. Il compare le processus de formation à celui des stylolithes.

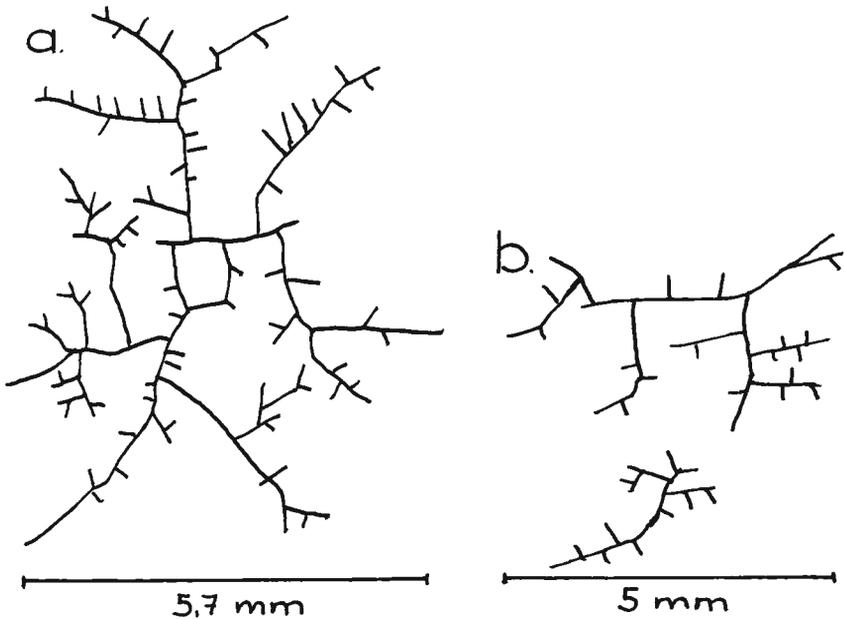


Figure 11 : Taradages récents ou actuels, dus probablement à des phénomènes de dissolution chimique, en contact avec de très fines racines. L'exemplaire F.1784, à gauche (figure 11a) provient de la Côte Rouge au N d'Arlon, l'exemplaire F.1855, à droite (figure 11b), d'Elvange.

Enfin il y a un type de taradages filiformes qui présentent une ressemblance assez prononcée avec les systèmes filiformes de mon type I (cf. figure 3 de la planche XI et figure II dans le texte). Il y a cependant quelques différences avec le type I, avant tout dans la disposition des ramifications : beaucoup d'angles droits, figures nettement polygonales, pas de loges rondes à côté des filaments, aucun passage sous tunnel, etc. D'un autre côté, ces taradages sont toujours les plus jeunes, n'étant jamais recouverts par d'autres organismes ou taradages. L'examen à la loupe de la figure 2 de la planche XI montre ce type en surimpression dans les gros sillons. BOYD (1975, p.79, figure 5,9) décrit des taradages pareils dans des roches dures, surtout calcaires. Il les explique par une certaine dissolution chimique, en contact avec des racines très fines, entre deux plans de roche. Ces systèmes de racines sont toujours postérieurs aux dépôts sédimentaires, affectant toujours des

sédiments déjà durcis. On pourrait avoir le même phénomène, récent ou actuel, entre les valves de Liogryphées et le sédiment qui les enveloppe.

### III. Conclusions paléo-écologiques

#### 1° Les représentants de l'épifaune et de l'endofaune des Liogryphées comme indicateurs du milieu

Si les Liogryphées, vu leur grand nombre, sont sûrement le meilleur indicateur de milieu, l'épifaune et l'endofaune peuvent, elles aussi, fournir des informations supplémentaires. Ceci est le cas pour les Bryozoaires, tandis que les Spongiaires, trop peu spécifiques, ainsi que les Serpules, vu leur omniprésence, ne permettent aucune conclusion précise. Parmi les taraudages ce sont les loges du type *Zapfella* qui, vu leur grand nombre et la quasi-certitude sur leur auteur, fournissent certains renseignements précis ou du moins probables. A côté des loges de *Zapfella* ce sont les systèmes filiformes du type I qui pourraient être intéressants, vu leur omniprésence dans les populations de Liogryphées. Malheureusement il est impossible, du moins actuellement, d'en identifier l'auteur avec certitude.

En ce qui concerne les Liogryphées elles-mêmes MULLER (1967, p. 19 et 20) donne un résumé sur le milieu de vie présumé d'après les données de la littérature paléontologique et d'après ses propres recherches. Il constate que le milieu calcaire convient presque aussi bien que le milieu argileux. Du reste, pratiquement tous les auteurs admettent un biotope marin vaseux. Tandis que les toutes jeunes Huitres ont besoin d'un point d'attache, en milieu vaseux presque exclusivement des tests d'autres organismes, tels des Huitres, des Brachiopodes, etc. (cf. aires d'attache, planche II), les organismes adultes doivent s'adapter au milieu, c.-à-d. à la vie dans un sédiment assez meuble. Ni la forme des Liogryphées ni leur substrat ne permettent d'admettre des courants trop forts et des mouvements de vagues trop houleux. Le grand nombre de valves cassées et l'amoncellement pêle-mêle des Liogryphées en bien des gisements sont les témoins de l'interruption des périodes calmes par

des tempêtes épisodiques. En plus MULLER (1967) admet des variations notables dans l'ampleur de la sédimentation argileuse. Des périodes calmes, pratiquement sans sédimentation, alternent avec des épisodes de sédimentation moyenne et même forte. Les périodes calmes sont à l'origine des bancs calcaires, parfois bourrés de Liogryphées et qui ont valu l'ancien nom "Gryphitenkalke" à cet horizon. Avec l'accroissement de la sédimentation la densité des populations diminue, mais bon nombre de Liogryphées survivent quand même. Dans une dernière phase, l'ampleur de la sédimentation ne permet plus la survie des populations. Il en résulte d'épaisses séries argileuses, sans faune.

PFANNENSTIEL (1951) admet comme habitat des Liogryphées la partie de la zone côtière où les mouvements des marées se font remarquer tout justement au niveau du sol, là où le mouvement des eaux affecte encore faiblement le sédiment vaseux, sans trop déranger la position assez instable des Liogryphées.

Les quatre populations examinées pour cette étude proviennent soit d'une alternance de bancs calcaires et de couches argilo-marneuses (P. 1 et P. 3) soit d'un milieu argileux, avec seulement de rares bancs calcaires (P.2 et P.4). C'est en milieu marno-calcaire que l'on trouve les pourcentages les plus élevés en exemplaires disjoints, cassés et taraudés tandis que les milieux argilo-marneux se caractérisent par de plus hauts pourcentages en exemplaires bien à très bien conservés. Les pourcentages des exemplaires tout à fait complets (les deux valves qui se tiennent) varient de 3 pour la population de Burmerange (série marno-calcaire) à 22 pour la population de Distroff (ramassée exclusivement dans les couches argilo-marneuses). Je vais considérer plus bas l'influence des différents milieux sur la variabilité des divers organismes de l'épifaune, de l'endofaune ainsi que de la "co-faune" des *Liogryphées*.

Parmi l'épifaune, à l'exception des jeunes Huitres, à ranger dans les explications précédentes, ce sont surtout les Bryozoaires qui fournissent des renseignements précis. WALTER (1969, p. 283) décrit les influences de la sédimentation argileuse sur le développement des Bryozoaires en général et de *Stomatopora* sp. en particulier. Citons: "La sédimentation en général est défavorable au développement d'organismes fixés tels que les Bryozoaires. Mais toutes les phases de la sédimentation ne sont pas également néfastes . . . Un sédiment détritique grossier nécessite pour son transport un courant assez fort, peu compatible

avec la vie des Bryozoaires, d'autant plus que le frottement des particules sur les colonies entraînerait rapidement la destruction de ces dernières. En revanche, si le sédiment est très fin (argile par exemple) un courant relativement faible suffit à le maintenir en suspension, formant une eau boueuse qui peut traverser les zones où vivent les Bryozoaires." WALTER cite encore le pouvoir d'adaptation de certaines formes, p. ex. *Stomatopora* sp., aux conditions plutôt défavorables d'un milieu argileux (1969, p. 284). Enfin, il cite l'influence de la luminosité, influence qui ne joue probablement pas pour des populations d'Huitres qui vivent généralement dans un milieu bien éclairé.

Dans nos populations de Liogryphées les Bryozoaires sont plutôt rares, à moins qu'on doive y ajouter tout ou partie des systèmes filiformes du type I. Les zoariums bien conservés de *Stomatopora* sp. ont été trouvés exclusivement sur des *Liogryphées* du milieu argileux. Je vais y revenir plus bas.

Les Cirripèdes acrothoraciques, auteurs présumés des taraudages de la famille des *Zapfellidae*, sont eux aussi de valables indicateurs du milieu. Citons MAUBEUGE (1955, p. 69) ainsi que CODEZ et SAINT-SEINE 61957, p. 717 et 718). D'après MAUBEUGE "il y avait incontestablement un milieu agité, mais aussi peu profond, littoral . . . Ces conditions de milieu s'accordent singulièrement avec ce que l'on sait quant à un certain nombre de Cirripèdes actuels, essentiellement littoraux." CODEZ et SAINT-SEINE examinent l'habitat des Cirripèdes acrothoraciques et arrivent aux conclusions suivantes:

- "Les Acrothoraciques fossiles paraissent, comme les actuels, littoraux ou benthoniques . . . les fossiles qu'ils perforent sont général littoraux, mais souvent roulés."
- Quant au mouvement des eaux, les Acrothoraciques s'adaptent à des milieux bien différents, Simonizapfes p. ex. pouvant se retrouver aussi bien en milieu agité qu'en milieu relativement calme, le premier semblant toutefois être préféré. Ces particularités, citées par CODEZ et SAINT-SEINE pour le Charmouthien et le Toarcien, nous allons les retrouver dans le Sinémurien, dans les différentes populations de *Liogryphées*.

- En ce qui concerne la température, "les formes fossiles paraissent, en général, s'accomoder d'un climat plus chaud que celui qui règne actuellement dans nos pays."
- L'adaption à des degrés de salinité différents paraît aussi probable pour les formes fossiles (p. ex. milieu lagunaire pour le Permien et le Trias), mais ne pose pas de problèmes pour l'interprétation de nos populations, en milieu marin comme les Acrothoraciques actuels.

Citons enfin, comme indicateurs d'un milieu agité, les Crinoïdes, surtout les bases fixées sur Liogryphées de la population d'Elvange (P.2).

## 2° Interprétation du milieu de sédimentation des populations de Liogryphées examinées ici

Parmi les quatre populations de Liogryphées examinées ici, une, celle de *Sandweiler* (P. 3) a déjà été étudiée en détail par SCHENK (1966). Cet auteur fait le relevé statistique des différents caractères de la forme, mais également du degré d'usure. Le très vaste échantillon examiné par SCHENK comprenait 22 exemplaires complets (2 valves) et 553 valves gauches bien conservées. D'autre part il y avait également 521 valves gauches plus ou moins taraudées et autrement endommagées.

Sur les valves gauches bien conservées il y a 91% qui sont plus ou moins cassées, surtout dans les parties peu épaisses, sans que les cassures soient usées chimiquement ou mécaniquement. En considérant le dépôt dû à des courants violents, mais de courte durée, causant les cassures en question, soit pendant le transport, soit lors du dépôt. Vu l'usure minime des bords de cassure on doit admettre que le milieu de vie et l'endroit de l'ensevelissement n'étaient pas bien éloignés l'un de l'autre.

Parmi les exemplaires usés il faut distinguer d'une part les taradages dus à des organismes vivants (p.ex. *Zapfelliidae*), d'autre part à une dissolution chimique, puis enfin à une usure causée par un transport plus ou moins prolongé. Si les taradages d'ordre organique sont contemporains ou du moins péné-contemporains des Liogryphées, la dissolution chimique et surtout l'abrasion par le transport peuvent être nettement plus récents que l'époque du développement du biotope à Liogryphées.

Mes constatations personnelles étant comparables à celles de SCHENK, on peut admettre:

- Un petit nombre des Liogryphées (2 à 4%) ont été surprises par la sédimentation à l'endroit même où elles ont vécu.
- La majeure partie a été emportée par de brusques courants assez forts (tempête ?) et déposée en masse dans des dépressions à proximité du lieu de vie.
- Un nombre plus ou moins considérable de valves disjointes (environ 10%) a été transporté plus loin ou soumis sur place à une usure prolongée, ceci peu après la mort des Huitres ou bien à une époque ultérieure.

La population de **Burmerange** (P. 1), ramassée à fleur de sol, ne permet pas des conclusions aussi nettes. L'aspect général est cependant comparable à la population de Sandweiler.

La population **d'Elvange** (P.2), par contre, est quelque peu différente, ne fût-ce que par la variation plus grande de la faune qui l'accompagne. Pour cette population on peut constater une différence assez prononcée entre les quelques bancs calcaires et les couches argilo-marneuses qui forment la majeure partie de l'affleurement. Si les bancs calcaires contiennent seulement des Liogryphées et quelques rares Brachiopodes (*Spiriferina walcotti* SOWERBY), la faune des niveaux argilo-marneux est bien plus variée. Aux Liogryphées, généralement bien conservées, avec de nombreuses valves droites, détachées mais non cassées, s'ajoutent des Belemnites et des articles de tige de *Pentacrinus* sp. assez nombreux, ainsi que divers Lamellibranches et des Rhynchonelles. Si les tests des Liogryphées sont partiellement cassées et déposées pêle-mêle avec la faune qui les accompagne, ce qui fait admettre un transport par des courants assez vifs, on ne constate cependant qu'une usure minime par frottement. On peut donc admettre, comme pour la population de Sandweiler, un déplacement sur une courte distance seulement, provoquant p. ex. la séparation des deux valves des Liogryphées, sans casser pourtant les valves droites assez fragiles. Les Belemnites, pas trop fréquentes dans les populations de Liogryphées, ne sont pas

roulées non plus. On peut donc admettre une thanatocénose très proche, dans sa composition, de la biocénose à proximité du lieu de dépôt. Restent à relever les "racines" de Crinoïdes, fixées sur des valves gauches de Liogryphées. Si ce fait ne prouve pas l'existence des Crinoïdes dans le biotope même des Liogryphées, on peut pourtant admettre une proximité assez restreinte des deux biotopes.

La population de Liogryphées de *Distroff* (P.4) enfin présente plusieurs particularités, tout en ayant certaines ressemblances avec celle d'Elvange (P.3). Commençons par les constatations communes.

Les quelques rares bancs calcaires contiennent presque exclusivement des *Liogryphaea arcuata* (LAMARCK) ainsi que *Spiriferina walcotti* SOWERBY. Les plus riches récoltes de Liogryphées proviennent, comme pour Elvange, des couches argilo-marneuses, accompagnées également ici d'articles de tiges de *Pentacrinus* sp., bien conservés, mais jamais fixés sur les Liogryphées mêmes.

Ce qui est particulier à cette population, c'est la conservation extraordinaire:

- plus de 20% d'exemplaires où les deux valves restent réunies;
- très peu d'exemplaires cassés;
- très peu de valves roulées;
- presque tous les exemplaires avec *Stomatopora* sp. proviennent de cette population;
- les taraudages par *Zapfella* sont aussi fréquents, en pourcentage, que pour les autres affleurements, mais se concentrent davantage sur le crochet, sur les bords supérieurs des flancs, puis sur les valves droites d'exemplaires complets.

Pour une bonne partie des Liogryphées de *Distroff* on peut penser à un (ou plusieurs ?) recouvrement du biotope par une sédimentation argileuse massive, ensevelissant les Liogryphées pratiquement en position de vie et occasionnant ainsi l'excellente conservation.

Cette bonne conservation permet aussi l'examen de la très grande variabilité des Liogryphées au sein d'une population bien délimitée. Comme la population de Sandweiler (SCHENK, 1966) la population de *Distroff* montre une vaste nomenclature de formes:

- stries d'accroissement normales (planche XII, figure 1 et 2) ou exagérées (planche XII, figure 2);
- crochet normal et bien marqué (planche XII, figures 1 et 2) ou tout à fait absent (planche II, figure 3);
- surface d'attache pratiquement inexistante (planche XII) ou bien marquée (planche II);
- exemplaires adultes fixés l'un à l'autre au cours de la vie entière de l'animal (planche I, figure 2 et planche XIII, figures 1 et 2);
- courbure normale ou déformée, etc.

Citons un dernier exemplaire très intéressant (planche XIII, figure 3) où, suite à une influence extérieure, le sillon a été déplacé de 8 mm vers le haut de la courbure.

### 3° Quelques constatations supplémentaires concernant la position de vie des Gryphées

Enfin, en examinant des échantillons si importants de quatre populations fossiles, l'idée m'est venue de vérifier si l'emplacement de l'épifaune et des taraudages ne pourrait pas confirmer l'une ou l'autre des hypothèses, émises à ce jour, concernant la position de vie des Gryphées.

Commençons par un rappel succinct des diverses opinions qui se résument cependant en deux hypothèses, soit la courbure convexe de la valve gauche tournée vers le bas, enlisée plus ou moins profondément dans le sédiment, soit la position sur le lobe et le sillon de cette même valve gauche.

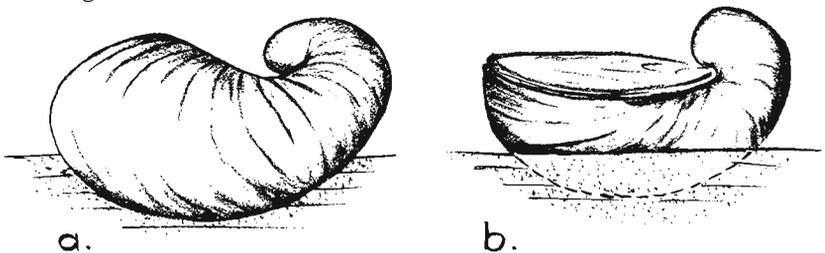


Figure 12: Position de vie présumée des Liogryphées:  
 a: couchées sur le flanc du lobe et du sillon, d'après PFANNENSTIEL (1928), SCHAEFLE (1929) et SEILACHER (1954);  
 b: enfouies partiellement dans le sédiment, convexité en bas, d'après ZEUNER (1933), SIMPSON (1953) et SWINNERTON (1964).

Les premiers chercheurs à proposer une solution à ce problème étaient PFANNENSTIEL (1928) et SCHAEFLE (1929). Ils admettent que *Gryphaea* gît sur la surface sédimentaire (cf. figure 12 a ci-dessus), soutenu dans un certain équilibre par le lobe de la valve gauche et le sillon de cette même valve. Cela aurait donné d'une part une assez grande stabilité à la valve gauche, la plus lourde, du coquillage, tout en permettant l'ouverture de la valve droite, pareille au battant d'une porte. Plus récemment, cette hypothèse a été reprise par SEILACHER (1954, figure 5 e).

Une autre hypothèse est émise par ZEUNER (1933), puis reprise par SIMPSON (1953) et SWINNERTON (1964). Ces auteurs admettent que la valve gauche de *Gryphaea* était placée sur la surface sédimentaire, convexité vers le bas, s'enfonçant au fur et à mesure que le poids du coquillage augmentait, en relation avec la croissance (cf. figure 12 b).

Enfin HALLAM (1968, p. 118 - 122) examine la stabilité de diverses formes de *Gryphaea* si, placées sur un sédiment meuble, on les soumet à l'influence de courants de forces différentes. Il arrive aux conclusions:

"To summarize, the flow-channel experiments suggest the following conclusions:

1. The morphological trend from *Gryphaea arcuata* via *Gryphaea mccullochii* to *Gryphaea gigantea* is one of increasing stability.
2. *Gryphaea arcuata* became progressively more unstable with growth, as a result of the ontogenic increase of incurvature.
3. The possession by *Gryphaea arcuata* of a posterior sulcus and lobe seems to increase stability of one side of the shell at low to moderately high current velocities, but this advantage is lost at high velocities and trends to be outweighed by growth of the shell to a large size."

HALLAM admet que ses expériences ne peuvent être qu'une suggestion, pas une preuve, puisqu'on ne connaît pas les véritables conditions sédimentologiques dans la mer liasique.

Enfin SEILACHER (1969, figure 2c) cite un essai de W. Müller, Esslingen, afin de détecter la position de vie de *Liogryphaea arcuata*

(LAMARCK) à l'aide des taraudages du genre *Zapfella*, compilés d'après un échantillon de 40 exemplaires de *Liogryphaea arcuata* (LAMARCK). Dans la publication en question l'auteur n'arrive pas à une conclusion sans équivoque, les taraudages occupant également des endroits présumés enfuis dans le sédiment. W. Müller m'écrit cependant dans une lettre (1969) qu'il a pris en considération des valves gauches, bien conservées il est vrai, mais qui, dans certains cas du moins, ont pu être habitées "post mortem" par des Cirripèdes acrothoraciques du genre *Zapfella*. La majeure partie des loges de *Zapfella* étant placées au crochet et sur le flanc de la valve gauche opposé au lobe et au sillon, W. Müller pense que l'hypothèse de PFANNENSTIEL (1928) est vérifiable par son essai.

J'ai donc repris un examen similaire à celui de Müller avec plusieurs types de taraudages: *Zapfella* (figure 13 c), taraudages attribués à des Gastéropodes (figure 13 d), ainsi que deux types d'épifaune: jeunes Huîtres (figures 13 a) et Bryozoaires (figure 13 b). Je n'ai pris en considération que des exemplaires complets à deux valves ainsi que des valves gauches entières, en parfait état de conservation. Les résultats sont illustrés par la figure 45, où chacun des quatre organismes est compilé sur deux figures, montrant ainsi la totalité des deux valves de la Liogryphée. Les organismes sur coquilles endommagées, ainsi que ceux qui, vu leur petit nombre ou, au contraire, leur omniprésence (p.ex. systèmes du type I), ne permettent aucune conclusion, ne sont pas pris en considération.

En ce qui concerne les jeunes Huîtres (figure 13 a) ainsi que les taraudages dus à *Zapfella* (figure 13 c), compilés ici uniquement à partir d'exemplaires complets à deux valves, on voit nettement que c'est le crochet qui est le plus atteint, fait constaté également pour les taraudages circulaires, attribués à des Gastéropodes (figure 13 d), et compilés d'après quelques exemplaires à deux valves, mais également d'après des valves gauches isolées, mais bien conservées. De même, pour les autres valves gauches isolées, non pris en considération ici, c'est également le crochet qui est le plus atteint. Cette constatation répond à la logique, puisque le crochet est d'une part la partie la plus âgée de la valve, d'autre part celle qui était exposée librement pendant toute la vie de l'animal. Une inversion se fait pour une partie des valves gauches, toujours plus ou moins cassées ou roulées, probablement taraudées.

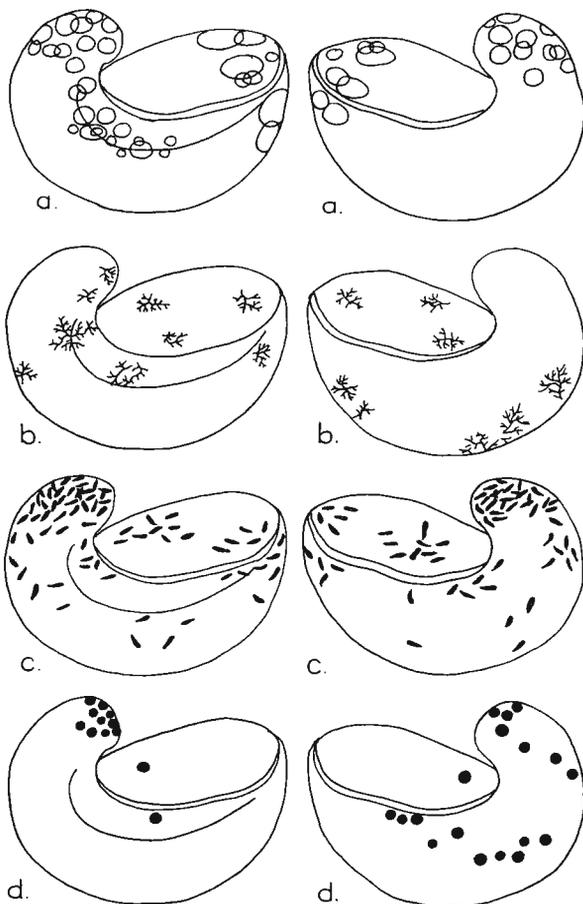


Figure 13: Compilation de l'emplacement de certains types d'épifaune et de taraudages sur des exemplaires complets ou, seulement pour la figure 13d, sur des valves gauches détachées, mais en parfait état de conservation. Pour chaque type d'épifaune ou d'endofaune, la figure à gauche montre le flanc du lobe et du sillon, la figure à droite le flanc opposé. Ce mode de représentation entraîne que la valve droite est montrée deux fois.

Les organismes en question sont:

- a: jeunes Huitres, probablement de jeunes *Liogryphés*;
- b: Bryozoaires du genre *Stomatopora*;
- c; loges du type *Zapfella*, dues à des Cirripèdes acrothoraciques;
- d: perforation circulaires attribuées à des Gastéropodes.

dées en position "convexe vers le haut", la position "gewölbt oben" des auteurs de langue allemande. Parmi ces derniers exemplaires on en trouve souvent avec la partie convexe complètement couverte de loges de *Zapfella* et de taraudages filiformes du type I (cf. figure 2 de la planche VII et figure 3 de la planche VIII). Cette même constatation reste vraie pour l'épifaune: les Huitres, les Serpules, les Crinoïdes (planche VI) et les Spongiaires (figure 1 de la planche V). Considérant ces faits majeurs seulement aucune des théories en opposition n'est ni infirmée ni confirmée.

Restent les organismes fixés et les taraudages sur les flancs et sur la partie convexe de valves gauches d'exemplaires complets et (ou) parfaitement conservés (cf. figure 13 et figure 1 de la planche I). On y observe, cela surtout sur de grands exemplaires, donc plus âgés, des taraudages et de l'épifaune (Huitres et Bryozoaires) sur le flanc opposé au lobe et, quoique plus rarement, aussi sur le lobe et sur le sillon (figure 1 de la planche I). Ces dernières constatations auraient donc l'aire de confirmer (épifaune sur le flanc opposé au lobe) et d'infirmen en même temps (épifaune sur le lobe et sur le sillon) les hypothèses de PFANNENSTIEL et autres.

Prenant en considération la panoplie complète des quelques milliers d'exemplaires de la présente étude, je m'approche, dans ma conclusion, des constatations de HALLAM (1968), c.-à-d. qu'il faut faire une différence entre les formes moins incurvées et au rapport largeur/longueur plus grand, donc aussi les jeunes *Liogryphaea arcuata* (LAMARCK), ainsi que les formes plus incurvées, telles les exemplaires adultes de *Liogryphaea arcuata* (LAMARCK). Les premières formes se prêteraient davantage à un enfouissement dans le sédiment, convexité vers le bas, comme le préconisent ZEUNER (1933), SIMPSON (1953) et SWINNERTON (1964). Des formes plus incurvées, et aussi des formes plus étroites par rapport à la longueur, seraient soit couchées sur le flanc du lobe et du sillon, comme l'admettent PFANNENSTIEL (1928) SCHAEFLE (1929) et SEILACHER (1954), soit, plus rarement, couchées sur le flanc opposé au lobe et au sillon. Ceci est probablement le cas pour un certain nombre d'exemplaires, surtout de la population de Distroff qui, en excellent état de conservation, présentent une épifaune de jeunes Huitres (figure 1 de la planche I) et de Bryozoaires (figure 2 de la planche IV) justement sur le flanc du lobe et du sillon. Relevons que les exemplaires en question sont très enroulés, alors que le

lobe et le sillon sont peu marqués, l'équilibre étant donc pareil sur les deux flancs. Toutes ces observations me mènent à la conclusion que la position de vie des Liogryphées n'était pas tellement spécifique pour l'une ou l'autre espèce, mais plutôt pour telle forme précise, cela en relation avec la consistance du sédiment.

## Bibliographie

- ABEL, O. (1935): Vorzeitliche Lebensspuren.  
Fischer-V., Jena.
- ADEGOKE, O.S. et TEVESZ, J.S. (1974): Gastropod predation patterns in the Eocene of Nigeria.  
Lethaid, Vol.7, p.17-24, Oslo.
- BOYD, D.W. (1975): False or misleading traces.  
In: The study of trace fossils, FREY, R.W. ed., p.65-93, Berlin.
- BROMLEY, H.G. (1970): Borings as trace fossils and *Entobia cretacea* PORTLOCK, as an example.  
In: Trace fossils, CRIMES, T.P. et HARPER, J.C., ed. p. 49-90, Liverpool.
- BROMLEY, H.G. et SURLYK, F. (1973): Borings produced by Brachiopod pedicles fossil and recent.  
Lethaia, vol. 6, p. 349-365, Oslo.
- CAMERON, B. (1969): Paleozoic shell-boring Annelids and their trace-fossils. *Am. Zoologist*, 9, p.689-703, Utica.
- CARRIKER, M.B. et YOCHELSON, E.L. (1968): Recent Gastropod boreholes and Ordovician cylindrical borings.  
Geological Survey Professional Papers, 593-B, Washington.
- CODEZ, J. (1957): Etudes de Cirripèdes acrothoraciques fossiles.  
Man. Diplôme d'études sup., Poitiers.
- CODEZ, J. et SAINT-SEINE, R. (1957): Révision des Cirripèdes acrothoraciques fossiles.  
Bull. Soc. Géol. France, VI, p. 699-719, Paris.
- CORB, W.B. (1969): Penetration of calcium carbonate substrates by the boring sponge *Cliona*.  
*Am. Zoologist*, 9, P. 783-790, Utica.

- EVANS, J.W. (1969): Borers in the shell of the sea scallop *Placopecten magellanicus*.  
Am. Zoologist, 9, p. 775-782, Utica.
- FATTON, J. et ROGER, J. (1968): Les organismes perforants, vue d'ensemble sur les actuels et les fossiles.  
Univ. Paris, Fac. Sci. d'Orsay, Lab. Paléontol., p. 13-53, Paris.
- FENTON, C.L. et FENTON, M.A: Boring sponges in the Devonian of Iowa.  
The American Midland Naturalist, vol. XIII, 2, p.42-53, Indiana.
- FENTON, C.L. et FENTON, M.A. (1932b): A new species of *Cliona* from the Cretaceous of New Jersey. The American Midland Naturalist, vol. XIII, 2, p. 54-62, Indiana.
- FREY, R.W. ed. (1975): The study of trace fossils. Springer, Berlin.
- FUERSICH, F.T. (1981): Salinity-controlled benthic associations from the Upper Jurassic of Portugal.  
Lethaia, vol. 14, p. 203-223, Oslo.
- GATRALL, M. et GOLUBIC, S. (1970): Comparative study on some Jurassic and recent endolithic Fungi using scanning electron microscope.  
In: Trace fossils, CRIMES, T.P. et HARPER, J.C. ed, p. 167-178, Liverpool.
- GOLUBIC, S. (1969): Distribution, taxonomy and boring patterns of marine endolithic Algae. Am. Zoologist, 9, p. 747-751, Utica.
- GOLUBIC, S., BRENT, G. et LECAMPION, T. (1970): Scanning electron microscopy of endolithic Algae and Fungi using a multipurpose casting-embedding technique.  
Lethaia, vol. 3, p. 203-209, Oslo.

- HAENTZSCHEL, W. (1965): Fossilium catalogus, I. Animalia, Pars 108, 'S-Gravenhage.
- HALLAM, A. (1968): Morphology, palaeoecology and evolution of the genus *Gryphaea* in the British Lias. Philosophical transactions of the Royal Soc. of London, Ser. B. 792, vol. 254, p. 91-128, London.
- HARY, A. (1969): Note préliminaire sur la valeur stratigraphique et l'écologie des Liogryphées du territoire luxembourgeois. Publ. Serv. Géol. du Luxembourg, bull. 2, Luxembourg.
- HARY, A. (1970): Les populations de Liogryphées du Sinémurien au SE du G.-D. de Luxembourg. Archives de l'Inst. G.-D. de Luxembourg, Sect. Sc. mat., phys. et math. t. XXXIV, n.s., p. 457-467, Luxembourg.
- HARY, A. (1974): Inventaire des traces d'activité animale dans les sédiments mésozoïques du territoire luxembourgeois. Publ. Serv. Géol. du Luxembourg, vol. XXIII, p. 91-175, Luxembourg.
- LAUBENFELS, M.W. (1955): Porifera. In: Treatise on invertebrate paleontology, MOORE, R.C. ed., part E, p. E22-E112, Lawrence.
- LIVAN, M. (1937): Quelques remarques sur les Cirripèdes du genre *Zapfella* et leur biotope. C.r. somm. Soc. Géol. de France, vol. 1954, p. 67-69, Paris.
- MOORE, R.C. ed. (1975): Treatise on invertebrate paleontology, Miscellanea, suppl. 1, trace fossils and problematica, Boulder.
- MULLER, A. (1967): Die Mergel und Kalke von Strassen. Publ. Serv. Géol. du Luxembourg, vol. XVII, p. 1-136, Luxembourg.

- ORIEUX, M. (1939): Etude de quelques Bryozoaires jurassiques. Ann. de paléontologie, t. XXVIII, p. 3-24, pl. I-IV, Paris.
- PALMER, T.J. et PALMER, C.D. (1977): Faunal distribution and colonization strategy of Middle Ordovician community. Lethaia, vol. 10, p. 177-199, Oslo.
- PARSCH, K. (1956): Die Serpuliden-Fauna des südwestdeutschen Jura. Palaeontographica, A, 107, p. 211-240, Stuttgart.
- PFANNENSTIEL, M. (1928a): Ueber Lösungserscheinungen an Gryphäen des Lias. Centralblatt für Mineralogie, p. 51-61, Stuttgart.
- PFANNENSTIEL, M. (1928b): Organisation und Entwicklung der Gryphäen. Palaeobiologica, 1, p. 381-418, Wien.
- RODRIGUEZ, J. et GUTSCHICK, R.C. (1970): Late Devonian - early Missisipian ichnofossils from the Western Montana and the Nothern Utah. In: Trace fossils, CRIMES, T.P. et HARPER, J.C. ed., p. 407-438, Liverpool.
- SAINT-SEINE, R. (1954): Existence de Ciripèdes acrothoraciques dès le Lias: *Zapfella pattei* nov. gen. nov. sp. B. Soc. Géol. France, vol. 4, p. 447-451, Paris.
- SAINT-SEINE, R. (1956): Les Cirripèdes acrothoraciques échinicoles. B. Soc. Géol. France, vol. 5, p. 299-303, Paris.
- SCHAEFLE, L. (1929): Ueber Lias- und Doggeraustern. Geol. u. Palaeont. Abh., n.s. vol. 17, fasc. 2, Jena.
- SCHENK, V. (1966): Beobachtungen zur Lebensweise und Formentwicklung der Gryphäen an einer Population aus dem Li3 Luxemburgs. Man. R.W.T.H., Aachen.

- SEILACHER, A. (1954): Oekologie der triassischen Muschel *Lima lineata* (SCHLOTH.) und ihrer Epöken. Neues Jb. Geol. Paläont. Mh., vol. 1954, fasc. 4/5, p. 705-719, Utica.
- SEILACHER, A. (1969): Paleocology of boring Barnacles. Am. Zoologist, vol. 9, p. 705-719, Utica.
- SOHL, N.F. (1969): The fossil record of shell boring by Snails. Am Zoologist, vol. 9, p. 725-734, Utica.
- SOLLE, G. (1938): Die ersten Bohrspongien im europäischen Devon und einige andere Spuren. Senckenbergiana, vol. 20, fasc. 1/2, p. 154-178, Frankfurt/M.
- WALTER, B. (1969): les Bryozoaires jurassiques en France. Doc. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon, no. 35, Lyon.
- ZAPFE, H. (1936): Spuren bohrender Cirripedier in Gastropoden-Gehäusen des Miozäns. Senckenbergiana, vol. 18, fasc. 3/4, p. 130-134, Frankfurt/M.
- ZEUNER, F. (1932): Die Lebensweise der Gryphäen. Palaeobiologica, vol. 5, p. 307-320, pl. XVIII, Wien.
- ZITTEL, K.A. (1878): Studien über fossile Spongien. Abh. K. bayer. Akad., vol. 12, fasc. 3, p. 1-77.
- ZITTEL, K.A. et EASTMAN, C.R. (1913): Textbook of Palaeontology. Macmillan, London, vol. 1, p. 1-839, (Sponges, p. 46-74, fig. 47-93), London.

## Liste des planches et des figures

	page
Fig. 1: Détail de <i>Stomatopora dichotoma</i> (LAMOUREUX).....	14
Fig. 2: Détail d'un zoarium de <i>Stomatopora sp.</i> .....	15
Fig. 3: «Racines» de Crinoïdes sur Liogryphées.....	17
Fig. 4: Loges de <i>Simonizapfes elongata</i> CODEZ et SAINT-SEINE	20
Fig. 5: Diagramme sur le rapport longueur/largeur de <i>Zapfella</i>	22
Fig. 6: Taraudages filiformes du type I .....	23
Fig. 7: Taraudages filiformes du type I .....	24
Fig. 8: Taraudages filiformes du type I .....	25
Fig. 9: Taraudages attribués à des Bryozoaires .....	27
Fig. 10: Taraudages attribués à <i>Cliona</i> .....	29
Fig. 11: Taraudages actuels ou récents sur Liogryphées .....	31
Fig. 12: Position de vie présumée des Liogryphées .....	38
Fig. 13: Compilation sur l'emplacement de certains types de l'épifaune et de l'endofaune des Liogryphées .....	41
Pl. 1: Huitres comme épifaune sur Liogryphées.....	51
Pl. 2: Aire d'attache des Liogryphées.....	53
Pl. 3: <i>Stomatopora dichotoma</i> (LAMOUREUX).....	55
Pl. 4: <i>Stomatopora dichotoma</i> (LAMOUREUX).....	57
Pl. 5: Spongiaires encroûtants.....	59
Pl. 6: «Racines» de Crinoïdes sur Liogryphées.....	61
Pl. 7: Taraudages de <i>Zapfella</i> et autres.....	63
Pl. 8: Taraudages filiformes du type I.....	65
Pl. 9: Taraudages de Bryozoaires et de Spongiaires.....	67
Pl. 10: Taraudages par Gastéropodes et divers.....	69
Pl. 11: Taraudages actuels et récents.....	71
Pl. 12: Variations de la forme de <i>Liogryphaea arcuata</i> (LAMARCK).....	73
Pl. 13: Formes anormales de <i>Liogryphaea arcuata</i> (LAMARCK)	75

## Planche I

- Figure I/1: Exempleire adulte complet de *Liogryphaea arcuata* (LAMARCK) (no.F.1874) avec de nombreuses jeunes Huitres sur le flanc du lobe et du sillon.  
Sinémurien, Distroff, Lorraine (P.4).  
Photo: J. Welter.
- Figure I/2: Exempleire adulte complet *Liogryphaea* sp. sur une valve gauche adulte normale de *Liogryphaea arcuata* (LAMARCK) (no.F.1491)  
Sinémurien, Distroff, Lorraine (P.4).  
Photo J. Welter.



Figure 1



Figure 2

## Planche II

- Figure II/1 : Valve droite (no.F.1327a) de *Liogryphaea* sp. avec une large surface d'attache (diamètre 1,2 cm) qui montre la forme d'un Lamellibranche.  
Sinémurien, Elvange, Luxembourg (P.2).  
Photo: J. Welter
- Figure II/2 : Valve droite (no.F.1328c) de *Liogryphaea* sp. avec une large surface d'attache (diamètre 1 cm) qui indique que la jeune Liogryphée était attachée à une valve de Rhynchonelle.  
Sinémurien, Elvange, Luxembourg (P.2)  
Photo: J. Welter
- Figure III/3 : Deux exemplaires complets de Liogryphées qui proviennent de la population d'Elvange (P.2). L'exemplaire à gauche (no.F.1934a) a une forme à peu près normale. L'aire d'attache bien marquée (diamètre 0,7 cm) apparaît en relief concave sur la valve gauche, en relief convexe sur la valve droite. L'exemplaire à droite (no.F.1934) a une forme tout à fait anormale, étant restée fixée sur le substrat (bois) jusqu'à l'âge adulte.  
Photos: J. Welter



Figure 1

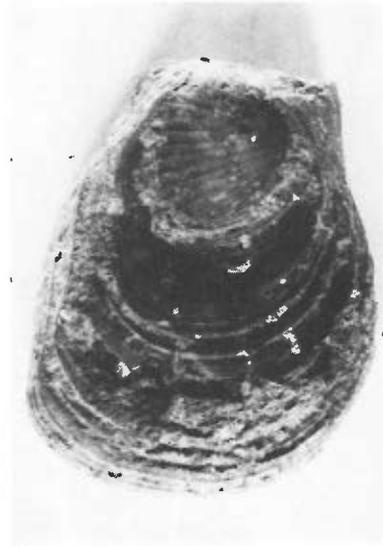


Figure 2

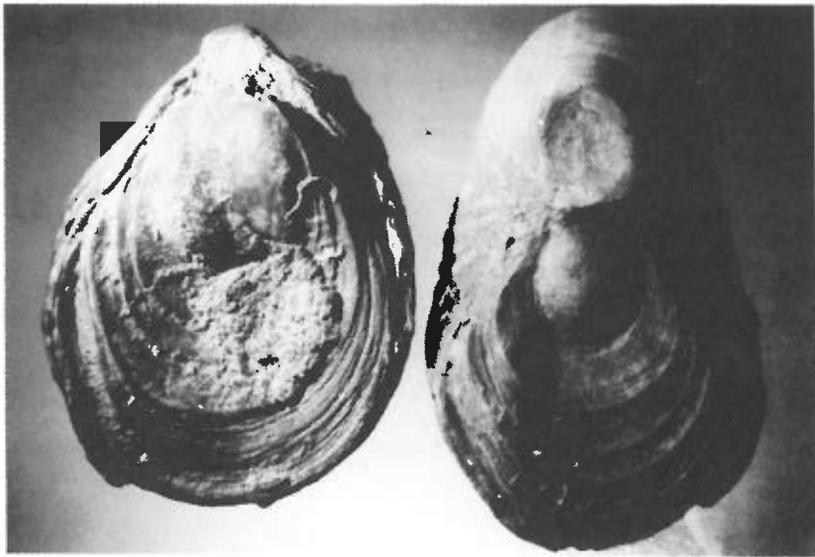


Figure 3

### Planche III

Figure III/1 : Valve droite (no.F.1341c) de *Liogryphaea* sp. avec trois zoariums de *Stomatopora dichotoma* (LAMOUREUX) qui se touchent ou se recouvrent partiellement, donnant l'impression d'un système polygonal (cf. figure 1 dans le texte). La plus grande dimension du système est de 10,7 mm. Les zoariums sont encroûtants, mais certaines zoécies, dans un léger creux, à côté de l'empreinte musculaire de la *Liogryphée*, montrent une légère tendance à un passage vers un stade érigé.

Sinémurien, Distroff, Lorraine (P.4)

Photo : J. Welter.

Figure III/2 : Zoarium de *Stomatopora dichotoma* (LAMOUREUX) sur une valve droite de *Liogryphaea* sp. (no.F.1875), provenant de Distroff.

Base inférieure de l'image : 15 mm.

Photo : J. Welter



Figure 1



Figure 2

## Planche IV

Figure IV/1: Valve droite de *Liogryphaea* sp. (no.1341b) avec un zoarium de *Stomatopora dichotoma* (LAMOUREUX). La plus grande dimension du zoarium est de 10,3 mm. L'aspect bisérial du zoarium est dû à deux branches qui forment un angle pratiquement nul et qui, par conséquent, se superposent en partie (cf. figure 2 dans le texte).  
Sinémurien, Distroff, Lorraine (P.4)  
Photo: J. Welter

Figure IV/2: Zoarium de *Stomatopora dichotoma* (LAMOUREUX), ensemble avec de jeunes Huitres, sur une valve gauche de *Liogryphaea arcuata* (LAMARCK) (no.F.1872). Base inférieure de l'image: 12 mm.  
Sinémurien, Distroff, Lorraine (P.4)  
Photo: J. Welter



Figure 1



Figure 2

## Planche V

- Figure V/1 : Valve gauche d'une Liogryphée (no.F.1639) avec un Spongiaire encroûtant, apparenté aux *Leiodorellidae*, avec «oscules» irréguliers, disséminés sans ordre apparent.  
Base inférieure de la photo : 9 cm.  
Sinémurien, Sandweiler, Luxembourg (P.3).  
Photo : J.P. Meisch.
- Figure V/2 : Valve droite d'une Liogryphée (no.F.1256) avec un Spongiaire encroûtant, apparenté aux *Leiodorellidae*, peut-être au genre *Hyalospongia*, vu la structure vaguement radiée.  
Base inférieure de la photo : 2 cm.  
Sinémurien, Elvange, Luxembourg (P.2)  
Photo : J.Welter



Figure 1



Figure 2

## Planche VI

Figure VI/1 : Valve gauche d'une Liogryphée (no.F.1857) avec une «racine» de Croinoïde (diamètre 8 mm). Elvange (P.2).  
Photo: J. Welter.

Figure VI/2 : Exemple (no.F.2465) comparable au précédent, également de la population d'Elvange.  
Photo: J.P. Meisch

Figure VI/3 : Autre valve d'une Liogryphée (no.F.1853) d'Elvange, avec quatre «racines» de Crinoïdes et avec *Serpula triedra* QUENSTEDT, assez mal conservée.  
Photo: J. Welter.



Figure 1

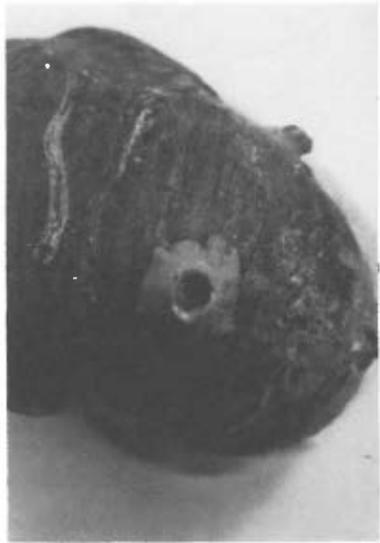


Figure 2



Figure 3

## Planche VII

Figure VII/1: Valve gauche (no.F.1883) de *Liogryphaea arcuata* (LAMARCK) avec divers taraudages, surtout dans la région du crochet. On distingue les deux types les plus fréquents de tels taraudages, à savoir les loges allongées de *Zapfella* et les systèmes filiformes décrits comme type I.

Longueur de la Liogryphée: 8,5 cm.

Sinémurien de Distroff.

Photo: J. Welter

Figure VII/2: Valve gauche d'une Liogryphée (no.F.1901), population de Burmerange (P.1), avec divers taraudages, surtout *Zapfella*, disséminés sur toute la valve. Longueur de la Liogryphée: 6,8 cm.

Photo: J. Welter.



Figure 1



Figure 2

## Planche VIII

Figure VIII/1: Valve droite d'une Liogryphée (no.F.1896), taraudée entièrement par des perforations filiformes du type I. Longueur de la valve: 4 cm.  
Sinémurien, Burmerange, Luxembourg (P.1).  
Photo: J. Welter

Figure VIII/2: Détail d'une autre valve de Liogryphée (no.F.1844), avec taraudages filiformes du type I, montrant plus clairement les ramifications, comparables à celles des zoariums de *Stomatopora*. Hauteur de la photo: 2 cm.  
Sinémurien, Sandweiler, Luxembourg (P.3).  
Photo: J. Welter

Figure VIII/3: Valve gauche de *Liogryphaea* sp.(no.F.1901), taraudée entièrement par des perforations filiformes, sur les flancs aussi par *Zapfella*. Longueur de la Liogryphée: 6,8 cm.  
Sinémurien, Burmerange, Luxembourg (P.1).  
Photo: J. Welter.

Figure VIII/4: Détail du crochet d'une autre valve gauche de *Liogryphaea* sp.(no.F.1744), montrant des perforations filiformes, accompagnées, d'une manière irrégulière, de trous ronds et peu profonds. Le diamètre des trous et des creux filiformes varie de 0,15 à 0,20 mm.  
Sinémurien, Sandweiler, Luxembourg (P.3).



Figure 1



Figure 2



Figure 4

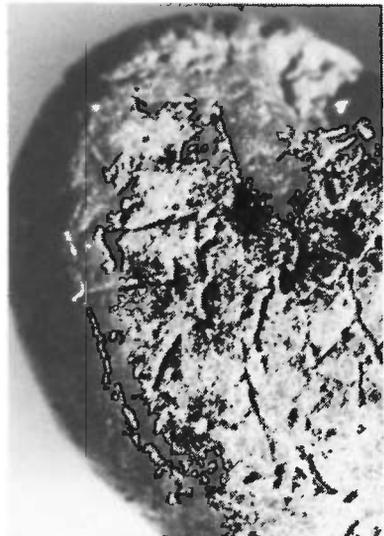


Figure 3

## Planche IX

Figure IX/1 : Valve gauche d'une Liogryphée (no.F.1872) de la population de Distroff, avec loges du type *Zapfella* et taraudages filiformes du type II, causés éventuellement par des Bryozoaires.

Grande base de la photo. 2,2 cm.

Photo: J.P. Meisch

Figure IX/2 : Valve gauche d'une Liogryphée de la population de Burmerange (no.F.1742), montrant de petits taraudages à ouvertures circulaires, disséminés irrégulièrement sur une surface de plusieurs centimètres. Diamètre des loges : 0,15 à 0,20 mm.

Photo: J. Welter.



Figure 1

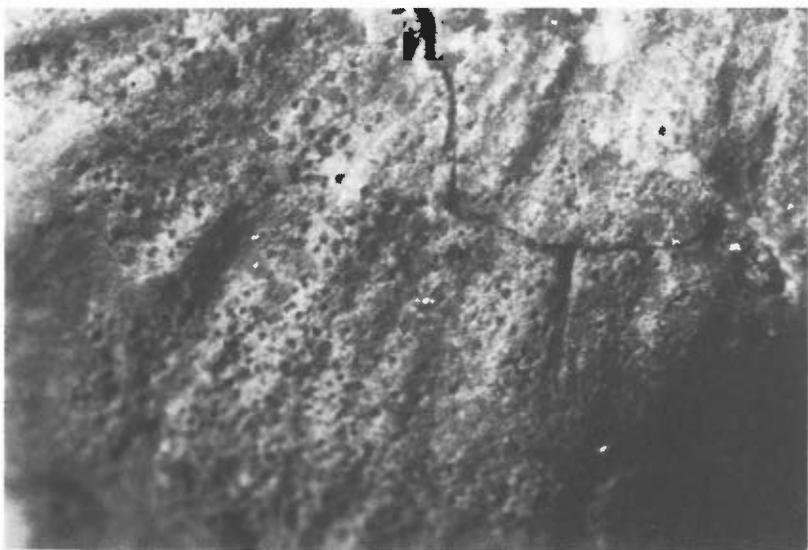


Figure 2

## Planche X

Figure X/1: Taraudages hémisphériques, probablement dus à des Gastéropodes, ensemble avec des loges de *Zapfella*, sur une Liogryphée (no.F.1881) de la population de Distroff. Diamètre des deux perforations circulaires: 2,5 et 2,8 mm.

Photo: J. Welter.

Figure X/2: Liogryphée (no.F.1842) de la population de Sandweiler, avec toute une gamme de types d'endofaune et d'épifaune. On y reconnaît des taraudages de notre type I, des loges du type *Zapfella*, des perforations dues éventuellement à des Gastéropodes, un grand taraudage (sillon) non organique, ainsi qu'un Spongiaire encroûtant. Longueur de la Liogryphée: 7,8 cm.

Photo: J. Welter.



Figure 1



Figure 2

## Planche XI

Figure XI/1 : Liogryphée de Burmerange (no.F.1825) avec taraudages non organiques, récents ou actuels, du type décrit par PFANNENSTIEL (1928, p.53).

Photo : J. Welter.

Figure XI/2 : Autre exemplaire de Burmerange (no.F.1749), montrant les deux types de taraudages récents ou actuels réunis. Dans les grands sillons (cf. PFANNENSTIEL) on voit des taraudages attribués par BOYD (1975, p.79, fig.5.9) à l'action de très fines racines.

Photo : J. Welter

Figure XI/3 : Valve droite d'une Liogryphée de Burmerange (no.F.1333b) où l'on voit clairement les systèmes ramifiés que BOYD (1975) attribue à l'influence du contact avec des systèmes de très fines racines, phénomène actuel ou récent. Plus grande dimension du système : 9 mm.

Photo : J. Welter



Figure 1



Figure 2

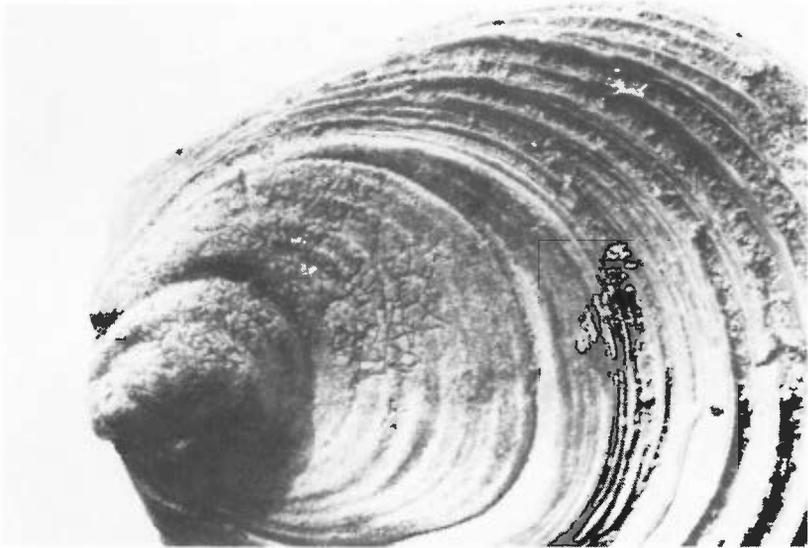


Figure 3

## Planche XII

Figure XII/1 : Exemplaire normal de *Liogryphaea arcuata* (LAMARCK) (no.F.1880) la valve gauche est plus ou moins lisse dans la partie jeune, plus rugueuse dans la partie adulte. Longueur: 9 cm.  
Sinémurien, Distroff, Lorraine (P.4).  
Photo: J. Welter.

Figure XII/2 : *Liogryphée* (no.F.1937) dont la valve gauche est bien plus rugueuse dès le jeune âge, les lamelles formant des rides très marquées. Longueur: 6,5 cm.  
Sinémurien, Distroff, Lorraine (P.4).  
Photo: J. Welter.



Figure 1



Figure 2

### Planche XIII

Figure XIII/1 : Deux exemplaires de *Liogryphaea* sp.(no.F.1746), dont un exemplaire normal (en haut), l'autre déformé par le fait d'être resté attaché à son substrat (l'autre Liogryphée) jusqu'à l'âge adulte. Longueur des 2 individus réunis : 10,8 cm.

Sinémurien, Distroff, Lorraine (P.4).

Photo : J. Welter.

Figure XIII/2 : Deux Liogryphées adultes (no.F.1886) sont restées fixées l'une à l'autre. L'individu supérieur a la forme normale de *Liogryphaea arcuata* (LAMARCK), celui en bas est déformé.

longueur des 2 individus réunis : 12,5 cm.

Sinémurien, Distroff, Lorraine (P.4).

Photo : J. Welter

Figure XIII/3 : Individu adulte (no.F.1660) de *Liogryphaea arcuata* (LAMARCK), intéressant à cause du déplacement du sillon au beau milieu du stade adulte de l'animal. Il serait intéressant de savoir si ce changement est dû à une fracture du test de la Liogryphée ou bien à un changement de la position de vie de l'animal, suite, p.ex., à un déplacement causé par des courants. Longueur : 8,5 cm.

Photo : J.P. Meisch.



Figure 1



Figure 2



Figure 3



## Sommaire

Résumé, Zusammenfassung, Abstract .....	3
Préface .....	5
Remerciements .....	6
Présentation des populations de Liogryphées examinées .....	7
Pourcentages des exemplaires à épifaune et à endofaune .....	10
Epifaune .....	11
Huitres .....	11
Bryozoaires .....	11
Spongiaires encroûtants .....	16
Serpules .....	16
Crinoïdes .....	17
Taraudages d'origine organique .....	19
<i>Zapfella</i> .....	19
Taraudages filiformes du type I .....	21
Taraudages filiformes du type II .....	26
Taraudages attribués à des Gastéropodes .....	27
Taraudages attribués à l'action de Spongiaires .....	29
Taraudages actuels ou récents .....	30
Conclusions paléo-écologiques .....	33
Les représentants de l'épifaune et de l'endofaune des Liogryphées comme indicateurs du milieu .....	33
Interprétation du milieu de sédimentation des populations de Liogryphées examinées .....	35
Quelques constatations supplémentaires concernant la position de vie des Gryphées .....	38
Bibliographie .....	44
Liste des planches et des figures .....	49



Les TRAVAUX SCIENTIFIQUES DU MUSEE D'HISTOIRE NATURELLE DE LUXEMBOURG paraissent à intervalles non réguliers.

Liste des numéros parus à cette date:

- I Atlas provisoire des Insectes du Grand-Duché de Luxembourg.  
Lepidoptera 1re partie (Rhopalocera, Hesperidae).  
Marc MEYER et Alphonse PELLE, 1981.
- II Nouvelles études paléontologiques et biostratigraphiques sur les Ammonites du Jurassique Inférieur du Grand-Duché de Luxembourg et de la région Lorraine attenante.  
Pierre L. MAUBEUGE, 1984.
- III Revision of the Recent Western Europe Species of Genus Potamocypris (Crustacea, Ostracoda).  
Part 1: Species with short swimming setae on the second antennae.  
Claude MEISCH, 1984.
- IV Hétéroptères du Grand-Duché de Luxembourg.
  - 1. Psallus (Hyllopsallus) pseudoplatani n. sp. (Miridae, Phylinae) et espèces apparentées.  
Léopold REICHLING, 1984.
  - 2. Quelques espèces peu connues, rares ou inattendues.  
Léopold REICHLING, 1985.
- V La bryoflore du Grand-Duché de Luxembourg: taxons nouveaux, rares ou méconnus.  
Ph. DE ZUTERE, J. WERNER et R. SCHUMACHER, 1985.
- VI Revision of the Recent Western European Species of the Genus Potamocypris (Crustacea, Ostracoda).  
Part 2: Species with long swimming setae on the second antennae.  
Claude MEISCH, 1985.
- VII Les Bryozoaires du Grand-Duché de Luxembourg et des régions limitrophes.  
Gaby GEIMER et Jos. MASSARD, 1986.
- VIII Répartition et écologie des macrolichens épiphytiques dans le Grand-Duché de Luxembourg.  
Elisabeth WAGNER-SCHABER, 1986.
- IX La limite nord-orientale de l'aire de *Conopodium majus* (Gouan)  
Loret en Europe occidentale.  
Régine FABRI, 1987.
- X Epifaune et endofaune de *Liogryphaea arcuata* (LAMARCK)  
Armand HARY, 1987.

Ces numéros peuvent être obtenus au Musée d'Histoire Naturelle  
Marché-aux-Poissons  
L-2345 Luxembourg  
Rédaction: Marc MEYER

