



Aix-Marseille Université  
Centre Européen de Recherche et d'Enseignement de Géosciences de l'Environnement

Discipline : Sciences de la Terre  
Ecole Doctorale : Sciences de l'Environnement

**THESE**

Obtenir le grade de  
Docteur de l'Université Aix-Marseille  
Spécialité : Paléontologie

Par  
**Gaëlle DOITTEAU**

**De l'organisation du vivant aux assemblages fossiles :  
comparaison des communautés de bivalves modernes  
et anciennes**

Directeur de Thèse : John REIJMER

Soutenue publiquement à Marseille le 20 Décembre 2012  
Devant la commission d'examen composée de :

Pr. FARA Emmanuel	Université de Bourgogne	Rapporteur
Pr. FLOQUET Marc	Aix-Marseille Université	Examineur
Ir. LOZOUET Pierre	MNHN Paris	Examineur
Pr. NERAUDEAU Didier	Université de Rennes 1	Rapporteur
Pr. REIJMER John	Université VU Amsterdam	Directeur de thèse
MCF RIBAUD-LAURENTI Anne	Aix-Marseille Université	Examineur
Pr. VILLIER Loïc	Université Pierre & Marie Curie	Examineur







*A mes parents, mes frères, ma belle-sœur et mes neveux*

*A tous les membres de ma famille qui m'ont soutenu durant toutes ces années*

*Et à tous ceux qui ne sont plus là aujourd'hui :  
Mes grands parents (René, Marie-Jo, Guy, Emma),  
Christian, Henri, Jackie, Pierre, Guy Garnier, Jeanne*



# TABLE DES MATIERES

<b>TABLE DES MATIERES</b> .....	4
<b>RESUME</b> .....	8
<b>ABSTRACT</b> .....	9
<b>INTRODUCTION</b> .....	10
<b>CHAPITRE 1</b> .....	13
<b>I. COMMENT LES FACTEURS ENVIRONNEMENTAUX STRUCTURENT-ILS LA BIODIVERSITE DES BIVALVES ACTUELS ?</b> .....	14
I.1. La profondeur.....	15
I.2. Type de substrat .....	16
I.3. Hydrodynamisme .....	17
I.4. La salinité .....	18
I.5. La turbidité .....	18
I.6. Flux de nutriments.....	19
I.7. Exposition à l'air .....	19
I.8. L'oxygénation .....	19
I.9. Facteurs biologiques.....	20
I.9.1. Compétition interspécifique.....	20
I.9.2. Mode de reproduction .....	20
I.9.3. La dynamique des populations.....	20
<b>II. DU VIVANT AU FOSSILE : LES PROCESSUS TAPHONOMIQUES</b> .....	21
II.1. Qu'est-ce que la taphonomie ?.....	21
II.2. Typologie des processus et perturbations taphonomiques.....	22
II.3. Facteurs biotiques .....	23
II.3.1. Prédation .....	23
II.3.2. Bioérosion.....	24
II.3.3. Bioencroûtement.....	25
II.3.4. Bioturbation .....	26
II.4. Facteurs sédimentologiques .....	27
II.4.1. Hydrodynamisme.....	27
II.4.2. Transport.....	28
II.4.3. Nature du sédiment.....	29
II.5. Facteurs diagénétiques .....	29
II.5.1. Compaction.....	30
II.5.2. Dissolution.....	30
II.5.3. Recristallisation .....	31
II.5.4. Lithification .....	32
<b>III. LA PRESERVATION DES ECOSYSTEMES A L'ETAT FOSSILE</b> .....	32
III.1. A l'échelle de l'individu.....	33
III.1.1. Facteurs biotiques.....	33
III.1.2. Facteur abiotique : Taux de sédimentation .....	35

III.2. A l'échelle de la communauté .....	36
III.2.1. Structure des populations .....	36
III.2.2. Préservation différentielle entre substrats meubles et indurés .....	38
III.2.3. Autochtonie et allochtonie des assemblages .....	39
III.2.4. Accumulation sédimentaire et accumulation de coquilles .....	39
III.2.5. Filtres diagénétiques.....	40
III.3. A l'échelle globale.....	41
<b>IV. CLASSIFICATIONS DES ASSEMBLAGES FOSSILES.....</b>	<b>41</b>
IV.1. Méthodes de caractérisation des assemblages.....	41
IV.2. Lagerstätte vs. Conditions normales .....	43
IV.3. Les niveaux d'accumulation.....	43
IV.4. Modèles de classification génétique des assemblages .....	43
IV.5. Modèles de classification suivant le niveau de fidélité des assemblages.....	45
<b>CHAPITRE 2.....</b>	<b>47</b>
<b>I. LES BIVALVES ACTUELS DU LAGON DE TOUHO (NOUVELLE CALEDONIE)....</b>	<b>48</b>
I.1. Le site de Touho.....	48
I.2. La campagne de récolte.....	49
I.2.1. Méthodes et stratégies d'échantillonnage .....	50
I.2.2. Caractérisation des stations de collecte.....	51
I.3. Biodiversité et Abondance des collections de bivalves .....	53
<b>II. METHODES D'ETUDE DE LA BIODIVERSITE ET DE SA PRESERVATION.....</b>	<b>57</b>
II. 1. Les matrices de données .....	57
II.1.1. Tables d'occurrences des taxons pour chaque station .....	57
II.1.2. Protocole de différenciation de l'état vivant ou mort des spécimens collectés .....	57
II.1.3. Caractérisation de l'écologie des 457 espèces.....	58
II.2. Evaluation et comparaison de la biodiversité .....	60
II.2.1. Estimer la richesse taxonomique .....	60
II.2.2. Etudier la structure de la biodiversité.....	63
II.2.3. Standardisation et comparaisons des biodiversités.....	64
II.3. Informations écologiques liées à la biodiversité.....	65
II.4. Quantification des biais de préservation.....	67
II.4.1. Altérations des propriétés de la biodiversité.....	67
II.4.2. Evaluation de la préservation des communautés biologiques : Les indices de fidélité .....	68
II.4.3. L'analyse des taphofaciès .....	71
<b>CHAPITRE 3.....</b>	<b>73</b>
<b>I. ESTIMATIONS DE LA RICHESSE TAXONOMIQUE ET QUALITE D'ECHANTILLONNAGE .....</b>	<b>74</b>
I.1. Estimations de la biodiversité .....	74
I.2. Des assemblages de coquilles mortes plus diversifiés que les communautés biologiques .....	76
I.3. Contraintes environnementales sur l'échantillonnage de la biodiversité vivante et de la biodiversité morte .....	86

II. CONTROLE ENVIRONNEMENTAL SUR LA DISTRIBUTION DES ESPECES.....	93
II.1. Identification des environnements via la composition taxonomique des communautés.....	93
II.2. Influence des paramètres environnementaux sur la distribution de la diversité dans les communautés biologiques .....	99
II.3. Discussion sur la distribution des bivalves dans les communautés biologiques contrainte par les conditions environnementales .....	104
III. PRESERVATION DES INFORMATIONS ECOLOGIQUES DANS LES ASSEMBLAGES DE COQUILLES MORTES .....	106
III.1. Paramètres environnementaux influençant la formation des assemblages de coquilles mortes.....	106
III.2. Perturbations des propriétés de la biodiversité dans les assemblages de coquilles mortes .....	117
III.3. Discussion sur la préservation des propriétés de la biodiversité et des informations environnementales dans les assemblages de coquilles mortes .....	122
<b>CHAPITRE 4.....</b>	<b>126</b>
I. HETEROGENEITE DE LA PRESERVATION A L'ECHELLE DU LAGON .....	127
I.1. La préservation globale .....	127
I.2. Préservation différentielle entre les milieux .....	133
I.2.1 Paramètre de la Nature du Substrat (figures 4.6, 4.7 et 4.8).....	133
I.2.2 Paramètres du pH et de la Salinité de l'eau (figure 4.8).....	136
I.2.3 Paramètre de la Bathymétrie (figure 4.9).....	137
I.2.4 Paramètre de l'Hydrodynamisme (figure 4.10) .....	138
II. SIGNIFICATIVITE DES PERTURBATIONS LIEES AUX CONDITIONS ENVIRONNEMENTALES .....	139
II.1. Impact de la nature du substrat .....	139
II.2. Impact de la bathymétrie.....	142
II.3. Impact des facteurs physico-chimiques .....	144
II.3.1 Le paramètre de l'hydrodynamisme .....	144
II.3.2 Le paramètre de la salinité de l'eau .....	145
II.3.3 Le paramètre du pH de l'eau .....	146
II.4 Conclusions sur l'influence des paramètres environnementaux .....	146
III. INFLUENCE DES FACTEURS LIES AUX ORGANISMES.....	149
III.1. Impact des facteurs écologiques.....	149
III.1.1 Le mode de vie des organismes.....	149
III.1.2 La structure des peuplements .....	169
III.2. Impact de la minéralogie des coquilles .....	190
IV. CONSEQUENCES POUR L'ANALYSE DES ASSEMBLAGES DE COQUILLES FOSSILES.....	210
<b>CHAPITRE 5.....</b>	<b>218</b>
<b>CONCLUSIONS.....</b>	<b>240</b>

I. ECHANTILLONNAGE DE LA BIODIVERSITE : ADAPTER LES STRATEGIES .....	240
II. INFLUENCE DES PARAMETRES ENVIRONNEMENTAUX SUR LA DISTRIBUTION DE LA BIODIVERSTE .....	241
III. INFLUENCE DES ENVIRONNEMENTS ET DES ORGANISMES : COMMENT LES COMMUNAUTES VIVANTES SE PRESERVENT DANS LES ASSEMBLAGES DE COQUILLES MORTES ?.....	242
IV. ANALYSE D'UNE FAUNE FOSSILE .....	243
<b>REMERCIEMENTS</b> .....	246
<b>BIBLIOGRAPHIE</b> .....	247
<b>FIGURES ET TABLEAUX</b> .....	281

# RESUME

**Mots clés :** biodiversité, taphonomie, préservation, contrôle environnemental.

La thèse s'intéresse à l'enregistrement des propriétés de la biodiversité dans les archives sédimentaires. Elle s'appuie sur l'analyse d'une faune contemporaine de milieu tropical, collectée dans le Lagon de Touho, Nouvelle-Calédonie lors de l'expédition Montrouzier en 1993. Les différences de diversité entre les assemblages de bivalves vivants et de coquilles mortes d'un même site sont quantifiées à l'aide de plusieurs descripteurs (richesse taxonomique, indice PIE d'évenness, courbes de raréfactions, indices de fidélité) et d'outils de classification (analyses Cluster, NMDS).

Les associations d'espèces vivantes varient dans l'espace en fonction de paramètres environnementaux comme le type du substrat ou la profondeur. La composition des assemblages morts diffère des écosystèmes vivants, mais ils conservent globalement les informations environnementales. Les assemblages morts sont en général plus diversifiés que les communautés vivantes associées, à cause de l'accumulation de nombreuses espèces rares. Cet enrichissement s'explique par : 1) la préservation des coquilles autochtones, 2) l'apport de coquilles allochtones et 3) la condensation du temps.

Des différences de fidélité entre les communautés biologiques et les assemblages de coquilles mortes apparaissent en fonction des environnements. Par exemple, les environnements à substrat induré sont associés à une mauvaise préservation des communautés vivantes, contrairement aux environnements profonds qui conservent bien les espèces autochtones mais accumulent beaucoup d'espèces allochtones... Ces différences entre communautés biologiques et assemblages morts démontrent donc un fort impact de l'environnement sur les modalités et la qualité de préservation de la biodiversité. La salinité, le substrat ou la bathymétrie sont des facteurs importants qui agissent sur la préservation ou non des communautés vivantes et l'apport d'espèces allochtones.

La préservation des communautés vivantes varie aussi en fonction des caractéristiques biologiques et écologiques des organismes, comme le mode de vie, la structure des populations ou la minéralogie des coquilles. Globalement, les espèces communes et en aragonite se préservent mieux que les espèces en calcite et rares, les espèces rares étant responsables de la pollution des assemblages de coquilles mortes. Enfin la préservation des espèces selon leur écologie dépend de l'environnement.

Cette étude permet de mettre en évidence les environnements et les espèces les plus favorables à la préservation de la biodiversité et de réduire les risques d'erreurs pour les reconstitutions paléoenvironnementales.

# ABSTRACT

Keywords : biodiversity, taphonomy, preservation, environmental control

The thesis explores how the properties of biodiversity are preserved in the sedimentary archives. Discussions are supported by the analysis of the modern tropical fauna of the Touho Lagoon (New Caledonia), collected during the Montrouzier expedition in 1993. The differences between live bivalve assemblages and dead shell assemblages are quantified with various indices (taxonomic richness, PIE index of evenness, rarefaction curves, fidelity indices) and classification tools (Cluster analyses, NMDS).

Environmental parameters, such as the type of substrate or the water-depth, are responsible for variations among live species associations. The composition of dead shell assemblages differs from the living communities but environmental informations are preserved. Generally, the dead shell assemblages are more diversified than live fauna of the same sites because of the accumulation of rare species. The higher diversity of dead shell assemblages can be explained by 1) the preservation of autochthonous bivalve shells, 2) the input of allochthonous shells and 3) the time-averaging. The fidelity of dead shell assemblages to the biological communities varies according to the environmental conditions. For example, dead shell assemblages found on hard substrate environments may be very different from the living communities. Allochthonous species tend to accumulate in deep outer shelf environments... Salinity, substrate or water-depth are main perturbation factors, as they imply loss or gain of taxa.

The preservation of living communities varies according to the biological characteristics, such as ecology, population structure or shells mineralogy. Common species and aragonitic species are well preserved unlike rare and calcitic species, but rare dead species accumulate in dead shell assemblages. The preservation of any individual species depends on its ecology and the environmental conditions.

As far as prediction of gain and loss of taxa can be predicted for a given environment, then it becomes possible to reduce uncertainties in paleoenvironmental reconstructions and biodiversity estimates.

# INTRODUCTION

Depuis de nombreuses années, les assemblages fossiles font l'objet d'études pour reconstituer les environnements de vie d'origine des organismes. Ces reconstitutions ont pour but d'étudier la biodiversité passée, son adaptation aux changements écologiques, son évolution au cours du temps et la succession des environnements pour une localité donnée. Elles ont de grandes implications dans le contexte actuel d'étude de la réponse des écosystèmes aux changements environnementaux.

## *Pourquoi est-il important de prendre en compte les processus taphonomiques ?*

De façon abusive, les assemblages fossiles sont parfois considérés comme des miroirs fidèles d'environnements passés. Or, les reconstitutions des écosystèmes à partir de données fossiles dépendent d'un retour aux caractéristiques des communautés vivantes initiales (ou communautés biologiques). Ces communautés vivantes n'étant pas préservées équitablement en fonction des environnements, il est bon de se poser des questions sur la validité et la précision de ces reconstitutions faites de façon systématique à partir de restes fossiles. Sont-elles le reflet d'un environnement vrai ou chimérique ? La biodiversité fossile est-elle représentative de l'écosystème d'origine ou représente-t-elle un mélange de différents environnements ayant ou non le même âge ? Et dans quelle mesure les différences de biodiversités dans les assemblages fossiles reflètent-elles les différences taxonomiques des communautés biologiques ? Ce sont là des questions cruciales que se posent de plus en plus de paléontologues intéressés par les problèmes de préservation de la biodiversité passée et des signaux écologiques.

Nous savons aujourd'hui que ces assemblages ne sont pas toujours les marqueurs d'un environnement précis. Ils sont le plus souvent l'héritage d'une histoire très complexe faisant intervenir de nombreux processus taphonomiques (processus intervenant après la mort des organismes et pouvant altérer sa préservation personnelle ou celle des informations qui lui sont attachées). En effet, le passage entre les communautés vivantes, les assemblages de restes squelettiques et les assemblages fossiles cumule l'effet de différents facteurs tels que les facteurs écologiques, environnementaux, taphonomiques, sédimentologiques et diagénétiques. Tous ces facteurs interviennent à différents niveaux dans la préservation des individus et des communautés. Par exemple, les organismes ne possédant pas d'éléments squelettiques ne seront que très rarement conservés dans le registre fossile à cause des phénomènes de décomposition microbienne de la matière organique. Ces organismes représentent donc l'un des biais importants d'enregistrement de la biodiversité dans le registre fossile. Ces archives incomplètes et la perte d'informations due aux processus de préservation/dégradation des restes organiques dans les archives sédimentaires sont des problèmes importants dont il faut tenir compte dans les reconstitutions paléoenvironnementales. Pour cette raison, les mégabiais d'enregistrement ont reçu une attention croissante au fil des années notamment dans le domaine de l'étude de la biodiversité à travers les temps géologiques (Raup 1976, Sepkoski 1976, Sheehan and Raup 1977, Flessa and Sepkoski 1978, Lasker 1978, Signor 1978, Sepkoski et al. 1981...). Ces travaux sont synthétisés dans les articles de Behrensmeyer et Kidwell (1985), Behrensmeyer et al. (2000) et dans le livre de Martin (1999). Ces mégabiais représentent une perte définitive d'une partie de la biodiversité passée.

Les assemblages fossiles peuvent être marqueur ou non d'environnements passés, cela dépend des processus taphonomiques qui seront éventuellement intervenus sur les assemblages squelettiques. Pour pouvoir évaluer la validité et la précision des reconstitutions paléoenvironnementales, il faut dans un premier temps dresser une liste des différents

paramètres pouvant intervenir après la mort de l'organisme et affecter sa préservation dans le sédiment. En plus de cela, il faut comprendre leurs fonctionnements et leurs impacts sur les pièces squelettiques et sur la formation d'assemblages d'organismes morts. La plupart de ces processus taphonomiques vont laisser des traces (arrangement, tri, usure des coquilles...) qui pourront être fossilisées en même temps que les restes squelettiques. Une étude taphonomique des assemblages fossiles peut mettre en évidence ces indices. Il sera donc possible d'identifier les assemblages ayant subi des altérations et parfois même d'évaluer le temps d'exposition de ces assemblages aux processus taphonomiques. Les assemblages de fossiles qui auront été exposés le moins longtemps sont logiquement les plus susceptibles d'être de bons marqueurs d'environnements passés et donc utilisables pour les reconstitutions. A l'inverse, plus un assemblage de restes squelettiques aura été exposé longtemps aux processus taphonomiques plus sa biodiversité pourra être faussée et par conséquent sera inapte aux interprétations paléoenvironnementales. Le temps d'exposition à ces processus taphonomiques avant enfouissement dans les sédiments déterminera donc la conformité de la biodiversité des restes squelettiques aux communautés vivantes et donc la validité des reconstitutions paléoenvironnementales.

### *Comment prendre en compte les processus taphonomiques dans les estimations de la biodiversité et les reconstitutions paléoenvironnementales ?*

Cette étude a pour but de quantifier les perturbations de la préservation des communautés vivantes en fonction des conditions du milieu, et ainsi d'évaluer les risques d'erreurs des estimations de la biodiversité et des interprétations paléoenvironnementales. Cela revient à répondre à ces questions :

- Est-ce que les assemblages morts correspondent bien aux communautés vivantes qui leur sont associés ? Si non, y a-t-il des environnements plus propices que d'autres à la préservation de la biodiversité et des signaux environnementaux ?
- Comment vont être altérés les assemblages morts en fonction du type d'environnement ?

L'idée de ce travail est de mesurer l'influence respective de différents paramètres environnementaux et biologiques qui structure :

1. La distribution spatiale de la biodiversité dans le domaine littoral sous climat tropical.
2. La fidélité des assemblages de restes squelettiques aux écosystèmes.
3. L'impact des phénomènes géologiques.

Les faunes benthiques, et notamment les mollusques, se prêtent particulièrement bien à ce genre d'étude. En effet, les mollusques montrent la plus grande biodiversité dans les milieux marins en particuliers dans les environnements de plates-formes et de récifs. Cette étude s'appuie spécifiquement sur les bivalves, dont l'abondance et la biodiversité varient fortement et rapidement en fonction des biotopes, et dont le bon potentiel de préservation fait de leurs coquilles un constituant important des sédiments. Comprendre l'organisation spatiale de la biodiversité des bivalves, les modalités de dépôt des coquilles et leur préservation dans les sédiments, doit permettre en retour une reconstitution fiable des paléoenvironnements.

Pour ce faire et de façon logique cette étude se structurera comme suit :

1. Synthèse sur les facteurs qui contrôlent la distribution spatiale des communautés benthiques, les biais taphonomiques qui altèrent l'image rendue par les assemblages fossiles, et leurs conséquences sur la préservation de la biodiversité et des signaux écologiques.
2. Analyse de l'organisation spatiale des communautés vivantes de bivalves du lagon de Touho (Nouvelle-Calédonie) en fonction de paramètres simples

comme la topographie, la nature du fond et des sédiments. L'abondance et la biodiversité des seuls individus prélevés vivants seront traitées. Ceci permettra l'identification de communautés spécifiques à certains biotopes et de gradients écologiques de la biodiversité et de tester la stabilité de la biodiversité dans chaque milieu.

3. Analyse des perturbations taphonomiques et du potentiel de préservation de la biodiversité par comparaison des assemblages de bivalves morts, intermédiaires entre communautés biologiques et assemblages fossiles. La plupart des espèces habitent dans des biotopes très restreints, et leurs coquilles se retrouvent mélangées dans les zones de sédimentation. Ainsi, un assemblage local de coquilles mortes est composé, en pratique, de taxons issus de différents biotopes et potentiellement d'âges différents. A l'échelle d'une station, ce mélange de biotopes a pour effet d'accroître la biodiversité apparente. En fait, la richesse spécifique d'une station dépend à la fois de la richesse de chacun des milieux, de la biodiversité des biotopes présents à proximité du lieu d'accumulation et du temps écoulé.
4. Comparaison du système actuel à un système fossile avec les faunes d'un environnement similaire récoltées sur un site de préservation exceptionnelle dans le Miocène d'Aquitaine (Carrière de Vives).

La capacité des environnements à préserver les propriétés de la biodiversité s'analyse en comparant les communautés vivantes avec les assemblages morts, et les communautés vivantes avec les assemblages fossiles d'environnements similaires (pour exemple : [Kidwell and Bosence 1991](#), [Zuschin et al. 2000](#), [Kidwell 2001b](#), [2002a](#), [Zuschin and Oliver 2003a](#), [2003b](#)). Pour cela de nombreux outils ont été développés pour caractériser au mieux la préservation de la biodiversité et des signaux environnementaux dans les assemblages fossiles (indices de fidélité ([Kidwell and Bosence 1991](#)), evenness, courbes de raréfaction, Spearman...). Jusqu'à présent, ces indices ont été utilisés plus ou moins indépendamment les uns des autres. Or, ils apportent chacun des informations différentes et complémentaires. Par exemple, les indices de fidélités nous renseignent sur les concordances entre une communauté de bivalves vivants et l'assemblage de coquilles vides qui lui est associé dans l'environnement, les courbes de raréfaction nous permettent de nous faire une idée de la biodiversité de cet environnement et de la structuration de la population (espèces communes vs. espèces rares)... Les variations de ces indices nous renseignent sur la préservation et donc indirectement sur les paramètres environnementaux du milieu dont elle dépend. L'originalité de cette étude vient de la combinaison de ces différents indices pour déterminer la capacité de préservation d'un environnement en fonction de ces caractéristiques environnementales.

### *La place de cette étude dans les recherches futures ?*

Ce travail doit permettre l'identification d'environnements présentant de bonnes capacités de préservation et d'autres qui auront tendance à l'accumulation ou à l'exportation des coquilles dans un autre environnement. Il doit nous permettre également d'améliorer nos connaissances des facteurs perturbant la préservation des communautés biologiques de bivalves dans le registre fossile. Les conclusions formulées dans cette étude permettront des interprétations paléoenvironnementales plus précises en écartant certains types d'environnements étiquetés comme « mauvais élèves » pour la préservation de la biodiversité. Il pourra aussi être possible de déterminer la nature et l'importance relative des erreurs faites sur les estimations de la biodiversité passée. Les biodiversités sont-elles sur ou sous estimées en fonction de tel ou tel type d'environnement ?

# **CHAPITRE 1**

## **Paramètres contrôlant la Distribution spatiale de la Biodiversité et Processus taphonomiques altérant la Préservation des communautés vivantes**

## I. COMMENT LES FACTEURS ENVIRONNEMENTAUX STRUCTURENT-ILS LA BIODIVERSITE DES BIVALVES ACTUELS ?

L'analyse de la biodiversité actuelle offre des analogues indispensables pour l'interprétation des éléments de la biodiversité préservés à l'état fossile. En particulier, les approches paléoécologiques sont conditionnées à la caractérisation des propriétés de la biodiversité taxonomique ou morphologique et des liens de ces propriétés avec des facteurs environnementaux. La biodiversité peut être décrite à plusieurs échelles (locale, régionale, globale) et à l'aide d'une large batterie de paramètres génétiques, morphologiques, taxonomiques ou écologiques. Pour ce travail, les aspects génétiques et morphologiques ont été écartés.

A l'échelle globale, la distribution de la biodiversité des organismes marins benthiques varie avec la profondeur, la latitude et la longitude (Stehli et al. 1967, Nybakken 1982, Rufino et al. 2008). Les patterns de distribution de la biodiversité sont néanmoins complexes, car ils combinent l'effet de facteurs régionaux et sont empreints de l'histoire biogéographique (Dexter 1992, Ellingsen and Gray 2002, Rufino et al. 2008). Par exemple, un gradient latitudinal est très bien exprimé dans la biodiversité des mollusques actuels, avec une diminution du nombre d'espèces depuis les basses latitudes vers les hautes latitudes (Stehli et al. 1967, Jackson 1974, Crame 2000b). Cependant, la relation n'est pas exactement symétrique entre l'hémisphère Nord et l'hémisphère Sud et les variations ne sont pas linéaires ce qui suggère une influence d'autres paramètres tels que la surface disponible des plateaux continentaux et/ou des circulations océaniques (Roy et al. 1998, 2000).

A l'échelle régionale ou locale l'influence directe de facteurs environnementaux est plus évidente sur la richesse spécifique et la composition taxonomique des communautés rencontrées. Des facteurs abiotiques et biotiques vont contribuer à la répartition et aux différences de distribution des espèces dans le milieu (Quinn and Dunham 1983, Karlson and Hurd 1993). Il est cependant difficile de faire la part entre ces deux facteurs car ils évoluent le plus souvent de façon conjointe (Dunson and Travis 1991). Les facteurs abiotiques les plus répandus ayant une influence sur la biodiversité sont le type et la nature du substrat (vases, sables, rocheux...), la température de l'eau, le pH, l'hydrodynamisme (environnement agité ou calme), la salinité (environnement marin, saumâtre ou d'eau douce) et tous autres paramètres variant avec la profondeur et la distance à la côte (Gray 1974, Creutzberg et al. 1984, Van Hoey et al. 2004). Les différences de distribution des mollusques reflètent le plus souvent la topographie du fond et la nature du substratum (Barry and Dayton 1991), mais d'autres paramètres sont également importants comme par exemple le degré d'ouverture du lagon sur la mer (Salvat 1967), la présence ou l'absence de rivières influençant la salinité de l'eau et la nature du substrat (McClanahan 1990), l'influence de continents proches (Taylor and Reid 1984)... Les facteurs biotiques principaux sont la dynamique des populations (stratégie reproductive, abondance des espèces...), la prédation et la compétition intra- et interspécifique pour les ressources ou l'espace.

Les différents facteurs, qu'ils soient abiotiques ou biotiques, interagissent pour influencer la distribution des organismes benthiques et donc la biodiversité d'un milieu (Kinne 1970b, 1971a, 1971b, 1972, 1975). La relation entre facteurs environnementaux et composition taxonomique est alors assez complexe et difficile à établir. Il est également difficile de hiérarchiser l'influence respective de ces facteurs sur la composition et la distribution des espèces au sein d'un milieu.

La tolérance des organismes aux variations des facteurs environnementaux est une notion importante, car elle conditionne l'occurrence des espèces dans un milieu. On différencie les espèces eurytopes qui sont tolérantes face aux variations d'un ou plusieurs paramètres et donc présentes dans beaucoup de milieux différents, des formes sténotopes qui sont moins tolérantes et donc restreintes à un milieu (Aldea et al. 2008). La connaissance des facteurs limites de l'extension des espèces actuelles est très importante pour des reconstitutions de paléomilieux suivant les approches actualistes.

Les perturbations de l'environnement influent également sur la structure des communautés (Connell 1978, Sousa 1984, Hughes 1989). Plus un environnement est stable plus les communautés ont le temps de s'adapter et de se diversifier dans ce milieu et sont donc caractéristiques de cet environnement (Boucot 1981). A l'inverse, les milieux instables ne fournissent pas assez de temps pour l'adaptation des faunes, on a alors plutôt le développement de faunes opportunistes et ubiquistes faiblement représentatives. La diversité écologique des assemblages de faunes fossiles permet alors une mesure indirecte de la stabilité des milieux.

## I.1. La profondeur

En règle générale, la biodiversité des organismes marins est maximale sur les plateaux continentaux. Elle augmente avec la profondeur jusqu'à un maximum puis diminue très graduellement vers les plus grandes profondeurs. La profondeur de biodiversité maximale varie énormément d'un groupe à l'autre, par exemples, les bryozoaires sont très diversifiés entre 10 m et 75 m (Clarke and Lidgard 2000), les poissons montrent un pic de diversité pour les profondeurs inférieures à 200 m (Smith and Brown 2002) et les étoiles de mer sont à leur maximum de biodiversité pour des profondeurs comprises entre 1000 m et 2500 m (Howell et al. 2002).

Les bivalves, qui se rencontrent partout entre les zones intertidales et abyssales (Moore 1969, Olabarria 2005), suivent le même schéma. Malgré une diminution de la biodiversité constatée entre les environnements intertidaux et subtidaux (Boucot 1981), la plus grande richesse spécifique des bivalves est enregistrée dans les environnements de relativement faible profondeur (Taylor and Glover 2004). L'importante biodiversité dans ces milieux peut s'expliquer par la plus grande tolérance des espèces aux variations des paramètres écologiques tel que la température et conduisant aussi à leur plus large répartition géographique (Hedgpeth 1957b, Kinne 1970a, Jackson 1972, 1973, 1974).

Si l'on note une forte relation à l'échelle globale entre la profondeur et la biodiversité dans le domaine néritique, cette relation est modifiée à plus petite échelle (régionale ou locale) par d'autres paramètres environnementaux (Staff and Powell 1988, Adjeroud 1997). Par exemple, le maximum de biodiversité pour les bivalves est atteint entre 100 m et 300 m en Antarctique (Aldea et al. 2008) alors qu'il se situe entre 4 m et 6 m au large du Portugal (Rufino et al. 2008).

La bathymétrie influence également la composition taxonomique des communautés de bivalves en fonction par exemple de leur régime trophique avec plus d'espèces suspensivores dans les environnements de faible profondeur alors que les zones plus profondes (voire abyssales) sont dominées par des espèces dépositivores (Shabica and Boucot 1976, Carey et al. 1984). McAlester et Rhoads (1967) rapportent aussi une diminution de la profondeur d'enfouissement dans le sédiment des bivalves endobiontes entre les environnements intertidaux et subtidaux. Cette tendance peut aussi être vue comme une réponse à la turbulence plus importante en zone intertidale par rapport à la zone subtidale.

## I.2. Type de substrat

**Petersen (1914)** fut l'un des premiers à mentionner une relation entre la distribution des espèces benthiques, le type de substrat et la profondeur. En plus de la profondeur, la nature du substrat est dépendante d'autres paramètres environnementaux comme l'hydrodynamisme ou le taux de sédimentation, cependant la nature du substrat est reconnue comme l'un des facteurs les plus importants pour la distribution de la biodiversité des bivalves.

Les substrats indurés et les substrats meubles montrent une différence de composition taxonomique s'expliquant logiquement par les différences d'exigences écologiques des espèces (mode vie, régime trophique, stratégies reproductives). Par exemple, les substrats indurés sont caractérisés par une plus grande proportion d'espèces épibiontes alors que les substrats meubles de type vases ou sables sont dominés par des espèces endobiontes (**Boucot 1981**).

En plus de la différence de composition taxonomique, la biodiversité des mollusques diminue en passant d'un substrat induré, pouvant être de type corallien, à un substrat sableux (**Augustin et al. 1999**). Pour la biodiversité des espèces benthiques, plus que la nature du substrat c'est la proportion de microenvironnements d'un milieu qui importe. Plus il y a de microenvironnements plus la richesse spécifique des bivalves est élevée (**Adjeroud 1997, Zuschin and Oliver 2005, Rufino et al. 2008**). Les infractuosités et les dépressions piégeant le sable présentes dans les substrats indurés ainsi que les compositions différentes en organismes coralliens dans les récifs, sont autant de paramètres permettant la multiplication des microenvironnements et implicitement l'augmentation de la biodiversité (**Kohn and Leviten 1976**). Ainsi la diminution de biodiversité observée entre les substrats indurés et meubles s'explique par l'homogénéisation des milieux de vie dans un fond meuble.

La biodiversité et l'abondance des bivalves montrent également des tendances au sein même des substrats indurés et des substrats meubles :

- **Les substrats indurés** : les tendances liant la biodiversité aux substrats indurés sont d'autant plus marquées pour des substrats de type corallien. Les récifs coralliens présentent la plus grande hétérogénéité de microenvironnements permettant ainsi le développement d'une faune benthique très riche. Cette importante proportion de microenvironnements est liée à l'association corallienne des récifs, elle-même dépendante de paramètres environnementaux tels que la profondeur, la luminosité ou l'énergie du milieu (**Perrin et al. 1995, Zuschin and Piller 1997, Zuschin et al. 2001**). Dans ces environnements récifaux, pour la distribution et l'abondance des mollusques, il est reconnu que la composition corallienne est le paramètre le plus important, voire même plus important que la profondeur (**Hadfield 1976, Morton 1983, Sheppard 1984, Adjeroud 1997, Zuschin et al. 2001, Zuschin and Stachowitsch 2007**). En plus de la nature des associations coralliennes, le fait que les coraux soient morts ou vivants influence la composition et l'abondance des faunes de mollusques (**Zuschin et al. 2001**). Les espèces de mollusques vivant de façon étroite avec les coraux vivants ont l'inconvénient d'être intégrées à la structure du récif après leur mort et au cours de la croissance du corail et sont alors sous représentées dans les échantillonnages (**Scoffin and Bradshaw 2000, Zuschin et al. 2000, Zuschin and Oliver 2003b, 2005**).
- **Les substrats meubles** : les tendances complexes de la distribution de la biodiversité des bivalves dans ces substrats dépendent de facteurs plus ou moins liés entre eux tels que la nature minéralogique du sédiment, la

granulométrie ou encore le tri des particules. Par exemple, la présence ou l'absence ainsi que le pourcentage de vase dans les sédiments influent la répartition des organismes, avec une biodiversité maximale dans les substrats comprenant 3 à 15% de vase (Van Hoey et al. 2004, Blanchet et al. 2005). L'impact de la granulométrie sur la distribution des espèces benthiques est manifeste. Par exemple, en milieu arctique, les environnements de granulométrie fine (silt, argile) sont dominés par des espèces dépositivores alors que les environnements de granulométrie plus grossière sont dominés par des espèces suspensivores (Bloom et al. 1972, Carey et al. 1984). Cependant l'influence de ce facteur sur la biodiversité est sujette à controverse. Des études montrent une augmentation de la biodiversité dans les substrats à granulométrie fine tels que les silts ou les sables fins à moyens (Boucot 1981, Van Hoey et al. 2004, Blanchet et al. 2005, Rufino et al. 2008) alors que Jones et al. (1990) trouvent une biodiversité plus importante dans les environnements à substrats grossiers, à l'exception des environnements de très faible profondeur. Enfin, les substrats à sédiments faiblement triés sont caractérisés par une biodiversité plus importante que les substrats à sédiments fortement triés. Ceci s'explique par un hydrodynamisme plus important dans ces derniers environnements défavorisant l'installation d'organismes (Boucot 1981, Rufino et al. 2008).

- **Les substrats mixtes** : correspondent à des fonds rocheux couverts de poches de sables. Ces environnements ne montrent pas de tendance claire pour la biodiversité et l'abondance des espèces benthiques. McQuaid et Dower (1990) rapportent une augmentation de la biodiversité, alors que Brown et al. (1991) observent une diminution de la biodiversité dans ces milieux en comparaison avec des milieux purement rocheux ou sableux. L'intolérance au sable de certaines espèces vivant habituellement sur des fonds rocheux, l'instabilité du milieu et la pérennité des épandages sableux sont des explications plausibles de cette divergence.

### I.3. Hydrodynamisme

L'hydrodynamisme conditionne d'autres paramètres environnementaux tels que la nature et la stabilité du substrat, l'oxygénation ou encore la turbidité des eaux. Autant de paramètres influençant la distribution et l'abondance des espèces (Day et al. 1971, Field 1971, Christie 1976, Rees et al. 1976, McCall 1977, Oliver et al. 1980).

Le maximum de biodiversité et d'abondance est attaché aux milieux de moyenne énergie (Boucot 1981). Les environnements calmes ou les environnements de fort hydrodynamisme sont souvent caractérisés par une diminution de la biodiversité des organismes benthiques, et notamment des mollusques (Lie and Kisker 1970, Boesch 1972, Nelson et al. 1981, Dexter 1992, Rufino et al. 2008). Ceci peut s'expliquer par l'augmentation de l'instabilité de ces environnements soumis à des courants violents, augmentant ainsi la mobilité des particules sédimentaires du fond et la turbidité, facteurs défavorables à l'installation d'organismes (Purdy 1964, Escourt 1968, Fager 1968, Owens and Sohl 1969). Les environnements sans ou de faible hydrodynamisme présentent aussi une biodiversité et une abondance plus faible.

L'hydrodynamisme est associé à des adaptations spécifiques. Par exemple, les environnements de forte énergie sont dominés par des espèces endobiontes et fixées au détriment des espèces vagiles (Buchanan 1963, Bernasconi and Stanley 1994), c'est

notamment le cas chez les bivalves (Moore 1969). Les espèces épibiontes vont souvent présenter des coquilles morphologiquement adaptées à l'agitation du milieu en développant des coquilles plus hydrodynamiques, plus épaisses et/ou des modes de fixation très solides comme la cimentation d'une valve (Moore 1969).

## I.4. La salinité

La salinité a une forte influence sur la composition taxonomique et l'abondance des espèces (Bernasconi and Stanley 1994). Suivant le degré de salinité des eaux, il est possible de différencier des environnements hyper salins, marins, saumâtres ou encore d'eau douce. La richesse spécifique des mollusques, comme de nombreux groupes d'organismes marins, est maximale dans des zones de salinité stable (Staff and Powell 1988, Blanchet et al. 2005) et dans les environnements de salinité classique, dite aussi marine. En comparaison avec ces environnements, la biodiversité tend à décroître avec le différentiel de salinité (Hedgpeth 1957a, Hecker et al. 1963, Hudson 1963, Bosellini and Hardie 1973) :

- **Les environnements hyper salins** sont caractérisés par une plus faible biodiversité.
- **Les environnements saumâtres**, souvent situés proche de la côte, présentent une biodiversité intermédiaire entre **les environnements marins** et **les environnements d'eau douce**.
- **Les environnements d'eau douce** montrent une biodiversité faible.

La relation entre salinité des eaux et biodiversité peut se traduire également en termes de distance à la côte et à la présence/absence d'embouchures de rivières. Dans ce cas, la biodiversité augmente avec la distance à la côte et l'éloignement de toutes sources d'eaux douces (Rufino et al. 2008).

Les environnements saumâtres, souvent considérés comme instables du fait de leurs variations de salinité, sont souvent colonisés par des espèces euryhalines capables de tolérer ces fortes variations (Gunter 1947, Carriker 1967) et par des espèces endobiontes protégées de des variations de salinité grâce à leur mode de vie (Rhoads 1975, Calder 1976). D'autres environnements peuvent présenter de fortes variations de salinité telle que les environnements soumis à des phénomènes de glaciation/déglaciation. La fonte saisonnière de la glace induit un apport non négligeable d'eaux douces dans le système. Ces environnements particuliers, comme les environnements saumâtres, sont caractérisés par une faible biodiversité dominée par des espèces euryhalines (Boucot 1981).

## I.5. La turbidité

La turbidité des eaux dépend de l'agitation, de la nature du substrat et de la charge en particules sédimentaires et nutritives de l'eau. Ainsi, un environnement avec de forts courants de fond et un substrat meuble à granulométrie fine est très souvent caractérisé par des eaux turbides (Boucot 1981, Adjeroud 1997). Alors que la protection contre la prédation offerte par des eaux turbides, pourrait favoriser la multiplication des espèces (Kristensen 1957), la biodiversité et l'abondance des communautés benthiques tendent à diminuer avec l'augmentation de la turbidité des eaux (Pratt and Campbell 1956, Levin 1970, Aller and Dodge 1974, Kay and Switzer 1974, Mastaller 1978). En effet, la plupart des espèces de bivalves sont incapables de se développer dans des eaux turbides, à l'exception des espèces spécifiquement adaptées qui y prolifèrent comme certaines espèces de coques, de moules (genre *Musculus* ou *Modiolus*), d'huîtres (Kristensen 1957, Rhoads and Young 1970, 1971, Rhoads 1973, Pandian 1975), ou encore des espèces très tolérantes face à ce facteur comme

*Arca ventricosa*, *Chama imbricata*, *Tridacna maxima* et *Spondylus rubicundus*, observées dans les eaux turbides de l'île de Moorea (Adjeroud 1997).

La relation entre turbidité des eaux et distribution des bivalves en fonction de leur régime trophique est sujette à controverse. Aller et Dodge (1974) observent une dominance d'espèces suspensivores dans les environnements de faible turbidité et une dominance d'espèces dépositivores dans les environnements turbides, alors que Pandian (1975) indique une croissance rapide des espèces filtreuses dans les environnements très turbides.

## I.6. Flux de nutriments

Le flux de nutriments dans les environnements marins benthiques dépend des apports par les rivières et de la production planctonique qui elle-même dépend des apports en nutriments. Comme pour la salinité, la distribution de la biodiversité montre une relation avec la distance à la côte (Van Hoey et al. 2004, Rufino et al. 2008).

Plusieurs auteurs notent une plus grande teneur en nutriments dans les environnements de substrat fin (Bader 1954, Longbottom 1970, Rhoads and Young 1970), conduisant, par l'augmentation de la teneur en matière organique dans le sédiment, au développement d'une plus grande biodiversité d'espèces dépositivores dans ces environnements. A l'inverse, les substrats plus grossiers contiennent moins de matières organiques, toujours en suspension dans la colonne d'eau, limitant ainsi la diversification des dépositivores, mais favorisant la prolifération d'espèces suspensivores.

## I.7. Exposition à l'air

La tolérance à la dessiccation dans les zones intertidales est un facteur important pour la distribution des organismes (Dahl 1953, Vohra 1971, McLachlan and Jaramillo 1995). Dahl (1953) rapporte pour les puces de mer, plus petites et moins robustes, une plus faible tolérance à la dessiccation se produisant à marée basse que les crabes, plus gros et plus robustes. Il relie aussi la distribution géographique des crabes et des puces de mer à la température de l'air, les régions tropicales ou subtropicales étant soumises à une plus forte dessiccation que les régions tempérées à cause de leurs températures très élevées.

Très peu d'espèces de bivalves tolèrent une exposition à l'air. Même les colonies d'huîtres ou les moules capables de se développer dans la zone intertidale y ont une croissance ralentie par rapport aux populations subtidales.

## I.8. L'oxygénation

L'oxygénation du milieu dépend de la température, de l'hydrodynamisme, de la granulométrie, ou encore de la quantité de matière organique du sédiment. Par exemple, un sédiment grossier est plus oxygéné qu'un sédiment fin, se traduisant également en termes d'hydrodynamisme par des environnements de forte énergie mieux oxygénés que des environnements de faible énergie. A l'échelle régionale, Rhoads et Morse (1971) notent une diminution de la biodiversité des organismes benthiques avec une diminution progressive de la teneur en oxygène du milieu. Les assemblages riches et diversifiés en bivalves correspondent toujours à des eaux saturées en oxygène dissous. En comparaison, les environnements dysoxiques montrent des associations de bivalves oligospécifiques souvent détritivores ou symbiotes de bactéries chimiotrophes qu'ils hébergent dans leurs branchies. Les séries géologiques offrent de nombreux exemples d'assemblages de bivalves caractéristiques de milieux dysoxiques, et les épisodes d'anoxies documentés dans les séries

mésozoïques sont reconnus comme des périodes d'extinctions accrues (e.g. [Aberhan and Baumiller 2003](#)).

## **I.9. Facteurs biologiques**

Même à environnement constant, la fréquence et la distribution des taxons d'un écosystème varient dans l'espace. Ceci s'explique en partie par les interactions écologiques et l'histoire de l'écosystème.

### ***I.9.1. Compétition interspécifique***

La distribution, l'abondance et la composition des communautés benthiques sont fortement influencées par la relation prédateur/proie et par la dynamique d'occupation de l'espace ([McClanahan 1990](#), [Lang and Chornesky 1990](#), [Kvitek et al. 1992](#), [Beal et al. 2001](#), [Ejdung and Elmgren 2001](#), [Schoener et al. 2001](#), [Ozanne and Harries 2002](#)). C'est particulièrement vrai dans les milieux récifaux où les chaînes trophiques complexes hébergent une biodiversité importante de prédateurs et d'espèces concurrentes ([Smith and Tyler 1972](#)). Il est très rare que ces phénomènes de compétitions interspécifiques, qui œuvrent à l'échelle de l'individu (prédation, fixation des larves), puissent être détectés dans l'ancien. Même si la prédation peut être documentée et quantifiée dans des assemblages fossiles, ce ne sera qu'un indicateur très indirect des conditions environnementales.

### ***I.9.2. Mode de reproduction***

La mobilité (vagile/sessile), les modes de reproduction et de propagation des larves contrôlent la répartition géographique des espèces marines. La presque totalité des espèces de bivalves présente un stade larvaire planctonique, dont les capacités de dispersion vont dépendre de la taille de la larve et de la durée du stade planctonique. Chez les mollusques, les larves planctoniques sont connues pour parcourir de grandes distances en une seule génération (jusqu'à plusieurs milliers de kilomètres) contrairement aux espèces non planctoniques qui auront des aires de répartition significativement réduites ([Thorson 1950, 1961](#), [Scheltema 1971](#), [Jablonski 1980](#)). Les modes de reproduction et la fréquence des cycles reproductifs influent sur les associations locales de taxons lorsque l'environnement change, mais la vitesse des processus (annuels) est difficilement détectable avec les séries fossiles. En revanche, le mode de reproduction, comme les phénomènes de compétitions, sont susceptibles d'influer la dynamique macro-évolutive des clades et sont des processus souvent évoqués pour expliquer des motifs macro-écologiques aux plus grandes échelles de temps et d'espace.

### ***I.9.3. La dynamique des populations***

[Stearns \(1976, 1977\)](#) démontre que l'effectif des populations est modulé par les variations de production des larves (dépendante de la survie et du taux de fécondité des adultes) et les taux de mortalité des larves et juvéniles. Deux modèles d'adaptation des cycles reproductifs aux variations de l'environnement peuvent ainsi être retenus.

Le modèle déterministe r/K ([McArthur and Wilson 1967](#), [Pianka 1970](#)) se base sur un équilibre entre stabilité des environnements et des populations. Dans les environnements instables les faunes sont caractérisées par un mode de reproduction favorisant la production de larves en quantité (**stratégie r**). Dans ce cas, les populations sont abondantes avec de fortes fluctuations dans le temps, les individus atteignent une maturité reproductive précoce,

produisent des gamètes en grand nombre, et le stade planctonique des larves est souvent long. Les mollusques, adoptant ce type de stratégie reproductive, ont une faible probabilité de préservation dans les assemblages fossiles à cause notamment de la petite taille et de la relative fragilité de leurs coquilles (Vermeij and Herbert 2004), mais les assemblages fossiles avec peu d'espèces, de petites tailles, en cohortes homogènes peuvent traduire ce mode de reproduction et caractériser des milieux instables. A l'inverse, les populations issues de la **stratégie K** ont une forte variabilité d'âge sans prépondérance des juvéniles. Ces individus atteignent une maturité sexuelle tardivement, ont une durée de vie plus longue et peuvent atteindre de grandes tailles. Ces populations sont représentatives d'environnements plus stables (Southwood 1976, Hallam 1978).

La structure des populations se base sur une modulation différentielle des mortalités entre juvéniles et adultes (Murphy 1968, Schaffer 1974). A mortalité constante des adultes, les fluctuations de mortalité chez les juvéniles conduisent à une chute de la reproductivité, une diminution du nombre de juvéniles et un retard de la maturité des populations. A l'inverse, à mortalité constante des juvéniles, les fluctuations de mortalité chez les adultes conduisent à une forte reproductivité des organismes, une forte production de juvéniles et une maturité reproductive plus tardive.

## II. DU VIVANT AU FOSSILE : LES PROCESSUS TAPHONOMIQUES

### II.1. Qu'est-ce que la taphonomie ?

En soulignant le caractère incomplet de l'enregistrement fossile, Efremov (1940) introduit le terme de **taphonomie**, le définissant comme un champ de la paléontologie qui décrit l'influence de l'enfouissement des restes squelettiques sur la préservation des caractéristiques des écosystèmes. Suivant cette définition, la taphonomie ne considère que les processus se produisant après l'enfouissement. Behrensmeyer et Kidwell (1985) élargissent la définition de la taphonomie à l'étude de tous les processus perturbant la préservation des communautés biologiques, et responsables de la perte plus ou moins importante des signaux écologiques dans les archives sédimentaires. La taphonomie devient alors une discipline s'attachant à comprendre les processus intervenants après la mort des organismes et permettant d'évaluer et de caractériser les biais de préservation dans le registre fossile.

Comprendre l'histoire complexe des restes squelettiques et des mécanismes perturbant leur préservation représente un intérêt majeur pour la reconstitution des environnements de dépôt et l'estimation de la biodiversité passée (Johnson 1960, 1965, Fagerstrom 1964, Lawrence 1968, 1971, Warme et al. 1971, McDonald 1976, Peterson 1976, Stanton 1976, Schopf 1978, Brett and Baird 1986). Les assemblages fossiles peuvent être différenciés sur la base de leurs caractéristiques taphonomiques (= taphofaciès) qui sont directement liées aux conditions de dépôt et donc aux conditions environnementales (Speyer and Brett 1986, Davies et al. 1989b, Staff and Powell 1990a, Anderson and McBride 1996, Brachert et al. 1998). Martin (1999) propose une synthèse des différents processus taphonomiques et de leurs actions sur la formation des assemblages de restes squelettiques. Il montre que la connaissance des processus taphonomiques a progressé considérablement grâce à l'application des méthodes actualistes, initiées par Schäfer (1972). Ainsi les paléontologues sont en mesure d'évaluer :

- 1) Comment les organismes des communautés vivantes réagissent à ces processus ?
- 2) Quelles sont les structures acquises par les assemblages de restes squelettiques suite à l'action de ces processus ?

3) Quels sont les caractéristiques permettant d'identifier les assemblages résultant de l'action de ces processus ?

4) Quelle est la possibilité d'identifier le ou les processus responsable(s) de la formation des accumulations de restes squelettiques ?

5) Enfin, quelles sont les possibilités d'un retour aux communautés d'origines à partir des assemblages de restes squelettiques et l'estimation de la précision de ces reconstitutions ?

## II.2. Typologie des processus et perturbations taphonomiques

Les communautés biologiques, et donc les informations écologiques qui leurs sont rattachées sont plus ou moins bien préservées dans les assemblages fossiles. **Gahn et Baumiller (2004)** décrivent notamment deux grands types de pertes de ces informations par :

- **non préservation** : concerne essentiellement les organismes ne comprenant ni pièce squelettique ni coquille et qui représentent entre 40% et 70% des espèces marines (**Johnson 1964, Craig and Jones 1966**). Du fait de l'action des charognards et de la décomposition microbienne de la matière organique, la probabilité de préservation de ces organismes après leur mort est très faible.
- **perturbations des compositions taxonomiques des communautés** : résultent principalement de la destruction différentielle des restes squelettiques ou des organismes et/ou de mélanges de pièces squelettiques issues de biotopes ou d'âges différents.

La présence de pièces squelettiques augmente considérablement la probabilité de préservation des organismes dans le registre fossile, sans pour autant la garantir. De nombreux processus aux cours de la formation des assemblages morts et des assemblages de fossiles conduisent à l'altération, voire la destruction totale de ces restes squelettiques. Ces processus conduisent inmanquablement à la modification des communautés initiales (**figure 1.1**).

La destruction différentielle des pièces squelettiques est liée à des **processus physiques** (abrasion, fragmentation, transport), **chimiques** (dissolution, corrosion, diagenèse) et/ou **biologiques** (bioérosion, bioturbation, prédation). Le mélange des restes squelettiques issus de biotopes ou d'âges différents est la conséquence directe du **fonctionnement même de l'écosystème** (organismes prédateurs, fousseurs) et de **processus sédimentaires** (hydrodynamisme, taux de sédimentation). La formation des assemblages fossiles, aussi appelés **taphocénoses**, met en jeu aussi bien des **facteurs biotiques** que **sédimentologiques** ou encore **diagénétiques**, intervenant à différents moments du processus. Le taux de sédimentation, quant à lui, détermine le temps de résidence et donc d'exposition de ces restes squelettiques aux facteurs biotiques et sédimentologiques responsables de la formation des **thanatocénoses** (**Cadée 1994, Zuschin et al. 2003**).

Le résultat final de l'action des processus taphonomiques est une altération des communautés initiales induisant des pertes plus ou moins importantes d'informations taxonomiques et écologiques cruciales (**Lawrence 1968**). Les processus taphonomiques, comme les paramètres contrôlant la distribution de la biodiversité, ne sont pas indépendants les uns des autres et interagissent entre eux pour détruire ou préserver les restes squelettiques. Du fait de l'importance des processus taphonomiques, il est fondamental d'analyser les conséquences positives et/ou négatives propres à chacun et de caractériser leur signature sur les pièces squelettiques et dans les assemblages fossiles.

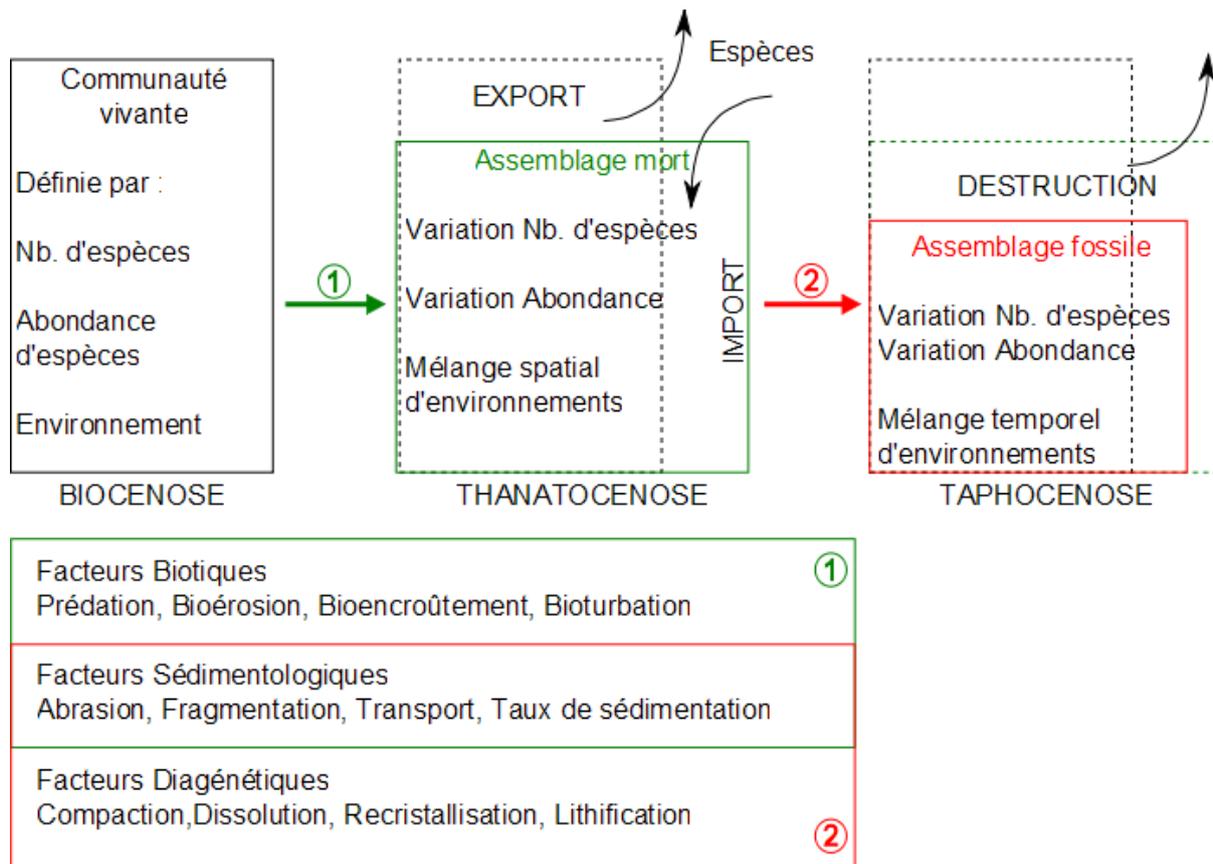


Figure 1.1 : Schématisation de la formation de Taphocénoses préservées dans les registres fossiles. Cette formation est liée à l'intervention de nombreux processus taphonomiques.

## II.3. Facteurs biotiques

### II.3.1. Prédation

La biodiversité des prédateurs est étroitement liée à la biodiversité des proies et à la complexité du réseau trophique. Par exemple, une diversification des mollusques, et plus particulièrement des bivalves entraîne souvent une augmentation de leurs prédateurs que sont les poissons, les gastéropodes ou encore les oiseaux dans les zones intertidales ou peu profondes (Zuschin and Stachowitsch 2007). La prédation est l'un des facteurs biotiques le plus importants influant sur :

- **La fréquence et la morphologie des coquilles :** la pression liée à la prédation affecte essentiellement la fréquence des taxons mais stimule également le développement de moyens de défense tel qu'une augmentation de la taille (=taille refuge), des modifications de la forme et de l'ornementation des coquilles chez les bivalves (Vermeij 1983, Cadée 1989, Zuschin et al. 2003).
- **La préservation des coquilles :** la prédation est aussi parmi les facteurs biotiques les plus importants affectant l'intégrité des coquilles de bivalves, dans les environnements de faible énergie où le transport est négligeable c'est même l'une des sources majeures de fragments (Schäfer 1972, Alexander 1981, Peel 1984, Alexander 1989, Cadée 1994, Cate and Evans 1994, Best and Kidwell 2000a, 2000b, Zuschin et al. 2003, Best 2008). Il est souvent difficile de différencier les facteurs responsables de la fragmentation, et donc d'évaluer leur influence relative sur la destruction des coquilles. Il est possible de se baser sur des indices extérieurs comme le tri des valves induit par le transport hydrodynamique (Lever 1958) ou

encore les traces indubitables de prédation sur les coquilles. La prédation peut cependant avoir un impact bénéfique sur la préservation des coquilles. Les pelotes de régurgitations et les pelotes fécales sont des moyens de protection efficaces face à la dissolution et l'abrasion des coquilles. Les coccolithophoridés sont des exemples parfaits illustrant la préservation de coquilles fines et délicates arrivant sur le fond dans des pelotes fécales. Le plus souvent les pelotes de régurgitation montrent une meilleure préservation que les pelotes fécales, car les coquilles ont passé moins de temps dans le tube digestif des prédateurs (Zaton et al. 2007).

- **Le transport des coquilles** : les prédateurs (poissons, les oiseaux ou encore les hommes) sont responsables en partie du transport des organismes proies et de la formation de concentration de coquilles, traduisant plus le régime alimentaire du prédateur qu'une communauté locale. Une analyse taphonomique précise des restes squelettiques et des assemblages permet de repérer ces agrégats de coquilles formés par l'action de prédateurs (Grawe-Baumeister et al. 2000, Zaton et al. 2007).

### **II.3.2. Bioérosion**

L'altération physico-chimique de la surface des coquilles est fonction de la dissolution chimique précoce et de l'abrasion mécanique (Best 2008) mais aussi de la « macération microbienne » et de la nature des organismes bioérodeurs (Golubic et al. 1975, Warme 1975). L'altération par bioérosion des coquilles se produit le plus souvent à l'interface eau/sédiment (Driscoll 1970, Driscoll and Weltin 1973). Le degré de cette altération dépend directement des paramètres de la coquille (texture et minéralogie, Zaton et al. 2007) et du temps de résidence de ces dernières sur le fond océanique (Swinchatt 1969, Golubic et al. 1975).

Kiene et Hutchings (1992, 1994) donnent des taux moyens de bioérosion compris entre 0.35 et 2.5 kg/m<sup>2</sup>/an pour les récifs coralliens de la Grande Barrière. Des taux comparables ont également été rapportés pour d'autres récifs comme ceux de la Polynésie Française (Chazottes et al. 1995, Pari et al. 1998). Ces taux de bioérosion dépendent en grande partie de la nature des bioérodeurs, avec par exemple une bioérosion de 1 m en 70 ans induite par l'espèce *Cliona lampa*, une bioérosion deux fois moins pour les poissons perroquets ou encore une bioérosion de seulement 1 cm/an pour l'espèce *Echinometra lucunter* (Neumann 1966, McLean 1967, Gygi 1975). Le processus de dégradation passe par la colonisation par les algues, les champignons et par l'activité des organismes foreurs (Driscoll 1970, Perkins and Halsey 1971, Golubic et al. 1975, Perkins and Tsentas 1976, Cutler and Flessa 1995).

Les taux moyens de bioérosion mesurés pour les récifs actuels correspondent à une perte de 1 mm d'épaisseur par an. Si on transpose ce taux aux coquilles de bivalves, ces dernières seraient détruites en quelques années. La présence de ces coquilles dans le registre fossile ne peut s'expliquer que par un enfouissement rapide sous une épaisse couche de sédiment et/ou un taux de bioérosion plus faible que ceux des coraux (Lescinsky et al. 2002). Le taux de sédimentation limite ainsi l'implantation et l'action des bioérodeurs et des bioencroûtants (Lescinsky et al. 2002) (figure 1.2). Les taux de bioérosion, comme pour les coraux, dépendent beaucoup de la nature des bioérodeurs, par exemple Neumann (1966) et Driscoll (1967a) donnent un taux de destruction par les éponges clones pouvant atteindre 20 % du poids de la coquille en 100 jours, alors que dans les mêmes conditions, Tudhope et Risk (1985) rapportent une perte de seulement 3 % du poids des coquilles par la seule action des micro-perforants. La distribution des organismes bioérodeurs dépend elle-même des conditions environnementales tel que l'hydrodynamisme du milieu ou encore le type de substrat (Bromley 1978, Best and Kidwell 2000b). Dans les environnements de faible

profondeur, les bioérodeurs sont très abondants et très diversifiés favorisant la destruction des coquilles en l'espace de quelques années. De même, Best (2008) observe des patterns d'altération des coquilles (perforation et abrasion) plus importants dans les environnements récifaux que dans les environnements silicoclastiques ou les environnements carbonatés sableux, seulement la part d'érosion induite par les organismes n'est pas spécifiée dans cette étude.

### **II.3.3. Bioencroûtement**

Le bioencroûtement, résultant de la cimentation successive d'individus à la surface d'éléments indurés tels que des coquilles de bivalves, se produit aussi bien du vivant de l'organisme (encroûtement des faces externes des coquilles uniquement) qu'après la mort de ce dernier (encroûtement des faces externes et internes des coquilles). La colonisation par les organismes encroûtants protège la coquille de processus de destruction en augmentant l'épaisseur et le poids de la coquille (contre la prédation et la fragmentation) et la préservant de l'abrasion et de l'action des organismes érodeurs (Bromley 1978, Henderson and Styan 1982, Smyth 1989, Cadée 1999), favorisant ainsi sa fossilisation (Lescinsky et al. 2002). L'étude de ces coquilles encroûtées fournit de précieuses informations sur leur histoire taphonomique et le contexte paléoenvironnemental (Takemura and Okutani 1955, Zakharov 1966a, 1966b, Waller 1969, Scanland 1979).

Birkeland (1977, 1989) rapporte un encroûtement des coquilles relativement rapide et l'existence d'une corrélation positive entre encroûtement, ou encore bioérosion et productivité planctonique (Risk and McGeachy 1978, Highsmith 1980, Sammarco and Risk 1990, Edinger and Risk 1997, Pandolfi and Greenstein 1997, Lescinsky et al. 2002). Ces observations sont à la base de l'hypothèse de Lescinsky et Vermeij (1995) et Edinger et Risk (1997) selon laquelle le niveau d'encroûtement et l'intensité de bioérosion donnent des indications sur la productivité des paléoenvironnements. Cette hypothèse est validée par Lescinsky et al. (2002) dans leur étude de la mer de Java. En plus de cette corrélation positive avec la productivité, ils notent une corrélation inverse entre le niveau d'encroûtement et la fréquence des perforations avec le taux de sédimentation (Zaton et al. 2007). Lescinsky et al. (2002) définissent alors quatre patterns types (figure 1.2) :

- **Niveau moyen d'encroûtement et fréquence de perforations importante :** Faible productivité et faible taux de sédimentation.
- **Niveau important d'encroûtement et fréquence de perforations importante :** Forte productivité et faible taux de sédimentation.
- **Niveau faible d'encroûtement et fréquence de perforations faible :** Faible productivité et fort taux de sédimentation.
- **Niveau important d'encroûtement sur les faces externes des épibiontes et fréquence de perforations faible :** Forte productivité et fort taux de sédimentation.

Le degré d'encroûtement des coquilles dépend de la nature et de la biodiversité des encroûtants qui dépendent eux-mêmes des facteurs environnementaux (Parsons et al. 1997, 1999, Walker et al. 1998). Par exemple, Lescinsky et al. (2002) notent une corrélation entre la quantité de nutriments du milieu et le type d'encroûtement. Dans les sites mésotrophiques, les coquilles sont encroûtées par des organismes de faible volume comme les bryozoaires, alors que dans les sites eutrophiques les coquilles sont encroûtées par des organismes plus importants en taille et en volume tels que les bivalves ou encore les balanes. Bien que la biodiversité des organismes encroûtants ne montre pas de tendance particulière en fonction du type de substrat, le niveau d'encroûtement diminue depuis les environnements récifaux

jusqu'aux environnements carbonatés sableux, en passant par les environnements silicoclastiques (Best and Kidwell 2000a, 2000b, Best 2008).

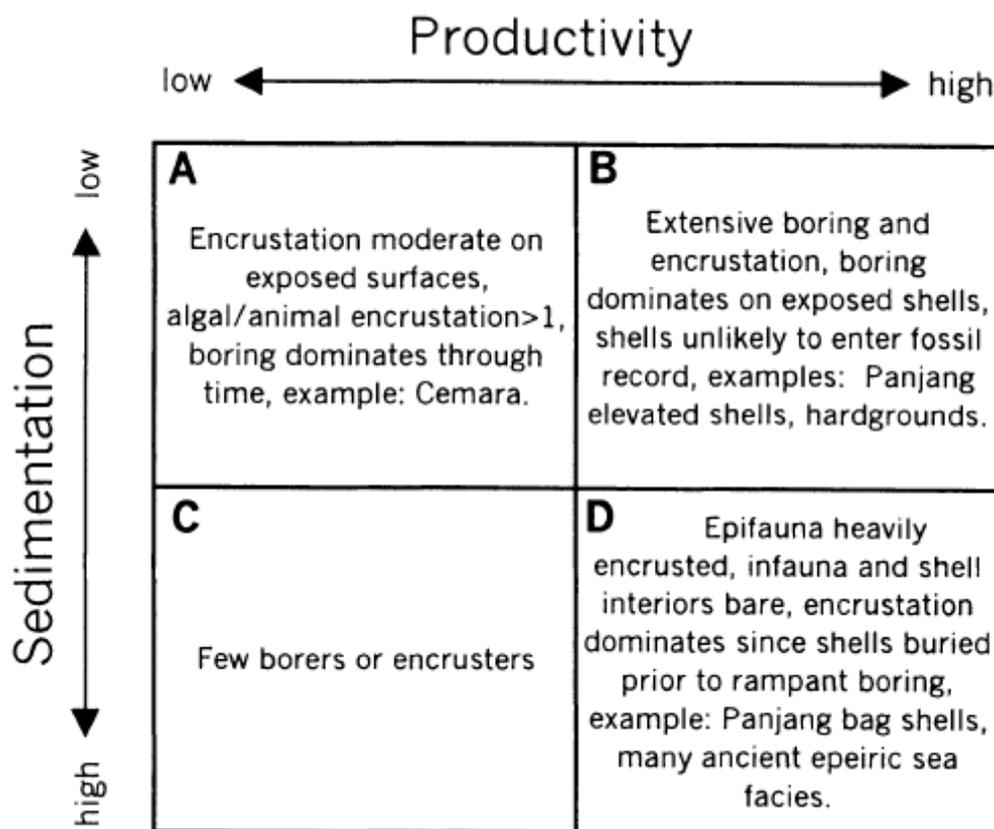


Figure 1.2 : Conséquences de l'interaction entre productivité planctonique et taux de sédimentation sur les patterns de bioencroûtement et de bioérosion (Lescinsky et al. 2002).

### II.3.4. Bioturbation

La bioturbation est un processus directement lié à l'activité d'organismes endobiontes et/ou limnivores. La bioturbation a pour conséquences principales le remaniement des coquilles en position de vie et la remise en suspension de particules sédimentaires fines (Davies et al. 1989a, Zuschin et al. 2003). On observe bien souvent la formation d'une concentration de coquilles ou de débris coquilliers à la base de la zone bioturbée. La bioturbation peut favoriser l'enfouissement des coquilles en déplaçant les particules qui l'entourent (Driscoll 1970), cependant l'activité des organismes endobiontes peut aussi conduire à l'exhumation des coquilles préalablement enfouies.

La bioturbation influence l'histoire taphonomique des coquilles en jouant sur le temps de résidence des coquilles sur le fond océanique. Dans les environnements calmes, la bioturbation est supposée accroître la fragmentation et/ou l'érosion des coquilles (Parsons and Brett 1991, Brenchley and Harper 1998, Bradshaw and Scoffin 2001), cependant il n'y a pas d'étude actualiste permettant de confirmer cette supposition (Zuschin et al. 2003). Une part de la destruction des moules internes et externes des coquilles dans les sédiments non lithifiés est imputable à la bioturbation. Ceci est d'autant plus gênant que ces moules représentent la dernière trace des organismes dont les coquilles ne résistent pas à la dissolution. Leur disparition signifie alors la perte définitive d'une partie de la biodiversité initiale (Bush and Bambach 2004).

## II.4. Facteurs sédimentologiques

### II.4.1. Hydrodynamisme

L'hydrodynamisme est un facteur majeur de perturbation taphonomique conduisant à la désarticulation, l'abrasion, la destruction, l'exhumation ou encore à l'enfouissement des pièces squelettiques. L'étude de [Gahn et Baumiller \(2004\)](#) sur la préservation des crinoïdes illustre la complexité de ce paramètre. Ils notent par exemple une diminution de la préservation de l'intégrité des squelettes de crinoïdes sur un transect *on-offshore*, allant à l'encontre du résultat intuitif selon lequel la désarticulation et la destruction des squelettes seraient plus importantes dans les environnements *onshore* d'énergie importante que dans les environnements *offshore* d'énergie généralement faible. Ce résultat s'explique par la présence dans le domaine *onshore* d'événements hydrodynamiques ponctuels comme les tempêtes ou les dépôts épisodiques qui favorisent la préservation de l'intégrité des crinoïdes par l'enfouissement rapide sous une épaisse couche de sédiment alors que dans le domaine *offshore* ces événements hydrodynamiques ponctuels sont moins fréquents, entraînant une augmentation du temps de résidence des squelettes à l'interface eau/sédiment et favorisant alors la destruction des pièces squelettiques par l'action de processus taphonomiques. Néanmoins dans les environnements *onshore*, l'absence de tempêtes, l'action des vagues et des courants de fonds conduisent, comme attendu, à la rapide altération des coquilles, alors que dans les environnements *offshore*, la désarticulation, l'abrasion et la destruction des coquilles s'expliquent surtout par d'autres paramètres, telles que la prédation ou encore la dissolution chimique ([Driscoll 1970](#), [Best and Kidwell 2000a](#)).

Le processus d'altération, et notamment d'abrasion des coquilles dépend en grande partie de la mise en suspension des particules sédimentaires mais également de l'intensité et du régime laminaire ou turbulent des courants conditionnant le mouvement de ces particules ([Fütterer 1976, 1978](#), [Wanless et al. 1981](#), [Clifton 1986](#)). Le potentiel abrasif des environnements est alors directement influencé par la nature du substrat (lui-même dépendant de l'hydrodynamisme), ainsi un fond graveleux par exemple permettra la stabilisation des coquilles sur le fond et inhibera la formation d'une couche sédimentaire protectrice, favorisant donc l'abrasion des coquilles ([Allen 1984](#), [Leeder 1999](#)).

Deux modèles d'abrasion des valves sont définis :

- **Abrasion dite « en place »** : les coquilles restent sur place tandis que les particules sédimentaires en suspension dans la colonne d'eau impactent leurs surfaces, exemple dans le cas de chenaux de rivières ([Pearce 1971](#), [Schumm and Stevens 1973](#)). Le degré de cette altération liant abrasion, perforations et enfin fracturation, dépend beaucoup de la stabilité des valves sur le fond ([Newell et al. 2007](#)). Les coquilles hydrodynamiquement stables dans les environnements agités montrent généralement leur concavité tournée vers le bas alors que les coquilles dont la concavité est tournée vers le haut sont prédominantes dans les environnements de faible énergie. Ces dernières peuvent cependant être stabilisées pour des courants plus forts grâce à un remplissage plus ou moins partiel de l'intérieur de la coquille ([Allen 1984](#), [Newell et al. 2007](#)).
- **Abrasion dite « progressive »** : l'étude du transport *post mortem* des organismes à deux valves montre une corrélation avec la densité des coquilles dans un premier temps et avec la forme et la taille des coquilles dans un deuxième temps, ainsi des coquilles peuvent être plus facilement mises en mouvement que les grains de sable par exemple ([Menard and Boucot 1951](#), [Martin 1999](#)). Les coquilles sont altérées par leurs propres mouvements dans la colonne d'eau ([Brewer and Lewin 1993](#)). L'abrasion des surfaces se produit lors de l'impact des coquilles sur le fond

ou avec des particules sédimentaires en suspension. Le tri ou la granulométrie des particules influencent le degré d'altération des coquilles (Maiklem 1968, Best 2008). De nombreux auteurs notent une abrasion plus importante et plus rapide dans les environnements à substrats grossiers, tels que des graviers, que dans les environnements à substrats fins comme le sable (Driscoll and Weltin 1973, Yeo and Risk 1981, Flessa and Brown 1983, Best 2008). Le pouvoir abrasif des particules fines ne réside pas tant dans leur taille que dans leur nombre important et leur forme souvent anguleuse. Enfin Driscoll et Weltin (1973) observent un pouvoir abrasif plus important pour des sédiments mal triés que pour des sédiments bien triés. Cependant il faut garder en tête que les patterns d'altération des coquilles sont très variables et dépendent aussi bien des conditions du milieu que des structures des coquilles.

Faire la différence entre ces deux types d'abrasion est difficilement réalisable en ne se basant que sur les coquilles. Il faut regarder la répartition des altérations sur les coquilles. Pour l'abrasion « **en place** », on a souvent une valve exposée au mouvement des particules et une autre protégée par la première, ainsi seule la valve supérieure présente un pattern d'altération. Dans le cas de l'abrasion « **progressive** », à cause du transport par saltation, les deux valves présentent les traces d'altération (Newell et al. 2007).

Comme nous l'avons déjà mentionné, le temps de résidence des coquilles à l'interface eau/sédiment est influencé par le paramètre de l'hydrodynamisme. Dans un milieu de forte énergie les particules ne se déposent pas, inhibant donc la formation d'une couche protectrice et augmentant le temps de résidence des coquilles sur le fond. L'augmentation du niveau d'énergie des milieux peut entraîner également l'augmentation des processus d'exhumation des valves (Meldahl et al. 1997a, Kowalewski et al. 1998). Dans les environnements vaseux de plus faible énergie, l'exhumation des coquilles est moins courante et attribuée à la bioturbation (Walker 1989, Walker et al. 1998). L'augmentation du temps de résidence et des phénomènes d'exhumation augmente le temps d'exposition aux processus taphonomiques et donc augmente l'altération et la destruction des coquilles.

## **II.4.2. Transport**

Le transport est un processus étroitement lié à l'hydrodynamisme et mettant en mouvement des restes squelettiques voire même des individus vivants. Les vitesses de courants nécessaires pour mettre en mouvement des coquilles sont comprises entre 0.2 m/s et 0.6 m/s (Allen 1984, Olivera and Wood 1997, Dey 2003, Newell et al. 2007). Le seuil de vitesse dépend en fait des paramètres de la coquille tels que la densité, la forme, la taille (Menard and Boucot 1951, Lawrence 1968, Olivera and Wood 1997, Martin 1999). Le transport différentiel des coquilles modifie les assemblages locaux, tant en termes de richesse spécifique que de structure des populations par exportation ou importation de matériel.

Au cours du transport par saltation, les coquilles entrent en contact entre elles, avec le fond sédimentaire, ou des particules plus grossières de l'environnement, provoquant les patterns d'abrasion à la surface des coquilles (Chave 1960, 1964, Brewer and Lewin 1993, Zuschin et al. 2003). Cette altération des coquilles par le transport peut être simulée expérimentalement : c'est le « *tumbling barrel experiments* » (Chave 1964, Berthois 1964, Hallam 1967, Driscoll and Weltin 1973, Oji et al. 2003). Berthois (1964) et Chave (1964) expérimentent l'abrasion de débris de coquilles et notent une rapide égalisation des bords irréguliers des débris, puis se poursuit en émoussant les angles aigus. La détérioration devient ensuite plus lente. Le transport joue également un rôle dans la désarticulation des coquilles de bivalves. Bien que cette dernière dépende de la vulnérabilité du ligament et du type de charnière de l'organisme, un transport faible est souvent suffisant pour séparer les valves

(Newell et al. 2007). Les bivalves taxodontes montrent une résistance relativement plus importante à la désarticulation que les autres types de charnière (Best and Kidwell 2000a, 2000b).

### **II.4.3. Nature du sédiment**

La nature du substrat est un paramètre étroitement liée à d'autres paramètres environnementaux comme l'hydrodynamisme ou la profondeur et qui contrôle la turbidité des eaux et le taux de sédimentation. Tous ces paramètres jouent conjointement et influencent la distribution des organismes, les modalités d'altération des restes squelettiques et leur préservation dans le registre fossile. Ainsi par exemple, la biodiversité des bivalves est plus faible dans les environnements à substrat meuble et silicoclastique que dans les environnements à substrat carbonaté et/ou induré (Best and Kidwell 2000a, 2000b, Best 2008).

Les environnements silicoclastiques sont différents des environnements carbonatés tant en termes de types de substrats, de turbidité ou encore de communautés biologiques. Beaucoup d'auteurs notent un pouvoir abrasif plus important pour les sédiments silicoclastiques que les sédiments carbonatés (Aller 1982, Walter and Burton 1990, Green et al. 1996). Best et Kidwell (2000a, 2000b) et Best (2008) démontrent aussi l'influence de la nature du substrat sur la distribution et l'intensité des patterns d'altération décrite par l'abrasion des bords des coquilles et/ou la perte par dissolution de l'aspect lustré des surfaces dans des environnements sans transport apparent. Le degré et la variabilité des patterns d'altération diminuent globalement depuis les substrats indurés vers les substrats meubles (Best and Kidwell 2000a). Par exemple, les substrats récifaux montrent un haut niveau d'altération par microperforations et d'usure de la commissure des coquilles de bivalves, alors que les substrats carbonatés sableux et vaseux montrent une altération avec des microperforations, un aspect crayeux et piqué sur la face interne de la coquille et les substrats silicoclastiques vaso-sableux montrent une altération avec un fort degré de microperforations et une altération des couleurs originelles des coquilles. Ces résultats sont en accord avec ceux de Parsons (1993) et de Dent (1995) dans les environnements purement carbonatés. Best et al. (1999) notent cependant une altération plus importante pour les coquilles dans un environnement carbonaté boueux.

De façon générale, les dommages sur les coquilles sont importants dans les environnements récifaux, faibles dans les environnements de vase carbonatée, modérés à variables dans les environnements de sable et de vase sableuse carbonaté et modérés à faibles dans les environnements de sédiments fins silicoclastiques (Best 2008).

## **II.5. Facteurs diagénétiques**

Même s'ils se sont formés dans des environnements similaires, les assemblages de coquilles fossiles diffèrent des assemblages de coquilles mortes dans les sédiments modernes tant en termes de composition taxonomique que de fréquence des taxons. Ces différences sont les conséquences des processus diagénétiques conduisant à une préservation sélective des coquilles en fonction de leur taille, leur minéralogie, etc (Schlager and James 1978, Dullo 1983, 1988, Nelson 1988, Allison and Briggs 1991, Brachert et al. 1998). La diagenèse regroupe des processus de transformations chimiques et physiques affectant les composants d'un sédiment de façon précoce ou après enfouissement. Les processus diagénétiques peuvent favoriser ou réduire la probabilité de préservation des restes d'organismes (Boyd and Newell 1972, Walker and Diehl 1985). Communément, les phénomènes de compaction et de dissolution conduisent la perte progressive des coquilles dont la minéralogie est en déséquilibre chimique avec les fluides interstitiels (Chave 1967, Lawrence 1968, Brachert and

Dullo 2000), alors que les phénomènes de minéralisation et de lithification précoce favorisent la préservation des coquilles et améliorent la représentativité des assemblages fossiles (Tomasovych and Schlogl 2008).

### ***II.5.1. Compaction***

Le processus de compaction est à l'origine de la fragmentation et de la déformation des restes squelettiques (Hoffman 1976, Kowalewski 1990). Concernant les bivalves, les patterns et l'importance de la fragmentation et de la déformation dépendent de la résistance et de l'orientation des coquilles par rapport aux contraintes, mais aussi de la texture et la nature du sédiment encaissant et la durée du processus de compaction (Müller 1979, Briggs 1990). Ainsi une orientation des coquilles à l'horizontale, perpendiculairement à la contrainte principale, favorise leur conservation sans trop de dommages. Les sédiments boueux, contenant beaucoup d'eau et donc sujet à un fort phénomène de compaction, présentent fréquemment des coquilles fracturées et déformées. La compaction dans un sédiment homogène et fin conduit rarement à la fragmentation des coquilles car la déformation est accommodée par un réarrangement des grains. Enfin la fragmentation des coquilles par compaction devient plus importante quand les coquilles sont en contact entre elles ou avec des éléments grossiers du sédiment (Fruth et al. 1966, Bhattacharyya and Friedman 1979).

La résistance des coquilles dépend elle-même de paramètres propres à la coquille comme la taille, l'épaisseur, la microstructure ou la teneur en matière organique ainsi que des patterns d'altération et de perforations héritées (Taylor and Layman 1972, Zuschin et al. 2003). Ainsi, les coquilles de petites tailles sont moins affectées par la fragmentation que les coquilles de grandes tailles (Shinn et al. 1977, Shinn and Robbin 1983, Zuschin et al. 2003). La microstructure de la coquille influence directement ses propriétés mécaniques, des coquilles avec une structure en nacre ou des structures homogènes par exemple résistent mieux à la compression. Enfin les coquilles non perforées sont généralement plus résistantes à la fragmentation que les coquilles perforées fragilisées face aux phénomènes de compression (Roy et al. 1994). Les perforations cicatrisées affectent faiblement mais positivement la robustesse des coquilles (Blundon and Vermeij 1983, Checa 1993, Zuschin et al. 2003).

### ***II.5.2. Dissolution***

La dissolution diagenétique débute le plus souvent juste après l'enfouissement des restes squelettiques dans le sédiment (Hecht 1933, Aller 1982, McCall and Tevesz 1983). L'intensité de cette dissolution varie en fonction des paramètres environnementaux, des propriétés chimiques de l'eau et des propriétés des coquilles (microstructure, minéralogie...).

La chimie des eaux (saturation en carbonate dissout, pH...) est liée la température des eaux, la composition et de la quantité de matière organique que contient le sédiment et influence le degré de dissolution des restes squelettiques (Walker and Goodstein 1999, Best and Kidwell 2000a, 2000b). Par exemple, les coquilles sont plus rapidement dissoutes dans les sédiments riches en matière organique (Hecht 1933, Fisher and Hudson 1985, Sanders 2003) et l'intensité de la dissolution augmente avec la température et le gradient latitudinal (Alexandersson 1979, Cutler and Flessa 1995). Le taux moyen de dissolution des coquilles dans les sédiments modernes est estimé à plus de 1000 gCaCO<sub>3</sub>/m<sup>2</sup>/a (Davies et al. 1989a), un taux élevé qui change évidemment en fonction des environnements. Kidwell et al. (2005) trouvent en effet un taux de dissolution des coquilles de bivalves plus élevé dans les environnements carbonatés tropicaux que dans les environnements silicoclastiques car l'argile induit une diminution de la perméabilité des sédiments et donc une diminution de la quantité de fluides interstitiels (Brachert and Dullo 2000). Ainsi les sédiments contenant une

importante quantité d'argile ont parfois une meilleure préservation des coquilles notamment en aragonite. Les environnements de faible énergie comme les lagons ou la rampe externe montrent une dissolution précoce plus effective (Cherns and Wright 2009).

La résistance des coquilles face à la dissolution est liée aux propriétés de ces dernières telles que la microstructure, la minéralogie ou encore les caractéristiques morphologiques. Ainsi la microstructure et plus particulièrement la forte teneur en matière organique dans cette microstructure influence favorablement la dissolution des coquilles comme dans le cas des coquilles en nacre des nuculoïdes ou des pholadomyoïdes (Glover and Kidwell 1993). Les caractéristiques morphologiques des coquilles définissent l'ornementation, la porosité ou encore le rapport surface/poids (Chave and Schmalz 1966, Alexandersson 1976, Berger 1979, Flessa and Brown 1983). Le rapport surface/poids, par exemple, montre une forte corrélation positive avec le taux de dissolution, ainsi plus le rapport est élevé plus la dissolution est rapide (Hecht 1933, Chave and Schmalz 1966, Driscoll 1967b, Peterson 1976, Keir 1980, Flessa and Brown 1983), alors qu'à l'inverse les coquilles épaisses et compactes sont plus résistantes à la dissolution (Glover and Kidwell 1993, Sanders 2003). Seule exception, les juvéniles qui malgré leur faible rapport surface/poids sont rarement préservés (Klähn 1932). Enfin, la minéralogie influe également sur la dissolution des coquilles (Lowenstam 1963) avec l'exemple bien connu de la dissolution préférentielle des coquilles aragonitiques par rapport aux coquilles calcitiques (Cherns and Wright 2000, 2009). Après la mort de l'organisme, les coquilles dont la minéralogie est instable dans les conditions naturelles de l'environnement sont significativement plus solubles que les coquilles avec une minéralogie stable (Chave et al. 1962, Chave 1964). L'aragonite ainsi que la calcite magnésienne sont des phases minérales instables pour les conditions de pression et de température à l'interface eau/sédiment contrairement à la calcite faiblement magnésienne (Jamieson 1953, Graf and Goldsmith 1955, Harker and Tuttle 1955). La calcite magnésienne reste cependant une forme minérale rare chez les bivalves et se transforme très rapidement et sans déformation en calcite faiblement magnésienne stable dans les environnements saturés en calcium (Chave et al. 1962, Brachert and Dullo 2000). Une séquence de dissolution préférentielle des bioclastes en fonction de leur minéralogie est alors décrite avec en : 1) les coquilles aragonitiques, 2) les coquilles calcitiques, 3) les ossicules d'échinodermes et enfin 4) l'apatite des squelettes (Seilacher 1982).

La disparition des coquilles aragonitiques par dissolution biaisant ainsi les assemblages fossiles par rapport aux biocénoses d'origines induit une perte d'informations taxonomiques et écologiques importantes (Cherns and Wright 2000, 2009). Cette dissolution préférentielle des coquilles aragonitiques est reconnue comme étant une source significative de distorsion au sein des assemblages fossiles (Cherns and Wright 2000, Wright et al. 2003). En outre, plus les séries géologiques sont anciennes plus l'influence de ces dissolutions risque de biaiser l'enregistrement des biocénoses dans le registre sédimentaire (Bush and Bambach 2004, Behrensmeier et al. 2005).

### ***II.5.3. Recristallisation***

La plupart des organismes vivants secrètent leur squelette sous un contrôle biologique. Une fois dégradées, les molécules organiques assurant le maintien des minéraux biogéniques instables du squelette (i.e. aragonite) subissent la dissolution ou la recristallisation. Ces processus influencent fortement la préservation différentielle des coquilles et donc la préservation des signaux paléobiologiques (Chave 1964). Le processus de recristallisation peut s'accompagner ou non de changements morphologiques plus ou moins importants. Par exemple, la calcite magnésienne instable est remplacée par de la calcite faiblement magnésienne stable sans changement de la microstructure et modification des caractéristiques

morphologiques des coquilles (Chave et al. 1962, Brachert and Dullo 2000). Le remplacement de l'aragonite et de la calcite magnésienne par de la pyrite, possible dans les environnements vaseux et sulphato-réducteurs, dysoxiques et où la bioturbation est quasiment absente sont des phénomènes épigéniques conduisant à de légères altérations des détails anatomiques (Canfield and Raiswell 1991, Martill and Hudson 1991, Fürsich et al. 2001).

Une recristallisation précoce par silicification permet la préservation d'une part importante de coquilles fragiles ou de minéralogie instable avant la destruction différentielle par dissolution ou compaction (Cherns and Wright 2000, 2009), et ce même si la silicification n'affecte pas tous les minéraux de manière homogène (Newell et al. 1953). De nombreux taxons, autrement restés inconnus, ont pu être identifiés grâce à ce phénomène, en particulier au Paléozoïque (Cherns and Wright 2000). Au Jurassique cependant, la biodiversité fossile varie peu entre les niveaux silicifiés ou non, laissant penser que la recristallisation n'est pas le seul processus responsable de la préservation des taxons aragonitiques (Kidwell and Brenchley 1994, 1996, Cherns et al. 2008).

Des conditions réductrices et une saturation chimique des eaux dans les premiers centimètres de sédiments peuvent conduire à des phénomènes de concrétionnements autour des restes squelettiques. La nature de ces concrétionnements, en pyrite, en carbonate, en phosphate ou en silicate est fonction de la chimie du sédiment encaissant (Holdaway and Clayton 1982, Carson 1991, Kidder and Erwin 2001). Ces phénomènes favorisent la conservation des coquilles dans le registre fossile.

#### **II.5.4. Lithification**

Des phénomènes de concrétionnements autour des pièces squelettiques apparaissent sous certaines conditions dans le sédiment. Par exemple, les *hardgrounds* et certains nodules carbonatés indiquent une lithification précoce du sédiment à faible profondeur (Cherns 1983). La formation de ces concrétions et la cimentation précoce favorisent la préservation des restes squelettiques (Seilacher 1971, 1973, Kennedy and Garrison 1975, Krajewski 1984, Anderson 1997, Huggett et al. 2000, Maeda et al. 2003).

La lithification a aussi un impact sur la formation de moules internes et externes qui ont une grande importance car ils sont les dernières traces de l'existence de certaines espèces telles que les espèces à coquilles aragonitiques. Si les coquilles sont dissoutes avant la lithification du sédiment encaissant (Brachert and Dullo 2000) alors l'intégrité des moules est compromise à la moindre perturbation, comme la bioturbation par exemple (Davies et al. 1989a, Walter et al. 1993, Cherns and Wright 2000).

### **III. LA PRESERVATION DES ECOSYSTEMES A L'ETAT FOSSILE**

Les processus taphonomiques conduisent à la destruction d'une importante part des squelettes d'un écosystème. Pour les huîtres, on considère que 75 % des coquilles sont recyclées dans l'écosystème, alors même que ce groupe a un fort potentiel de préservation (Valentine et al. 2006). Plus généralement, environ un quart des genres et sous-genres de bivalves vivants sur un site ne seraient pas préservés dans le registre fossile (Lawrence 1968). Cette préservation différentielle des espèces et l'importante destruction des organismes conduisent des auteurs à douter de la possibilité et de la fiabilité des reconstitutions paléoenvironnementales à partir d'assemblages fossiles (Hoffman 1979, Jarvinen et al. 1986). La qualité de la préservation des organismes est cependant fortement variable selon les environnements (Cadée 1991). Certains environnements peuvent ainsi être caractérisés par un mode de préservation particulier des coquilles. On parle de signature taphonomique des environnements, signature utilisable pour les reconstitutions paléoécologiques et les

paléoenvironnements (Meldahl and Flessa 1990, Feige and Fürsich 1991, Cutler and Flessa 1995, Pandolfi and Greenstein 1997).

Malgré les biais importants du registre fossile, les assemblages de fossiles, de mollusques en particulier, montrent une forte corrélation avec leur environnement (Lawrence 1968, Valentine et al. 2006). De nombreux auteurs montrent qu'une analyse correcte des assemblages de fossiles en intégrant tous les indices sédimentologiques, paléoécologiques et taphonomiques, permet de très bonnes interprétations paléoenvironnementales, et retracer l'histoire de ces environnements (Johnson 1965, Stanton and Nelson 1980, Powell and Stanton 1985, Fürsich and Flessa 1987, Kidwell 2001b, 2002a, 2002b, Kowalewski et al 2003). La comparaison des communautés biologiques actuelles avec les assemblages de coquilles mortes associés, suggère en général une bonne préservation de ces communautés, préservation estimée à 92% de la biodiversité des communautés d'origine par Kidwell (Johnson 1965, Kidwell 2001b, 2002a, 2002b, Kowalewski et al 2003).

La valorisation optimale des données taphonomiques implique une connaissance approfondie de la manière dont les processus taphonomiques affectent la préservation aux différentes échelles spatiales et temporelles.

## III.1. A l'échelle de l'individu

### III.1.1. Facteurs biotiques

#### Parties molles vs. Squelette

Les organismes sans squelette solide composent entre 40 % et 70 % des communautés d'espèces marines (Johnson 1964, Craig and Jones 1966). Ces organismes sont généralement faiblement préservés et par conséquent ne laissent pas ou peu de traces de leur existence dans le registre fossile. Il faut des conditions environnementales très particulières pour permettre leur conservation telle qu'un enfouissement rapide, un environnement anoxique où la décomposition microbienne est inhibée et des fluides interstitiels à fort pouvoir minéralisant. Les voiles microbactériens, s'ils se mettent en place suffisamment rapidement, préviennent également la décomposition des organismes (Seilacher et al. 1985), mais là encore, ces voiles ne se développent que sous des conditions très particulières, dans un environnement très calme et anoxique.

La conservation des parties molles est un facteur important pour la préservation des squelettes car elle permet de retarder ou de bloquer leur désarticulation (Wilkie 1984, Baumiller and Ausich 1992, Ausich and Baumiller 1993). Après la décomposition des parties molles, les pièces squelettiques sont soumises aux processus taphonomiques à l'interface eau/sédiment et dans la colonne de sédiment. Ces processus ont pour conséquences la désarticulation et la fragmentation des pièces squelettiques. Pour les organismes à squelette bivalve, la charnière qui relie ces valves permet de renforcer la connexion des valves et dans une certaine mesure, de lutter contre la désarticulation. C'est ce qui explique la fréquence des brachiopodes fossiles avec des valves attachées (Sheehan 1978). Contrairement aux brachiopodes, les bivalves ont généralement des charnières moins robustes et associées à un ligament, certes très résistant mais en matière organique, dont la décomposition explique la forte fréquence de coquilles désarticulées dans les assemblages fossiles (Allison 1986, 1988, Kidwell and Baumiller 1990, Briggs and Kear 1993, Glover and Kidwell 1993, Kidwell et al. 2005). Néanmoins, les formes à ligament épais ou très étendu ont une probabilité plus élevée de se préserver avec les valves en connexion (taxodontes, pterioides). Le temps de décomposition du ligament varie fortement en fonction des régions, elle prend entre quelques

semaines et quelques mois dans les régions tropicales (Best et al. 2004) et entre quelques mois et quelques années dans les régions tempérées (Christmas et al. 1997). La désarticulation et la fragmentation des coquilles de bivalves peuvent être attribuées aux prédateurs ou aux charognards, à la bioturbation mais aussi aux processus hydrodynamiques et régime de sédimentation (Brett and Baird 1986, Kidwell et al. 2005).

### Morphologie des coquilles

Les caractéristiques morphologiques des coquilles telles que la forme, la taille, l'épaisseur ou l'ornementation, en interaction avec les propriétés de la microstructure, jouent un rôle important sur leur robustesse et donc sur leur préservation (Wainwright 1969, Taylor and Layman 1972, Currey 1988, Alexander 1990, Zuschin and Stanton 2001, Gahn and Baumiller 2004). Par exemple, les micro-mollusques, abondants dans les communautés vivantes, se préservent rarement dans les assemblages fossiles, faisant d'eux une source majeure de biais pour la biodiversité dans les registres fossiles (Cherns and Wright 2011).

L'épaisseur des coquilles montre une corrélation positive avec la résistance des coquilles (Carter 1968, Vermeij 1983, Currey 1988), ainsi les coquilles fines sont plus sensibles à la fragmentation, l'abrasion et l'altération diagenétique (Chave 1964, Driscoll and Weltin 1973, Newell et al. 2007). La résistance accrue des coquilles les plus épaisses (> 5 mm), favorise leur préservation dans les environnements à substrat induré où le temps de résidence à la surface du substrat et donc le temps d'exposition aux processus taphonomiques, est bien plus important que dans les environnements à substrat meuble (Best and Kidwell 2000b). Il existe une relation entre le mode de vie des bivalves et l'épaisseur de leurs coquilles. Les espèces épibiontes possèdent généralement des coquilles épaisses et donc plus résistantes à l'altération que les espèces endobiontes associées à des coquilles fines (Chave 1964, Flessa and Brown 1983, Kidwell and Bosence 1991). Les espèces épiphytes, commensales, sont des groupes à coquilles réduites, rarement préservées à l'état fossile.

### Minéralogie et Microstructure des coquilles

Les coquilles de bivalves sont constituées de deux phases (Wainwright 1969) : une matrice organique et une phase cristalline. La minéralogie et la microstructure (taille des unités cristallines, teneur en matière organique) sont des facteurs importants contrôlant la résistance des valves (Chave 1964, Taylor and Layman 1972).

- **La matrice organique** : constituée de protéines fibreuses, elle stoppe souvent la propagation des fractures affectant les éléments squelettiques. Les coquilles de mollusques contiennent une très faible quantité de matrice organique, entre 0,1 % et 5 %, contrairement aux os contenant approximativement 40 % de collagène (Hare and Abelson 1964, Hudson 1967, Currey and Taylor 1974, Currey and Kohn 1976, Carter 1980, Palmer 1983, Currey 1990). La comparaison entre les os et les coquilles montre aussi que l'efficacité de la matrice organique en termes de résistance reste mineure (Currey 1964) bien qu'elle soit importante pour l'élasticité des coquilles au cours de la vie de l'organisme (Currey and Taylor 1974, Currey 1988, 1990, Clark 1999). Après sa mort, les protéines fibreuses sont décomposées, augmentant la porosité des coquilles et amoindrissant la résistance des coquilles faces aux processus taphonomiques.
- **Une phase cristalline** : pour les bivalves cette phase est en carbonate de calcium. Cette phase s'exprime soit en calcite plus ou moins magnésienne, en aragonite ou en nacre et les coquilles possèdent souvent une combinaison de deux formes

minérales disposées en couches interne et externe. La calcite magnésienne et l'aragonite sont métastables dans les conditions chimiques normales des océans. Ces deux phases minérales vont être dissoutes et/ou remplacés par des phases minérales plus stables comme la calcite faiblement magnésienne au cours de la diagenèse précoce. Le plus souvent, la calcite magnésienne est remplacée par de la calcite, alors que l'aragonite est préférentiellement dissoute, engendrant d'importants biais de préservation dans le registre fossile.

La taille des cristallites et leur agencement en couches lamellaires et/ou prismatiques, plus que la teneur en matière organique dans la microstructure, influencent la robustesse des coquilles (Taylor and Layman 1972).

Une fois encore, il existe une relation entre le mode de vie et la minéralogie dominante des coquilles. Les espèces endobiontes sont majoritairement en aragonite alors que les espèces épibiontes sont souvent en calcite, augmentant la résistance des coquilles à la dissolution précoce (Chave 1964, Flessa and Brown 1983, Kidwell and Bosence 1991, Harper 1998, Cope 2000).

### ***III.1.2. Facteur abiotique : Taux de sédimentation***

Le taux de préservation ou de destruction des coquilles dépend de paramètres externes comme le taux de sédimentation, ou encore la quantité et le type de fluides interstitiels dans le sédiment (Brachert and Dullo 2000). Le taux de sédimentation influe sur le temps de résidence des coquilles à l'interface eau/sédiment. Un fort taux de sédimentation entraîne un enfouissement rapide des organismes, offrant une protection contre de nombreux processus taphonomiques et donc favorisant leur préservation (Staff and Powell 1990b, Meldahl et al. 1997a, Maeda et al. 2003). A l'inverse, un faible apport de sédiment augmente le temps de résidence des coquilles sur le fond océanique ainsi que le temps d'exposition à ces processus destructeurs (Frey and Howard 1986, Meldahl and Flessa 1990, Kowalewski et al. 1995). Dans ces environnements, les coquilles les plus anciennes montrent ainsi généralement des patterns d'altération plus importants (Meldahl et al. 1997b).

La désarticulation se produit très rapidement après la mort des organismes. La conservation de l'intégralité du squelette est favorisée par la préservation de la matière organique le plus longtemps possible, ce que favorise un enfouissement très rapide (Hallam 1961). Ce fait est très bien étayé par les nombreuses études des squelettes multiéléments tels que les vertébrés, les arthropodes, les échinodermes... (Meyer 1971, Ruhrmann 1971, Schäfer 1972, Liddell 1975, Brett 1985, Speyer and Brett 1985, 1986, Velbel 1985, Meyer and Meyer 1986, Plotnick 1986). L'apport soudain de sédiment a un effet négatif sur les organismes vivants et sur le développement d'encroûtement mais positif sur leur préservation, en empêchant l'altération des pièces squelettiques. Seuls quelques organismes bioérodeurs et la dissolution persistent dans les premiers centimètres de la couche sédimentaire et affectent la préservation de ces organismes enfouis (Radtke 1993). En conclusion, pour une préservation quasi intacte des organismes un enfouissement extrêmement rapide est nécessaire, de l'ordre de quelques heures ou de quelques jours (Aslin 1968, Rosenkranz 1971, Schäfer 1972, Meyer et al. 1981). Concernant les bivalves, la décomposition rapide du ligament entraîne la désarticulation des valves. Les valves en connexion sont alors la conséquence d'un mode de vie endobenthique ou d'un ensevelissement brutal avant ou rapidement après la mort des organismes (Kranz 1974a, 1974b, Aigner 1985, Allmon 1985, Peterson 1985).

Les tempêtes sont l'une des sources majeures d'apport soudain de sédiment, bien que leurs conséquences sur la préservation des organismes restent complexes. Les tempêtes conduisent dans un premier temps à l'exhumation des coquilles par la remise en suspension des particules sédimentaires puis ensuite à l'enfouissement des coquilles sous une épaisse

couche de sédiment redéposé (Brett et al. 1986). Les épisodes successifs d'enfouissement et d'exhumation des coquilles compliquent grandement l'histoire taphonomique des coquilles.

## III.2. A l'échelle de la communauté

### III.2.1. Structure des populations

#### Espèces rares vs. Espèces communes

Les études de comparaison des faunes benthiques vivantes et les faunes mortes démontrent une grande variabilité de la préservation taxonomique et de l'abondance relative des espèces (Kidwell and Bosence 1991). « Mesurer l'abondance est vital non seulement pour son caractère descriptif, mais aussi pour évaluer les biais liés à la préservation et à l'échantillonnage et pour estimer la richesse spécifique. » (Jackson et al. 1999, Jackson and Johnson 2001, Kidwell 2001b).

Le transport, le temps d'accumulation, la dynamique des populations et la destruction sélective des coquilles, tous ces facteurs combinés influencent l'abondance des espèces dans les assemblages de coquilles mortes, rendant suspect la représentativité de cette abondance (Walker and Bambach 1971, Cummins et al. 1986b, Fürsich and Aberhan 1990, Kidwell and Bosence 1991). Kidwell (2001b, 2002a, 2002b) démontre cependant une forte fidélité taxonomique de près de 92 % des spécimens et une bonne conservation de l'ordre de grandeur de l'abondance des espèces entre les communautés vivantes de mollusques et les assemblages morts, pour des tailles de coquilles supérieures à au moins 1 mm. Ainsi, les espèces communes dans les communautés vivantes sont également les espèces numériquement dominantes dans les assemblages de coquilles mortes (Johnson 1960, 1965, Kidwell 2001b, 2002a, 2002b).

La richesse spécifique des assemblages d'espèces mortes est généralement plus importante que celle des communautés vivantes : 25 % de plus selon Kidwell (2002a), le double voire le triple selon Kidwell et Bosence (1991). La plupart des espèces supplémentaires de ces assemblages sont des espèces rares, participant pour moins de 1% du nombre de coquilles mortes (Kidwell 1999, 2002a). De façon générale, les assemblages d'espèces mortes sont faciles à échantillonner, surtout dans les substrats meubles, car l'abondance des coquilles disponibles dépasse largement le nombre d'individus vivants. Une part de l'excès en espèces mortes peut donc s'expliquer par un échantillonnage plus important permettant la récupération d'un quota supplémentaire d'espèces rares, le reste pouvant s'expliquer par des phénomènes de transport et/ou de *time-averaging* (cf. III.2.4.). Les espèces rares, lorsqu'elles sont nombreuses dans un milieu, rendent plus difficile l'estimation de la biodiversité (Zuschin and Oliver 2005).

La productivité squelettique influence la représentativité des espèces dans les assemblages de coquilles mortes et fausse leur abondance relative. Ainsi les espèces ayant une durée de vie courte, à stratégie de développement de **type r**, sont généralement surreprésentées dans les assemblages fossiles par rapport aux espèces ayant une durée de vie plus longue (**type K** Vermeij and Herbert 2004).

#### Mode de vie

Le mode de vie des bivalves épibenthique ou endobenthique dominant respectivement les communautés spécifiques des fonds durs et des fonds sableux ou vaseux. Or, les trajectoires taphonomiques que subissent les coquilles dans ces milieux sont si distinctes que

la représentativité des assemblages de coquilles mortes sera biaisée de manière différentielle (Dent 1995, Gahn and Baumiller 2004). De façon générale, l'altération est plus importante pour l'épifaune que pour l'endofaune. Par exemple, les spécimens épibiontes montrent une plus grande fréquence d'encroûtement, de bioérosion et de fragmentation des coquilles que les spécimens endobiontes (Craig and Jones 1966, Parsons and Brett 1991, Dent 1995, Best and Kidwell 2000b). L'altération plus importante de l'épifaune peut s'expliquer par une exposition prolongée aux processus taphonomiques, contrairement à l'endofaune qui est protégée par le sédiment l'entourant. L'endofaune n'est soumise aux processus taphonomiques de surface qu'après exhumation des coquilles à l'interface eau/sédiment par l'hydrodynamisme ou la bioturbation. Au sein de l'endofaune, les spécimens endobenthiques superficiels sont probablement plus altérés que les spécimens endobenthiques profonds, car la probabilité de les remonter à la surface est plus grande. Seuls des épisodes catastrophiques sont en mesure d'exhumer les spécimens profonds. Malgré la protection offerte par leur mode de vie face aux processus d'altération et de destruction, les faunes endobiontes ont une plus faible représentativité que les faunes épibiontes dans les registres fossiles pouvant s'expliquer par une minéralogie majoritairement aragonitique pour l'endofaune, étant ainsi plus sensible à la dissolution que l'épifaune majoritairement calcitique (Harper 1998, Cope 2000, Valentine et al. 2006).

Les perforants dans les substrats indurés sont un cas particulier parmi les endobiontes. Leurs perforations ne sont pas détruites au cours des processus taphonomiques et intransportables (Bromley 1978). Ainsi, même si les coquilles fragiles et généralement aragonitiques se préservent très rarement, la morphologie des perforations est souvent diagnostique à l'échelle du genre ou de la famille (Bromley 1970). De ce fait, les perforations peuvent être indirectement interprétées en termes environnementaux.

Un autre cas particulier est celui des formes grégaires. D'une part, les structures bioconstruites favorisent la préservation mais peuvent également en fonction de leur taille biaiser l'échantillonnage à cause de l'aspect local de ces structures (Videt 2003). D'autre part, les espèces bivalves vivant attachées ou cimentées aux colonies coralliennes sont progressivement englobées dans la masse récifale et peuvent facilement passer inaperçues dans les assemblages fossiles (Zuschin et al. 2000, Zuschin and Oliver 2003a, 2003b, 2005, Zuschin and Stachowitsch 2007).

### Effet de la taille

La distribution gaussienne de la fréquence des tailles dans les assemblages fossiles suggère un taux de mortalité plutôt faible pour les juvéniles (Kurtén 1953, 1964, Craig and Hallam 1963, Cadée 1968, Levington and Bambach 1970). Or, pour les faunes d'invertébrés marins actuelles, le taux de mortalité observé pour les juvéniles (stade larvaire + jeunes individus) est très important (Moore 1958, Craig and Hallam 1963, Thorson 1966, Dodd and Stanton 1981). Par exemple l'espèce *Ostrea edulis*, sur 1 million de larves produites seules 250 vont s'attacher et seuls 5 % de ces dernières vont atteindre de stade adulte (Korringa 1941). Le même genre d'observations est fait pour d'autres espèces d'intérêt économique comme *Mytilus edulis* ou *Terebratella inconspicua* (Doherty 1979, Cadée 1982). Alors, comment expliquer l'absence de juvéniles dans les assemblages fossiles ? Un défaut d'échantillonnage, un export par le courant (vannage), une destruction mécanique, une dissolution chimique, une prédation sélective ou encore la différence de distribution spatiale entre juvéniles et adultes n'ayant pas les mêmes exigences écologiques sont autant de facteurs expliquant cette observation (Broadhurst 1964, Green et al. 1993, Aller 1995, Zuschin and Oliver 2005, Kowalewski et al. 2006, Hendy 2009, Sessa et al. 2009).

Kidwell (2001b, 2002a, 2002b) note une influence importante de la taille des individus sur la fidélité entre communautés vivantes et assemblages de coquilles mortes. Les échantillons prenant en compte les individus de petite taille ( $\leq 1$  mm) montrent une correspondance plus faible entre les faunes vivantes et les faunes mortes que les échantillons ne prenant en compte que les individus de grande taille ( $> 1$  mm). Sur la base de ces derniers échantillons, l'auteur obtient une correspondance d'environ 92 %. Pour des séries géologiques du Cénozoïque, Cooper et al. (2006) estiment à 27 % le nombre d'espèces de petites tailles non échantillonnées. De leur côté, Chems et Wright (2011) notent l'absence dans les registres fossiles de la plupart des micromollusques.

Ainsi, les assemblages de coquilles de petite taille sont moins fiables, principalement car ils sont dominés par des larves et des juvéniles : la plupart n'atteignant pas le stade adulte, une abondance variant en fonction des saisons et une capacité à s'implanter dans des environnements qui ne sont pas forcément propice à la survie des adultes. La fiabilité des assemblages de coquilles de grande taille peut s'expliquer par leur plus grande résistance aux processus taphonomiques (Kidwell and Bosence 1991).

### ***III.2.2. Préservation différentielle entre substrats meubles et indurés***

Best et Kidwell (2000a, 2000b) rapportent des différences de préservation entre substrats meubles et indurés. Ces substrats se caractérisent par des temps d'exposition des coquilles aux processus taphonomiques très différents. Les environnements à substrats meubles ont un taux de sédimentation souvent plus important, entraînant un enfouissement plus rapide et donc une protection des coquilles face à ces processus taphonomiques. A l'inverse, les coquilles des substrats indurés, si elles restent sur place après la mort des individus, subiront une altération plus importante. Ces différences s'expliquent également par l'écologie des espèces propres à chaque milieu qui n'ont pas les mêmes potentiels de préservation (Best and Kidwell 2000b). Par exemple, les espèces endobiontes vivent sous la surface du sédiment ce qui favorise leur préservation face à l'altération, cependant les coquilles étant majoritairement aragonitiques, elles sont plus sensibles au phénomène de dissolution, quant aux espèces épibiontes, majoritaires sur les substrats indurés, sont plus exposées à la corrosion et à la fragmentation biotique ou hydrodynamique.

Plusieurs études reconnaissent que les assemblages de coquilles dans les sédiments silicoclastiques échantillonnent le mieux la biodiversité vivante (Best 1996, 1998a, 1998b, 2008), en particulier dans les sédiments fins (Johnson 1965, Meldahl et al. 1997b). Les environnements à sédimentation sableuse mixte ou purement carbonatée montrent une fidélité plus réduite de la richesse spécifique que les environnements silicoclastiques (Best and Kidwell 2000a). Enfin, dans les environnements boueux mixtes ou purement carbonatés, les coquilles sont significativement plus altérées que dans les autres milieux (Parsons 1993, Dent 1995, Best et al. 1999).

En conclusion, les environnements vaseux ou sableux très fins ont une meilleure préservation des coquilles que les environnements sableux plus grossiers ou indurés (Kidwell 2001b). De plus, dans les environnements de platiers récifaux, Zuschin et Oliver (2005) observent pour les substrats durs une plus grande abondance de spécimens vivants que de spécimens morts alors que pour les substrats meubles les spécimens morts sont dominants.

Les assemblages de coquilles vides dans les environnements à substrats meubles conduisent souvent ainsi à une surestimation de la biodiversité locale (Staff and Powell 1988, Kidwell 2002a), alors que les environnements indurés présentent une plus faible pollution de la biodiversité locale mais des pertes taphonomiques importantes.

### ***III.2.3. Autochtonie et allochtonie des assemblages***

Il est bien évident que les faunes autochtones ont un plus grand potentiel pour les reconstitutions paléoenvironnementales. Il est cependant difficile de faire la distinction entre coquilles autochtones et coquilles allochtones dans un assemblage, même dans un système sédimentaire actuel. Les assemblages autochtones n'échantillonnent pas forcément 100 % des espèces vivant localement et peuvent s'enrichir d'espèces ayant vécu récemment sur place. Si les coquilles allochtones ont été transportées ou remaniées, elles ne se caractérisent pas toujours par une préservation différente des coquilles autochtones. Les figures sédimentaires et certains critères taphonomiques comme l'articulation et l'orientation des coquilles permettent d'interpréter le mode de mise en place du sédiment et aide à l'évaluation du risque d'hétérogénéité spatiale des assemblages (Fürsich 1995, Fürsich and Pandey 1999, 2003).

Deux catégories de facteurs sont à l'origine du transport de coquilles :

- **Les facteurs abiotiques**, dont les plus importants sont le transport par le courant et les remaniements hydrodynamiques. Dans les environnements calmes, peu profonds de sable fin ou de vase, les assemblages de coquilles se forment par simple aggradation continue d'espèces autochtones ou provenant d'environnements très proches du point d'accumulation (Johnson 1960). Les environnements de forte énergie sont souvent associés à l'accumulation d'espèces exotiques (Johnson 1965) et même de la formation d'assemblages hétérogènes comme dans certains dépôts de tempête ou les dépôts gravitaires.
- **Les facteurs biotiques**, principalement représentés par la bioturbation, les pelotes de régurgitation ou les pelotes fécales de prédateurs favorisent le déplacement et le mélange de restes squelettiques. Dans certains contextes, leurs signatures sédimentaires et taphonomiques peuvent être reconnue (Fürsich and Pandey 1999, Zaton et al. 2007).

Le transport des coquilles de bivalves conduit à l'exportation de ces derniers en dehors de leur milieu d'origine et à l'importation dans un autre milieu. L'exportation des organismes engendre une perte à la fois au niveau de la biodiversité et des informations écologiques. On a alors une image moins précise et potentiellement erronée des communautés et de l'environnement d'origine. L'importation d'organismes conduit à une pollution des assemblages originaux, à une surestimation possible de la biodiversité locale et à l'apport d'informations écologiques non liées à l'environnement de dépôt.

### ***III.2.4. Accumulation sédimentaire et accumulation de coquilles***

#### *Temps d'accumulation*

Pour un environnement donné, le taux d'accumulation sédimentaire influence l'installation des communautés benthiques, la préservation de cette communauté et la complexité plus ou moins importante de l'histoire taphonomique. Plus le taux d'accumulation est important plus l'histoire du milieu est facile à reconstituer. A l'inverse plus le taux d'accumulation est faible, plus le temps d'exposition des restes squelettiques aux processus physiques et biologiques est long, augmentant les risques de mélanges, la complexité de l'histoire du milieu et donc sa reconstitution (Jaanusson 1961).

Les assemblages de coquilles mortes des environnements vaseux, caractérisés par un faible taux de sédimentation, sont une assez bonne représentation des communautés vivantes, seule l'abondance relative des espèces ne correspond pas, avec un nombre plus important de

coquilles dans les assemblages morts que dans les communautés vivantes (Johnson 1965, Kidwell 2001b, 2002a).

Cependant les environnements caractérisés par un faible taux de sédimentation conduit à l'accumulation de coquilles mortes sur de longues périodes (Johnson 1965). Ce temps d'accumulation de coquilles plus long permet l'enregistrement des variations de la biodiversité des communautés vivantes en fonction des saisons ou des changements écologiques du milieu. Les échantillonnages de faunes actuelles ne donnent qu'une image instantanée de la biodiversité et de l'abondance des espèces, alors que les bancs fossilifères donnent une image déformée par ce temps d'accumulation des coquilles, période pendant laquelle l'environnement a pu changer. La préservation de la biodiversité influencée par ces variations temporelles est donc fortement dépendante du taux de sédimentation.

### Time-averaging

Le *time-averaging*, ou amalgame temporel, est introduit par Walker et Bambach (1971) et caractérise des assemblages constitués de populations non contemporaines. Les facteurs responsables du phénomène de *time-averaging* peuvent être regroupés en trois catégories (Fürsich and Aberhan 1990) :

- **Facteurs sédimentaires** : l'hydrodynamisme et le taux de sédimentation.
- **Facteurs biologiques** : la bioturbation.
- **Facteurs diagénétiques** : la dissolution des sédiments et la compaction rapprochant des assemblages d'âges différents.

Le taux de sédimentation reste le facteur le plus important. Plus ce taux est faible plus le phénomène de *time-averaging* est important. Contrairement aux processus de transport qui affectent la préservation de la répartition spatiale des communautés, le *time-averaging* affecte la préservation des communautés mais aussi des signaux environnementaux, en termes de succession temporelle. Il conduit souvent au mélange de faunes d'âge, et potentiellement d'environnements différents. Les résolutions temporelles et paléoenvironnementales de ces assemblages de coquilles diminuent plus le *time-averaging* est important.

Le phénomène de *time-averaging* affecte l'abondance des taxons et la biodiversité (Fürsich and Aberhan 1990). Par exemple dans les assemblages caractérisés par un *time-averaging* important, la biodiversité est très souvent surestimée suite à l'accumulation d'espèces d'âges différents (Staff et al. 1986).

Le phénomène de *time-averaging* montre cependant un avantage. Il permet l'enregistrement de cycles à long terme et l'affranchissement du bruit de fond du registre fossile, et ainsi l'étude de la dynamique de la biodiversité régionale au cours du temps (Peterson 1977, Behrensmeier and Kidwell 1985, Wilson 1988, Kidwell and Bosence 1991, Kidwell and Flessa 1995).

### **III.2.5. Filtres diagénétiques**

Le registre fossile présente une proportion significativement plus faible de genres aragonitiques que de genres partiellement ou totalement calcitiques en raison d'une dissolution préférentielle de l'aragonite (Cherns and Wright 2009). Cette dissolution différentielle conduit à une perte non négligeable d'informations sur la composition et la richesse des communautés vivantes d'origine (Cherns and Wright 2000). Ces perturbations varient en fonction de la nature du sédiment et de l'agressivité des eaux interstitielles.

Si la dissolution est postérieure à la lithification du sédiment encaissant, la formation de moules internes et externes permet de récupérer une partie des informations qui auraient

été perdues suite à une dissolution plus précoce. L'inconvénient de la lithification est de rendre plus difficile la récupération et l'étude des coquilles dans les roches indurées que dans les sédiments meubles, conduisant encore potentiellement à la perte d'informations. La biodiversité fossile estimée à partir de roches indurées est significativement inférieure à un équivalent non consolidé, ce qui peut avoir des conséquences sur l'analyse des tendances à long terme des variations de la biodiversité, sachant que la plupart des roches non ou peu consolidées correspondent à des dépôts d'âge Cénozoïque (Hendy 2009).

### III.3. A l'échelle globale

De nombreux tests menés sur les communautés marines dans divers environnements et diverses latitudes ont conduit à l'observation de variations substantielles de la fidélité des assemblages morts par rapport aux communautés vivantes. Dans les régions froides, les plates-formes carbonatées possèdent un faible potentiel de préservation des communautés, alors que les plates-formes carbonatées des régions tropicales présentent un fort potentiel de préservation (Bathurst 1975). Ce résultat pourrait paraître paradoxal si l'on considère la baisse globale de la biodiversité des bioérodeurs et de l'intensité de la bioérosion et la prédominance de la sédimentation carbonatée dans la bande intertropicale. Cependant, les plates-formes froides ont une précipitation carbonatée inorganique, une cimentation marine et un taux d'accumulation de sédiment beaucoup plus lents que les plates-formes tropicales. Le temps de résidence des restes squelettiques à l'interface eau/sédiment est donc plus important dans les régions froides, expliquant le plus faible potentiel de préservation dans ces régions par rapport aux régions tropicales, bien que les processus soient en grande partie les mêmes, avec cependant quelques différences de nature et d'intensité. Les processus taphonomiques, en particulier les processus diagénétiques agissent très vite dans les régions froides et réduisent les coquilles en éléments non identifiables ou à leur disparition (Alexandersson 1979, Young and Nelson 1988, Freiwald 1998, Smith and Nelson 2003).

## IV. CLASSIFICATIONS DES ASSEMBLAGES FOSSILES

Les exemples multiples d'études taphonomiques montrent que les niveaux fossilifères peuvent être regroupés suivant leurs modalités de préservation. De la même manière que l'on définit des faciès sédimentaires, il est possible de définir des faciès taphonomiques que l'on nomme taphofaciès. Les différents modes de préservation reflètent des processus taphonomiques spécifiques et donc les modalités de mise en place des assemblages paléontologiques. Par extension, on considère que les taphofaciès sont indicateurs des environnements de dépôt. Ainsi, l'analyse des taphofaciès permet des interprétations paléoenvironnementales de grandes valeurs (Speyer and Brett 1988). Il existe plusieurs modèles de classification des taphofaciès qui se focalisent sur des aspects particuliers de la préservation.

### IV.1. Méthodes de caractérisation des assemblages

Kidwell et al. (1986) puis Kidwell et Bosence (1991) dressent une liste de critères, dont l'analyse permet d'identifier si les assemblages sont formés de coquilles autochtones ou non et aussi d'évaluer le temps enregistré par les assemblages. Ces différents critères relèvent de plusieurs disciplines : la paléobiologie, la taphonomie, la sédimentologie et la stratigraphie. Au-delà de la simple problématique de l'autochtonie, ces critères descriptifs sont les meilleurs outils pour comprendre la signification des assemblages (figure 1.3).

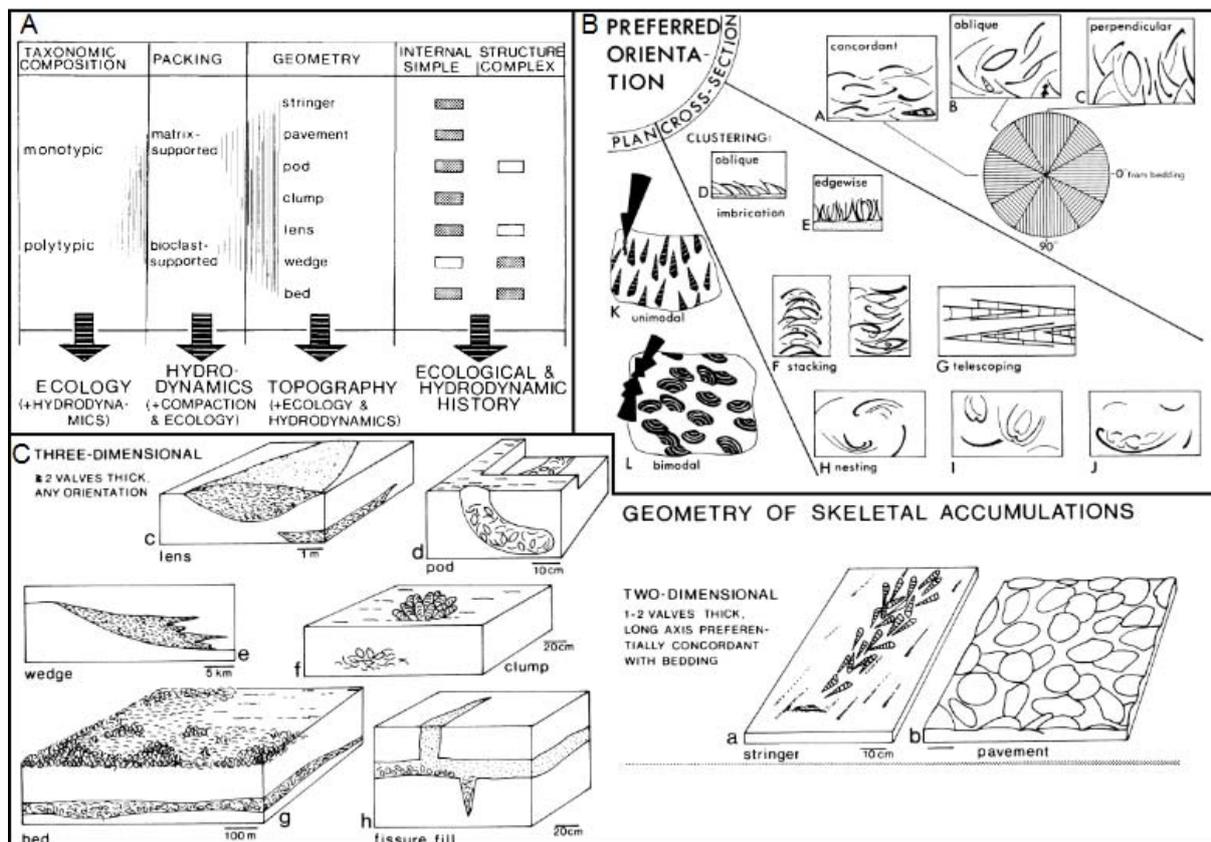


Figure 1.3: A) Procédure pour décrire les concentrations de restes squelettiques avec des termes standardisés pour les principales caractéristiques et leur traduction en termes de paramètres environnementaux. B) Terminologie pour décrire l'orientation des pièces squelettiques et les biofabriques. C) Terminologie pour décrire la géométrie 2D et 3D des concentrations de restes squelettiques (modifiée d'après Kidwell et al. 1986).

- **La composition taxonomique** : la fréquence de taille, les courbes d'accumulation des espèces en fonction du nombre de spécimens, la biodiversité des types écologiques échantillonnés permettent d'évaluer la fidélité aux thanatocénoses initiales et de détecter d'éventuels mélanges de coquilles issues de plusieurs biotopes.
- **La biofabrique** (arrangement en 3D des coquilles) : correspond à la densité de coquilles, leur degré d'articulation et leur orientation. Elle varie en fonction du temps de résidence des assemblages sur le fond, des conditions hydrodynamiques de l'environnement de dépôt (courants tractifs, décantation, tempête) et d'une éventuelle perturbation par la bioturbation.
- **La géométrie de l'assemblage**, qui dépend en grande partie de la topographie d'origine et du régime sédimentaire. Elle est directement dépendante des conditions de dépôt.
- **La structure interne de l'assemblage**, c'est-à-dire ses éventuelles variations latérales et verticales qui peuvent refléter des caractéristiques des biotopes initiaux (organisation spatiale des communautés), une évolution des biotopes au cours du temps ou une évolution temporelle des conditions de dépôt (taux de sédimentation, hydrodynamisme).

## IV.2. Lagerstätte vs. Conditions normales

Le terme « *lagerstätte* » a été proposé pour désigner les niveaux de préservation exceptionnelle qui échantillonnent une biodiversité très supérieure à ce que l'on trouve généralement dans des niveaux d'âge et d'environnement similaire. Dans le cas des bivalves, les niveaux de préservation exceptionnelle sont ceux qui comportent des coquilles en aragonite et en calcite dans les proportions de la thanatocénose initiale. Ces assemblages présentent une grande biodiversité de bivalves pouvant être la conséquence d'une meilleure préservation des espèces et la conservation d'un plus grand nombre de spécimens par volume de sédiments. En général, l'inventaire des faunes suggère une biodiversité élevée, mais aussi une augmentation de populations endémiques et de populations sténotypiques par rapport aux conditions standard (Koch and Sohl 1983).

Les assemblages à préservation normale comportent surtout des coquilles en calcite et des moules internes. La biodiversité échantillonnée est alors biaisée, la perte d'une partie de la biodiversité d'origine s'expliquant souvent par la dissolution préférentielle des coquilles en aragonite (Cherns and Wright 2000, 2009). Une partie de cette biodiversité peut être récupérée grâce à la présence de moules internes et externes. Ces moules posent cependant le problème de l'identification des taxons, on arrive fréquemment au genre mais rarement à l'espèce. La récupération d'une partie de la biodiversité des espèces rares passe par des prélèvements bien plus importants en termes de spécimens et de volume sédimentaire, ce qui n'est pas toujours possible (Koch and Sohl 1983).

## IV.3. Les niveaux d'accumulation

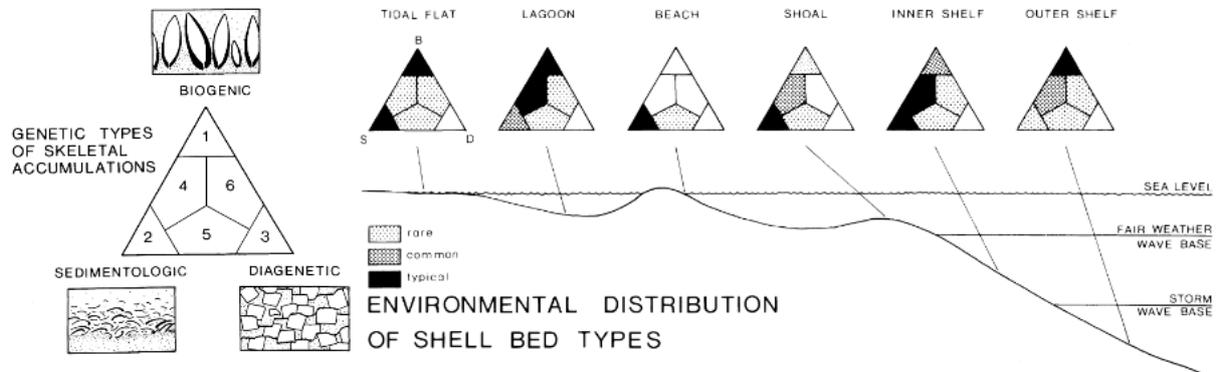
Les niveaux d'accumulation de coquilles sont définis comme des concentrations de restes squelettiques d'une taille supérieure à 2 mm (Kidwell 1991). L'analyse taphonomique de ces concentrations fournit de précieuses informations sur les environnements de dépôt et des indices sur les processus responsables de leur formation. D'après Fürsich (1995) ces processus sont de trois types :

- **Biologique** : ces processus peuvent être direct avec le mode de vie grégaire de certaines espèces telles que les huîtres ou les moules, ou avec l'installation d'espèces opportunistes suite à un brusque changement environnemental, changement pouvant être également responsable d'une mortalité massive des organismes. Ces processus biologiques peuvent aussi être indirectes, causés par l'activité des organismes comme les prédateurs (cavernes, pelotes de réjection) ou la bioturbation (causant l'élimination des particules fines entre les coquilles).
- **Physico-chimique** : les processus physiques sont les plus importants dans la formation des assemblages. Ils sont liés à l'action des vagues, des courants, des marées qui éliminent les particules sédimentaires fines et sont responsables d'un transport sélectif des coquilles (en fonction de la forme, de la taille et du poids).
- **Temporel** : le temps est ici considéré dans une dimension relative, soit la balance entre le taux de production squelettique et le taux de sédimentation.

## IV.4. Modèles de classification génétique des assemblages

Kidwell et al. (1986) proposent une classification génétique basée sur l'influence respective des processus biogéniques, sédimentologiques et diagénétiques sur la préservation des assemblages. Ils utilisent un diagramme triangulaire pour représenter la diversité des cas et définir des taphofaciès spécifiques d'environnements de dépôt. Cette classification permet

de différencier des variations le long d'un transect *onshore-offshore* pour des environnements de substrats meubles et à taux de sédimentation constant, et les fonds meubles des fonds indurés (**figure 1.4**). Cependant certaines caractéristiques taphonomiques peuvent correspondre à plusieurs types d'environnements ([Martin 1999](#)).



**Figure 1.4 :** A gauche) Diagramme triangulaire permettant une classification génétique des concentrations de restes squelettiques selon trois processus : biogénique, sédimentologique et diagénétique. A droite) Distribution des différents types de concentrations de pièces squelettiques le long d'un transect *onshore-offshore* sur une plate-forme terrigène (modifiée d'après [Kidwell et al. 1986](#)).

[Fürsich et Oschmann \(1993\)](#) établissent une autre classification génétique de haute résolution pour les séquences de plate-forme du Jurassique du Bassin de Kachchh (Ouest de l'Inde). Cette classification est applicable à toutes les mers épicontinentales en générales. Neuf types de concentrations liés aux principaux processus génétiques sont définis (**figure 1.5**) :

- (1) : « *Fair weather wave concentrations* »
- (2) : « *Storm wave concentrations* »
- (3) : « *Proximal tempestites* »
- (4) : « *Distal tempestites* »
- (5) : « *Current concentrations* »
- (6) : « *Primary biogenic concentrations* »
- (7) : « *Winnowed concentrations* »
- (8) : « *Transgressive lag concentrations* »
- (9) : « *Condensed concentrations* »

Ces modèles de classification mettent en évidence un lien entre le mode de préservation et la profondeur du milieu. Cependant, cette dernière classification est établie dans des séries où le contexte sédimentologique et séquentiel très bien contraint influence largement l'interprétation des modalités de genèse des assemblages. Les variables taphonomiques ne suffisent pas forcément à caractériser les processus génétiques.

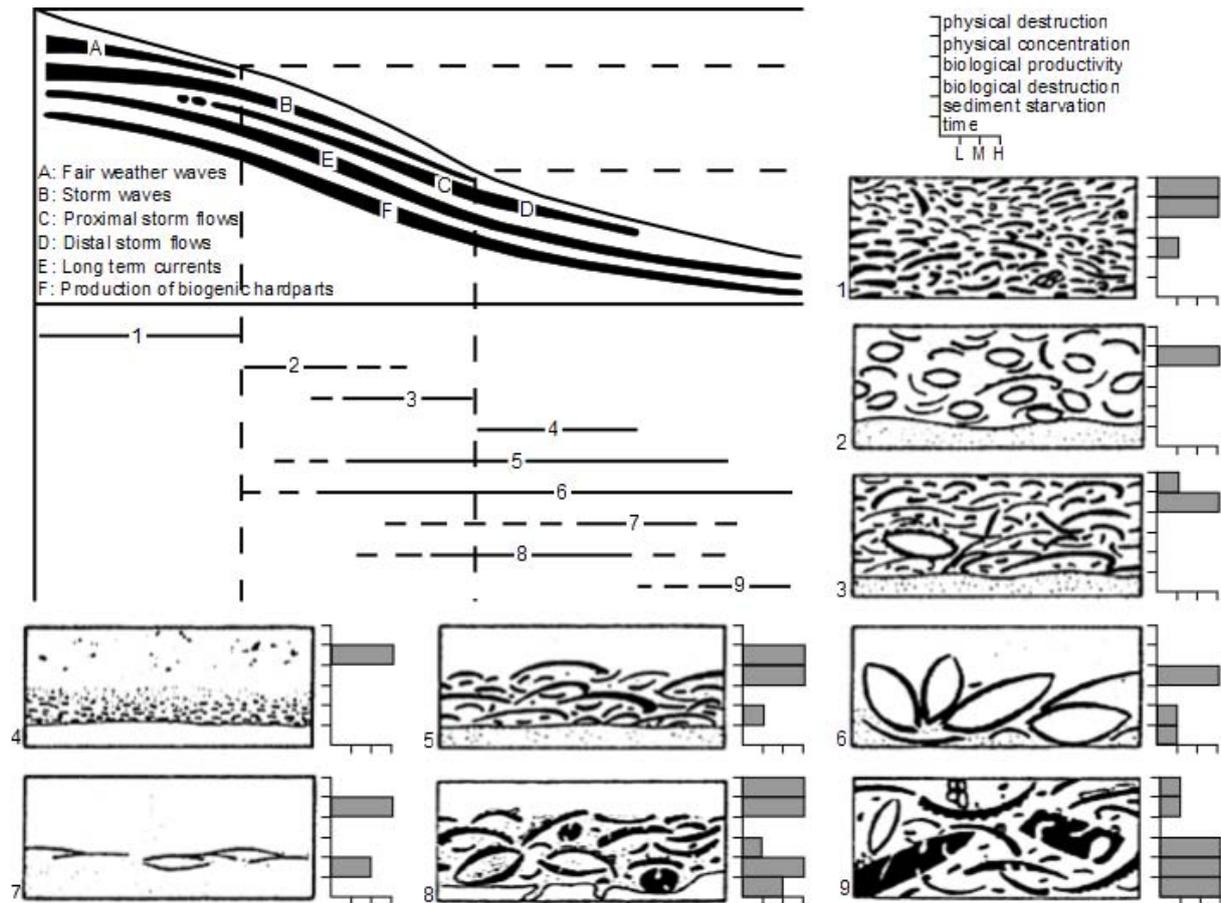


Figure 1.5 : Différents types de concentrations de coquilles pour les mers épicontinentales (1-9), leurs processus de formation (A-F) et leur distribution le long d'un transect onshore-offshore (modifiée d'après Fürsich 1995, redessinée d'après Fürsich and Oschmann 1993).

## IV.5. Modèles de classification suivant le niveau de fidélité des assemblages

Le premier modèle de classification des assemblages fossiles en fonction de leurs caractéristiques taphonomiques, de leur fidélité aux thanatocénoses et de l'importance du *time-averaging*, fut établi par Johnson (1960) qui reconnaît trois principaux types d'assemblages (figure 1.6) :

- **MODEL I « census assemblages »** : qui représente une faune conservée en place par l'intermédiaire d'un enfouissement rapide. On a donc dans ces assemblages une très bonne préservation des thanatocénoses.
- **MODEL II « within habitat time-averaged » de faible énergie** : qui se caractérise par une plus grande proportion de coquilles cassées ou usées et une diminution des coquilles en position de vie. Il reflète un temps d'exposition aux processus taphonomiques plus long sans changement significatif des communautés locales.
- **MODEL III « within habitat time-averaged » de forte énergie** : qui correspond à une augmentation radicale de la proportion de coquilles cassées, usées et désarticulées, et où seules les coquilles les plus résistantes sont conservées. Il indique un temps de résidence des coquilles à l'interface eau/sédiment relativement long, mais surtout l'implication de phénomènes de transport et de remaniement.

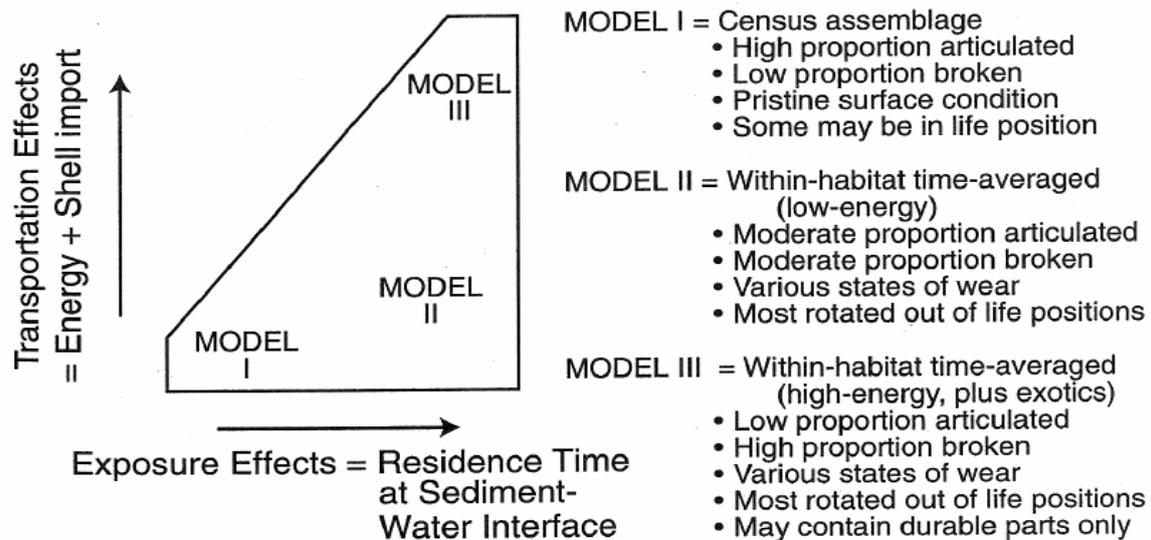


Figure 1.6 : Modèle de Johnson pour la formation des assemblages de fossiles en fonction du transport et du temps de résidence à l'interface eau/sédiment (Martin 1999, redessinée d'après Kidwell 1993 et Johnson 1960).

Les modèles de Johnson (1960) ont été repris et affinés par Kidwell et Bosence (1991) qui reconnaissent trois types d'assemblages fossiles aux caractéristiques taphonomiques fondamentalement différentes, notamment pour le *time-averaging* :

- Les « *census assemblages* » (Hallam 1972, Kidwell et al. 2001) représentent des associations d'espèces caractéristiques d'un environnement et n'ayant pas ou peu subi le processus de *time-averaging*. Les communautés d'origines sont très rapidement enfouies, probablement par un import brusque de sédiment. Ces concentrations reflètent un temps relativement court, de l'ordre de la journée à une dizaine d'années (Kidwell 1997). L'étude de ce type d'assemblage permet non seulement une reconstitution précise de l'environnement d'origine mais également de son évolution et de la dynamique des populations en examinant les paléobiocénoses successives. Cependant ces concentrations restent rares dans les registres fossiles (Néraudeau 1991).
- Les « *within habitat time-averaged assemblages* » (Walker and Bambach 1971) caractérisent un mélange de populations d'âges différents mais issus d'un même habitat. Ce type d'assemblage peut représenter un temps considérable à condition que l'environnement reste stable. La tranche de temps qu'ils représentent est mal définie puisqu'il est presque impossible de retrouver la succession des communautés. Malgré cela la stabilité des environnements favorisant une accumulation plus longue des restes d'organismes, ces assemblages sont de bons indicateurs paléocéologiques et permettent d'obtenir une bonne image des communautés de départ. Les abondances et l'estimation de la biodiversité peuvent cependant poser un problème si le *time-averaging* est trop important.
- Les « *multi habitat time-averaged assemblages* » (Fürsich 1975) caractérisent un mélange de populations d'âges et d'habitats différents. On a en fait une accumulation *in situ* d'organismes d'âges différents dans un milieu dont les conditions environnementales varient au cours du temps. Il est très difficile d'évaluer la quantité de temps enregistrée dans ces assemblages. Par conséquent, ce type d'assemblage est à écarter de toutes analyses synécologiques car il est quasiment impossible de retracer la dynamique des communautés et surtout ils ne peuvent produire que des reconstitutions paléoenvironnementales erronées.

# **CHAPITRE 2**

## **Matériel d'étude et Méthodes d'analyses**

# I. LES BIVALVES ACTUELS DU LAGON DE TOUHO (NOUVELLE CALEDONIE)

## I.1. Le site de Touho

Les environnements tropicaux présentent les plus fortes biodiversités biologiques, aussi bien sur les continents que dans les océans, dans l'actuel comme par le passé (Best 2008). Aujourd'hui, la biodiversité des espèces marines est maximale dans les eaux tropicales de la région Sud-ouest du Pacifique, entre la Péninsule Malaise à l'Ouest, la Polynésie à l'Est, l'Australie au Sud et Taïwan au Nord (Gosliner et al. 1996). Les plateaux continentaux de ce secteur constituent un véritable point chaud pour la biodiversité notamment des coraux, des poissons, des mollusques, etc. (Bouchet 1994, Crame 2000a, 2000b, Taylor and Glover 2004). Dans ce contexte, le Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris (MNHN), en collaboration avec l'IRD de Nouméa, mène depuis plus de 20 ans un vaste programme d'étude de la biodiversité des mollusques. Plusieurs sites de Nouvelle Calédonie ont fait l'objet d'un effort particulier d'échantillonnage pour ébaucher une réévaluation de la richesse taxonomique régionale en intégrant les espèces rares, des taux d'endémismes et des relations biogéographiques entre régions. Il s'agit des lagons de Koumac sur les côtes Nord-ouest et Touho sur les côtes Nord-est de Grande Terre, ainsi que du lagon de l'île de Lifou au Nord-est de Grande Terre.

Ce travail analyse les faunes de bivalves collectées dans le lagon de Touho. La zone d'étude s'étend entre 20°41'S et 20°57' S et 165°5'E et 165°25'E, et couvre une superficie d'environ 350 km<sup>2</sup>. 38 stations de prélèvements, géo-référencées ont été échantillonnées (figure 2.1). Plusieurs raisons justifient le choix de ce site pour cette étude :

- Il est éloigné des secteurs d'exploitations minières et situé dans une zone très peu peuplée du littoral limitant ainsi l'impact anthropique élevé (Chevillon 1997) ;
- Il présente une grande diversité d'écosystèmes tels que des mangroves, des environnements marins ouverts, des environnements récifaux, des estuaires...
- Cette grande variété d'environnements induit une multiplication des communautés de bivalves et des contextes sédimentaires variés, ce qui favorise l'étude de l'influence des paramètres environnementaux comme la nature du substrat, la salinité, la turbidité et l'hydrodynamisme des eaux sur la distribution des communautés et leur préservation dans les sédiments.
- Les stations ont été choisies pour échantillonner un maximum d'écosystèmes différents et ainsi obtenir la plus grande biodiversité possible de mollusques.
- L'ensemble des bivalves était déjà trié, déterminé par des spécialistes et intégré aux collections du MNHN.

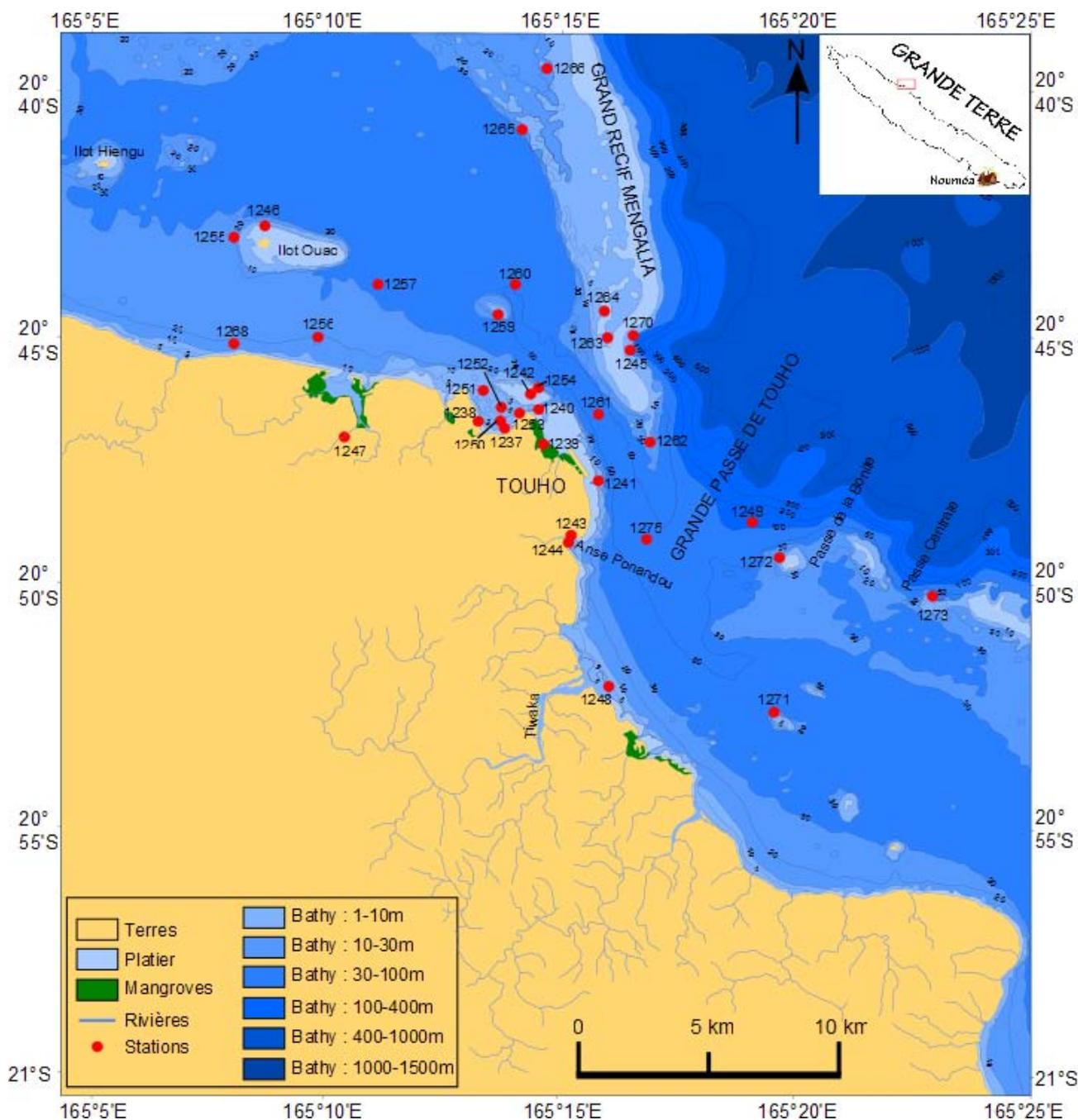


Figure 2.1 : Cartes de localisation du site d'étude et des stations de prélèvements (modifiées à partir de la carte IGN au 1/60 000).

## I.2. La campagne de récolte

La campagne de récolte des mollusques dans le lagon de Touho s'est déroulée en 1993 dans le cadre de l'*Expédition Montrouzier*. Philippe Bouchet du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris dirigeait la mission qui regroupait des spécialistes en mollusques de divers pays : Nouvelle-Calédonie, France, Nouvelle-Zélande, Australie, Espagne, Suède et Italie (Bouchet 1994).

Chaque spécimen récolté a été déterminé au niveau de la famille sur le terrain. Le matériel acheminé au MNHN a été séparé en *morpho-espèces* (espèce basée sur des critères morphologiques des coquilles) et la détermination taxonomique fut confiée à des spécialistes du MNHN comme Rudo Von Cosel ou Philippe Maestrati ou à des spécialistes internationaux

pour certains groupes. Après étude, le matériel a été conservé dans les collections de Malacologie du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris.

### ***1.2.1. Méthodes et stratégies d'échantillonnage***

Différentes techniques de récoltes ont été utilisées au cours de *l'Expédition Montrouzier* dans le but d'échantillonner au mieux la biodiversité du lagon. Cette multiplication des méthodes de prélèvement permet d'accroître les probabilités d'échantillonner les espèces rares et donc d'augmenter la biodiversité récoltée. Ces espèces rares constituent souvent une part importante de la biodiversité et peuvent être importantes pour la caractérisation des environnements car elles peuvent apporter des informations très précises (Zuschin and Oliver 2005, Zuschin et al. 2006).

Les techniques de prélèvement sont adaptées en fonction (**figure 2.2**) :

- **De la nature du substrat** : en fonction de l'induration des substrats les méthodes de prélèvements mises en œuvre ne sont pas les mêmes. Les **fonds meubles** sont explorés au moyen de différentes dragues (à main, d'Ockelmann, triangulaire ou rectangulaire) (**figure 2.2B et D**), la nature de la drague utilisée dépendant de la profondeur du milieu. Cette méthode permet le prélèvement à la fois de la faune endobionte et épibionte. Les poches de sable présentes sur les fonds indurés sont échantillonnées grâce à un système d'aspiration permettant aussi la récolte des faunes endo- et épibenthiques (**figure 2.2F**). Enfin les **fonds indurés** ainsi que les **blocs rocheux** font l'objet d'une destruction partielle à l'aide de marteaux et de burins pour le prélèvement de la faune endobionte et d'un brossage de leur surface pour le prélèvement de la faune épibionte (**figure 2.2C et E**).
- **De la profondeur** : dans la **zone terrestre** le mode de récolte à vue est privilégié pour le prélèvement direct à la fois de la faune endobionte et épibionte (**figure 2.2A**). Dans la **zone intertidale**, la drague à main est utilisée pour prélever la faune endobionte et épibionte jusqu'à une dizaine de centimètres dans les substrats meubles (**figure 2.2B**). Pour les fonds indurés, l'échantillonnage des organismes passe par la récolte de blocs rocheux pour une destruction partielle et un brossage de leur surface ultérieurement. Enfin pour la **zone profonde**, différentes méthodes de prélèvement sont mises en œuvre. Pour les milieux à substrat meuble, la drague rectangulaire est utilisée de façon presque systématique pour la récolte des organismes endo- et épibenthiques. Les dragues triangulaires et d'Ockelmann sont plus utilisées en complément de la drague rectangulaire et permettent un prélèvement des organismes jusqu'à 20 cm de profondeur selon le type de drague (**figure 2.2D**). Pour les substrats indurés, des plongées sont effectuées sur site pour la récolte directe des organismes épibenthiques et endobenthiques, la récolte de blocs pour un traitement ultérieur, et la mise en place du système d'aspiration pour les poches de sable (**figure 2.2E et F**).
- **De la taille des mollusques (micro- ou macroscopiques)** : les **organismes macroscopiques** font principalement l'objet d'un prélèvement direct. Cependant un appareillage comme les dragues peut être utilisé pour la récolte des organismes endobenthiques en zone profonde ou encore le prélèvement de blocs rocheux pour extraire ultérieurement la faune endobionte. Les **organismes microscopiques** sont échantillonnés en utilisant le système d'aspiration lors de plongées sur site ou encore par le brossage des surfaces de blocs rocheux prélevés.

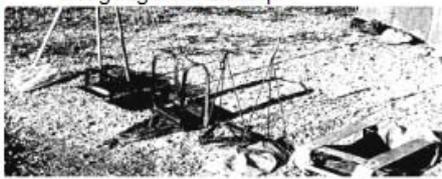
	Fonds meubles	Fonds durs
Zone Terrestre	<p>A) </p> <p>Récolte à vue</p> <p>Récolte directe des macro-mollusques endo- et épibiontes</p> <p>Récolte de blocs pour l'échantillonnage de micro-mollusques épibiontes par un brossage ultérieur et de macro-mollusques perforants</p>	
Zone Intertidale	<p>B) </p> <p>Draguage manuel</p> <p>Récolte des macro-mollusques endo- et épibiontes</p>	<p>C) Récolte de blocs + Broschage</p> <p>Récolte des macro-mollusques endo- et épibiontes</p> <p>Récolte de blocs pour l'échantillonnage de micro-mollusques épibiontes par un brossage ultérieur et de macro-mollusques perforants</p>
Zone Profonde	<p>D) </p> <p>Draguage automatique</p> <p>Récolte des macro-mollusques endo- et épibiontes</p>	<p>E) </p> <p>Récolte en plongées</p> <p>Récolte directe de macro-mollusques épibiontes et endobiontes (marteau et burin)</p> <p>Récolte de blocs pour l'échantillonnage de micro-mollusques épibiontes par un brossage ultérieur et de macro-mollusques perforants</p>
	<p>F) </p> <p>Aspiration</p> <p>Récolte des micro-mollusques endo- et épibiontes</p>	

Figure 2.2 : Méthodes de prélèvements mises en place pour la récolte des organismes dans le lagon de Touho en fonction de la nature du substrat et de la profondeur du fond : A) la récolte à vue, B) le dragage manuel, C) la récolte de blocs rocheux pour le brossage de leur surface, D) le dragage automatique, E) la récolte durant les plongées et F) le système d'aspiration pour le prélèvement des organismes microscopiques (Bouchet 1994, Bouchet et al. 2002).

### 1.2.2. Caractérisation des stations de collecte

Au cours de la campagne d'échantillonnage, chacune des 38 stations a été géo-référencée, la profondeur du prélèvement, la nature du substrat ainsi que la ou les méthode(s) de prélèvement mise en œuvre ont été notées (**tableau 2.1**). Les stations 1248 et 1274 sont exclues des analyses. La station 1248 correspond à une laisse de mer ayant fait l'objet d'une stratégie d'échantillonnage particulière. La station 1274 correspond à un substrat induré où seul deux spécimens ont été récoltés. Trente-six stations sont donc prises en compte pour l'analyse de la biodiversité et de sa préservation.

Station	Latitude	Longitude	Type de substrat	Profondeur (m)
1237	20°46.9'S	165°13.8'E	sable fin et herbiers abrités	0-1
1238	20°46.7'S	165°13,2'E	blocs médio et supralittoraux	0
1239	20°47.2'S	165°14.6'E	mangrove	0
1240	20°46.5'S	165°14'-165°15'E	platier abrité, sable, herbiers	0-2
1241	20°48'S	165°15.7'E	platier battu	0-2
1242	20°46.2'S	165°14.5'E	blocs, sable, herbiers	0-1
1243	20°49.3'S	165°15.2'E	fond meuble battu	0-1
1244	20°49.3'S	165°15.2'E	rochers battus et fissurés	0-1
1245	20°45,2'S	165°16,3'E	platier, sable, herbiers	0-1
1246	20°42,8'S	165°08,7'E	platier, sable, herbiers	0-1
1247	20°47,1'S	165°10,3'E	mangrove	0
1249	20°49'S	165°19'E	sable vaseux à vase	80-140
1250	20°46,7'S	165°13,7'E	vase sableuse	3-6
1251	20°46'-20°46,5'S	165°13'-165°14,5'E	vase, sable, herbiers	6-15
1252	20°46,5'S	165°14'E	Blocs rocheux entourés de sable	1-4
1253	20°46,6'S	165°14,1'E	algues photophiles, limon	2-3
1254	20°46,1'S	165°14,6'E	pente interne	7
1255	20°43'S	165°08'E	sable, dôme détritique	11
1256	20°45'S	165°09,8'E	vase, coraux vivants	15-20
1257	20°44'S	165°11'E	vase	25-28
1259	20°44,6'S	165°13,7'E	tombant avec limon	15-35
1260	20°44'S	165°14'E	sable coquillier	49-59
1261	20°46'-20°47'S	165°15'-165°16,5'E	sable détritique	45-56
1262	20°47,1'S	165°16,8'E	tombant du chenal	27-35
1263	20°45'S	165°16'E	sable vaseux avec pâtés coralliens	6
1264	20°44,5'S	165°15,9'E	vase sableuse, dôme détritique	8
1265	20°40,8'S	165°14,2'E	sable moyen, pâtés coralliens	15-30
1266	20°39,6'S	165°14,7'E	pâtés coralliens	10-15
1267	20°43,4'S	165°02'E	sable fin	2-4
1268	20°45,2'S	165°08'E	sable fin	9-11
1269	20°35,1'S	165°08,1'E	pente externe	15-20
1270	20°45'S	165°16,5'E	pente externe	10-35
1271	20°52,7'S	165°19,5'E	tombant, sable sur dalle	5-25
1272	20°49,5'S	165°19,6'E	fond dur avec limon	10
1273	20°50,4'S	165°22,8'E	fond dur, taches de sable	20
1275	20°49'S	165°17'E	vase	50-62

**Tableau 2.1 : Numérotation et description succincte des 36 stations de prélèvement, suivant les données de terrain.**

Afin d'homogénéiser la description des stations et faciliter les comparaisons, les données de terrain sont transcrites à l'aide de variables binaires en fonction de cinq paramètres environnementaux, décrits par une ou plusieurs variables (**annexe CD, tableau 2.2A et B**) :

- **La nature du substrat** : dont les variables environnementales sont les suivantes : vase, sable fin, sable mixte, sable grossier, fonds rocheux, corail, herbier.
- **La salinité de l'eau** : ayant pour seule variable les environnements saumâtres correspondant à des milieux à salinité variable (saumâtre, estuaire).
- **L'hydrodynamisme** : dont les variables environnementales sont les suivantes : calme, modéré, agité.

- **Le pH de l'eau** : ayant pour seule variable les mangroves correspondant à un milieu plus acide (pH ≈ 6,3).
- **La bathymétrie (tableau 2.2B)** : dont les variables environnementales correspondent à quatre catégories bathymétriques définies en se basant sur la topographie du fond (Chevillon 1997) :
  - **La zone intertidale**, l'amplitude des marées étant de 0 à 1 m dans cette zone.
  - **La zone du platier** : dont la profondeur est comprise entre 2 m et 5 m.
  - **La zone de la pente** : qui est définie par Chevillon (1997) comme étant « une pente particulièrement abrupte » entre le bord du platier et des fonds de 30 m.
  - **La zone profonde** : qui est la zone au-delà de 30 m de profondeur.

A)

	Nature du Substrat							pH	Salinité	Hydrodynamisme		
	vase	sbl. fin	sbl. mixte	sbl. grossier	fds rocheux	corail	herbier	mangrove	env. saumâtre	env. calme	env. modéré	env. agité
<b>Nb stations</b>	17	23	15	18	26	23	14	2	7	8	21	7
<b>% stations</b>	47	64	42	50	72	64	39	5	19	22	58	19

B)

	Bathymétrie			
	Intertidale 0 à 1 m	Platier 2 à 5 m	Pente 6 à 30 m	Profond >30 m
<b>Nb stations</b>	12	7	18	7
<b>% stations</b>	33,3	19,44	50	19,44

Tableau 2.2 : Nombre et pourcentage de stations en fonction de chaque variable environnementale décrivant les paramètres environnementaux : A) de la nature du substrat, du pH, de la salinité et de l'hydrodynamisme et B) de la bathymétrie.

### I.3. Biodiversité et Abondance des collections de bivalves

Les collections récoltées au cours de l'*Expédition Montrouzier* dans le lagon de Touho comptent au total (stations 1248 et 1274 incluses) 83 014 coquilles de bivalves. L'exclusion des stations 1248 et 1274 des analyses ramène le nombre de coquilles à 82 547 (tableau 2.3). Ces coquilles se répartissent entre 59 familles, 193 genres et 457 espèces (tableau 2.4).

Le nombre de coquilles et le nombre d'espèces échantillonnées varient largement entre les stations (tableau 2.3). Ces fortes variations s'expliquent aussi bien par les méthodes de récoltes employées que par les différences des environnements et des communautés biologiques rencontrés. Ainsi les stations 1239 et 1247 correspondant à des mangroves (environnement acide, saumâtre, vaseux et calme) présentent les biodiversités les plus faibles avec respectivement 9 et 7 espèces enregistrées, alors que les stations dont la biodiversité excède 100 espèces (stations 1237, 1240, 1242, 1250, 1251, 1260, 1261, 1268) présentent toutes un substrat à composante sableuse. Des environnements apparemment semblables peuvent montrer des différences substantielles, comme par exemple les stations 1243 et 1244, qui sont toutes deux à l'embouchure de la même rivière, mais qui enregistrent respectivement 42 et 12 espèces pour 274 et 2526 coquilles récoltés.

Station	Nb espèce	Nb coquille
1237	170	10708
1238	22	155
1239	9	77
1240	120	6810
1241	48	224
1242	135	2789
1243	42	274
1244	12	2526
1245	73	1206
1246	82	929
1247	7	602
1249	88	1072
1250	103	4188
1251	130	5973
1252	15	48
1253	57	1416
1254	28	247
1255	54	425

1256	49	469
1257	31	470
1259	89	1985
1260	126	10021
1261	118	4284
1262	18	93
1263	21	178
1264	83	4537
1265	58	447
1266	41	230
1267	69	1427
1268	116	6526
1269	73	1834
1270	86	1652
1271	97	5973
1272	59	387
1273	90	1325
1275	77	1040
<b>Total</b>		<b>82 547</b>

**Tableau 2.3 : Nombre de coquilles récoltées et d'espèces décrites par station de prélèvement.**

La répartition des coquilles entre les 59 familles de bivalve est très hétérogène (**tableau 2.4**). Seul 21, soit environ 36 % des familles, présentent une abondance supérieure à 1 % du nombre total de coquilles, et peuvent donc être considérées comme communes. Ainsi, les familles dites rares représentent environ 64 % des familles, soit 38 familles. Parmi les familles communes, les trois plus abondantes sont les Veneridae (10 417 coquilles), les Tellinidae (10 038 coquilles) et les Mytilidae (7668 coquilles). Ces familles ne représentent néanmoins pas plus de 15 % du nombre total de coquilles avec respectivement 13 % pour les Veneridae, 12 % pour les Tellinidae et enfin 9 % pour les Mytilidae. Parmi les familles rares, les moins abondantes, avec moins de 10 coquilles soit moins de 0,012 % du nombre total de coquilles, sont avec 1 coquille les Poromyidae et les Cuspidariidae, avec 2 coquilles les Gryphaeidae, les Teredinidae, les Clavagellidae et les Cleidothaeridae, avec 5 coquilles les Entoliidae et les Myidae et avec 7 coquilles les Cardiliidae (**figure 2.3A**).

Le nombre d'espèces identifiées varie d'une famille de bivalve à l'autre (**tableau 2.4**, **figure 2.3B**). Ainsi à l'échelle du lagon, les Galeommatidae avec 75 espèces, les Veneridae avec 63 espèces et les Tellinidae avec 54 espèces sont de loin les trois familles les plus diversifiées et correspondent respectivement à 16 %, 14 % et 12 % du nombre total d'espèces échantillonnées. Au total 22 familles, soit 37 % des familles parmi lesquelles on trouve par exemple les Nuculidae, les Glossidea, les Clavagellidae, les Cuspidariidae ou encore les Poromyidae, ne sont représentées que par une espèce unique.

Au même titre que les familles, l'abondance des différentes espèces de bivalves est très hétérogène (**annexe CD**, **figure 2.4**). Le nombre de coquilles varie entre 6900 et 1. Les trois espèces les plus abondantes sont les espèces *Neolepton sp1* (6900 coquilles), *Timoclea spC* (5245 coquilles) et *Modiolus s.l. sp* (4817 coquilles), qui appartiennent aux familles des Neoleptonidae, des Veneridae et des Mytilidae. Ces espèces correspondent respectivement à 8,4 %, 6,3 % et 5,8 % du nombre total de coquilles. 51 espèces, soit 11 % du nombre total d'espèces, ont une abondance d'une seule coquille, parmi lesquelles on trouve les espèces

*Barbatia lacerata* (Arcidae), *Barnea manilensis* (Pholadidae) ainsi que plusieurs espèces de la famille des Galeommatidae, des Tellinidae et des Pectinidae.

Famille	Nb coquille	Nb genre	Nb espèce
Nuculidae	1781	1	1
Solemyidae	20	1	1
Nuculanidae	59	1	2
Mytilidae	7668	9	11
Arcidae	4273	7	20
Cucullaeidae	65	1	1
Glycymerididae	23	2	4
Noetiidae	2755	3	6
Philobryidae	1213	1	6
Pteriidae	501	2	3
Isognomonidae	2041	1	4
Malleidae	107	2	2
Pinnidae	45	2	3
Ostreidae	548	4	5
Gryphaeidae	2	1	1
Anomiidae	564	1	1
Dimyidae	52	1	1
Pectinidae	3872	16	26
Entoliidae	5	1	1
Propeamussiidae	386	3	5
Spondylidae	150	1	1
Plicatulidae	811	1	2
Limidae	716	6	15
Lucinidae	1280	14	19
Fimbriidae	31	1	1
Carditidae	1987	3	4
Crassatellidae	56	1	2
Trapezidae	718	2	5
Cardiidae	7083	13	34
Tridacnidae	61	1	1
Chamidae	1709	2	2
Corbiculidae	15	1	1
Galeommatidae	1486	3	75
Glossidae	16	1	1
Mactridae	911	1	3
Cardiliidae	7	1	1
Mesodesmatidae	1851	4	5
Tellinidae	10038	24	54
Donacidae	559	1	3
Petricolidae	33	1	3
Psammobiidae	649	7	12
Semelidae	2487	7	15
Solecurtidae	82	1	3
Ungulinidae	194	1	1
Veneridae	10417	16	63
Neoleptonidae	6900	1	1
Myidae	5	1	1
Corbulidae	1806	2	3
Pholadidae	276	3	3
Teredinidae	2	1	1
Hiatellidae	1181	1	1
Solenidae	33	1	2
Pharidae	36	2	2
Clavagellidae	2	1	1
Myochamidae	2871	1	3
Cleidotheridae	2	1	1
Thraciidae	104	2	6
Cuspidariidae	1	1	1
Poromyidae	1	1	1
<b>Total</b>	<b>82547</b>	<b>193</b>	<b>457</b>

**Tableau 2.4 : Nombre d'espèces et de coquilles dans les différentes familles de bivalves. Les familles sont présentées suivant la classification de Bieler, Carter et Coan (2010).**

Pour permettre des comparaisons de nos résultats avec des études postérieures et à venir, la limite entre les espèces dites communes et les espèces dites rares est fixée à 10 coquilles (soit 0,01 % du nombre total de coquilles). La faune échantillonnée dans le lagon de Touho comporte 275 espèces communes (10 coquilles ou plus) totalisant 81 952 coquilles en tout. Ces espèces correspondent à plus de 99 % du nombre total de coquilles mais seulement à 60 % de la biodiversité échantillonnée. Les espèces rares (moins de 10 coquilles) sont au nombre de 182 espèces représentant ainsi près de 40 % de la biodiversité globale mais représentent moins de 1 % de l'abondance totale en totalisant seulement 595 coquilles. La faune prélevée dans le lagon de Touho est certes dominée par les espèces communes mais le nombre important d'espèces rares traduit l'importance de ne pas les négliger dans les analyses.

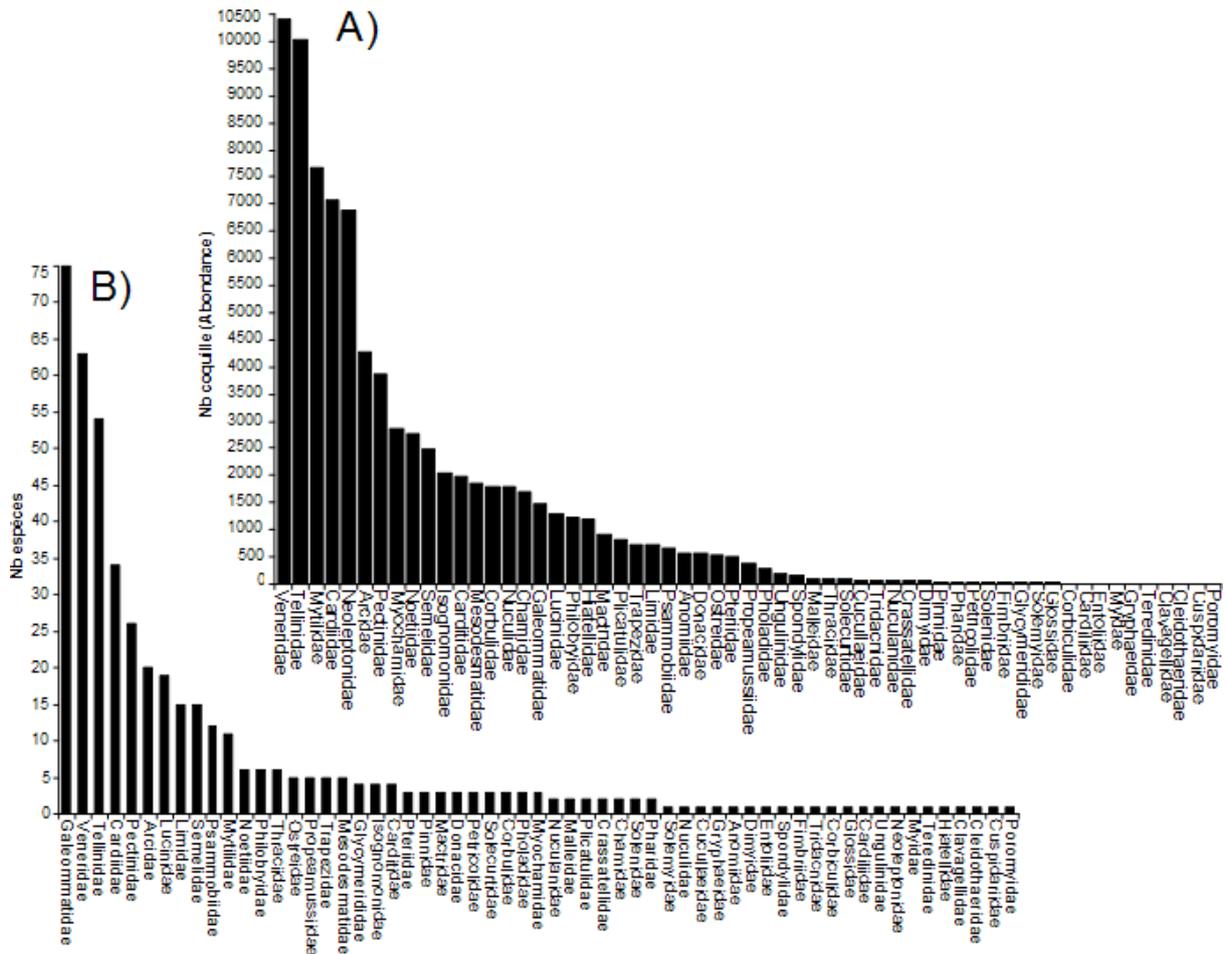


Figure 2.3 : A) Abondance des différentes familles identifiées, B) Nombre d'espèces identifiées pour chacune des familles échantillonnées dans le lagon de Touho.

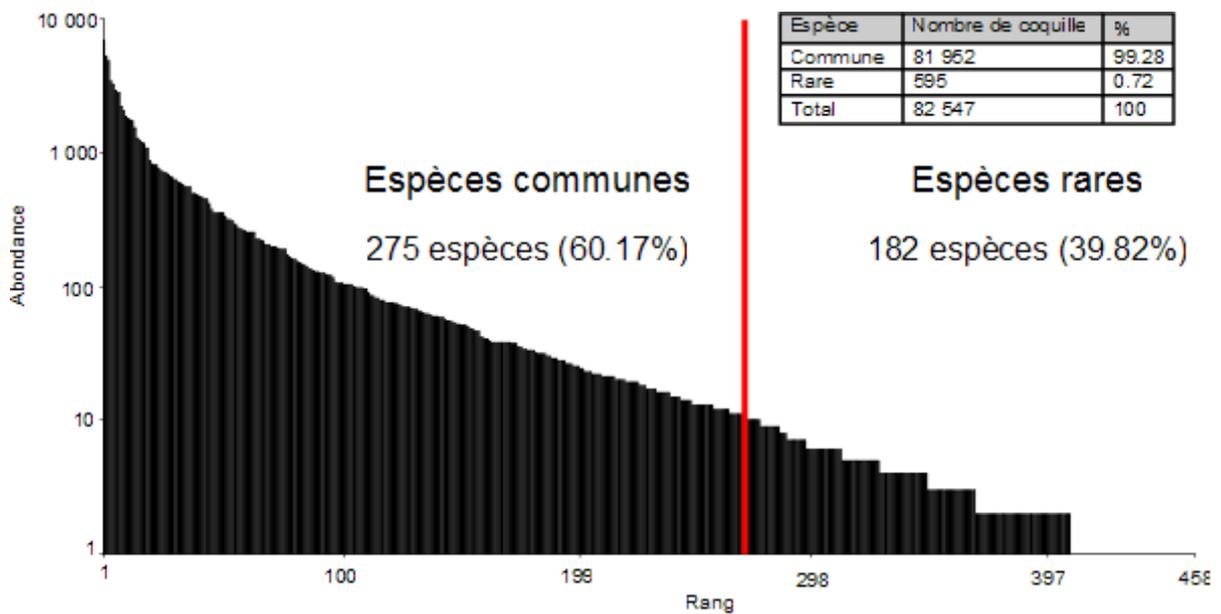


Figure 2.4 : Abondance des espèces échantillonnées dans le lagon de Touho. La limite entre espèces communes et espèces rares (trait rouge) est fixée à 10 coquilles.

## II. METHODES D'ETUDE DE LA BIODIVERSITE ET DE SA PRESERVATION

### II. 1. Les matrices de données

#### II.1.1. Tables d'occurrences des taxons pour chaque station

Les données recueillies dans les collections du MNHN ont servi à la construction de matrices d'occurrences des taxons pour chacune des 36 stations. Au moins un spécimen représentatif de chaque taxon a été photographié et 1 098 photographies numériques sont ainsi archivées pour d'éventuelles vérifications ultérieures. Les matrices d'occurrence comportent pour chaque espèce morphologique (**tableau 2.5**) :

- **Une détermination taxonomique** : au niveau de la famille, genre, et si possible de l'espèce. Lorsque l'espèce n'a pu être formellement reconnue, elle est présentée en nomenclature ouverte et une lettre ou un numéro est assigné à chaque espèce morphologique d'un même genre.
- **Un code numérique de l'espèce** : C'est une valeur propre à chaque espèce et qui facilite les analyses statistiques ultérieures des données.
- **Une taille** (hauteur et longueur en millimètre) de chaque coquille, dans la limite de 30 mesures par espèce et par station quand le nombre de coquille de l'espèce dépasse largement 30 coquilles. Au total 24 936 spécimens ont été mesurés.
- **Une orientation des valves** chaque coquille mesurée est identifiée comme une valve droite ou une valve gauche.
- **Une distinction Mort/Vivant** : renseigne sur l'état vivant ou mort du spécimen au moment de la récolte et permettant la distribution des coquilles entre les communautés biologiques (organismes vivants) et les assemblages morts.
- **Le nombre de morts** : renseigne sur le nombre de coquilles par espèce et par station appartenant à l'assemblage de coquilles mortes.
- **Le nombre de vivants** : renseigne le nombre de coquilles par espèce et par station appartenant à la communauté vivante.
- **Le nombre total** : renseigne le nombre total de coquilles par espèce et par station.

Famille	Genre/Sp	code sp	Taille		Valve	Etat	Nb morts	Nb vivants	Nb total
			H en mm	L en mm	D/G	V/M			

Tableau 2.5 : Architecture des matrices d'occurrence d'espèces de chaque station. D : droite ; G : gauche ; V : vivant ; M : mort.

#### II.1.2. Protocole de différenciation de l'état vivant ou mort des spécimens collectés

L'un des principaux objectifs de ce travail est d'étudier la préservation de la biodiversité des communautés vivantes dans les assemblages de coquilles. Pour cela, il faut pouvoir caractériser les propriétés de la biodiversité des communautés biologiques et celles des assemblages de coquilles mortes. Lors de la collecte, l'information « vivant » ou « mort » n'a pas été relevée pour chaque individu. Nous l'avons reconstituée à posteriori au moyen d'une clé dichotomique cherchant à identifier l'état des spécimens au moment de la récolte.

Cette clé se base sur l'état de conservation des spécimens dans les collections du MNHN et recherche successivement (figure 2.5) :

- **La présence de matière organique** : si oui alors les coquilles sont considérées comme appartenant aux communautés vivantes.
- **Présence d'usure et/ou d'encroûtement interne** : si oui les coquilles appartiennent obligatoirement aux assemblages de coquilles mortes.
- **Présence du ligament** : si oui alors les coquilles sont considérées comme appartenant aux communautés vivantes, et si non aux assemblages de coquilles mortes.

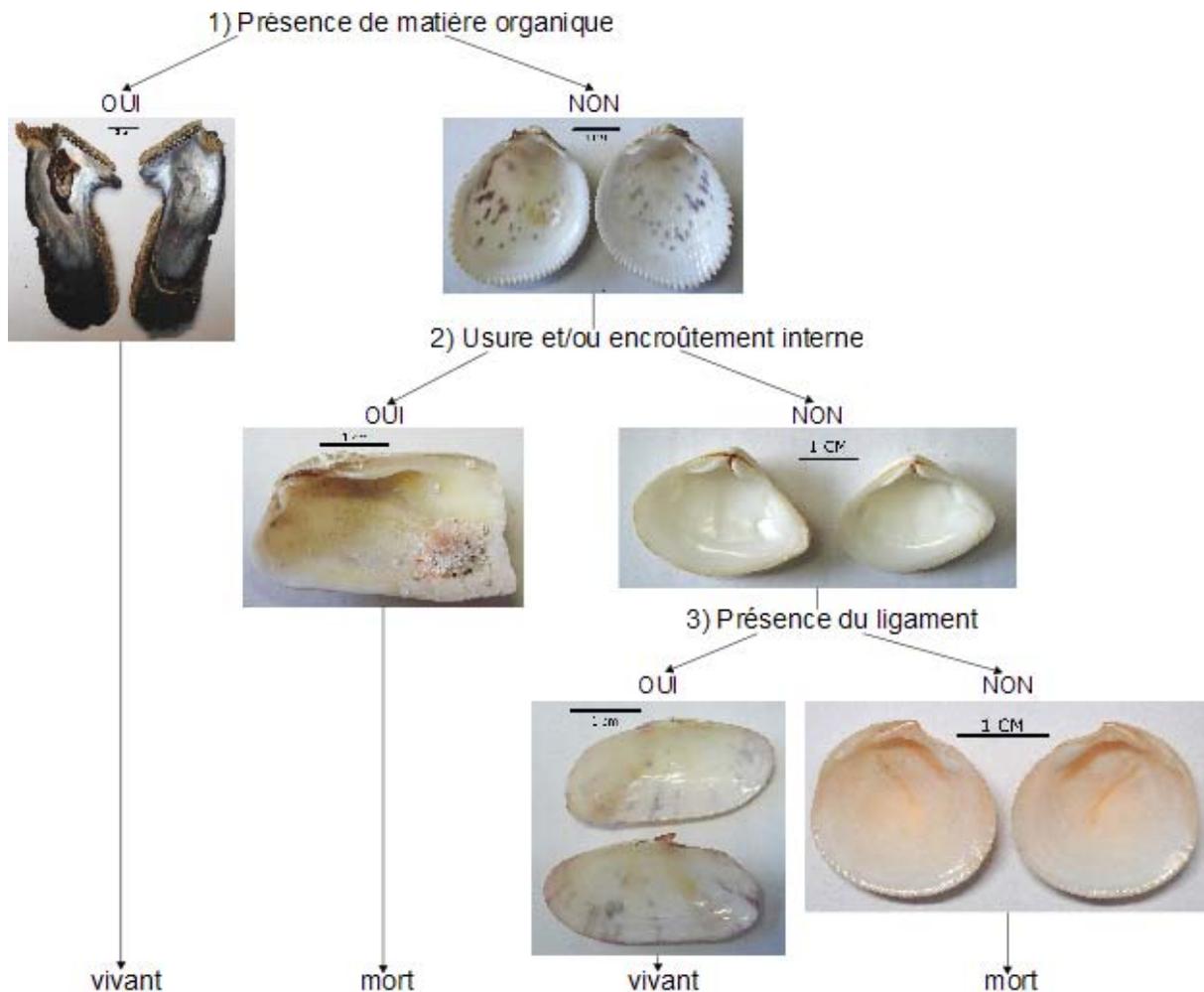
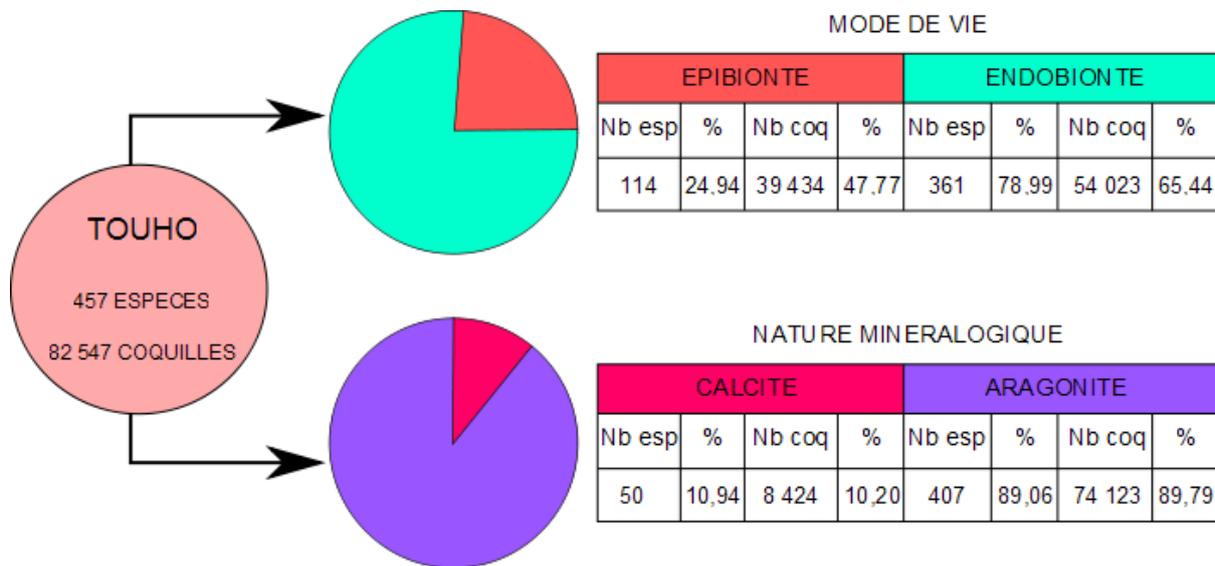


Figure 2.5 : Clé dichotomique permettant de déterminer l'appartenance aux communautés biologiques ou aux assemblages de coquilles mortes d'un spécimen. Détermination sur 3 niveaux : 1) Présence ou non de matière organique ; 2) Présence ou non d'usure ou encroûtement interne ; 3) Présence ou non de ligament. Barres d'échelle = 1 cm.

### II.1.3. Caractérisation de l'écologie des 457 espèces

Une base de données synthétisant les préférences écologiques et le mode de vie de chaque espèce est construite à partir de la littérature, de comparaison avec les faunes d'autres régions, d'informations inédites recueillies auprès de Rod Von Cosel, ou encore en reconstituant des informations à partir des données d'occurrences dans le lagon de Touho. Grâce à un codage binaire de variables écologiques, des tests, sur les paramètres intrinsèques aux espèces peuvent être considérés, comme :

- **Le mode de vie** : on définit des organismes qui vivent à la surface du substrat (épibiontes) ou dans le substrat que celui-ci soit meuble ou induré (endobiontes). Les espèces endobiontes et épibiontes sont les deux seules catégories retenues pour cette étude. Les espèces héli-endobiontes, vivant à moitié enfouies dans le substrat, sont codées comme appartenant aux deux catégories définies précédemment. Cette situation concerne 18 espèces, soit près de 4 % des espèces échantillonnées, avec par exemple les genres *Hiatella*, *Atrina* et *Pinna*.
- **La nature minéralogique** : les coquilles peuvent être à dominante aragonitique ou calcitique ou de minéralogie mixte entre l'aragonite et la calcite. L'aragonite et la calcite sont les deux seules minéralogies retenues pour cette étude. Les espèces dont les coquilles présentent les deux phases minéralogiques ne sont codées que pour la calcite car il est plus probable que cette minéralogie se préserve dans les assemblages fossiles par rapport à l'aragonite.



**Figure 2.6 : Distribution des espèces et des coquilles prélevées dans le lagon de Touho en fonction du mode de vie des organismes (en haut) et de la nature minéralogique des coquilles (en bas).**

Concernant le mode de vie des organismes, les espèces endobiontes dominent largement la biodiversité échantillonnée à Touho avec 361 espèces, soit près de 79 % de la biodiversité totale contre seulement 114 espèces épibiontes représentant moins de 25 % de la biodiversité (**figure 2.6**). Cette différence entre les deux types d'espèces s'estompe un peu en regardant l'abondance avec près de 48 % du nombre total de coquilles appartenant à des espèces épibiontes (soit 39 434 coquilles) et environ 65 % de l'abondance globale représenté par des espèces endobiontes (soit 54 023 coquilles).

Du point de vue de la nature minéralogique des coquilles, les espèces à coquilles aragonitiques dominent très largement à la fois la biodiversité échantillonnée avec 407 espèces (soit plus de 89 % de la biodiversité globale) que le nombre de coquilles prélevées avec 74 123 coquilles, soit près de 90 % de l'abondance totale. À l'inverse, les espèces à coquilles calcitiques ne représentent qu'une faible part de la biodiversité enregistrée à Touho avec seulement 50 espèces (soit moins de 11 % de la biodiversité totale) ainsi qu'une faible part du nombre de coquilles récoltées avec seulement 8424 coquilles, soit moins de 11 % de l'abondance globale.

## II.2. Evaluation et comparaison de la biodiversité

### II.2.1. Estimer la richesse taxonomique

La richesse taxonomique est une des mesures de la biodiversité parmi les plus couramment utilisées en écologie comme en paléobiologie. Son estimation pose néanmoins trois problèmes théoriques récurrents :

- Les échantillonnages nous permettent-ils d'estimer correctement la richesse taxonomique d'un site, d'une région, etc. ?
- Comment comparer des échantillons en limitant les problèmes liés à l'hétérogénéité qualitative et/ou quantitative de l'échantillonnage ?
- Peut-on évaluer l'incertitude des estimations ?

Les courbes de raréfactions sont des constructions mathématiques qui permettent de répondre au moins qualitativement à ces questions. Elles décrivent comment varie le nombre d'espèces en fonction du nombre d'individus échantillonnés. Ces courbes peuvent être construites selon différentes méthodes analytiques ou par des procédures de ré-échantillonnage qui simulent des échantillons d'effectifs inférieurs aux données de base.

Dans le cas d'une étude comportant plusieurs points de collectes, donc plusieurs échantillons, il est possible de faire des ré-échantillonnages soit en considérant les spécimens, soit les échantillons eux-mêmes. Les courbes sont alors sensiblement différentes et apportent des informations complémentaires (Colwell et al. 2004) (figure 2.7). Les courbes obtenues par ré-échantillonnage des échantillons offrent une meilleure image et donc une meilleure estimation de la biodiversité à l'échelle régionale ou globale (Bouchet et al. 2002). Cette méthode a été choisie pour l'estimation de la biodiversité à l'échelle du lagon et pour évaluer la qualité de l'échantillonnage. Dans le cas de l'analyse d'un seul échantillon, la courbe de raréfaction est construite par ré-échantillonnage des individus. L'intérêt est ici de visualiser la biodiversité en termes de structuration de la population (présence ou absence d'espèces dominantes).

La forme des courbes de raréfaction permet d'évaluer qualitativement la structuration de la population et la qualité de l'échantillonnage. Un écosystème comporte normalement un nombre fini d'espèces. Un échantillonnage correctement effectué se traduira par une courbe de raréfaction en asymptote tendant vers ce nombre fini d'espèces de l'écosystème. A l'inverse, un échantillon de très mauvaise qualité se traduira par une courbe presque rectiligne n'atteignant pas de plateau et représentant une augmentation du nombre d'espèces avec le nombre de coquilles. La forme asymptotique de la courbe de raréfaction indique aussi que toutes les espèces communes sont échantillonnées et que seul un cortège d'espèces rares est susceptible d'être ajouté à l'inventaire, moyennant un très gros effort d'échantillonnage du milieu. Le développement du plateau bien au-delà du point d'inflexion de la courbe témoigne du bon échantillonnage de ce cortège d'espèces rares et donc de la bonne qualité de l'échantillonnage en lui-même.

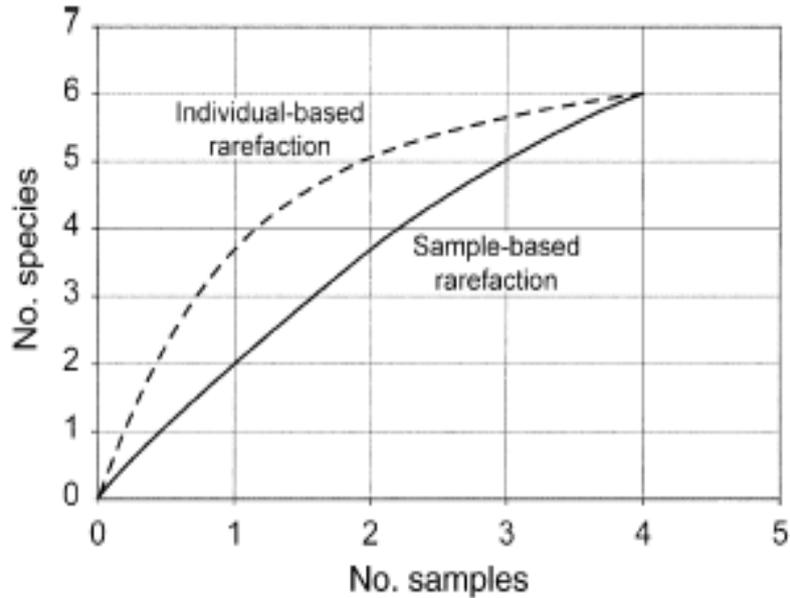


Figure 2.7 : Différente construction de courbes de raréfaction en fonction du type de données. Courbe en pointillée construite par ré-échantillonnage des individus et calculée en utilisant l'équation d'Hurlbert (1971). Courbe en trait plein construite par ré-échantillonnage des échantillons et calculée en utilisant l'équation 5 de Colwell et al. (2004) (figure 5 de Colwell et al. 2004).

### Estimation de la richesse taxonomique à l'échelle du lagon

Le logiciel Estimate'S 8.0 (Colwell 2006) est utilisé pour calculer les courbes de raréfactions, traduisant l'accumulation d'espèces en fonction du nombre de coquilles, pour 50 ré-échantillonnages aléatoires des stations. Plusieurs courbes sont alors calculées en se basant sur les tableaux d'occurrences des espèces (présence/absence) regroupant les 36 stations (annexe CD) et en utilisant différentes méthodes pour l'estimation de la biodiversité globale (figure 2.8).

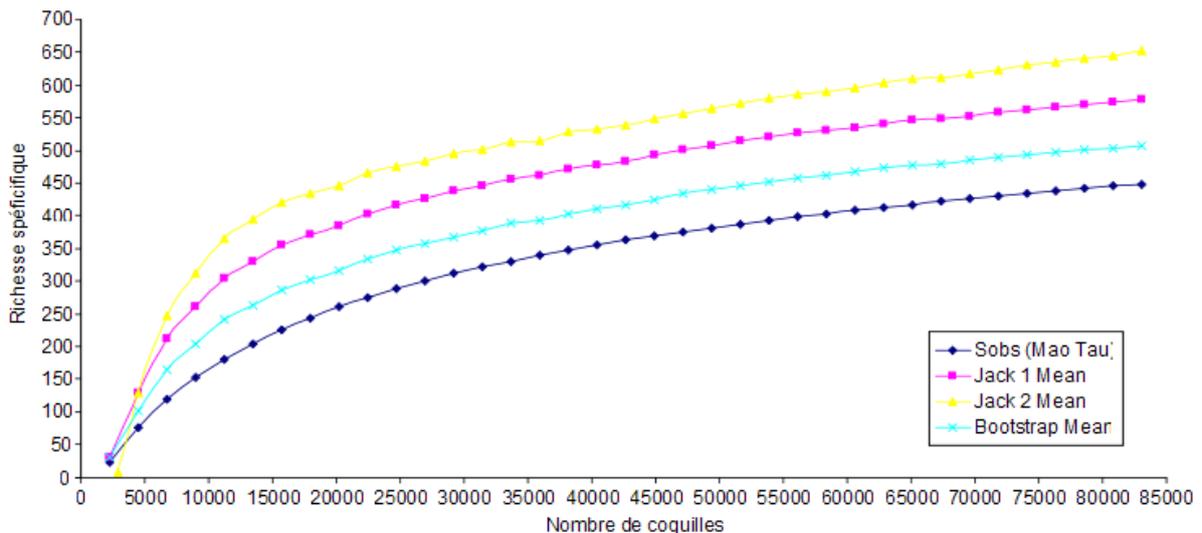


Figure 2.8 : Courbes de raréfactions construites avec le logiciel Estimate'S pour 50 ré-échantillonnages aléatoires (Colwell 2006). En bleu foncé, la courbe Sobs (Mao Tau) calculée par l'équation de Colwell et al. (2004) ; en bleu clair, la courbe calculée par la méthode « Bootstrap Mean » ; en rose, la courbe calculée par l'estimateur Jackknife 1 et en jaune, la courbe calculée par l'estimateur Jackknife 2.

- **La courbe  $S_{obs}$  (Mao Tau)** est construite par un ré-échantillonnage aléatoire des stations de prélèvement et la biodiversité est calculée par l'équation de Colwell et al. (2004). La forme de la courbe permet un premier constat rapide de la qualité de l'échantillonnage.
- **La courbe « bootstrap mean »** est construite en utilisant l'estimateur du même nom : bootstrap. Cet estimateur calcule une approximation de la biodiversité grâce à un sous-échantillonnage des données observées et l'équation suivante (Smith and Van Belle 1984) :

$$S_{boot} = S_{obs} + \sum_{k=1}^{S_{obs}} (1-p_k)^m$$

où  $m$  correspond au nombre total d'échantillons et  $p_k$  à la proportion d'échantillons contenant  $k$  espèces.

- **Les courbes Jackknife 1 et Jackknife 2** sont construites à partir des estimateurs de biodiversité :

Jackknife 1 (Burnham and Overton 1978, 1979, Heltshe and Forrester 1983)

$$S_{jack1} = S_{obs} + Q_1 \left( \frac{m-1}{m} \right)$$

et Jackknife 2 (Smith and Van Belle 1984).

$$S_{jack2} = S_{obs} + \left[ \frac{Q_1 (2m-3)}{m} - \frac{Q_2 (m-2)^2}{m(m-1)} \right]$$

$Q_1$  correspond au nombre d'espèces présentes dans un seul échantillon et  $Q_2$  au nombre d'espèces présentes dans seulement deux échantillons. Ces estimateurs simulent des courbes théoriques d'accumulations d'espèces. La projection de ces courbes au-delà des données observées permet d'évaluer le nombre d'espèces réel susceptibles d'exister dans le lagon. Pour contrôler la qualité de l'échantillonnage du site, les biodiversités globales estimées peuvent être comparées à la biodiversité réellement échantillonnée.

### Estimation de la richesse taxonomique à l'échelle de la station

Les courbes de raréfaction des 36 stations sont construites à l'aide du logiciel Analytic Rarefaction 1.3 (Holland 2003) et d'après les données d'abondances des espèces dans chaque station (annexe CD, figure 2.9). La courbe d'accumulation des taxons en fonction du nombre de coquilles est calculée analytiquement par l'équation de Hurlbert (1971, Simberloff 1974, Raup 1975, Tipper 1979) :

$$E(S_n) = \sum_i \left[ 1 - \frac{\binom{N-N_i}{n}}{\binom{N}{n}} \right]$$

où N est le nombre de coquilles, S le nombre d'espèces, n le nombre de coquilles sélectionnées par le ré-échantillonnage et  $N_i$  le nombre de coquilles de l'espèce i. Un intervalle de confiance à 95 % est établi grâce à l'estimateur de variance de Heck (Heck et al. 1975, Raup 1975, Tipper 1979) :

$$\text{Var}(S_n) = \binom{N}{n}^{-1} \left[ \sum_{i=1}^S \binom{N-N_i}{n} \left( 1 - \frac{(N-N_i)}{\binom{N}{n}} \right) + 2 \sum_{\substack{j=2 \\ i < j}}^S \left( \binom{N-N_i-N_j}{n} - \frac{(N-N_i)(N-N_j)}{\binom{N}{n}} \right) \right]$$

Les courbes de l'intervalle de confiance à 95 % sont calculées par l'équation suivante :

$$E \pm 1,96 \times \sqrt{\text{Var}}$$

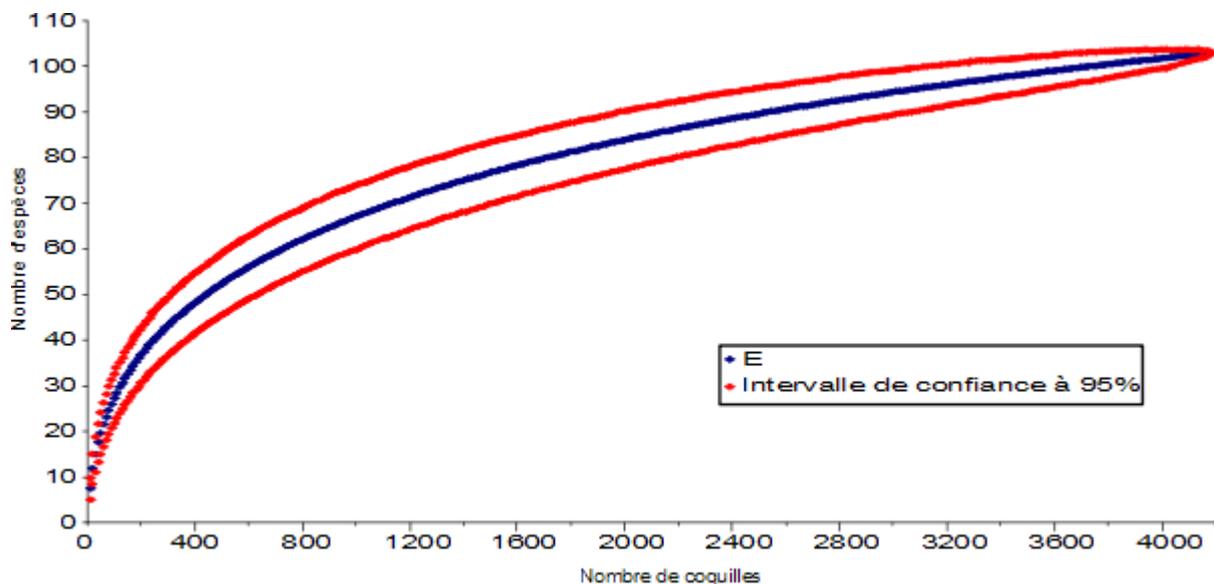


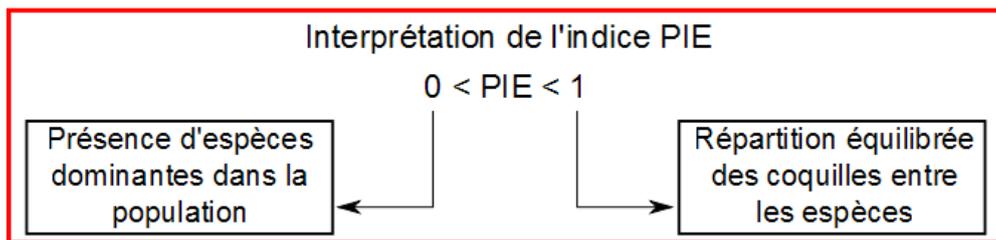
Figure 2.9 : Courbe de raréfaction d'une station construite par le logiciel Analytic Rarefaction 1.3 (Holland 2003) avec l'équation de Hurlbert (1971) et l'estimateur de variance de Heck (Heck et al. 1975) pour l'intervalle de confiance à 95 %.

## II.2.2. Etudier la structure de la biodiversité

L'indice PIE (« *Probability of Interspecific Encounter* ») mesure la répartition des coquilles entre les différentes espèces d'un échantillon et permet de détecter la présence ou non d'espèces dominantes. L'équation permettant de calculer cet indice prend en compte le nombre de coquilles (N), d'espèces (S) et la proportion de chaque espèce (p) (Simpson 1949, Hurlbert 1971, Lande 1996) (figure 2.10).

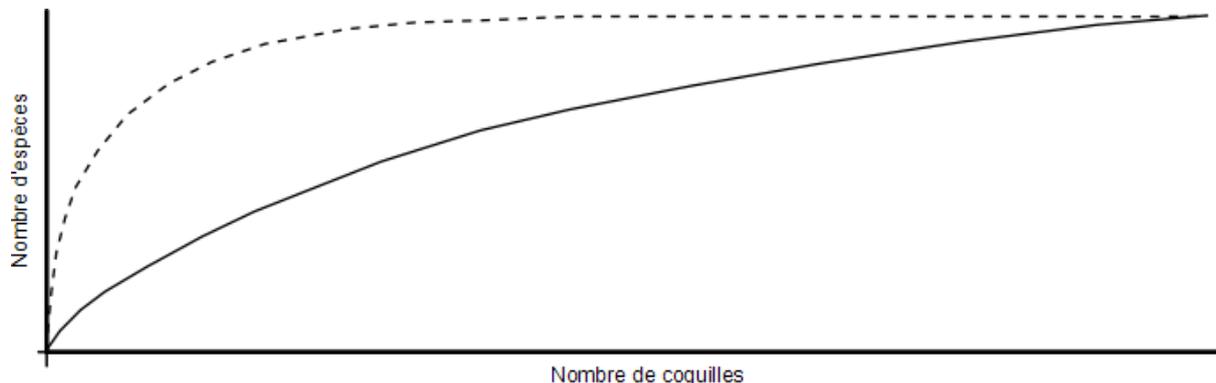
L'indice PIE est compris entre 0 et 1. Plus l'indice est proche de 0, plus la répartition des coquilles est déséquilibrée entre les espèces, indiquant donc la présence d'espèces dominantes, ou encore communes. A l'inverse, plus l'indice est proche de 1, plus la répartition des coquilles est équilibrée entre les espèces de l'échantillon.

$$PIE = \frac{N}{(N - 1)} \times (1 - \sum_{i=1}^S p_i^2)$$



**Figure 2.10 :** Equation et interprétation de l'indice PIE à partir du nombre de coquilles (N), d'espèces (S) et de la proportion de chaque espèce de l'échantillon (p).

L'un des avantages majeurs de l'indice PIE est qu'il est directement corrélé aux courbes de raréfaction, et plus particulièrement à la pente de la première partie de la courbe (Nei and Roychaudhury 1973, Gotelli and Graves 1996, Olszewski 2004, Olszewski and Kidwell 2007). Ainsi, la structure de la population est estimable qualitativement via cette pente des courbes de raréfaction (**figure 2.11**).

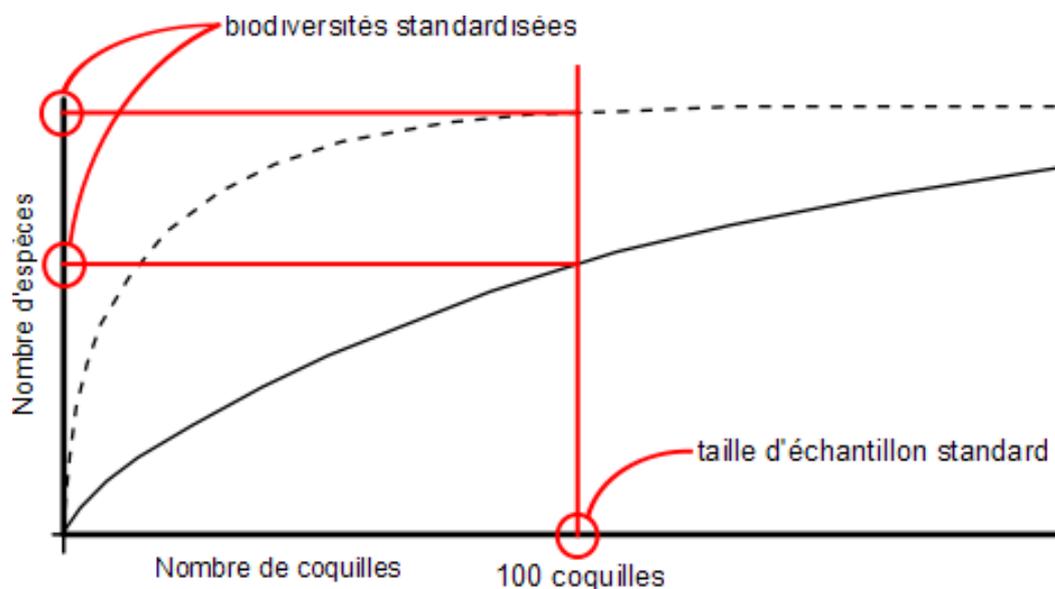


**Figure 2.11 :** Pente de la première partie de la courbe de raréfaction directement corrélée à l'indice PIE et dont les différences permettent une estimation qualitative de la structuration de la population.

La présence d'espèces communes et d'un cortège d'espèces rares se traduit par une très forte pente au départ de la courbe et passant ensuite plus ou moins brutalement à un plateau (forme asymptotique, courbe en pointillée). A l'opposé, une représentation des espèces assez homogène produit des courbes de raréfaction avec des pentes plus faibles à l'allure plus plane (courbe en trait plein).

### ***II.2.3. Standardisation et comparaisons des biodiversités***

Le nombre de coquilles collectées varie substantiellement entre les stations. Pour limiter les biais liés à cette taille variable des échantillons, les biodiversités des stations nécessitent une standardisation pour valider les comparaisons ultérieures. Les approches paléoécologiques actuelles standardisent généralement les échantillonnages en considérant un temps donné de recherche sur le terrain, un volume de sédiment, ou encore un nombre de spécimens (méthode retenue dans le cas de notre étude). La standardisation utilise les courbes de raréfaction permettant d'estimer un nombre de taxon pour un nombre de coquilles (ou taille d'échantillon) donné (**figure 2.12**). Un quota de 100 coquilles est choisi ici, car il s'agit d'une taille d'échantillon assez commune dans les études paléontologiques (Olszewski and Patzkowsky 2001).



**Figure 2.12 : Méthode de standardisation de la biodiversité des 36 stations utilisant une taille d'échantillon standard à 100 coquilles.**

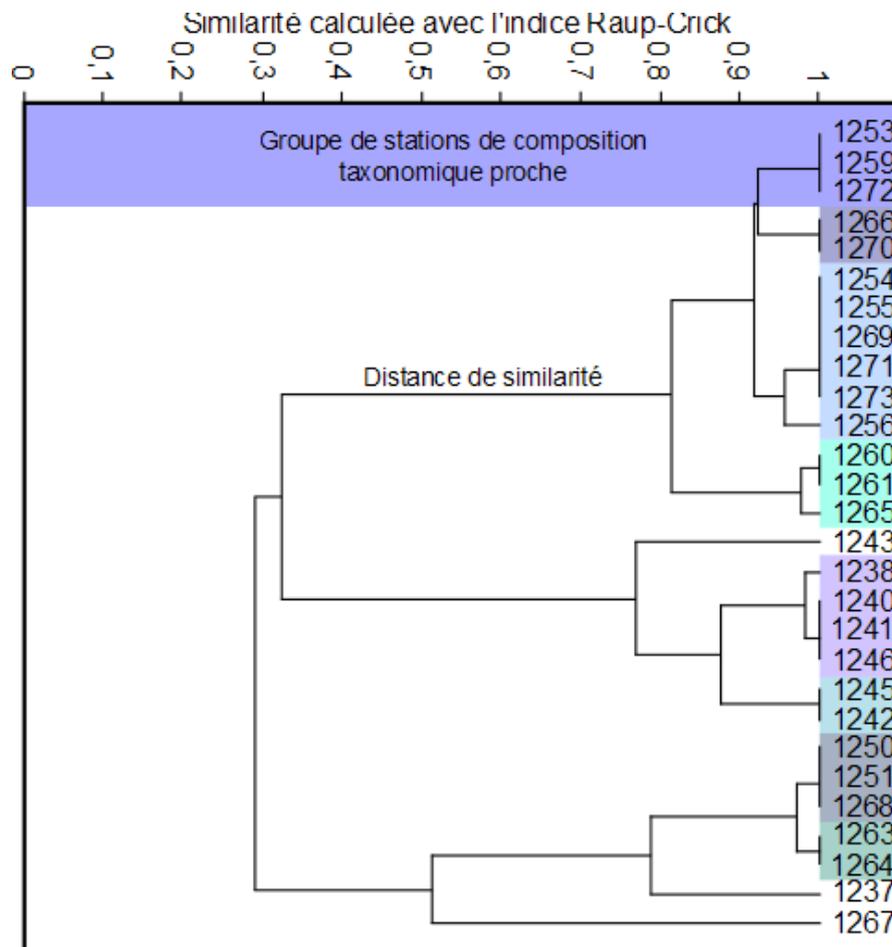
Les mesures de biodiversité ainsi standardisées peuvent être analysées et comparées statistiquement. Ces comparaisons statistiques des différences de biodiversité des échantillons reposent sur des tests U de Mann Whitney. Ce test, équivalent non paramétrique des ANOVA, permet la comparaison de deux groupes non appariés. Les résultats retenus comme significatifs sont pour des valeurs de  $p < 0,05$ . Il est ainsi possible de tester l'influence de paramètres environnementaux comme le type de substrat, la profondeur ou la salinité sur la biodiversité.

### II.3. Informations écologiques liées à la biodiversité

Les espèces ont des exigences écologiques propres (profondeur, nature du substrat, luminosité, hydrodynamisme...) pouvant être plus ou moins contraignantes selon les espèces (espèces ubiquistes vs. espèces spécifiques). La présence d'une espèce vivante dans une station implique donc nécessairement que l'environnement échantillonné rempli ses exigences. En retour, une association de taxons donnera une image plus ou moins précise des conditions environnementales du milieu échantillonné. Il est important d'identifier quelles sont les informations écologiques principales transcrites dans les communautés biologiques et quels types d'environnements sont susceptibles d'être reconnus à partir d'une liste d'organismes.

Dans cet objectif, les stations sont regroupées suivant la similitude de leurs associations d'espèces à l'aide d'analyses Cluster en se basant sur les matrices d'occurrences d'espèces. Ces analyses Cluster, conduites grâce au logiciel Past (Hammer et al. 2006), permettent un regroupement hiérarchisé d'un jeu de données à plusieurs variables. Dans notre étude les données sont les stations (lignes de la matrice) et les variables sont les espèces (colonnes de la matrice). La comparaison des associations d'espèces des différentes stations utilise des indices de similarité (ou des mesures de la distance) entre les échantillons. Dans le cas des données du lagon de Touho, l'indice le plus approprié est celui de Raup-Crick (Raup and Crick 1979). Il calcule une similarité à partir de données de présence/absence (annexe CD) en comparant le nombre d'espèces communes dans deux échantillons, ce nombre est une valeur moyenne obtenue après 200 boucles de ré-échantillonnages des données selon la

procédure Monte-Carlo. A noter que les données d'abondance brute offrent une résolution plus faible que les simples données de présence/absence et ne seront pas présentées ici. La classification des données et la construction des arbres de similarité utilisent l'algorithme UPGMA. Les stations s'organisent ainsi en groupes reliés entre eux par des distances de similarité figurées par les traits horizontaux (**figure 2.13**). Plus ces traits sont courts plus les paquets sont proches les uns des autres. L'indice de similarité permet de savoir si la composition taxonomique des stations est proche et si les groupes caractérisent bien un type de communauté.



**Figure 2.13 :** Dendrogramme calculé avec l'indice de similarité de Raup-Crick (1979) partit du tableau d'occurrence (présence/absence) des espèces vivantes. Les cadres de couleurs indiquent des exemples de groupes de stations de composition taxonomique proche.

Des analyses complémentaires d'ordination dite NMDS (Non-Metric multidimensional scaling) mesurent la robustesse de ces groupes de stations (Kruskal 1964). Dans l'espace 2D de cette analyse, deux points proches l'un de l'autre ont une composition taxonomique plus proche que deux points plus éloignés. Ces analyses utilisent le même indice de similarité Raup-Crick que les analyses Clusters et sont répétées 30 fois avec pour chaque configuration une valeur de stress associée. Cette valeur indique la confiance accordée à la distribution des stations dans un espace 2D. Normalement pour qu'une distribution soit utilisable elle doit avoir une valeur de stress inférieure à 0.2 et cette valeur doit être atteinte plusieurs fois par l'analyse (Clarke and Warwick 1994, Zuschin and Oliver 2003a, 2003b).

## II.4. Quantification des biais de préservation

Pionnier dans l'étude de la préservation de la biodiversité, [Johnson \(1960, 1965\)](#) propose d'utiliser les comparaisons entre les communautés vivantes et les assemblages de coquilles mortes d'un même site pour évaluer cette préservation. Cette approche est aujourd'hui encore une méthode très courante connue sous le nom d'actuo-taphonomie. Elle est mise en œuvre pour quantifier l'influence des processus taphonomiques sur la préservation de la biodiversité dans les assemblages de coquilles des sédiments modernes ou sub-fossiles. Les résultats des analyses actuo-taphonomiques restent difficiles à appliquer sur des séries anciennes puisqu'on ne dispose plus d'éléments de comparaison actuels. Les interprétations doivent alors être couplées à l'analyse des propriétés taphonomiques des assemblages fossiles, qui témoignent également des processus mis en jeu depuis la mort des individus jusqu'à leur préservation dans le sédiment.

L'objectif principal de la thèse réside dans la quantification des différentiels de préservation liés aux conditions environnementales et leur valorisation pour l'interprétation des séries fossiles. Pour cela il faut :

- Etudier la préservation des propriétés de la biodiversité au passage vivant/mort.
- Etudier la préservation au travers différents types d'environnements pour identifier des environnements types de bonne préservation et des environnements types de mauvaise préservation.
- Tester l'effet de certains paramètres environnementaux sur la conservation de cette image.
- Choisir les meilleurs critères taphonomiques pour la caractérisation et l'interprétation des assemblages fossiles.

### II.4.1. Altérations des propriétés de la biodiversité

La biodiversité et la structure des populations des assemblages de coquilles mortes ou fossiles sont quantifiées avec les mêmes outils que ceux utilisés pour les communautés vivantes. Pour caractériser l'effet de la préservation [Olszewski et Kidwell \(2007\)](#) proposent des comparaisons multicritères considérant :

- La forme des courbes de raréfactions des communautés vivantes et des assemblages de coquilles mortes.
- Les différences de richesses spécifiques ( $\Delta S$ ) entre les communautés vivantes et les assemblages de coquilles mortes.
- Les différences les indices PIE ( $\Delta \text{PIE}$ ) entre des communautés vivantes et des assemblages de coquilles mortes.

La comparaison de ces trois paramètres leur a permis d'établir 9 cas théoriques de perturbation taphonomique des propriétés de la biodiversité (**figure 2.14**). D'après la différence de l'indice PIE et surtout la différence de richesse spécifique, il est possible de reconnaître si les assemblages de coquilles mortes sont majoritairement autochtones (colonne de gauche) ou allochtones (colonne de droite). Les modalités de perturbations taphonomiques permettent aussi de reconnaître les processus mis en jeu lors de l'accumulation des coquilles dans les sédiments ([Olszewski and Kidwell 2007](#)).

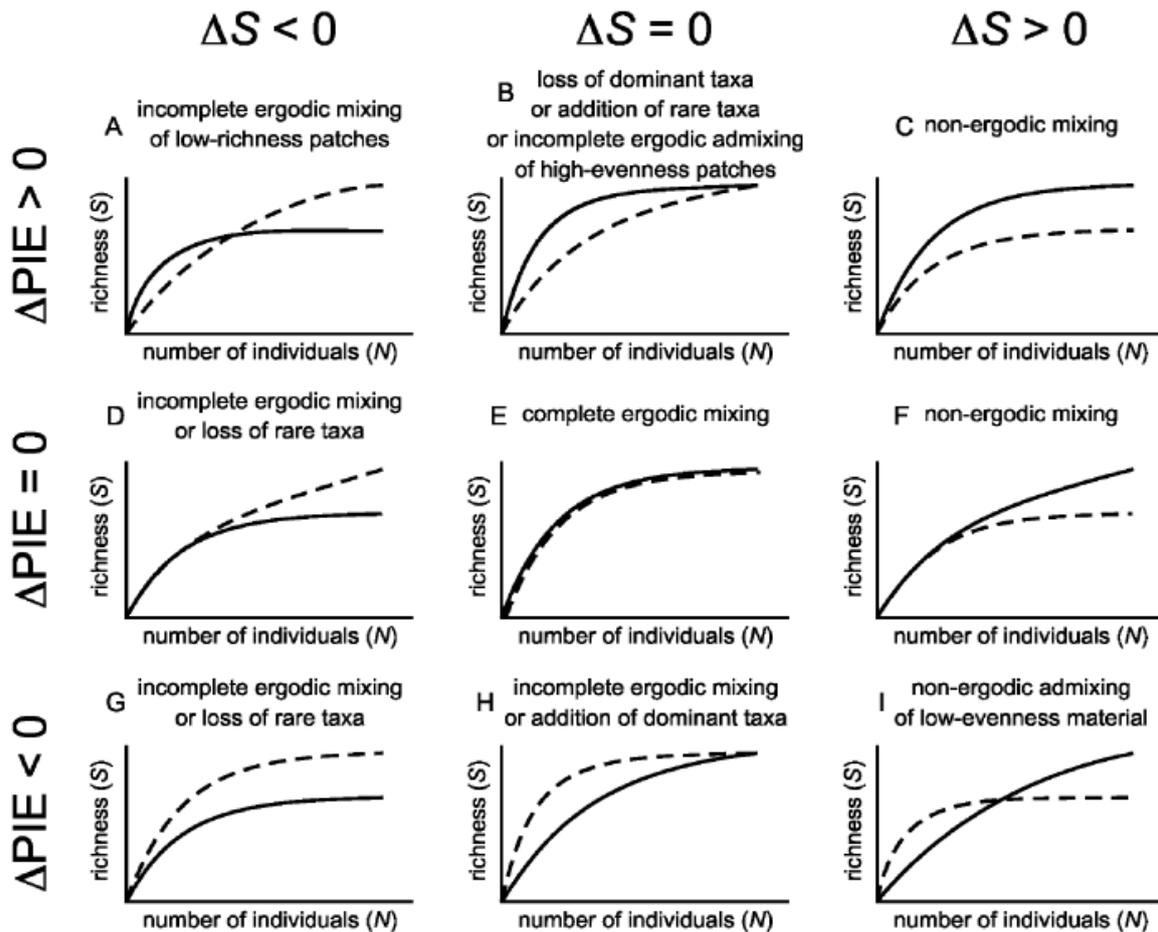


Figure 2.14 : Cas théoriques de perturbation des propriétés de la biodiversité au passage vivant-mort. Les intitulés décrivent l'action d'un seul processus qui peut avoir pour conséquence les résultats décrits. Les communautés vivantes reflètent ici la biodiversité d'un habitat entier pas d'un site local. Courbe en trait plein : assemblage de coquilles mortes ; courbe en pointillée : assemblage de coquilles vivantes (figure 5 d'Olszewski and Kidwell, 2007).

## II.4.2. Evaluation de la préservation des communautés biologiques : Les indices de fidélité

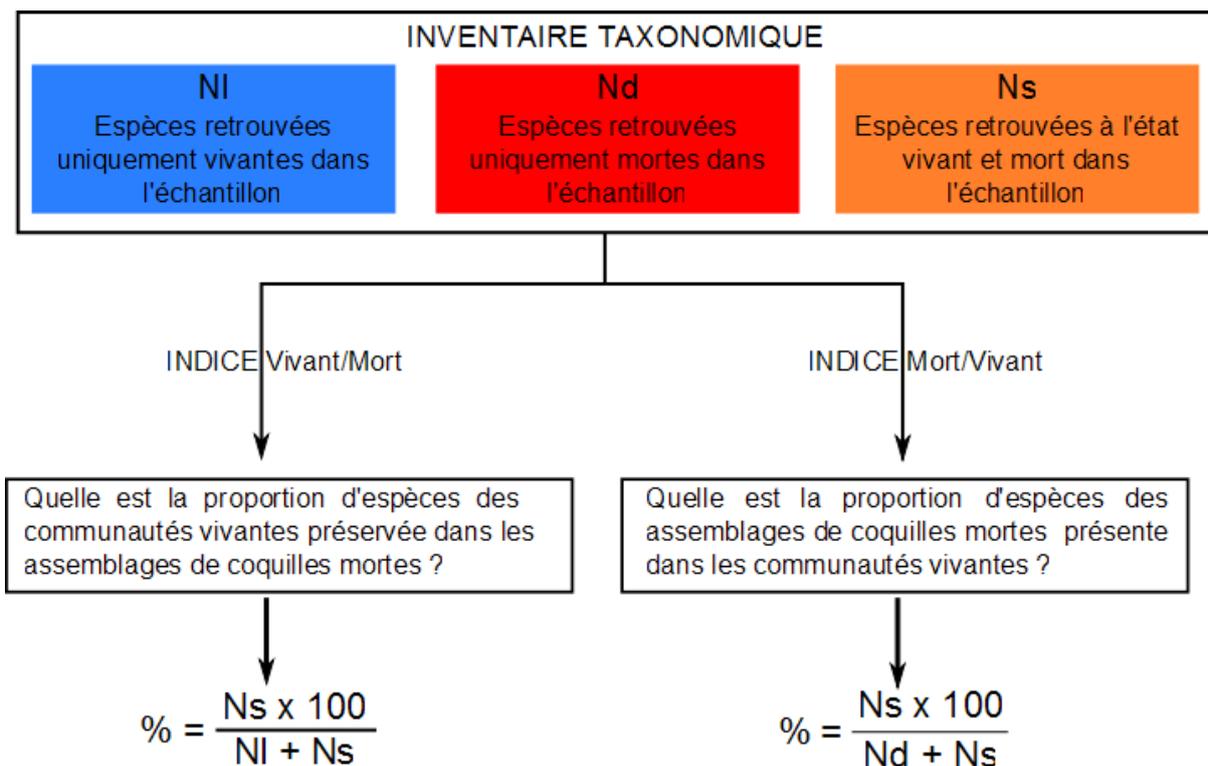
La composition taxonomique des assemblages de coquilles mortes reflète-t-elle bien les communautés biologiques d'origines ? Pour répondre à cette question, la comparaison des biodiversités des assemblages vivants et morts permet de se faire une idée de la fidélité des assemblages de coquilles mortes à l'écosystème vivant du même site. Cette fidélité est évaluée quantitativement grâce à deux indices complémentaires : l'indice de fidélité Vivant/Mort (IDF V/M) et l'indice de fidélité Mort/Vivant (IDF M/V) (Kidwell and Bosence 1991). Pour calculer ces deux indices, il faut dans un premier temps distinguer trois types d'espèces à l'échelle du site étudié (figure 2.15 ; annexe CD) :

- Les espèces uniquement enregistrées vivantes dans l'échantillon (c'est-à-dire dans les communautés biologiques) (NI).
- Les espèces uniquement enregistrées mortes dans l'échantillon (c'est-à-dire dans les assemblages de coquilles mortes) (Nd).

- Les espèces enregistrées à la fois à l'état vivant et mort dans l'échantillon (c'est-à-dire dans les communautés biologiques et les assemblages de coquilles mortes) (Ns).

A partir de cet inventaire taxonomique, les indices de fidélité se calculent grâce aux équations données par [Kidwell et Bosence \(1991\)](#), [Zuschin and Oliver 2003b](#), [Lockwood and Chastant 2006](#) (**figure 2.15**). Chaque indice permet de répondre à des questions précises :

- Dans quelles mesures la biodiversité des communautés vivantes est-elle préservée dans les assemblages de coquilles mortes ? **L'indice Vivant/Mort** permet de répondre à cette question en calculant le pourcentage d'espèces communes aux communautés biologiques et aux assemblages de coquilles associés et en évaluant ainsi la proportion d'espèces de la communauté biologique conservée dans ces assemblages.
- Dans quelles mesures la biodiversité des assemblages de coquilles mortes est-elle représentative des communautés biologiques auxquelles ils sont associés ? Quel est le degré d'accumulation d'espèces allochtones dans les assemblages de coquilles mortes ? **L'indice Mort/Vivant** permet de répondre à ces questions en calculant le pourcentage d'espèces communes aux assemblages de coquilles mortes et aux communautés biologiques associées et donc d'évaluer la proportion d'espèces d'un assemblage de coquilles mortes initialement présentes dans une communauté vivante.



**Figure 2.15 :** Equations et interprétations des indices de fidélité Vivant/Mort et Mort/Vivant. Ns : espèces uniquement enregistrées vivantes, Nd : espèces uniquement enregistrées mortes, Ns : espèces enregistrées à la fois à l'état vivant et mort dans l'échantillon.

Ces indices de fidélités sont ensuite projetés dans un espace 2D avec l'indice Vivant/Mort en abscisse et l'indice Mort/Vivant en ordonnée (**figure 2.16**). L'axe des abscisses décrit alors le degré de préservation de la biodiversité des communautés biologiques alors que l'axe des ordonnées décrit le degré d'accumulation d'espèces allochtones dans les assemblages de coquilles mortes. La préservation augmente le long de l'axe x contrairement à

l'accumulation d'espèces allochtones qui diminue le long de l'axe y. Quatre domaines de préservation sont également distingués :

- **Domaine de remplacement de la biodiversité vivante (quadrant SW, en rouge) :** il correspond à l'aire délimitée par des valeurs d'indices de fidélités inférieures à 50 %. De telles valeurs traduisent une faible préservation des espèces autochtones, moins de la moitié de la biodiversité de la communauté d'origine, remplacées par une forte accumulation d'espèces allochtones représentant au moins la moitié de la biodiversité de l'assemblage de coquilles mortes. Les assemblages présents dans ce domaine de préservation représentent un danger pour la fiabilité des reconstitutions paléoenvironnementales locales. Il est préférable de les écarter pour de tels travaux, cependant, ils peuvent être utiles pour l'étude des processus taphonomiques.
- **Domaine de faible préservation et accumulation (quadrant NW, en orange) :** il correspond à l'aire comprise entre des valeurs de l'indice Vivant/Mort inférieures à 50 % et des valeurs de l'indice Mort/Vivant supérieures à 50 %. De telles valeurs traduisent une faible préservation des espèces autochtones, moins de la moitié de la biodiversité de la communauté biologique, et une faible accumulation d'espèces allochtones représentant moins de la moitié de la biodiversité de l'assemblage de coquilles mortes. Cette perte d'espèces non remplacées conduit à une sous-estimation de la biodiversité locale. Cependant les espèces présentes sont en majorité autochtones, ainsi ces assemblages peuvent être utilisés pour des études paléoenvironnementales. Les reconstitutions résultantes seront incomplètes mais relativement fiables.
- **Domaine de forte préservation et accumulation (quadrant SE, en jaune) :** il correspond à l'aire comprise entre des valeurs de l'indice Vivant/Mort supérieures à 50 % et des valeurs de l'indice Mort/Vivant inférieures à 50 %. De telles valeurs traduisent une importante préservation des espèces autochtones, plus de la moitié de la biodiversité de la communauté vivante, et une forte accumulation d'espèces allochtones représentant plus de la moitié de la biodiversité de l'assemblage de coquilles mortes. Cet important apport d'espèces allochtones, polluant très fortement les assemblages de coquilles mortes, conduit à une surestimation de la biodiversité locale et brouille les informations écologiques de l'écosystème d'origine. Les reconstitutions paléoenvironnementales sont délicates car préalablement une étude taphonomique minutieuse des coquilles est nécessaire pour identifier les espèces allochtones. Si cette démarche est possible, alors ces reconstitutions seront tout à fait fiables, sinon il est préférable de les écarter. Ces assemblages sont également très intéressants pour une estimation de la biodiversité à plus grande échelle.
- **Domaine de forte préservation et faible accumulation (quadrant NE, en vert) :** il correspond à l'aire délimitée par des valeurs d'indices de fidélités supérieures à 50 %. De telles valeurs traduisent une importante préservation des espèces autochtones, plus de la moitié de la biodiversité de la communauté d'origine, et une faible accumulation d'espèces allochtones représentant moins de la moitié de la biodiversité de l'assemblage de coquilles mortes. Du fait de cette très bonne préservation des communautés biologiques et de leur faible pollution par l'apport d'espèces allochtones, ces assemblages de coquilles mortes se prêtent parfaitement à des reconstitutions paléoenvironnementales de grande fiabilité.

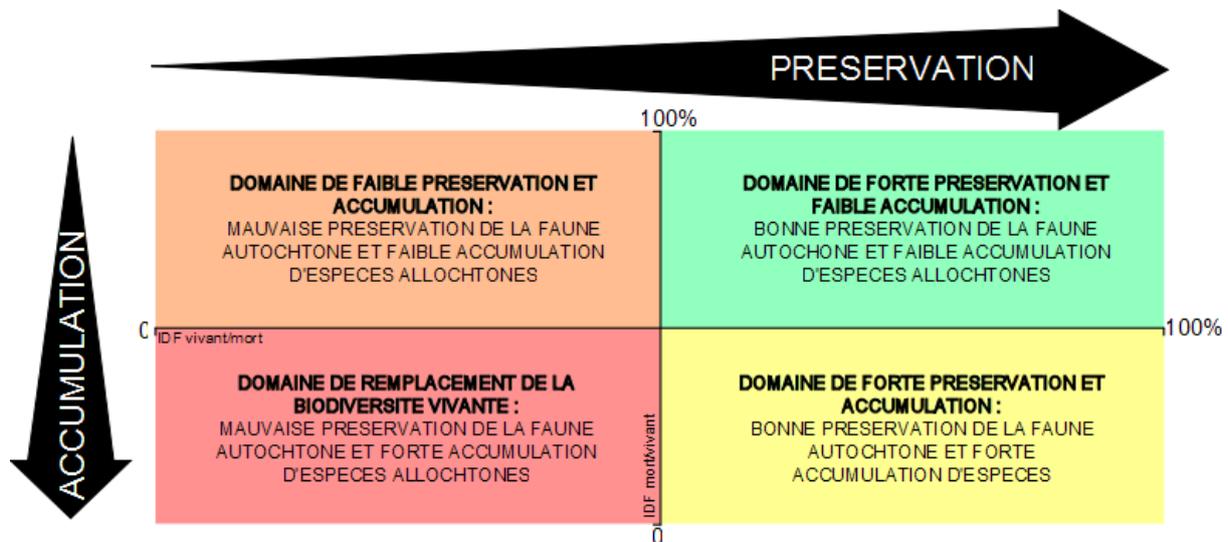


Figure 2.16 : Représentation 2D des indices de fidélités décrivant la préservation des communautés initiales et l'accumulation d'espèces allochtones dans les assemblages de coquilles mortes et définissant quatre domaines de préservation : en rouge, le domaine de remplacement de la biodiversité vivante ; en orange, le domaine de faible préservation et accumulation ; en jaune, le domaine de forte préservation et accumulation ; en vert, le domaine de forte préservation et faible accumulation.

De la même façon que pour les biodiversités, les indices de fidélité sont aussi comparés statistiquement pour tester l'influence des paramètres environnementaux comme la nature du substrat, la profondeur, la salinité ou encore l'influence de paramètres intrinsèques aux espèces telle que l'abondance des espèces, le mode de vie des organismes et la nature minéralogique des coquilles. Ces comparaisons reposent également sur des tests U de Mann Whitney et les résultats sont considérés comme significatifs quand  $p < 0,05$ .

### II.4.3. L'analyse des taphofaciès

Indépendamment de la composition taxonomique, un assemblage de fossiles peut être décrit d'après ses caractéristiques taphonomiques. Dans le cas des mollusques, des critères quantitatifs et qualitatifs classiques sont par exemple : le pourcentage de coquilles cassées, le pourcentage d'éléments articulés, le pourcentage de corrosion, l'orientation des coquilles, etc. (Boucot 1953, Johnson 1960, Brandt 1989). Des « grades taphonomiques » ou « taphofaciès » peuvent ainsi être définis pour des assemblages qui partagent des modes similaires de préservation. Ainsi les taphofaciès donnent des informations non seulement sur la qualité de préservation d'un assemblage de fossiles mais aussi sur l'histoire des dépôts. Des assemblages avec des grades taphonomiques ou des taphofaciès identiques ont une histoire taphonomique similaire.

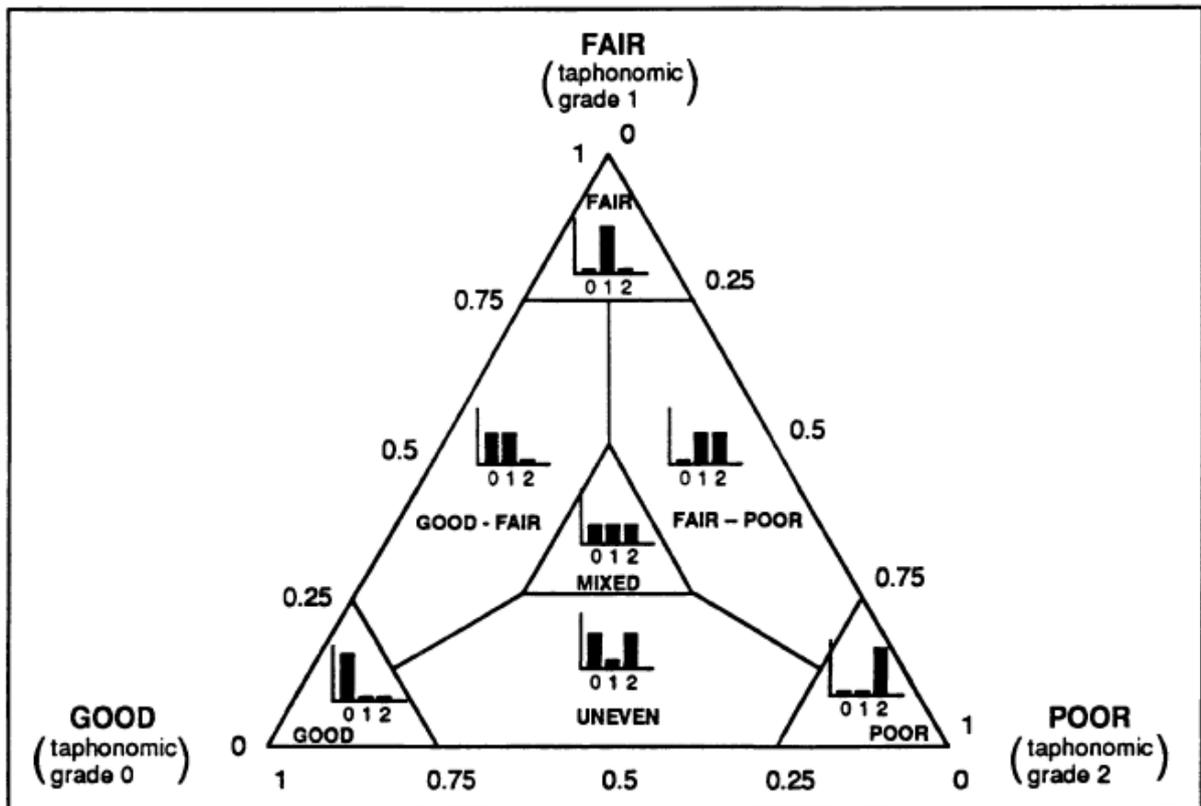


Figure 2.17 : Diagramme ternaire. Chaque pôle représente un grade taphonomique particulier. La position d'un échantillon dans le diagramme est déterminée par la proportion de spécimens en condition «good», «fair» ou «poor». Les histogrammes dans chaque champ du diagramme illustrent les variations des grades taphonomiques dans un échantillon au sein d'un champ (figure 1 de Kowalewski et al. 1995).

Pour faciliter les comparaisons Kowalewski et al. (1995) propose une projection de caractéristiques taphonomiques simples dans un diagramme ternaire (figure 2.17) où les champs de l'espace taphonomiques correspondent à des modes de préservation, mais aussi à des conditions de dépôt. Dans tous les cas, l'interprétation des caractéristiques taphonomiques en termes de paléoenvironnements et/ou de conditions de dépôt nécessite une approche multicritère et un travail important d'acquisition de données sur le terrain ou en laboratoire.

# CHAPITRE 3

## Préservation de la Biodiversité dans les Archives Sédimentaires

L'une des grandes interrogations attachées aux données paléontologiques est de savoir si la biodiversité des assemblages fossiles est bien représentative de la biodiversité d'origine. La comparaison entre les communautés vivantes et les assemblages de coquilles mortes permet de quantifier les perturbations liées aux processus taphonomiques jusqu'à l'enfouissement des coquilles :

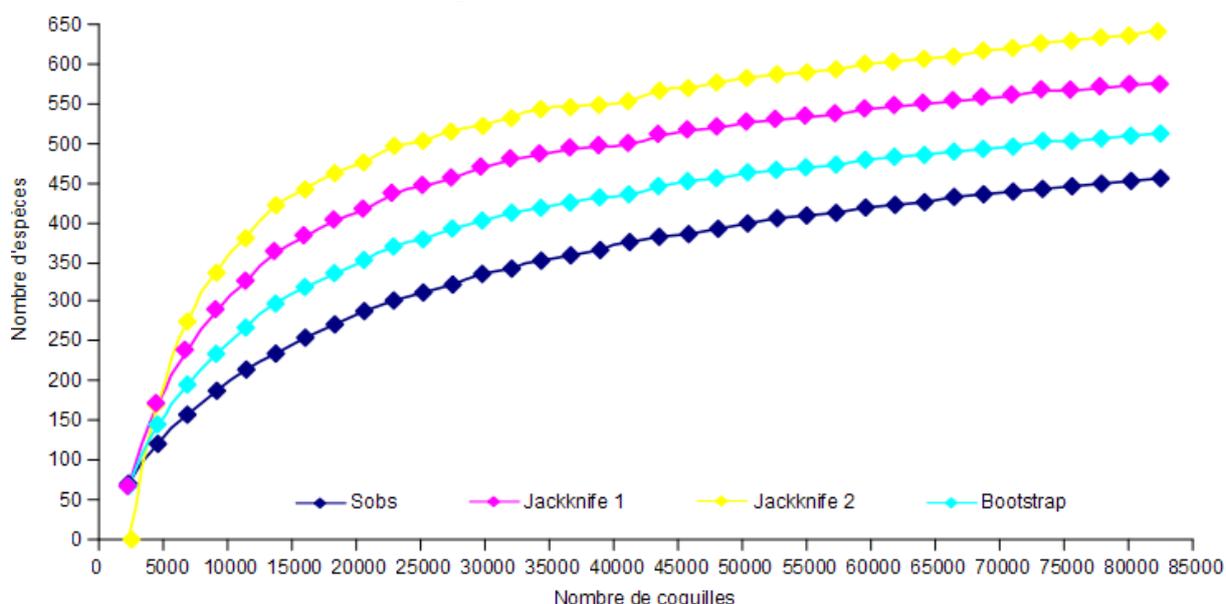
- Dans quelle proportion la biodiversité initiale est-elle préservée dans les assemblages de coquilles mortes ?
- Quel est le degré de pollution des assemblages morts par accumulation de coquilles allochtones ou diachrones (condensation du temps) ?
- Quel est l'impact sur la fréquence relative des taxons de l'apport et/ou la perte de coquilles au cours de l'enfouissement ?
- Il est un fait que la biodiversité observée est dépendante de l'effort d'échantillonnage. Ainsi, quel est le niveau d'échantillonnage nécessaire pour une estimation correcte de la biodiversité locale, régionale, ou pour la restitution d'informations écologiques et environnementales ?

# I. ESTIMATIONS DE LA RICHESSE TAXONOMIQUE ET QUALITE D'ECHANTILLONNAGE

## I.1. Estimations de la biodiversité

*Que représente la biodiversité de nos échantillons par rapport à la biodiversité réelle ?*

Les données quantitatives à Touho permettent des estimations de la richesse spécifique à l'échelle du lagon en combinant les données d'abondance des espèces des différentes stations (**annexe CD**). La courbe de raréfaction décrivant les données ( $S_{obs}$ ) (**figure 3.1**) indique une biodiversité globale de 457 espèces pour une taille d'échantillon de 82 547 coquilles. Les courbes correspondant aux estimateurs secondaires (Bootstrap, Jackknife 1 et Jackknife 2) suggèrent une biodiversité réelle bien supérieure : 512 espèces pour l'indice Bootstrap ; 576 espèces pour l'indice Jackknife 1 ; et 642 espèces pour l'indice Jackknife 2. Par conséquent, les collectes de terrains n'ont échantillonné au minimum que 71 % et au maximum 89 % de la biodiversité globale du secteur de Touho.



**Figure 3.1 : Courbes de raréfaction et estimations de la biodiversité globale du lagon Touho. La courbe bleu foncé décrit la biodiversité échantillonnée ( $S_{obs}$ ), les trois autres courbes correspondent aux estimateurs de la diversité réelle.**

Lorsque les données sont restreintes aux seules données des individus collectés vivants (**figure 3.2**), la biodiversité n'atteint plus que 298 espèces pour une taille d'échantillon de 39 953 coquilles. Les indices de diversité Bootstrap, Jackknife 1 et Jackknife 2 donnent respectivement une biodiversité de 338 espèces, 384 espèces et 420 espèces vivantes dans le lagon de Touho. Notre échantillon représente donc au minimum 71 % et au maximum 88 % de la biodiversité vivante réelle.

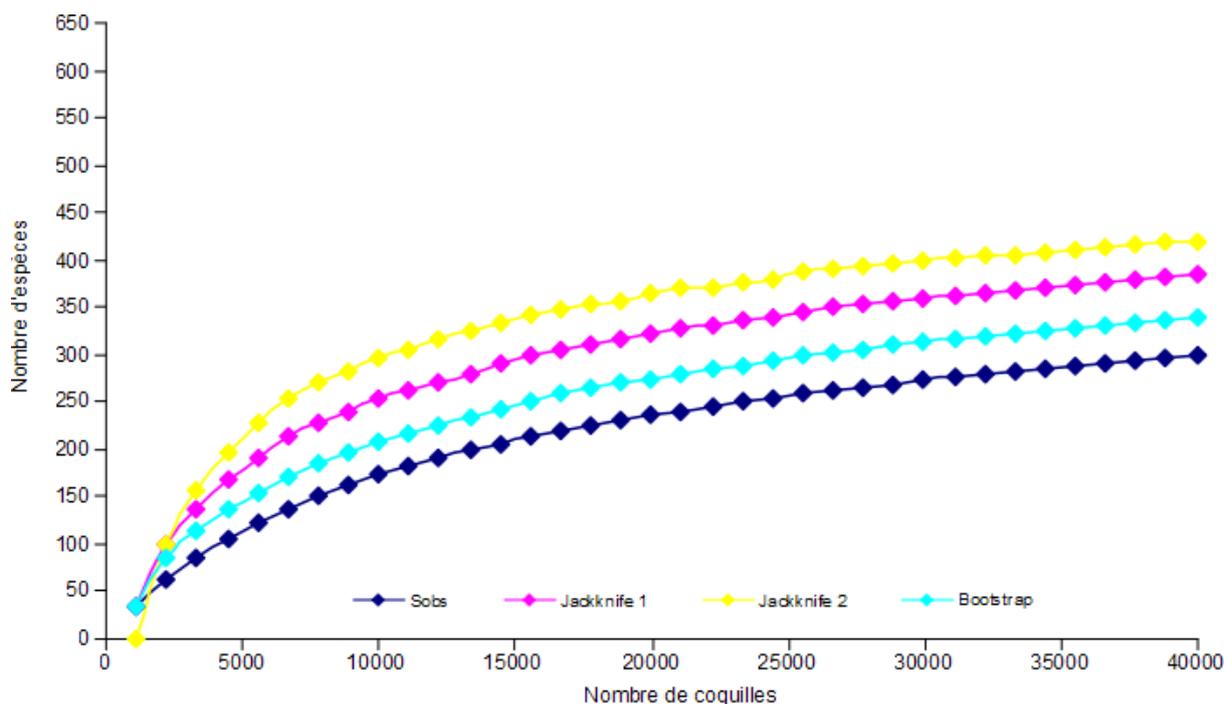


Figure 3.2 : Courbes de raréfaction et estimations de la biodiversité basée uniquement sur les coquilles enregistrées vivantes au moment de la récolte. La courbe bleu foncé décrit la biodiversité échantillonnée ( $S_{obs}$ ), les trois autres courbes correspondent aux estimateurs de la diversité vivante réelle.

Enfin, la **figure 3.3** présente les résultats pour la faune morte. La biodiversité échantillonnée comprend 438 espèces pour une taille d'échantillon de 42 594 coquilles. Les estimateurs de diversité donnent des biodiversités mortes de 493 espèces avec la méthode Bootstrap, de 558 espèces avec Jackknife 1 et de 620 avec l'indice Jackknife 2. L'échantillonnage effectué à Touho représente donc au minimum 70 % et au maximum 89 % de la biodiversité morte réelle du lagon.

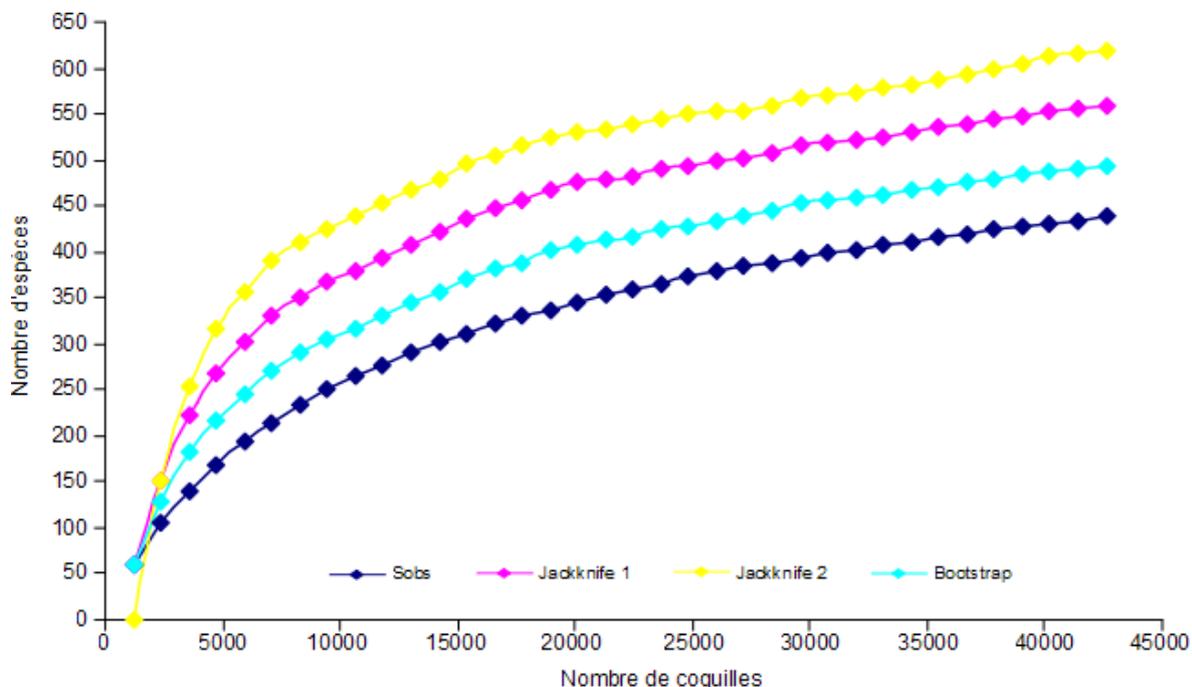


Figure 3.3 : Courbes de raréfaction et estimations de la biodiversité basées uniquement sur les coquilles enregistrées mortes au moment de la récolte. La courbe bleu foncé décrit la biodiversité échantillonnée ( $S_{obs}$ ), les trois autres courbes correspondent aux estimateurs de la diversité morte réelle.

Dans le cas du lagon de Touho, les trois faunes (morte, vivante, globale) montrent des courbes de raréfaction de forme asymptotique caractéristique (atteignant un palier) des échantillons pouvant être considérés comme suffisamment représentatifs de la biodiversité du site pour servir de base aux estimations de la biodiversité réelle. De plus, quelles que soient les faunes considérées, les données observées échantillonnent entre 70 % et 90 % de la biodiversité initiale. On peut ainsi conclure que l'effort d'échantillonnage fourni à Touho a permis une bonne, voire un très bonne récolte de la biodiversité du lagon.

## I.2. Des assemblages de coquilles mortes plus diversifiés que les communautés biologiques

Sur les 457 espèces récoltées dans le lagon de Touho, la faune morte avec 438 espèces, soit 96 % des espèces échantillonnées, est clairement plus riche que la faune vivante avec seulement 298 espèces représentant 65 % des espèces échantillonnées (**figure 3.2 et 3.3**). Il y a donc une différence de biodiversité ( $\Delta S$ ) de 140 espèces entre les deux types de faunes. La faune globale peut aussi se décrire selon trois groupes d'espèces caractérisées par leur état au moment de la récolte (**figure 3.4**).

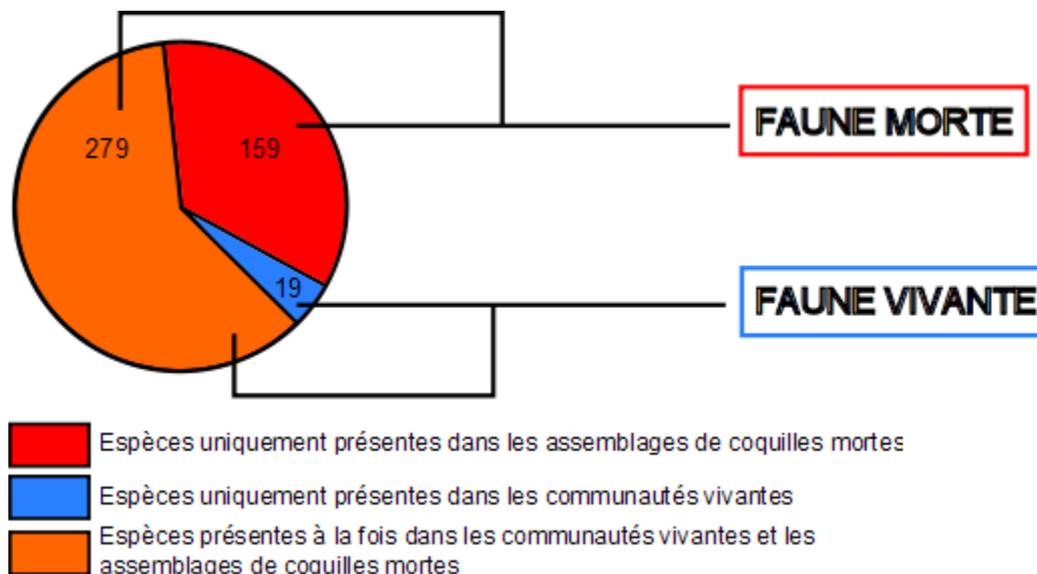


Figure 3.4 : Distinction des espèces échantillonnées selon leur état au moment de la récolte : en bleu les espèces enregistrées uniquement à l'état vivant ; en rouge les espèces enregistrées uniquement à l'état mort ; et en orange les espèces enregistrées à l'état vivant et à l'état mort dans le lagon.

La faune vivante se compose alors de 19 espèces enregistrées uniquement dans les communautés vivantes, soit à peine 4 % du nombre total d'espèces échantillonnées et 6 % des espèces de la faune vivante, et de 279 espèces enregistrées à la fois dans les communautés vivantes et dans les assemblages de coquilles mortes, soit 61 % des espèces de la faune globale et 94 % des espèces de la faune vivante. Ces dernières correspondent également à 64 % des espèces de la faune morte qui se compose aussi de 159 espèces enregistrées uniquement dans les assemblages de coquilles mortes, soit près de 35 % des espèces de la faune globale et 36 % des espèces de la faune morte.

Ainsi près de 35 % du nombre total d'espèces sont présentes uniquement à l'état mort dans notre échantillon du lagon de Touho, contre seulement 4 % du nombre total d'espèces récoltées présentes uniquement à l'état vivant. De ce fait, la biodiversité des assemblages de coquilles mortes est plus importante, de 31 % des espèces récoltées, que la biodiversité des

communautés biologiques. Différents mécanismes peuvent expliquer cette surreprésentation des espèces mortes :

- Une partie de ces espèces représentées uniquement par des individus morts ne vivent que dans des micro-environnements non échantillonnés au cours de la mission de terrain (Bouchet et al. 2009), la différence entre vivant et mort révélant ainsi l'hétérogénéité de l'échantillonnage.
- Une partie de ces espèces n'a pas de représentant vivant actuel dans le lagon, les coquilles mortes révèlent alors une part de l'histoire de la biodiversité dans le lagon (*time-averaging*) ou renseignent sur le transport des coquilles par les courants marins.

Les reconstitutions des paléoenvironnements et les estimations de la biodiversité fossiles pouvant être fortement affectées par la condensation du temps ou les mélanges de milieux voisins, il est fondamental de déterminer le rôle des facteurs écologiques et taphonomiques dans l'accumulation d'espèces mortes dans les sédiments.

### *Quel est l'impact de la structure de la population sur l'effort d'échantillonnage et les estimations de la biodiversité ?*

L'abondance relative des espèces a une importance cruciale sur leur probabilité d'échantillonnage. Plus une espèce comprend d'individus (espèces communes), plus elle a de chance d'être collectée. A l'inverse, la collecte des espèces rares, comprenant peu d'individus, nécessite un effort d'échantillonnage plus important. L'abondance des espèces est d'autant plus importante quand l'étude se porte sur un assemblage fossile. La biodiversité des ces assemblages est très majoritairement, voire exclusivement, constituée d'espèces communes dont la plus grande quantité de coquilles rend leur échantillonnage plus probable que les espèces rares sur un affleurement relativement petit et où les méthodes de prélèvement sont plus contraignantes et limitées que dans un environnement actuel. Pour ces raisons, l'abondance relative des espèces et la structure de la biodiversité influencent également les estimations de la biodiversité. Cependant, la distinction entre espèces communes et rares reste relativement subjective. Quatre limites différentes entre espèces communes et espèces rares sont retenues pour l'analyse de la faune de Touho:

- une limite à 10 coquilles par station
- une limite à 1 % des coquilles de chaque station
- une limite à 5 % des coquilles de chaque station
- une limite à 10 % des coquilles de chaque station

Sur la base des espèces communes, des courbes de raréfaction sont construites pour la biodiversité échantillonnée et les biodiversités estimées avec les indices de diversité Bootstrap, Jackknife 1 et Jackknife 2. Cette démarche permet de tester l'effet rareté des espèces sur les biodiversités échantillonnées et donc sur les estimations de la richesse taxonomique réelle à l'échelle de notre site d'étude. Ce test est appliqué à la fois sur la faune vivante (**figure 3.5**) et sur la faune morte (**figure 3.6**) pour déceler éventuellement un impact différent entre les communautés biologiques et les assemblages de coquilles mortes.

Pour la faune vivante, les biodiversités des espèces communes échantillonnées varient considérablement selon la limite choisie :

- **La limite à 1 % des coquilles de la station (figure 3.5A) :** la biodiversité s'élève alors à 188 espèces communes pour une taille d'échantillon de 35 669 coquilles représentant 89 % de la taille d'échantillon initiale. Les indices de diversité Bootstrap, Jackknife 1 et Jackknife 2 estiment respectivement des biodiversités de 224 espèces, 268 espèces et 314 espèces correspondant respectivement à près de 66 %, 70 % et 75 % des biodiversités estimées avec les mêmes indices pour

l'échantillon total. Cette limite, entre espèces communes et espèces rares, conserve une grande partie (la plus grande des quatre limites testées) de la biodiversité vivante d'origine avec 63 % des espèces vivantes récoltées considérées comme communes. Cette limite donne également les biodiversités vivantes estimées les plus élevées et les plus proches des estimations obtenues avec les mêmes indices pour l'ensemble des données de la faune vivante.

- **La limite à 10 coquilles par station (figure 3.5B) :** 145 espèces communes sont enregistrées, soit près de 49 % de la biodiversité vivante totale, pour une taille d'échantillon de 37 001 coquilles représentant près de 93 % de la taille d'échantillon initiale. Les estimateurs de diversité donnent des biodiversités de 171 espèces avec Bootstrap, 200 espèces avec Jackknife 1 et 222 avec Jackknife 2. ces biodiversités correspondent respectivement à 50 %, 52 % et 53 % des biodiversités estimées avec les mêmes indices pour la faune vivante totale.
- **La limite à 5 % des coquilles de la station (figure 3.5C) :** 80 espèces communes sont comptabilisées, soit près de 27 % du nombre total d'espèces vivantes, pour une taille d'échantillon de 29 241 coquilles représentant plus de 72 % de la taille d'échantillon initiale. Les indices de diversité estiment des biodiversités de 101 espèces, soit moins de 30 % de la biodiversité vivante estimée avec Bootstrap ; de 131 espèces, soit plus de 34 % de la biodiversité vivante estimée avec Jackknife 1 ; et de 166 espèces, soit moins de 40 % de la biodiversité vivante estimée avec Jackknife 2.
- **La limite à 10 % des coquilles de la station (figure 3.5D) :** seulement 52 espèces communes sont enregistrées, soit moins de 18 % de la biodiversité vivante totale, pour une taille d'échantillon de 24 827 coquilles représentant 62 % de la taille d'échantillon initiale. Les estimateurs de diversité donnent des biodiversités de 67 espèces avec Bootstrap, 90 espèces avec Jackknife 1 et 120 avec Jackknife 2. ces biodiversités correspondent respectivement à moins de 20 %, 24 % et 29 % des biodiversités estimées avec les mêmes indices pour la faune vivante totale. Cette limite, entre espèces communes et espèces rares, ne conserve qu'une faible part (la plus faible petite des quatre limites testées) de la biodiversité vivante d'origine avec moins de 18 % des espèces vivantes récoltées considérées comme communes. Cette limite donne également les estimations de la biodiversité vivante les plus faibles et les plus éloignées des estimations obtenues avec les mêmes indices pour l'ensemble des données de la faune vivante.

Outre les valeurs de biodiversité, la forme des courbes de raréfaction peut être fortement perturbée en fonction de la limite entre espèces communes et espèces rares considérée. On observe une perte progressive de la forme asymptotique caractéristique des courbes plus cette limite augmente, jusqu'à tendre vers une relation presque linéaire entre le nombre de coquilles et le nombre d'espèces pour les limites les plus importantes tels que 5 % et 10 % des coquilles de la station. La forme linéaire de la courbe de raréfaction des données ( $S_{obs}$ ) indique clairement que les assemblages d'espèces communes définis par les limites à 5 % et à 10 % des coquilles de la station ne permettent en aucune façon des estimations correctes de la structure et de la richesse de la biodiversité vivante, contrairement aux assemblages d'espèces communes définis par les limites à 1 % des coquilles de la station et à 10 coquilles, dont la forme asymptotique des courbes de données ( $S_{obs}$ ) autorise de telles estimations.

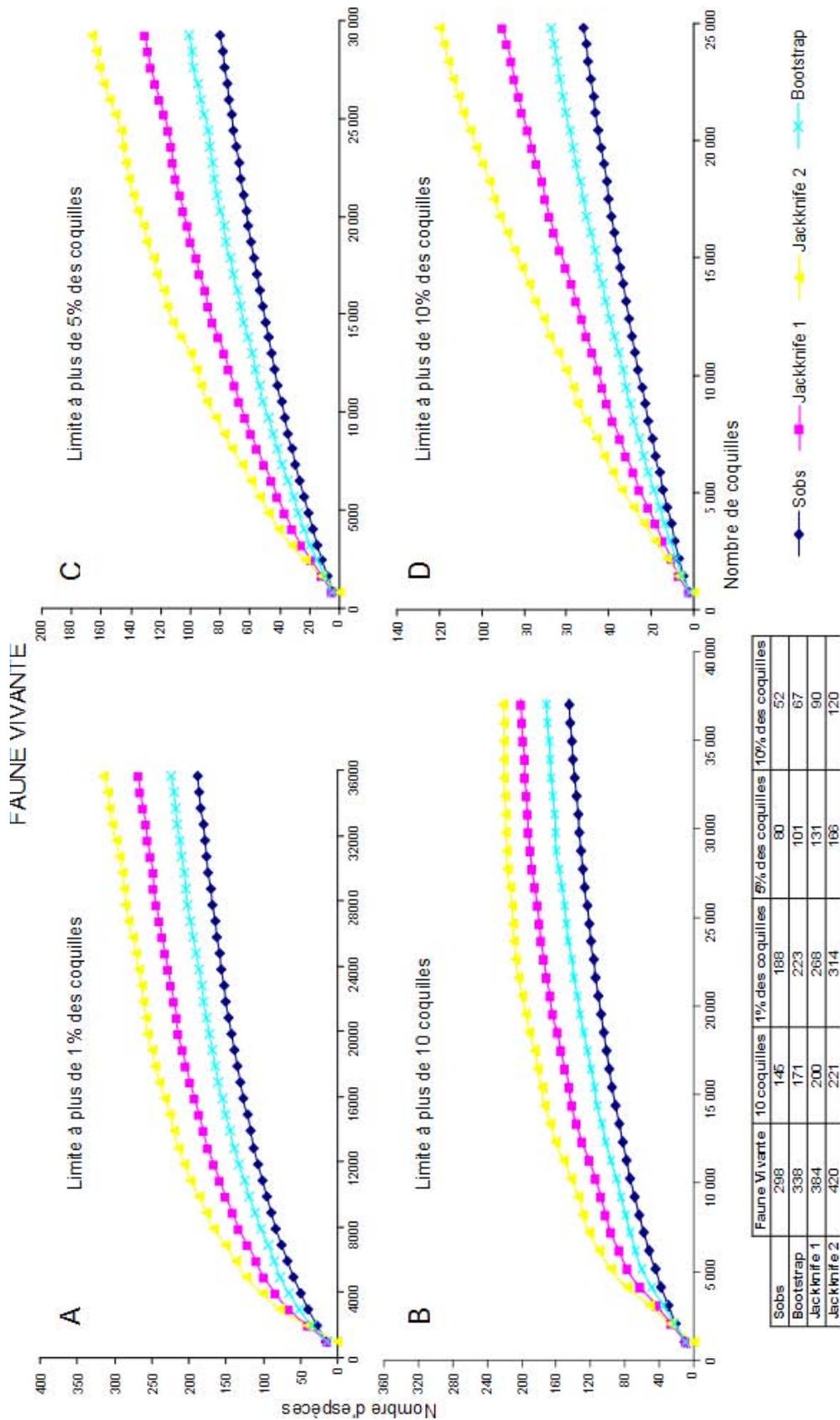
Les biodiversités des espèces communes pour la faune morte varient également fortement et suivant le même schéma que la faune vivante.

- **La limite à 1 % des coquilles de la station (figure 3.6A) :** 210 espèces communes sont enregistrées pour une taille d'échantillon de 35 688 coquilles

représentant près de 84 % de la taille d'échantillon initiale. Les indices de diversité donnent des biodiversités de 252 espèces avec Bootstrap, 306 espèces avec Jackknife 1 et 367 espèces avec Jackknife 2. Ces biodiversités correspondent respectivement à 51 %, 55 % et 59 % des biodiversités estimées avec les mêmes indices pour la faune morte totale. Cette limite définit l'échantillon d'espèces communes le plus diversifié des quatre limites testées avec près de 48 % des espèces mortes récoltées. C'est pour cette limite également que les biodiversités estimées sont les plus importantes et les plus proches des estimations faites avec les mêmes indices pour l'ensemble des données de la faune morte.

- **La limite à 10 coquilles par station (figure 3.6B) :** 176 espèces communes sont enregistrées, soit 40 % de la biodiversité morte totale, pour une taille d'échantillon de 37 996 coquilles représentant plus de 89 % de la taille d'échantillon initiale. Les indices de diversité estiment des biodiversités de 208 espèces avec Bootstrap, 249 espèces avec Jackknife 1 et 294 espèces avec Jackknife 2. Ces biodiversités correspondent respectivement à 42 %, 44 % et 47 % des biodiversités estimées avec les mêmes indices pour la faune morte totale.
- **La limite à 5 % des coquilles de la station (figure 3.6C) :** 93 espèces communes sont enregistrées, soit à peine plus de 21 % de la faune morte totale, pour une taille d'échantillon de 23 571 coquilles représentant plus de 55 % de la taille d'échantillon initiale. Les indices de diversité estiment un nombre d'espèces de 117 avec Bootstrap, de 152 avec Jackknife 1 et de 196 avec Jackknife 2. Ces biodiversités correspondent respectivement à moins de 24 %, 28 % et 32 % des biodiversités estimées avec les mêmes indices pour la faune morte totale.
- **La limite à 10 % des coquilles de la station (figure 3.6D) :** seulement 56 espèces communes sont enregistrées pour une taille d'échantillon de 14 161 coquilles représentant moins de 34 % de la taille d'échantillon initiale. Les indices de diversité donnent des estimations de biodiversités à 72 espèces avec Bootstrap, 98 espèces avec Jackknife 1 et 134 espèces avec Jackknife 2. Ces biodiversités correspondent respectivement à moins de 15 %, 18 % et 22 % des biodiversités estimées avec les mêmes indices pour la faune morte totale. Cette limite définit l'échantillon le moins diversifié des quatre limites testées avec moins de 13 % des espèces de la faune morte totale. Cette limite donne également les biodiversités estimées les plus faibles et les plus éloignées des estimations obtenues avec les mêmes indices pour l'ensemble des données de la faune morte.

La faune morte montre, comme la faune vivante, une altération de la forme des courbes de raréfaction. Les courbes des assemblages d'espèces communes définis par les limites de 1 % des coquilles de la station et de 10 coquilles conservent la forme asymptotique caractéristique, autorisant par la même des estimations de la biodiversité morte réelle. En revanche, les assemblages d'espèces communes définis par les limites de 5 % et 10 % des coquilles de la station donnent des courbes tendant vers une relation linéaire entre le nombre de coquilles et le nombre d'espèces, ne permettant donc pas de faire des estimations fiables de la biodiversité morte réelle.



**Figure 3.5 : Test de l'effet rareté sur la biodiversité échantillonnée et sur les estimations de la biodiversité réelle de la faune vivante pour quatre limites entre espèces communes et espèces rares, les courbes correspondant aux espèces communes : A) Limite à 1 % des coquilles ; B) Limite à 10 coquilles ; C) Limite à 5 % des coquilles ; et D) Limite à 10 % des coquilles.**

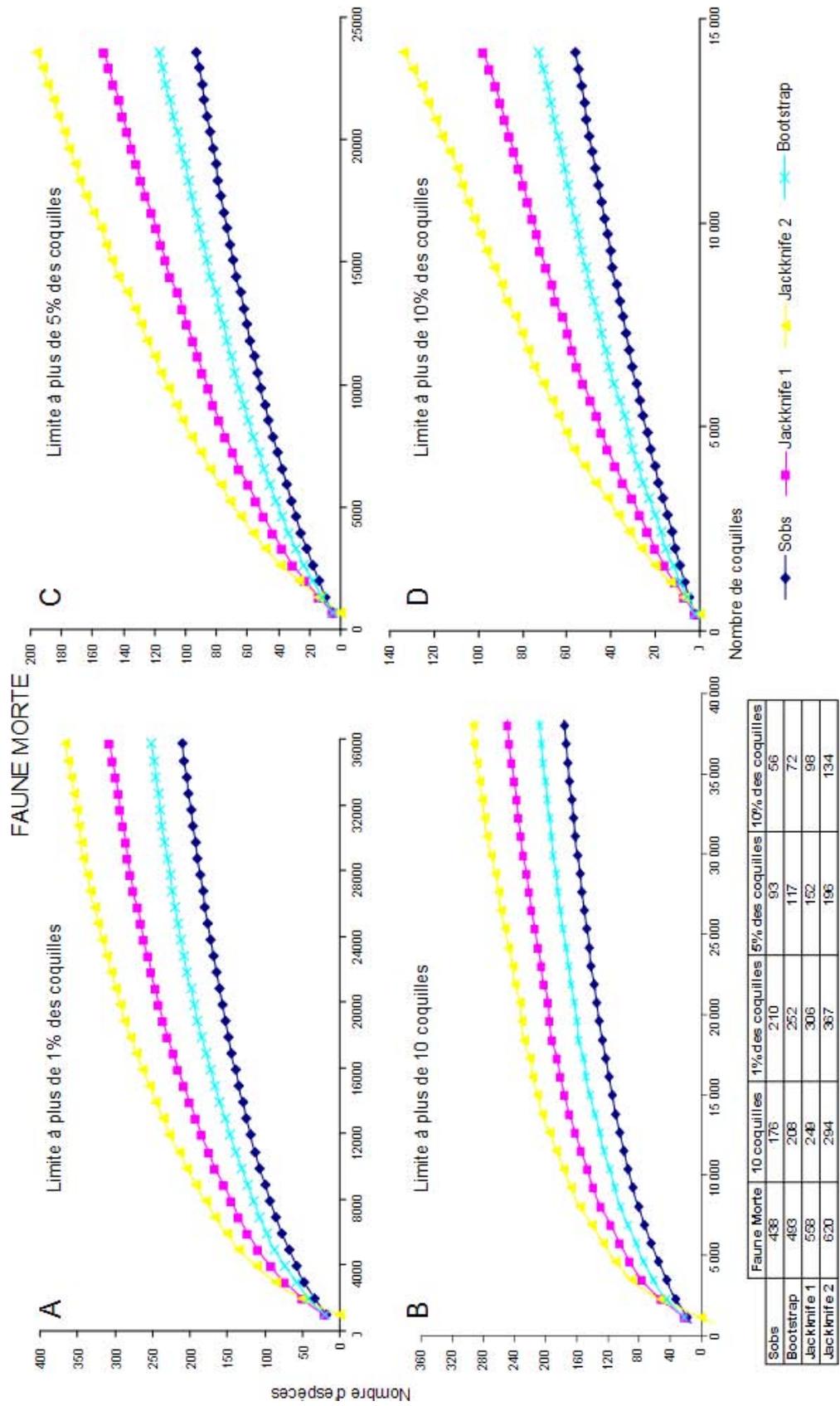


Figure 3.6 : Test de l'effet rareté sur la biodiversité échantillonnée et sur les estimations de la biodiversité réelle de la faune morte pour quatre limites entre espèces communes et espèces rares, les courbes correspondant aux espèces communes : A) Limite à 1 % des coquilles ; B) Limite à 10 coquilles ; C) Limite à 5 % des coquilles ; et D) Limite à 10 % des coquilles.

Les deux faunes, vivante et morte, montrent également une diminution logique et progressive du nombre d'espèces communes quand augmente le nombre limite de coquilles entre espèces communes et espèces rares. Des limites relativement basses comme 1 % des coquilles d'un site ou 10 coquilles par site (limite relativement courante en paléontologie et retenue pour cette étude) sont préférables pour décrire et analyser la structure de la biodiversité que des limites plus importantes telles que 5 % ou 10 % des coquilles d'un site. De plus, l'altération des données de la faune vivante et encore plus de la faune morte, démontre l'influence majeure des espèces rares sur cette structure de la biodiversité. Ainsi, que ce soit pour les espèces vivantes ou pour les espèces mortes, l'effort d'échantillonnage des espèces rares aura une incidence forte sur les mesures de la biodiversité. Toute estimation de la richesse taxonomique d'un site ou d'une région nécessite un effort d'échantillonnage important de manière à documenter au maximum les espèces rares.

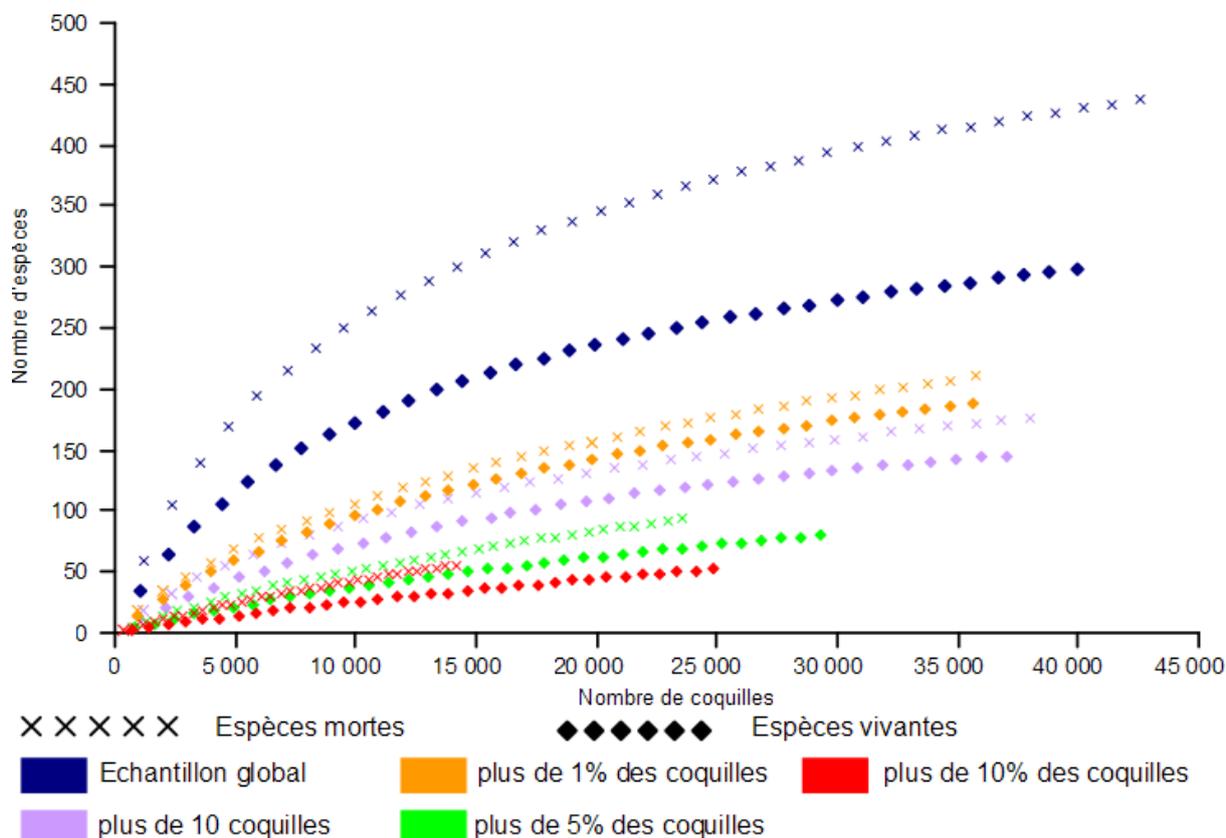
*Comment expliquer la différence de diversité entre les communautés vivantes et les assemblages de coquilles mortes ?*

La plus grande diversité des assemblages de coquilles mortes s'explique en partie par une taille d'échantillon de la faune morte (42 594 coquilles) plus importante que la taille d'échantillon de la faune vivante (39 953 coquilles). Avec une différence de 2641 coquilles entre la faune morte et la faune vivante pour 140 espèces, l'abondance moyenne serait d'environ 19 coquilles par espèce. La répartition des coquilles entre les trois groupes d'espèces caractérisées par leur état au moment de la récolte (**tableau 3.1**), montre que les espèces présentes à la fois dans les communautés vivantes et dans les assemblages de coquilles mortes totalisent 81 387 coquilles, soit près de 99 % du nombre total de coquilles récoltées, et sont majoritairement des espèces communes avec une abondance moyenne de 292 coquilles par espèce. En revanche, les abondances totales respectives 106 et 1054 coquilles, soit 0,1 % et 1,3 % de l'échantillon globale, et les abondances moyennes respectives de 6 et 7 coquilles par espèce, suggèrent que les espèces uniquement présentes dans les communautés biologiques ou dans les assemblages de coquilles mortes sont principalement des espèces rares.

	Nb coquilles	Min	Max	Moyenne	Ecart-type
<b>Vivant/Mort</b>	81387	3	6900	292	752
<b>Vivant</b>	106	2	38	6	9
<b>Mort</b>	1054	1	125	7	12

**Tableau 3.1 : Nombre de coquilles total, minimum, maximum, moyen et écart-type en fonction de l'état des espèces au moment de la récolte : en orange les espèces présentes à l'état vivant et mort ; en bleu les espèces présentes uniquement à l'état vivant ; et en rouge les espèces présentes uniquement à l'état mort dans l'échantillon.**

Cette suggestion est confirmée par la comparaison, entre les faunes vivante et morte, des biodiversités et des tailles d'échantillon des assemblages d'espèces communes (**figure 3.7**). Les courbes bleu, tracées à partir de l'échantillon total, montre l'importante différence de diversité ( $\Delta S = 140$ ) entre la faune vivante et la faune morte. En plus de la baisse substantielle de la biodiversité échantillonnée en ne tenant compte que des espèces communes, la **figure 3.7** montre une diminution drastique de la différence du nombre d'espèces entre faune morte et faune vivante. Ainsi la différence initiale de 140 espèces chute à 31 espèces pour les assemblages d'espèces communes de plus de 10 coquilles, à 22 espèces pour les assemblages d'espèces communes de plus de 1 % des coquilles de la station, à 13 espèces pour les assemblages d'espèces communes de plus de 5 % des coquilles de la station et enfin à seulement 4 espèces pour les assemblages d'espèces communes de plus de 10 % des coquilles de la station.



**Figure 3.7 :** Comparaisons des biodiversités entre espèces communes mortes et espèces communes vivantes pour l'échantillon global et les échantillons définis par les quatre limites : en violette la limite à plus de 10 coquilles ; en orange la limite à plus de 1 % des coquilles de la station ; en verte la limite à plus de 5 % des coquilles de la station ; et en rouge la limite à plus de 10 % des coquilles de la station.

La **figure 3.7** montre aussi que le nombre de coquilles dans les échantillons diminue différemment pour la faune morte que pour la faune vivante. Les assemblages d'espèces communes de la faune vivante représentent 93 % de la taille de l'échantillon initial pour les espèces de plus de 10 coquilles, 89 % pour les espèces de plus de 1 % des coquilles de la station, 72 % pour les espèces de plus de 5 % des coquilles de la station et enfin 62 % de la taille de l'échantillon initiale pour les espèces de plus de 10 % des coquilles de la station. Ces assemblages correspondent donc à une part importante du nombre de coquilles récoltées dans le lagon. En revanche, les assemblages d'espèces communes de la faune morte représentent 89 % de la taille d'échantillon initiale pour les espèces de plus de 10 coquilles, 84 % pour les espèces de plus de 1 % des coquilles de la station, 55 % pour les espèces de plus de 5 % des coquilles de la station et seulement 34 % de la taille d'échantillon initial pour les espèces de plus de 10 % des coquilles de la station. La diminution du nombre de coquilles dans les échantillons après exclusion des espèces rares est plus prononcée pour la faune morte que pour la faune vivante. De plus, la différence du nombre de coquilles entre faune morte et faune vivante est positive pour les assemblages d'espèces de plus de 10 coquilles ( $\Delta N = 995$ ) et de plus de 1 % des coquilles de la station ( $\Delta N = 19$ ) et négative pour les assemblages d'espèces de plus de 5 % des coquilles de la station ( $\Delta N = -5670$ ) et de plus de 10 % des coquilles de la station ( $\Delta N = -10\ 666$ ), suggérant ainsi que la faune morte est plus riche en espèces rares que la faune vivante.

Ces observations conjuguées avec la diminution de la différence de biodiversité entre faune vivante et faune morte ne tenant compte que des espèces communes poussent à conclure que la plus forte diversité des assemblages de coquilles mortes est principalement composée d'espèces rares s'accumulant après un transport ou un temps de résidence

important des coquilles mortes. L'effet rareté explique donc à lui seul les différences de biodiversité entre la faune vivante et la faune morte dans un système comme le lagon de Touho.

*Quelle est l'influence du paramètre temps sur l'accumulation d'espèces dans les assemblages de coquilles mortes ?*

Les résultats du test de l'effet rareté ont mis en évidence une accumulation d'espèces rares dans les assemblages de coquilles mortes. Il est possible d'expliquer cette accumulation d'un nombre important de coquilles et d'espèces supplémentaires par du *time-averaging*. Plus le temps de résidence à la surface du sédiment augmente, plus les perturbations taphonomiques sont susceptibles de perturber l'enregistrement de la biodiversité, notamment par le transport (import/export de coquilles) ou encore la persistance de coquilles d'espèces mortes ayant vécu autrefois sur le site considéré. Les processus d'accumulation sédimentaire et le taux moyen de dépôt varient largement dans l'espace et sont susceptibles d'influer sur l'accumulation d'espèces. Il n'existe malheureusement pas de données directes sur la dynamique de sédimentation dans le secteur de Touho. Cependant, une condensation par un temps de résidence important des coquilles dans les sédiments superficiels est l'hypothèse la plus probable. Afin de confirmer cette hypothèse il serait intéressant de faire des datations sur des coquilles mortes. Les espèces connues uniquement à l'état mort devraient statistiquement être plus vieilles que les espèces présentes à la fois dans les communautés vivantes et dans les assemblages de coquilles mortes.

*Y a-t-il une préservation sélective en fonction du mode de vie et/ou de la minéralogie des coquilles ?*

Certains paramètres liés aux espèces, comme le mode de vie des organismes, peuvent influencer sur la préservation de la biodiversité. Les bivalves endobiontes par exemple ont une plus grande probabilité d'être préservés car leur mode de vie enfoui dans le substrat les protège après leur mort des processus taphonomiques destructeurs, au contraire des bivalves épibiontes qui vivent en surface et sont après leur mort immédiatement sujet à des altérations pouvant conduire à leur destruction totale. Pour vérifier cette supposition des comparaisons du nombre d'espèces et de coquilles endobiontes et épibiontes entre la faune morte et la faune vivante sont effectuées (**tableau 3.2**).

A)	Faunes	S	Endobionte		Epibionte	
			S	%	S	%
	VIVANT	298	229	76,8	84	28,2
	MORT	438	344	78,5	110	25,1
	TOTAL	457	361	79	114	24,9

B)	Faunes	N	Endobionte		Epibionte	
			N	%	N	%
	VIVANT	39 953	26 064	65,2	22 297	55,8
	MORT	42 594	27 939	65,6	17 137	40,2
	TOTAL	82 457	54 023	65,5	39 434	47,8

**Tableau 3.2 : A) Nombres et pourcentages d'espèces (S) endobiontes et épibiontes pour les faunes vivantes, mortes et totales ; B) nombres et pourcentages de coquilles (N) d'espèces endobiontes et épibiontes pour les faunes vivantes, mortes et totales.**

Les espèces endobiontes dominent largement tant sur le plan du nombre d'espèces, avec 79 % de la faune globale, que sur le plan de l'abondance avec 65,5 % du nombre total de coquilles, au contraire des espèces épibiontes qui représentent moins de 25 % du nombre total d'espèces et moins de 48 % du nombre total de coquilles. Une diversité des endobiontes beaucoup plus riche que celle des épibiontes est un résultat attendu et relève surtout de la structure globale de la biodiversité des bivalves (Roy et al. 2000). La faune vivante est constituée à près de 77 % d'espèces endobenthiques et de 28 % d'espèces épibenthiques et cette répartition reste identique dans la faune morte, avec 78,5 % d'espèces endobenthiques et 25 % d'espèces épibenthiques (tableau 3.2A). Il en va de même avec le nombre de coquilles, l'abondance des espèces endobiontes représente 65 % du nombre de coquilles de la faune vivante et 66 % du nombre de coquilles de la faune morte, et l'abondance des espèces épibiontes représente 56 % du nombre de coquilles de la faune vivante et 40 % du nombre de coquilles de la faune morte (tableau 3.2B). Il n'y a donc pas de différence significative dans la représentation des espèces endobenthiques et épibenthiques entre la faune vivante et la faune morte.

La nature minéralogique des coquilles de bivalves est également susceptible d'induire des différentiels de préservation, l'aragonite étant plus sensible à la dissolution que la calcite. Une fois encore, des comparaisons du nombre d'espèces et de coquilles en aragonite et en calcite entre la faune morte et la faune vivante sont faites (tableau 3.3).

A) Faunes	S	Aragonite		Calcite	
		S	%	S	%
VIVANT	298	262	87,9	36	12,1
MORT	438	388	88,6	50	11,4
TOTAL	457	407	89,1	50	10,9

B) Faunes	N	Aragonite		Calcite	
		N	%	N	%
VIVANT	39 953	36 562	91,5	3 391	8,5
MORT	42 594	37 561	88,2	5 033	11,8
TOTAL	82 457	74 123	89,9	8 424	10,2

Tableau 3.3 : A) Nombres et pourcentages d'espèces (S) aragonitiques et calcitiques pour les faunes vivantes, mortes et totales ; B) nombres et pourcentages de coquilles (N) d'espèces aragonitiques et calcitiques pour les faunes vivantes, mortes et totales.

Les espèces aragonitiques sont largement majoritaires dans l'échantillon récolté. Elles représentent plus de 89 % de la faune totale et près de 90 % des coquilles échantillonnées. Les espèces calcitiques, qui représentent moins de 11 % des espèces échantillonnées et à peine 10 % du nombre total de coquilles récoltées, sont en revanche très minoritaires. La faune vivante est composée à près de 88 % d'espèces aragonitiques et à 12 % d'espèces calcitiques. Ces pourcentages sont très proches de ceux de la faune morte qui se partage entre près de 89 % d'espèces aragonitiques et 11 % d'espèces calcitiques (tableau 3.3A). Il n'y a pas non plus de différence dans la représentation des espèces aragonitiques et calcitiques entre faune vivante et faune morte au niveau des coquilles. Les espèces aragonitiques correspondent à 91,5 % du nombre de coquilles de la faune vivante et à 88 % du nombre de coquilles de la faune morte alors que les espèces calcitiques représentent seulement 8,5 % du nombre de coquilles de la faune vivante et moins de 12 % du nombre de coquilles de la faune morte

(**tableau 3.3B**). Il n'y a donc pas de différence significative de la représentation des espèces aragonitiques et calcitiques entre la faune vivante et la faune morte.

Ainsi ni le mode de vie ni la nature minéralogique des coquilles ne permettent d'expliquer la plus grande diversité des assemblages de coquilles mortes par rapport aux communautés vivantes. La structure des populations explique, par le seul paramètre de l'effet rareté, cette différence de diversification entre la faune vivante et la faune morte par l'accumulation d'espèces rares dans les assemblages de coquilles mortes.

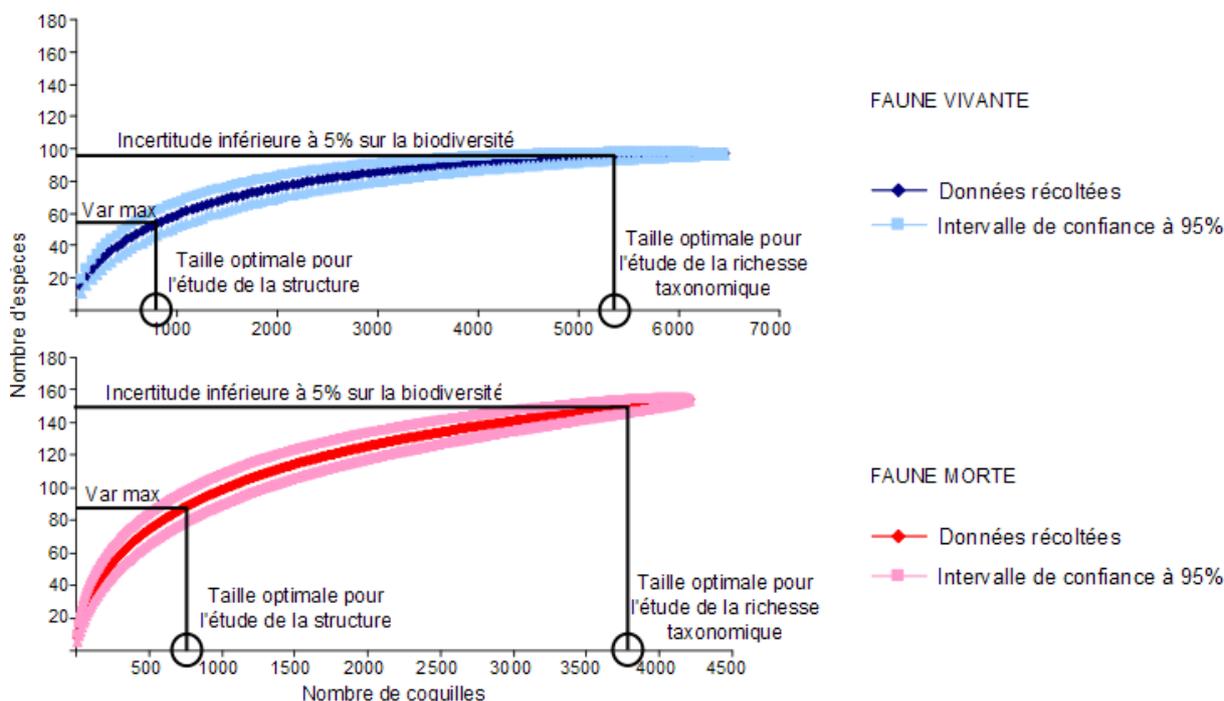
### **I.3. Contraintes environnementales sur l'échantillonnage de la biodiversité vivante et de la biodiversité morte**

*Comment définir une taille d'échantillon optimale pour étudier pertinemment les propriétés de la biodiversité ?*

Le dimensionnement des échantillons est une problématique récurrente en écologie comme en paléontologie. Par exemple, Heck et al. (1975) estiment qu'un échantillonnage de 50 % à 70 % des espèces d'un site est suffisant pour étudier la biodiversité des espèces communes. La masse considérable de données collectées sur le secteur de Touho permet sans doute d'atteindre ce niveau et permet d'explorer la pertinence des stratégies d'échantillonnages selon le type d'information recherché : richesse taxonomique locale, régionale, structure des populations ou organisation des communautés.

Les courbes de raréfaction décrivent la fréquence relative des taxons et permettent une visualisation graphique de la qualité de l'échantillonnage suivant l'atteinte ou non d'un plateau. Ces courbes ne sont pas des images de la biodiversité réelle mais une description des données. Au-delà d'une certaine taille d'échantillon, la forme de la courbe de raréfaction ne varie plus, seul le plateau des espèces rares s'allonge. Ainsi au-delà de cette taille d'échantillon les propriétés des courbes de raréfaction sont suffisamment robustes pour permettre d'estimer les propriétés de la biodiversité globale (Alroy et al. 2008). Selon les informations souhaitées, la taille optimale de l'échantillon se définit par (**figure 3.8**) :

- **Etude et estimation de la richesse taxonomique** : Pour avoir une représentation correcte de la richesse taxonomique, il faut avoir une idée de la distribution des espèces communes et des espèces rares. Pour cela, la taille d'échantillon nécessaire est définie pour que l'incertitude sur la biodiversité échantillonnée soit inférieure à 5 %. Cette incertitude est calculée en se basant sur l'intervalle de confiance de 95 %.
- **Etude et estimation de la structure de la biodiversité** : La courbe de raréfaction permet une estimation fiable de la structure de la biodiversité à la jonction entre la pente de la partie initiale de la courbe, directement corrélée à l'indice PIE (Alroy et al. 2008), et le plateau de la deuxième partie de la courbe, indépendante de l'effort d'échantillonnage. Ainsi, la taille d'échantillon minimale nécessaire pour étudier la structure de la population est définie au maximum de variance des estimations de la richesse taxonomique. Ce maximum de variance correspond à l'incertitude minimale sur la pente de la courbe.

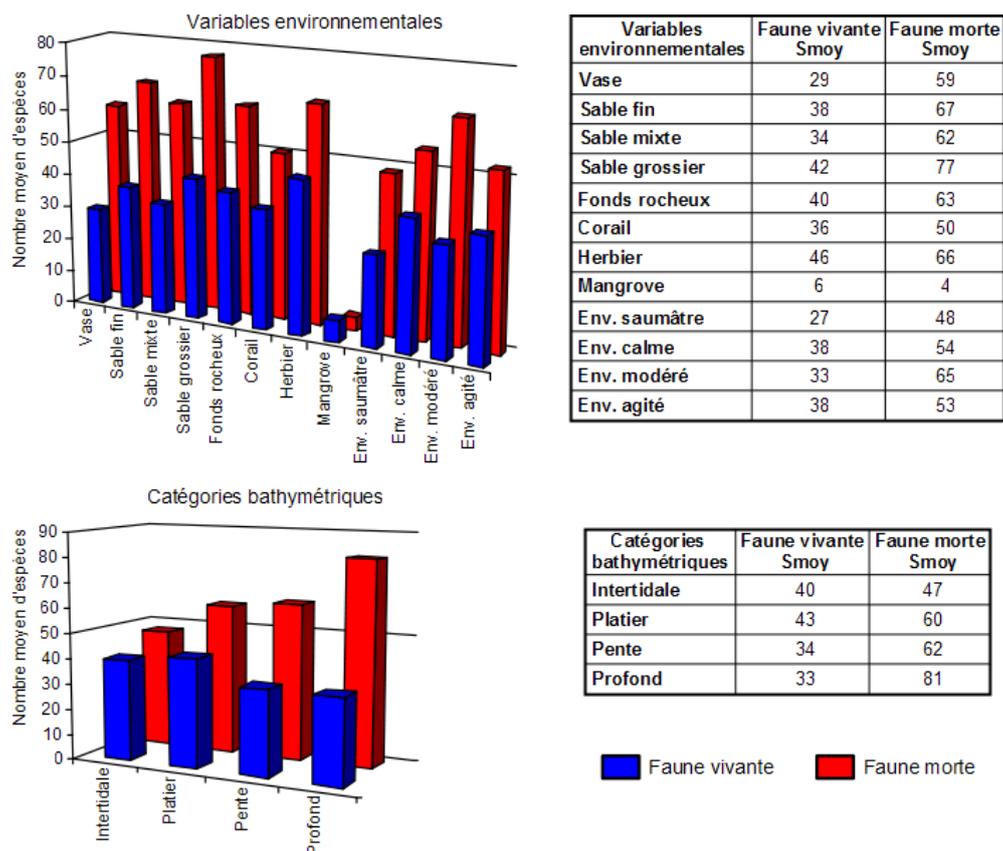


**Figure 3.8 : Détermination de la taille optimale des échantillons pour les estimations de biodiversité à partir des courbes de raréfaction des espèces vivantes et mortes. Deux limites sont définies en fonction de l'étude envisagée : une incertitude inférieure à 5 % sur l'estimation de la richesse taxonomique observée ; et le maximum de variance sur l'estimation du nombre d'espèces pour l'étude de la structure de la population.**

Ces tailles minimales d'échantillons nécessaires à la description de la biodiversité de chacune des 36 stations sont calculées pour la faune vivante et la faune morte. Les résultats montrent que 1) ces tailles varient fortement selon les stations et selon la faune considérée, et 2) ces tailles restent bien supérieures au nombre de coquilles fréquemment récoltées pour les travaux courants en paléocéologie (une centaine voire quelques centaines de coquilles).

*Les tailles d'échantillon optimales sont-elles contraintes par des conditions environnementales ?*

Les propriétés de la biodiversité varient en fonction des conditions environnementales comme le montre la **figure 3.9** présentant le nombre moyen d'espèces vivantes et d'espèces mortes pour les différentes variables environnementales et les catégories bathymétriques. Il est intéressant de décrire le schéma de ces variations pour adapter les stratégies d'échantillonnage. A l'exception des mangroves, dans lesquelles le nombre moyen d'espèces vivantes, égale à 6 espèces, est supérieur au nombre moyen d'espèces mortes de 4 espèces, la biodiversité moyenne de la faune morte est toujours sans surprise plus importante que la biodiversité moyenne de la faune vivante quelle que soit la variable environnementale ou la catégorie bathymétrique. En moyenne la faune morte est environ une fois et demie plus diversifiée que la faune vivante.



**Figure 3.9 : Tableaux et comparaisons graphiques de la biodiversité moyenne de la faune vivante et de la faune morte en fonction des variables environnementales et les catégories bathymétriques.**

En dehors des mangroves, la biodiversité moyenne vivante des variables environnementales s'échelonne entre 27 espèces pour les environnements saumâtres et 46 espèces pour les environnements à herbier, alors que la biodiversité moyenne morte est comprise entre 48 espèces toujours pour les environnements saumâtres et 77 espèces pour les substrats de sable grossier. Globalement, le nombre moyen d'espèces pour les variables décrivant la nature du substrat, ne montre pas de démarcation nette pour la faune vivante entre les substrats indurés de biodiversité moyenne de 38 espèces et les substrats meubles de biodiversité moyenne de 36 espèces. Cependant, avec un nombre moyen d'espèces mortes de 66 pour les substrats meubles et de 56 pour les substrats indurés, les faunes mortes des substrats meubles sont généralement plus diversifiées que les faunes mortes des substrats indurés. Au sein des substrats meubles, les substrats de granulométrie fine sont en moyenne moins diversifiées, le nombre moyen d'espèces vivantes de 29 pour la vase et de 38 pour le sable fin et un nombre moyen d'espèces mortes de 59 pour la vase et de 67 pour le sable fin, que les substrats à granulométrie plus grossière, le nombre moyen d'espèces vivantes est de 34 pour le sable mixte et de 42 pour le sable grossier et le nombre moyen d'espèces mortes est de 62 pour le sable mixte et de 77 pour le sable grossier.

Les biodiversités moyennes vivantes et mortes des variables décrivant l'hydrodynamisme du milieu ne montrent pas de tendance. Le nombre moyen d'espèces vivantes est de 38 pour les environnements calmes et agités et de 33 pour les environnements modérés et le nombre moyen d'espèces mortes est de 54 pour les environnements calmes, de 65 pour les environnements modérés et de 53 pour les environnements agités.

La biodiversité moyenne vivante des catégories bathymétriques est comprise entre 33 espèces pour les environnements profonds et 43 espèces pour les environnements de platier, alors que la biodiversité morte est comprise entre 47 espèces pour les environnements de platier et de 81 espèces pour les environnements profonds. Le nombre moyen d'espèces

vivantes varie peu entre les quatre catégories de profondeur, mais une légère tendance se dégage avec un maximum de biodiversité en zone proximale (intertidale et platier) et des valeurs plus faibles pour la pente et la zone externe. En revanche, la tendance est très nette pour la faune morte décrivant une augmentation de la biodiversité moyenne avec la profondeur. De plus les différences de biodiversités entre faune morte et faune vivante augmentent également avec la profondeur ( $\Delta S = 7$  pour la zone intertidale,  $\Delta S = 17$  pour la zone de platier,  $\Delta S = 28$  pour la zone de la pente,  $\Delta S = 48$  pour la zone profonde), impliquant une accumulation croissante d'espèces mortes dans les environnements les plus profonds. Ainsi, la faune vivante et la faune morte décrivent des tendances opposées, les espèces vivantes se développant plus volontiers dans les zones proximales (zone intertidale ou zone de platier) et les espèces mortes s'accumulant dans les zones distales (zone de la pente ou zone profonde). Cette observation semble tout à fait logique considérant que les coquilles mortes transportées ont tendance à s'accumuler dans les points les plus bas de la topographie du fond marin.

Les différences et les variations importantes des biodiversités mortes et vivantes en fonction des environnements imposent des adaptations des protocoles d'échantillonnage en fonction des conditions environnementales et des problématiques considérées. Il est important d'établir l'effort d'échantillonnage nécessaire en fonction des environnements pour en faire une description fiable des biodiversités et de leur variation (**tableau 3.4 et figure 3.10**). Les premières observations montrent que quel que soit le type d'environnement les tailles d'échantillon pour étudier la richesse taxonomique sont nettement plus élevées (environ 6 fois plus) que les tailles d'échantillon optimales pour analyser la structure de la biodiversité. Plusieurs paramètres environnementaux pouvant influer sur les communautés vivantes et sur la formation des assemblages de coquilles mortes sont testés, tels que la nature du substrat, l'hydrodynamisme ou encore la bathymétrie.

Variables environnementales	FAUNE VIVANTE		FAUNE MORTE	
	Richesse taxonomique	Structure biodiversité	Richesse taxonomique	Structure biodiversité
Vase	879	143	1924	310
Sable fin	1070	157	1670	314
Sable mixte	990	153	1330	228
Sable grossier	1221	203	1617	319
Fonds rocheux	1127	174	1282	248
Corail	922	139	890	138
Herbier	1353	197	1615	307
Mangrove	296	23	-	12
Env. saumâtre	1375	226	2200	266
Env. calme	1777	208	1995	237
Env. modéré	917	155	1709	325
Env. agité	325	81	663	125

Catégories bathymétriques				
Intertidale	1377	193	1048	148
Platier	1657	162	1225	251
Pente	673	118	1636	292
Profond	937	153	1936	373

Tableau 3.4 : Tailles moyennes d'échantillon pour étudier pertinemment la richesse taxonomique et la structure de la biodiversité pour la faune vivante et la faune morte en fonction des conditions écologiques. Ces conditions écologiques étant définies par les 12 variables environnementales et les 4 catégories bathymétriques.

Concernant la nature du substrat (**figure 3.10A**), à l'exception des environnements coralliens, les tailles d'échantillon nécessaires pour décrire les propriétés de la biodiversité de la faune morte sont plus importantes que les tailles d'échantillon nécessaires pour la faune vivante. Pour les fonds meubles (vase, sable fin, mixte et grossier), le nombre moyen de coquilles mortes à échantillonner pour étudier la richesse taxonomique est d'environ une fois et demie plus important que le nombre moyen de coquilles vivantes, pour étudier la structure de la biodiversité ce nombre est d'environ 1,8 fois plus important. En revanche, pour les fonds indurés (fonds rocheux, coraux), les tailles moyennes d'échantillon de la faune morte et de la faune vivante sont à peu près équivalentes que se soit pour étudier la richesse spécifique ou la structure de la biodiversité. Il n'y a pas de différence majeure dans les tailles d'échantillon entre les fonds meubles (Nmoy = 1040 pour la richesse taxonomique, Nmoy = 164 pour la structure de la biodiversité) et les fonds indurés (Nmoy = 1024 pour la richesse taxonomique, Nmoy = 156 pour la structure de la biodiversité) pour la faune vivante, cependant pour la faune morte, les tailles moyennes d'échantillon sont bien plus importantes dans les fonds meubles (Nmoy = 1635 pour la richesse taxonomique, Nmoy = 293 pour la structure de la biodiversité) que dans les fonds indurés (Nmoy = 1086 pour la richesse taxonomique, Nmoy = 193 pour la structure de la biodiversité). Un effort d'échantillonnage supplémentaire est donc indispensable pour les fonds meubles pour analyser pertinemment la biodiversité morte et ces propriétés. De plus, le nombre moyen de coquilles nécessaire pour échantillonner correctement la richesse et la structure de la biodiversité de la faune vivante dans des substrats meubles montre une faible corrélation positive avec la granulométrie croissante du sédiment. Cette corrélation disparaît pour les espèces mortes.

Concernant l'hydrodynamisme (**figure 3.10B**), la taille moyenne de l'échantillonnage nécessaire à la description de la biodiversité est plus élevée pour les espèces mortes que pour les espèces vivantes, en moyenne 1,6 fois plus élevée. Le nombre moyen de coquilles nécessaires pour décrire la richesse et la structure de la biodiversité de la faune vivante montre une tendance nette avec l'agitation du milieu. Les tailles moyennes des échantillons sont bien plus élevées dans les environnements calmes, avec 1777 coquilles pour décrire la richesse spécifique et 208 coquilles pour la structure de la biodiversité, que dans les environnements modérés, 917 coquilles pour la richesse taxonomique et 155 coquilles pour la structure, et dans les environnements agités, 325 coquilles pour la richesse taxonomique et 81 coquilles pour la structure. Cette tendance se retrouve pour la faune morte dont les tailles moyennes d'échantillon pour définir sa richesse taxonomique diminuent progressivement depuis les environnements calmes (Nmoy = 1995) vers les environnements d'hydrodynamisme modéré (Nmoy = 1709) jusqu'aux environnements agités (Nmoy = 663). En revanche, cette tendance disparaît quand il s'agit du nombre de coquilles nécessaires pour étudier la structure de la biodiversité. La taille d'échantillon maximale est atteinte pour les environnements d'hydrodynamisme modéré (Nmoy = 325), puis diminue pour les environnements calmes (Nmoy = 237) et les environnements agités (Nmoy = 125). Le fait qu'un plus grand nombre de coquilles soit nécessaire pour mesurer la biodiversité dans les milieux plus calmes relève de contraintes écologiques et taphonomiques. Les environnements agités étant des milieux instables qui limitent l'installation d'espèces vivantes et hébergent souvent des espèces opportunistes, peu diversifiées mais abondantes, un nombre limité de coquilles suffit à décrire cette richesse et cette structure comptant peu d'espèces rares. A l'inverse, les environnements calmes sont considérés comme des milieux stables où les communautés biologiques atteignent un plus grand équilibre et s'enrichissent en espèces rares, ce qui ne peut être décrit qu'avec un effort d'échantillonnage important. Le phénomène de transport peut également expliquer l'exportation des coquilles des environnements agités pour les accumuler ensuite dans des environnements plus calmes, enrichissant la biodiversité et complexifiant la structure de leurs assemblages de coquilles mortes.

Pour les catégories bathymétriques, les tailles moyennes d'échantillon nécessaires à l'estimation de la richesse taxonomique, sont plus importantes pour la faune vivante que pour la faune morte à faible profondeur (zone intertidale et de platier) alors qu'à plus grande profondeur (zone de la pente et profonde) s'est la faune morte qui nécessite un plus grand nombre de coquilles que la faune vivante (**figure 3.10C**). Les espèces vivantes de bivalves se développent plus volontiers dans les environnements proximaux de relativement faible profondeur que dans les environnements plus distaux et plus profonds, expliquant ainsi l'effort d'échantillonnage plus important nécessaire dans la zone intertidale ou la zone de platier que dans la zone de la pente ou la zone profonde pour décrire la richesse taxonomique des communautés vivantes. Par contre pour les espèces mortes, la taille moyenne des échantillons nécessaire à la description de la richesse spécifique augmente progressivement avec la profondeur. Cette tendance est à relier essentiellement au processus de transport des coquilles mortes conduisant à leur accumulation privilégiée dans les points les plus bas de la topographie sous-marine, à savoir les zones profondes, et à l'enrichissement taxonomique par des espèces allochtones souvent rares des assemblages de coquilles mortes. Ce transfert de coquilles depuis les zones peu profondes vers les zones profondes explique l'effort d'échantillonnage supplémentaire dans ces derniers. Il faut des tailles moyennes d'échantillon plus importantes pour décrire la structure des communautés biologiques que la structure des assemblages de coquilles mortes. Ces tailles d'échantillon pour la faune vivante sont d'autant plus importantes dans les environnements peu profonds, comme la zone intertidale et la zone du platier, que dans les environnements profonds telle que la zone de la pente ou la zone profonde, alors que pour la faune morte la taille moyenne des échantillons augmente progressivement avec la profondeur du milieu.

Les conditions environnementales ont ainsi une influence forte sur la taille des échantillons nécessaires pour décrire les propriétés de la biodiversité, que se soit pour les communautés biologiques ou pour les assemblages de coquilles mortes. Cependant, il est à noter que les assemblages de coquilles mortes nécessitent globalement un effort d'échantillonnage accru par rapport aux communautés biologiques, quelque soit l'environnement considéré. Il est même parfois recommandé de doubler la taille de l'échantillon pour les assemblages de coquilles mortes dans certains environnements (environnement de vase, saumâtre, agité...). En plus des conditions environnementales et du type de faune, l'étude envisagée telle que l'estimation de la richesse taxonomique ou la description de la structure de la population nécessite des tailles d'échantillon différentes. Pour conclure, pour déterminer la taille d'échantillon il est indispensable de bien réfléchir sur 1) le type d'étude que l'on souhaite menée (l'estimation de la richesse taxonomique impliquant des efforts importants d'échantillonnage), 2) sur quel type de faune (communautés biologiques et/ou assemblages de coquilles mortes) et 3) dans quel type d'environnement aura lieu la récolte. C'est seulement en répondant à ces trois points qu'un échantillonnage pourra être optimisé.

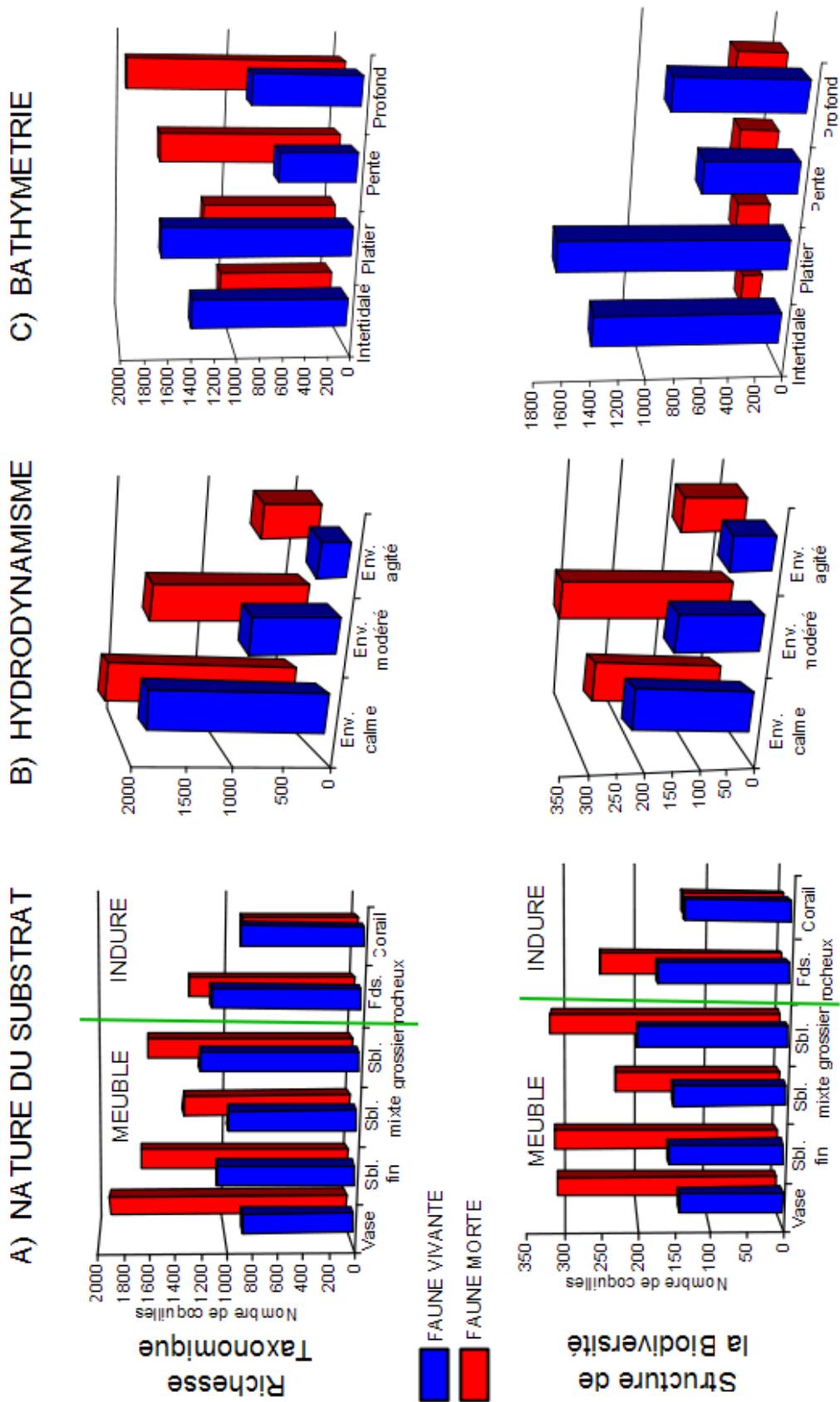


Figure 3.10 : Estimations des tailles optimales des échantillons nécessaires à l'estimation de la richesse taxonomique et de la structure de la biodiversité de la faune vivante et de la faune morte en fonction de trois paramètres : A) la nature du substrat ; B) l'hydrodynamisme ; C) la bathymétrie.

## II. CONTROLE ENVIRONNEMENTAL SUR LA DISTRIBUTION DES ESPECES

### II.1. Identification des environnements via la composition taxonomique des communautés

*La composition taxonomique des communautés biologiques permet-elle une bonne description des différents environnements ?*

Les exigences écologiques des organismes font que les associations d'espèces vivantes permettent de caractériser des biotopes, aussi la classification des stations selon la similarité de ces assemblages permet d'identifier des biotopes récurrents. Les faunes vivantes du secteur de Touho sont donc analysées pour détecter les principaux paramètres environnementaux responsables des associations de bivalves. Toutes les analyses Cluster et NMDS suivantes considèrent seulement la faune vivante des stations comptant plus de 12 espèces, afin de limiter les biais analytiques.

L'analyse Cluster fondée sur les données d'abondance des espèces utilise l'indice de similarité Bray-Curtis (compris entre 0 et 1) comme mesure de distance et porte sur 28 stations (**figure 3.11**). Le dendrogramme montre des branches terminales très longues et des distances basales très courtes. Il est donc difficile de placer un seuil de différenciation de groupe de manière analytique, cependant la valeur de l'indice de similarité de ce seuil reste très basse, entre 0,1 et 0,2. Sont retenus :

- un groupe de 5 stations (en vert) : correspondant à un environnement avec un substrat de vase et sable fin avec présence d'herbier, dans un milieu calme à modéré et dans la zone bathymétrique de la pente.
- un groupe de 3 stations (en rose) : correspondant à un environnement de substrat mixte avec des fonds indurés prédominants et des poches de sables mixtes à grossiers et un peu de vase et présence d'herbier. C'est un milieu d'énergie plutôt modéré dans la zone intertidale.
- un groupe de 6 stations (en bleu) : correspondant à un environnement de substrat mixte avec à la fois des fonds indurés et des fonds sableux fins et grossiers avec un peu de vase. Ce milieu est assez agité et dans la zone bathymétrique de la pente.
- un groupe de 4 stations (en bleu clair) : correspond à un environnement de substrat mixte combinant des fonds indurés et des fonds vaseux avec un peu de sable. Il s'agit d'un milieu d'énergie modéré et dans la zone bathymétrique de la pente.
- un groupe de 2 stations (en rouge) : correspondant à un environnement de substrat mixte de fonds indurés et de fonds sableux fins sans trace de vase et avec la présence éparse d'herbier. Ce milieu est situé dans la zone bathymétrique du platier.
- Un groupe de 2 stations (en jaune) : correspondant à un environnement de substrat mixte combinant des fonds rocheux non corallien et des fonds sableux mixtes et grossiers sans trace de vase. Ce milieu est d'énergie plutôt modéré et ces deux stations sont situées dans la zone bathymétrique profonde, dans la passe entre le grand récif Mengalia et la côte, à des profondeurs avoisinants les 50 m.
- Un groupe de 2 stations (en orange) : correspondant à un environnement avec un substrat principalement induré sans trace de vase et localisé dans la zone bathymétrique intertidale.

- Un groupe de 3 stations (en violet) : correspondant à un environnement de substrat mixte composé de fonds coralliens et de fonds de sable fin à mixte et situé dans une zone d'énergie modérée.

Ces groupes de stations sont difficilement discernables les uns des autres sur la base des environnements interprétés. La plupart des groupes sont associés à des substrats mixtes et/ou des profondeurs variées. Ainsi, la relation entre les associations d'espèces et les paramètres environnementaux n'apparaît pas clairement. De plus, la faible valeur de l'indice de similarité suggère une faible pertinence de ces groupes. La structuration des populations de bivalves peut expliquer l'atténuation de la signification écologique des groupes de stations, les espèces communes expliquant le maximum de variance alors que la contribution des espèces rares, potentiellement informatives, est réduite. La structure de la population interfère donc dans la formation des groupes de stations et ainsi brouille les informations environnementales portées par les associations de bivalves.

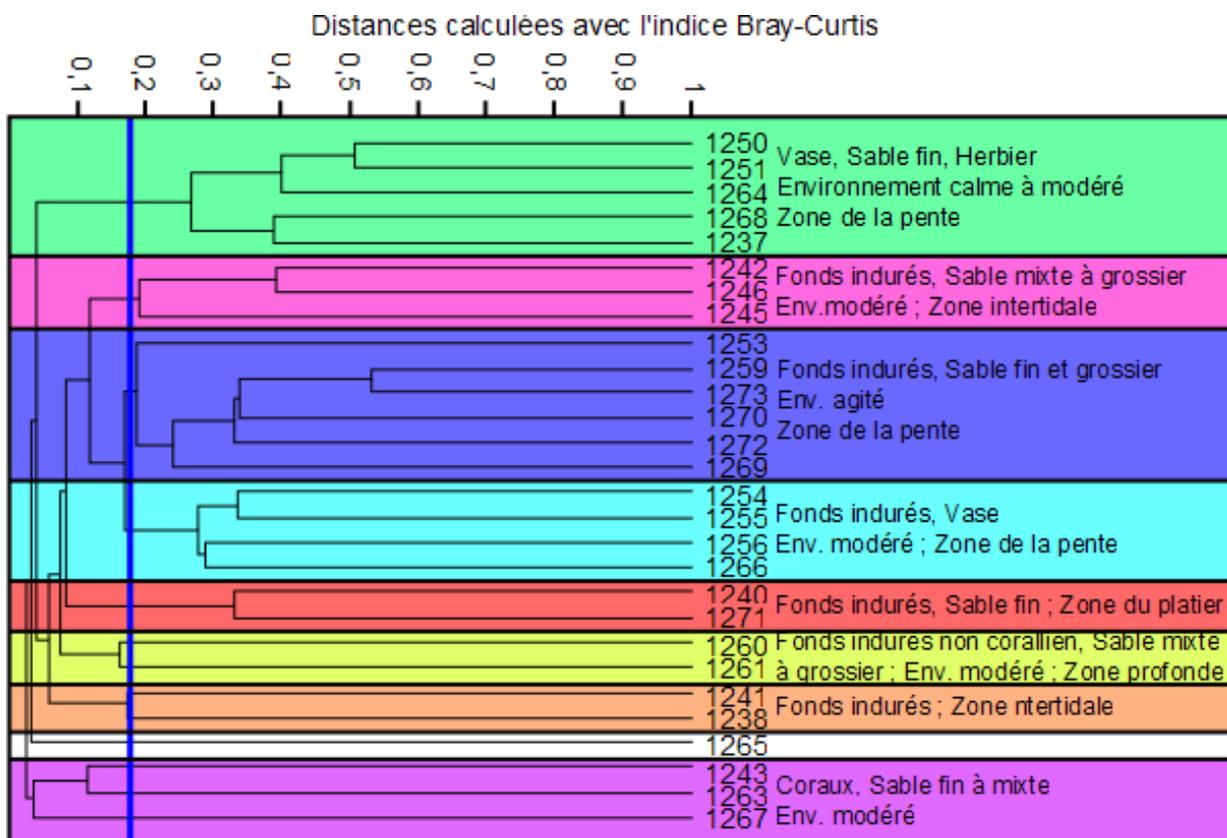


Figure 3.11 : Interprétation du dendrogramme de l'analyse Cluster des espèces vivantes et des stations de plus de 12 espèces, calculée avec l'indice Bray-Curtis se basant sur les données d'abondance des espèces.

L'utilisation de l'indice de similarité Raup-Crick, se basant sur les données de présence/absence des taxons vivants, pour mesurer les distances entre les groupes permet de s'affranchir du problème lié à la structure de la population. Le dendrogramme obtenu montre des distances basales relativement longues et des branches terminales courtes, permettant ainsi une bien meilleure différenciation des groupes de stations que le dendrogramme calculé avec les données d'abondance (figure 3.12A). La valeur du seuil à environ 0,75 pour un indice de similarité compris entre 0 et 1, est beaucoup plus importante que la valeur du seuil pour l'indice Bray-Curtis et définit trois groupes de stations :

- Un groupe de 14 stations (en rouge) dont les informations écologiques définissent un milieu de substrat mixte avec des fonds indurés et des fonds meubles de vase et de sable. Ce groupe de stations peut être divisé en deux sous-groupes, le premier étant formé des stations 1253 à 1256 (bloc 1) et le deuxième formé des stations 1260, 1261 et 1265 (bloc 2). Cette subdivision se justifie par des conditions hydrodynamiques et bathymétriques différentes des blocs. Le bloc 2 correspond à un environnement à énergie modéré alors que le bloc 1 à un environnement calme à modéré. La station 1253 est située dans la zone du platier et le reste du bloc 1 est essentiellement dans la zone de la pente alors que les stations du bloc 2 sont majoritairement dans la zone profonde. Il y a donc une augmentation de l'hydrodynamisme et de la profondeur depuis le bloc 1 vers le bloc 2.
- Un groupe de 7 stations (en jaune) correspondant à un environnement d'énergie plutôt modérée à substrat très majoritairement induré (toutes les stations sont codées pour les variables « fonds rocheux » ou « corail »). La présence d'une petite composante sableuse est à noter mais pas de présence de vase. Deux sous-groupes de stations émergent, le premier formé des stations 1243 à 1246 (bloc 1) et le deuxième formé des stations 1245 et 1242 (bloc 2). Cette subdivision se justifie par des conditions bathymétriques différentes entre les deux blocs, dans le bloc 1 les stations sont situées entre la zone intertidale et la zone du platier alors que dans le bloc 2 les stations sont exclusivement dans la zone intertidale. Il y a donc entre les blocs 1 et 2 une diminution globale de la profondeur.
- Un groupe de 7 stations (en vert) correspondant à un environnement avec un substrat très majoritairement meuble de vase et de sable fin (toutes les stations sont codées dans ces deux variables). La présence d'une composante indurée très minoritaire est à noter. Cet environnement est d'hydrodynamisme plutôt modéré et situé principalement dans la zone de la pente. Contrairement aux deux autres groupes, il est difficile de faire une subdivision en blocs et aucune tendance interne n'est détectée.

Les groupes de stations ainsi obtenus avec les données d'occurrence des espèces sont moins nombreux mais beaucoup plus robustes que les groupes obtenus avec les données d'abondance. L'abstraction de la structure des populations fait ressortir plus clairement les informations environnementales de la composition taxonomique des communautés vivantes. Le paramètre principal ressortant des associations de bivalves est la nature du substrat, avec des environnements à substrat mixte, substrat induré et substrat meuble et fin clairement différenciés. La bathymétrie est également un paramètre qui ressort assez bien des assemblages d'espèces alors que l'hydrodynamisme ne ressort pas clairement, les associations de taxons ne fournissant pas d'informations précises sur l'énergie du milieu.

L'analyse NMDS permet de visualiser graphiquement dans un espace 2D les distances entre les stations en se basant sur la comparaison de la composition taxonomique de ces dernières. Cette analyse est conduite dans les mêmes conditions que l'analyse Cluster précédente. Les valeurs de stress, permettant d'évaluer la robustesse de la distribution des stations, sont comprises entre 0,2408 et 0,3591. Si en général, seules les distributions de points dont les valeurs sont inférieures à 0,2 sont considérées comme robustes, la distribution des stations ici apparaît cohérente avec les groupes de l'analyse Cluster et s'interprète facilement en termes écologiques.

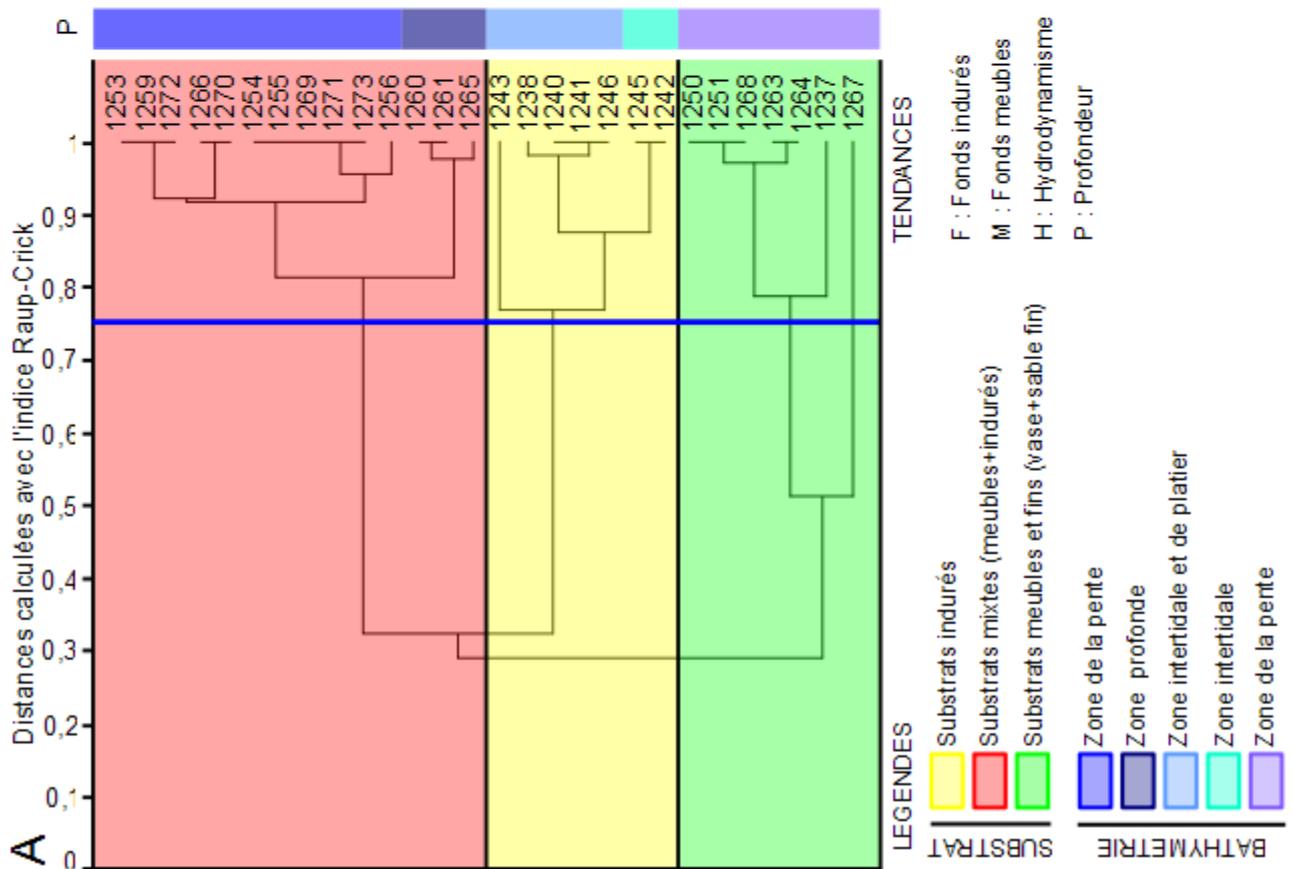
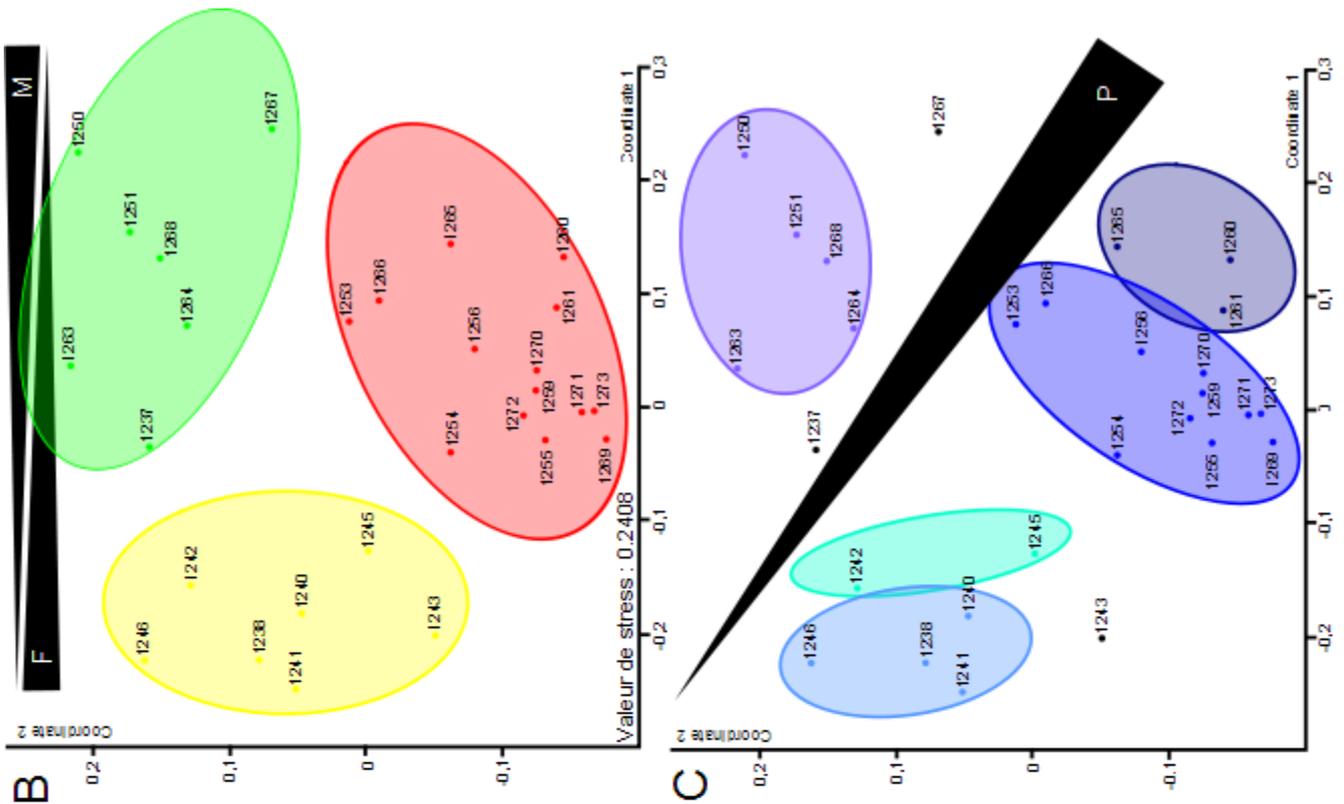


Figure 3.12 : Analyses des communautés vivantes des stations de plus de 12 espèces, calculées avec l'indice de similarité Raup-Crick se basant sur les données d'occurrence des espèces, et leurs interprétations A) du dendrogramme de l'analyse Cluster ; B) environnementales de l'analyse NMDS et C) bathymétriques de l'analyse NMDS.

Les trois groupes de stations définis par l'analyse Cluster et reflétant des natures de substrats différentes (induré, mixte, meuble et fin), se retrouvent très bien dans le plan de distribution de l'analyse NMDS (**figure 3.12B**). De plus, ces groupes sont suffisamment distants pour ne pas se chevaucher, le risque de confusion entre ces trois groupes de stations étant alors faible. L'axe 1 semble lié à l'induration du substrat, les stations à un substrat induré montrant les valeurs les plus faibles alors que les stations à substrat mixte et à substrat meuble et fin présentent des valeurs plus importantes. Ces deux derniers substrats se séparent sur l'axe 2, les stations à substrat mixte montrant des valeurs plus faibles que les stations à substrat meuble et fin.

La distribution des stations dans l'analyse NMDS illustre également parfaitement l'organisation selon la profondeur des sous-groupes de stations définis précédemment par l'analyse Cluster (**figure 3.12C**). Parmi les stations du substrat induré, le bloc 1, constitué des stations 1238, 1240, 1241 et 1246, correspond à la zone intertidale et à la zone de platier et montre les valeurs les plus négatives sur l'axe 1, alors que le bloc 2, formé des stations 1242 et 1245 et correspondant exclusivement à la zone intertidale montre des valeurs moins négatives sur ce même axe. Ces deux blocs ne sont pas discernables sur l'axe 2 avec pour les deux des valeurs centrées autour de 0,1. Parmi les stations du substrat mixte, le bloc 1, formé des stations 1253, 1254, 1255, 1256, 1259, 1266, 1269, 1270, 1271, 1272 et 1273, correspond à la zone de la pente et présente des valeurs centrées autour de 0 sur l'axe 1, alors que le bloc 2, formé des stations 1260, 1261 et 1265 et correspondant à la zone profonde, montre des valeurs positives sur ce même axe. Ces deux blocs ne sont pas discernables sur l'axe 2 avec des valeurs centrées autour de -0,1. Enfin les stations du substrat meuble et fin (1250, 1251, 1263, 1264 et 1268) correspondent à la zone de la pente et montrent des valeurs positives sur l'axe 1. Ce groupe de stations se discerne des blocs 1 et 2 du substrat mixte sur l'axe 2 avec des valeurs franchement positives centrées autour de 0,2. Malgré une différenciation difficile entre les zones intertidale et de platier, l'axe 1 semble donc lié à la bathymétrie et décrit un approfondissement du milieu vers les valeurs positives. L'axe 2 semble aussi porter l'information bathymétrique avec un léger approfondissement du milieu pour les valeurs négatives de cet axe.

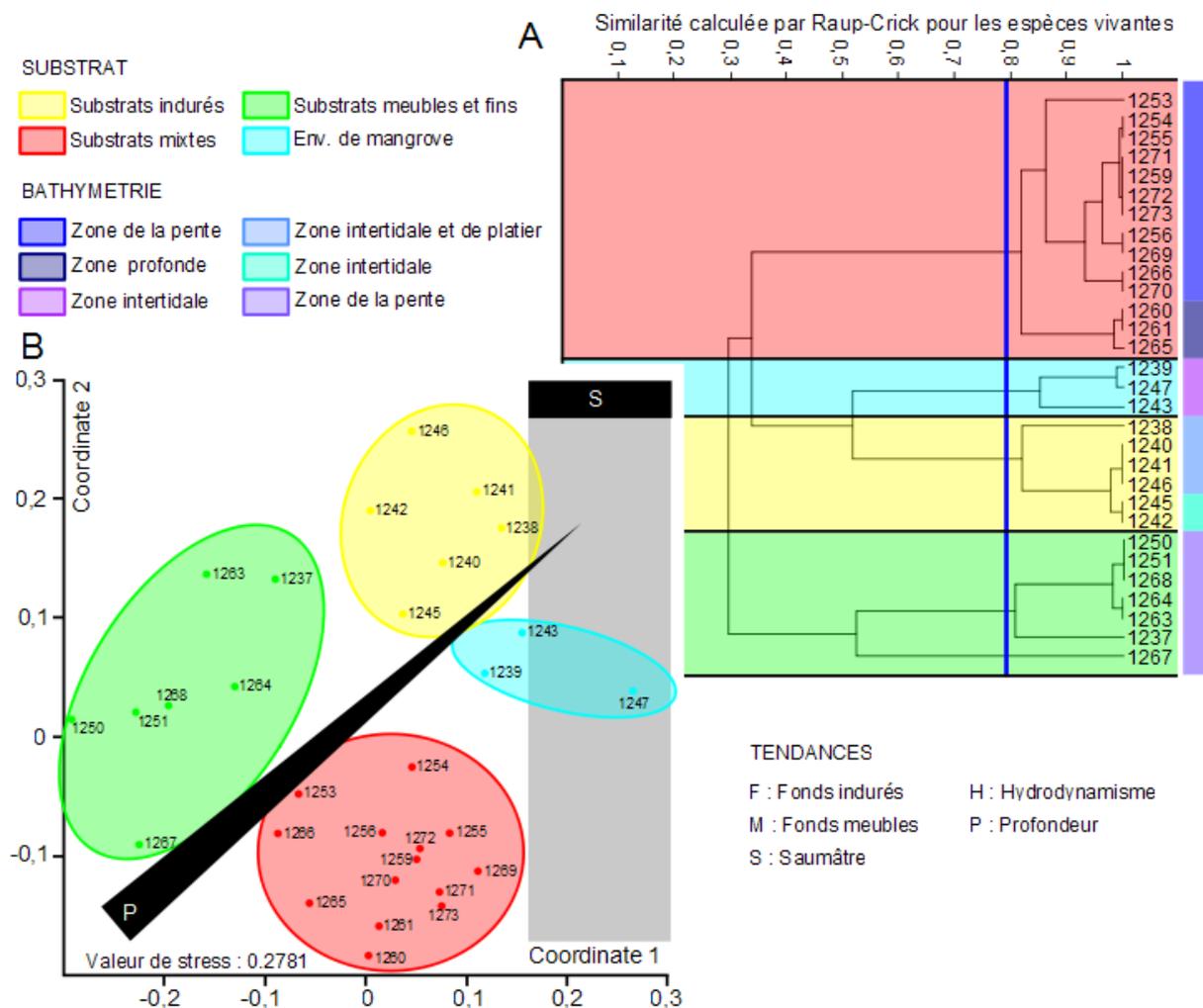
La distribution des stations ne montre pas d'organisation particulière des groupes selon les données d'hydrodynamisme. Ceci tend à confirmer l'observation faite précédemment avec l'analyse Cluster, selon laquelle la composition taxonomique des communautés de bivalves ne reflète pas précisément l'hydrodynamisme du milieu.

En conclusion, il est possible de définir des environnements distincts en se basant sur la comparaison des compositions taxonomiques des échantillons d'organismes vivants. Pour nos données, trois groupes de stations s'individualisent et décrivent principalement la nature du substrat de l'environnement : un environnement à substrat mixte, combinant à la fois des fonds indurés et meubles, un environnement à substrat principalement induré et enfin un environnement à substrat majoritairement meuble et fin de type vase et sable fin. La subdivision de ces groupes permet dans un deuxième temps de décrire moins précisément mais explicitement la bathymétrie du milieu.

### *Les mangroves, des environnements « extrêmes » pour biodiversité originale*

Les mangroves peuvent être qualifiées d'environnements « extrêmes » car la salinité, le pH et les biotopes y sont très différents des autres environnements côtiers. Les deux stations de mangroves (1239 et 1247) ont été écartées des analyses précédentes à cause de leur faible biodiversité (moins de 12 espèces vivantes) et de l'originalité de leurs assemblages. Cependant, lorsque les mangroves sont intégrées à l'analyse Cluster, quatre groupes de

stations se définissent pour une valeur de l'indice de similarité Raup-Crick d'environ 0,8 (**figure 3.13A**). Les trois groupes de stations définis précédemment sont robustes, que les mangroves soient ou non prises en compte. Les groupes de stations décrivant un environnement à substrat mixte et un environnement à substrat meuble et fin sont inchangés, alors que le groupe de station décrivant un environnement à substrat induré perd la station 1243 au profit d'un quatrième groupe. Ce groupe (en bleu sur la figure) est formé des stations de mangroves 1239 et 1247 et de la station 1243 et décrit un environnement à substrat mixte, faisant intervenir à la fois des surfaces indurées (probablement les troncs des palétuviers) et des fonds meubles fins de type vase et sable fin, avec la présence localement d'herbiers. C'est un environnement plutôt calme, d'eaux saumâtres, situé dans la zone intertidale.



**Figure 3.13** : Interprétations des analyses des espèces vivantes pour les stations de plus de 12 espèces + les mangroves A) dendrogramme de l'analyse Cluster calculé avec l'indice de similarité Raup-Crick et B) distribution 2D des stations de l'analyse NMDS calculée avec l'indice de similarité Raup-Crick.

L'analyse NMDS (**figure 3.13B**) conduite avec les stations de mangroves, présente des valeurs de stress comprises entre 0,2781 et 0,3557. La distribution des stations apparaît cohérente avec les quatre groupes de stations définis précédemment par l'analyse Cluster, de plus ces groupes ne se chevauchent pas, limitant ainsi les risques de confusion entre eux. Le groupe de stations correspondant à un substrat mixte (en rouge) se caractérise par des valeurs centrées autour de 0 sur l'axe 1 et de -0,1 sur l'axe 2, alors que le groupe de stations à substrat

meuble et fin (en vert) montre des valeurs négatives sur l'axe 1 et comprises entre -0,1 et 0,2 sur l'axe 2. Enfin, le groupe de stations définissant un environnement saumâtre (en bleu) montre des valeurs centrées sur 0,2 sur l'axe 1 et comprises entre 0 et 0,1 sur l'axe 2, alors que le groupe de stations correspondant à un substrat induré (en jaune) présente des valeurs centrées autour de 0,1 sur l'axe 1 et de 0,2 sur l'axe 2. L'analyse NMDS confirme également que ces deux groupes de stations sont très proches l'un de l'autre comme le sous entend l'analyse Cluster. La tendance bathymétrique définie lors de la précédente analyse NMDS (**figure 3.12C**) est toujours visible et décrite principalement par l'axe 2 avec un approfondissement pour les valeurs négatives de cet axe. L'axe 1 porte aussi l'information bathymétrique mais moins bien définie, avec un approfondissement du milieu décrit pour les valeurs négatives. Enfin, les valeurs positives les plus élevées de l'axe 1 définissent un pôle de salinité plus faible (bande grise).

L'insertion des environnements de mangroves ne perturbe pas les groupes de stations définis par l'analyse Cluster précédente (**figure 3.12A**), témoignant ainsi directement de la robustesse de ces groupes. Les stations de mangroves se regroupent dans un groupe distinct traduisant des associations d'espèces et un contexte écologique propres. La prise en compte des mangroves permet d'obtenir des informations sur la salinité du milieu en plus des informations sur la nature du substrat et sur la bathymétrie.

## **II.2. Influence des paramètres environnementaux sur la distribution de la diversité dans les communautés biologiques**

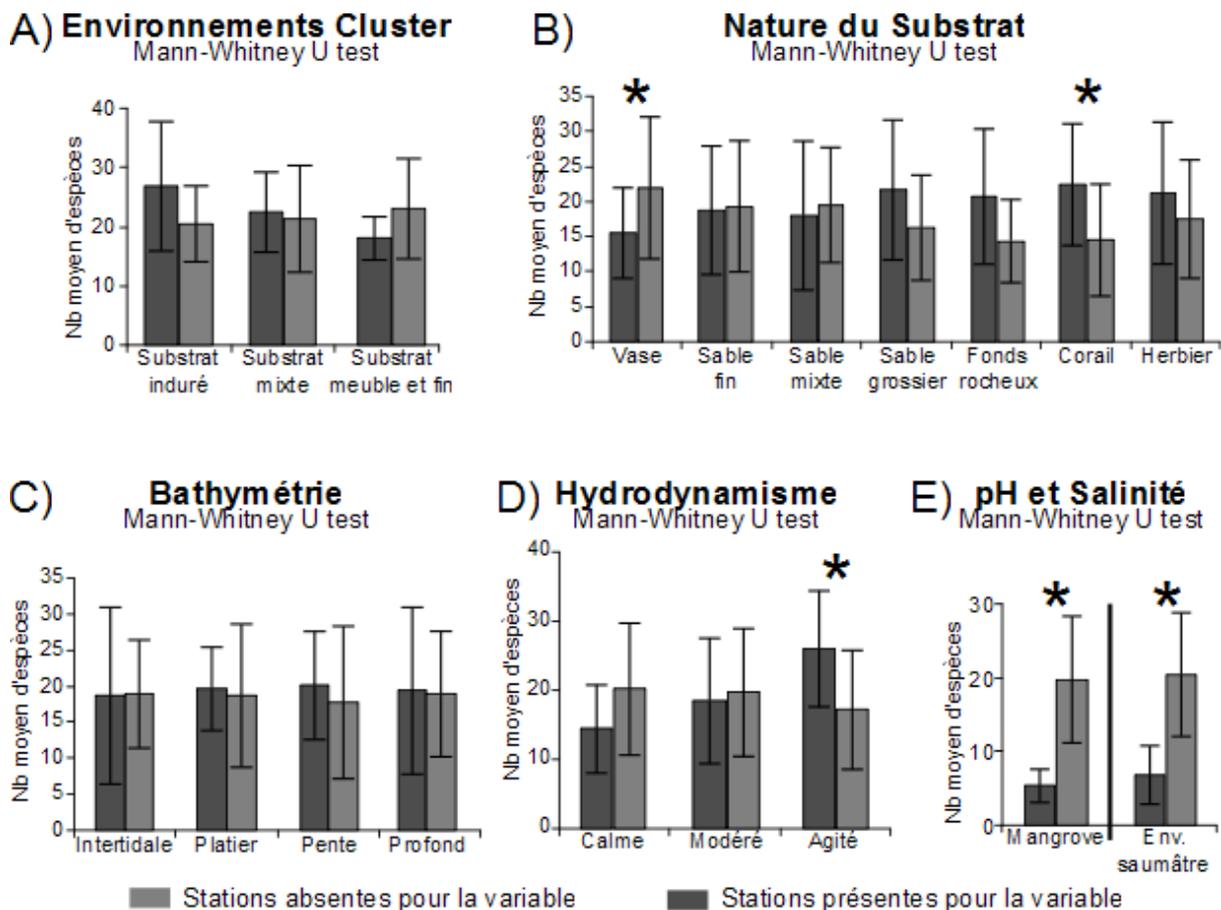
*La richesse spécifique des communautés vivantes est-elle fonction des environnements ? Si oui, quels sont les paramètres principaux contrôlant sa distribution ?*

La composition taxonomique des communautés biologiques de bivalves est influencée par l'environnement et notamment par la nature du substrat. Il est alors logique d'émettre l'hypothèse que les paramètres environnementaux jouent également un rôle déterminant sur la richesse taxonomique. Pour étudier cette hypothèse, la biodiversité vivante est standardisée pour valider les comparaisons du nombre d'espèces entre les différents environnements (**tableau 3.5**). La biodiversité vivante, standardisée pour une taille d'échantillon de 100 coquilles, s'échelonne alors entre 3 espèces au minimum et 42 espèces au maximum. Cette biodiversité représente au maximum 14 % de la biodiversité vivante échantillonnée. Certaines stations voient leur biodiversité grandement changer suite à la standardisation comme les stations 1237, 1240 et 1271 par exemple qui enregistrent respectivement une perte de 76 espèces, 71 espèces et 48 espèces alors que la biodiversité d'autres stations reste quasiment inchangée, par exemple les stations 1238 ou 1241.

Stations	S	Ssdt	Stations	S	Ssdt	Stations	S	Ssdt
1237	97	20,6	1250	40	20,5	1263	13	13
1238	19	18,4	1251	49	22,8	1264	38	14,4
1239	7	7	1252	11	11	1265	17	17
1240	90	18,8	1253	39	17,9	1266	23	22
1241	33	31,3	1254	16	15,5	1267	18	18
1242	87	42,5	1255	24	21,5	1268	48	17
1243	13	12,4	1256	16	14,7	1269	53	25,3
1244	10	3,2	1257	12	9,5	1270	48	37,2
1245	45	25,2	1259	54	30	1271	68	20,1
1246	60	33,2	1260	57	12	1272	29	26
1247	6	4,4	1261	45	27,2	1273	47	28,1
1249	9	9	1262	9	9	1275	11	11

**Tableau 3.5 : Comparaison de la biodiversité vivante récoltée (S) et de la biodiversité vivante standardisée (Ssdt) pour une taille d'échantillon de 100 coquilles pour chaque station.**

Savoir si certains types d'environnement présentent plus ou moins d'espèces que d'autres permet de mieux cibler les échantillonnages pour les estimations de la biodiversité locale ou régionale. Les tests U de Mann Whitney pratiqués sur les biodiversités standardisées des espèces vivantes permettent de tester si les différents types d'environnements montrent un niveau de richesse distinct (**tableau 3.6 et figure 3.14**).



**Figure 3.14 : Comparaisons des biodiversités moyennes des communautés vivantes en fonction A) des trois environnements définis par l'analyse Cluster ; B) de la nature du substrat ; C) de la bathymétrie ; D) de l'hydrodynamisme et E) du pH et de la salinité de l'eau. En gris foncé, les stations codées « présentes » pour la variable et en gris clair, les stations codées « absentes » pour la variable. Les résultats significatifs sont signalés par un astérisque.**

	Variables	Ssdt Moyen	E cart.-type	p
<b>NATURE DU SUBSTRAT</b>	Vase	15,6	6,4	0,029
	Autre	22,15	10,1	
	Sable fin	18,9	9	0,851
	Autre	19,5	9,5	
	Sable mixte	18,3	10,6	0,656
	Autre	19,7	8,1	
	Sable grossier	21,8	9,9	0,0705
	Autre	16,3	7,5	
	Fonds rocheux	20,8	9,5	0,058
	Autre	14,5	6	
	Corail	22,5	8,7	0,009
	Autre	14,8	7,7	
	Herbier	21,4	9,9	0,234
	Autre	17,6	8,4	
	Induré	27,2	10,8	0,062
	Autre	20,45	6,6	
	Mixte	22,5	6,9	0,722
	Autre	21,3	9,2	
	Meuble et fin	18	3,5	0,143
	Autre	23,2	8,7	
<b>pH</b>	Mangrove	5,7	1,8	0,030
	Autre	19,9	8,7	
<b>SALINITE</b>	Saumâtre	6,75	4,1	0,003
	Autre	20,6	8,3	
<b>HYDRODYNAMISME</b>	Calme	14,5	6,3	0,104
	Autre	20,4	9,4	
	Mocéré	18,5	9,1	0,670
	Autre	19,85	9,3	
	Agité	26	8,6	0,022
Autre	17,4	8,5		
<b>BATHYMETRIE</b>	Intertidale	19	12,3	0,973
	Autre	19,1	7,3	
	Platier	19,7	6	0,853
	Autre	18,9	9,8	
	Pente	20,2	7,3	0,465
	Autre	17,95	10,6	
	Profond	19,3	11,8	0,932
Autre	19	8,6		

Tableau 3.6 : Tableau de comparaison des biodiversités moyennes standardisées et des écart-type des stations présentes ou absentes (désignées dans le tableau par le terme « autre ») pour une variable pour les communautés vivantes en fonction des variables environnementales, des catégories bathymétriques et des environnements définis par l'analyse Cluster. Les résultats significatifs sont en gris.

Impact de la nature du substrat sur la richesse taxonomique des communautés biologiques (figure 3.14A et B et tableau 3.6)

Les environnements à substrat meuble et fin montrent la plus faible biodiversité vivante moyenne avec 18 espèces (écart-type = 3,5), alors que les environnements à substrat induré présentent la plus forte biodiversité moyenne avec 27,2 espèces (écart-type = 10,8) (**figure 3.14A**). Ces données décrivent alors une augmentation de la biodiversité vivante avec l'induration du substrat. Néanmoins, avec des valeurs de p de 0,143 pour le substrat meuble et fin, de 0,722 pour le substrat mixte et de 0,062 pour le substrat induré, cette tendance n'est pas statistiquement prouvée.

L'analyse des types de substrat permet de retrouver la tendance entre substrats meubles et substrats indurés précédemment observée (**figure 3.14B**). En moyenne, les substrats meubles (vase, sable fin, mixte et grossier) ont une biodiversité vivante plus faible avec environ 19 espèces que les substrats indurés (fonds rocheux, corail) avec environ 22 espèces. Au sein des substrats meubles, une corrélation entre le nombre d'espèces et la granulométrie est observée, avec des biodiversités vivantes moyennes de 15,6 espèces pour la vase (écart-type = 6,4), de 18,9 espèces pour le sable fin (écart-type = 9), de 18,3 espèces pour le sable mixte (écart-type = 10,6) et de 21,8 espèces pour le sable grossier (écart-type = 9,9). Ces données montrent globalement une augmentation du nombre moyen d'espèces avec une granulométrie croissante du sédiment. Parmi les substrats indurés, les fonds coralliens ont une biodiversité moyenne plus élevée avec 22,5 espèces (écart-type = 8,7) que les fonds rocheux dont la biodiversité moyenne est de 20,8 espèces (écart-type = 9,5). Enfin, la biodiversité moyenne de 21,3 espèces (écart-type = 9,9) rapproche les herbiers des substrats indurés ou des substrats à granulométrie importante tel que le sable grossier. Les comparaisons statistiques prouvent que les stations à **substrat vaseux** (Smoy = 15,6) ont des biodiversités vivantes significativement plus faibles que les stations dont le substrat est dépourvu de vase (Smoy = 22,15). Ces comparaisons montrent aussi que les stations avec un **fond corallien** (Smoy = 22,5) ont statistiquement des biodiversités vivantes plus élevées que les stations non coralliennes (Smoy = 14,8). Ces résultats démontrent également statistiquement la richesse taxonomique plus importante des communautés vivantes des environnements à **substrat induré** que des environnements à **substrat meuble**.

Impact de la bathymétrie sur la richesse taxonomique des communautés biologiques (figure 3.14C et tableau 3.6)

La biodiversité vivante moyenne varie entre 19 espèces pour la zone intertidale (écart-type = 12,3) et 20,2 espèces pour la zone de la pente (écart-type = 7,3). Aucune tendance générale entre la biodiversité vivante et la profondeur de l'environnement n'est observable, puisque le nombre moyen d'espèces de la zone profonde de 19,3 espèces (écart-type = 11,8) est comparable au nombre moyen d'espèces de 19,7 de la zone de platier (écart-type = 6). Avec des valeurs de p de 0,973 pour la zone intertidale, de 0,853 pour la zone de platier, de 0,465 pour la zone de la pente et de 0,932 pour la zone profonde, les comparaisons statistiques des biodiversités vivantes ne donnent aucun résultat significatif pour les quatre classes bathymétriques.

Impact de l'hydrodynamisme sur la richesse taxonomique des communautés biologiques (figure 3.14D et tableau 3.6)

Les biodiversités vivantes moyennes augmentent progressivement depuis les environnements calmes avec une moyenne de 14,5 espèces (écart-type = 6,3), vers les environnements d'hydrodynamisme modéré avec une moyenne de 18,5 espèces (écart-type = 9,1) et enfin vers les environnements agités avec une moyenne de 26 espèces (écart-type = 8,6). Une corrélation positive entre le nombre d'espèces vivantes et l'hydrodynamisme du milieu est donc observée. Cette corrélation est démontrée statistiquement par les comparaisons des richesses taxonomiques qui montrent que les biodiversités vivantes des stations des **environnements agités** sont significativement plus élevées (Smoy = 26) que les biodiversités des stations d'environnements de plus faible hydrodynamisme (Smoy = 17,4).

Impact du pH de l'eau sur la richesse taxonomique des communautés biologiques (figure 3.14E et tableau 3.6)

La biodiversité vivante moyenne de 5,7 espèces (écart-type = 1,8) dans environnements de mangroves est nettement plus faible que la biodiversité moyenne des autres environnements (Smoy = 19,9 ; écart-type = 8,7). Avec une valeur de p de 0.03, les comparaisons statistiques prouvent que cette différence de biodiversité est significative. Ainsi, les environnements de pH faible (**mangroves**) ont des communautés vivantes statistiquement moins diversifiées que celles des environnements de pH plus important.

Impact de la salinité de l'eau sur la richesse taxonomique des communautés biologiques (figure 3.14E et tableau 3.6)

Les environnements saumâtres ont une biodiversité moyenne vivante de 6,75 espèces (écart-type = 4,1) qui est bien plus faible que la biodiversité moyenne des environnements marins s'élevant à 20,6 espèces (écart-type = 8,3). Avec une valeur de p de 0.003, cette différence de richesse taxonomique est statistiquement prouvée. Les stations des **environnements saumâtres** ont donc un nombre d'espèces vivantes significativement plus faible que les stations des environnements marins.

En conclusion, les comparaisons statistiques des biodiversités standardisées vivantes en fonction des variables environnementales et des catégories bathymétriques mettent en évidence :

- 1) une richesse taxonomique des communautés biologiques significativement influencée par des paramètres environnementaux.
- 2) les paramètres principaux influant sur la biodiversité sont la nature du substrat, l'hydrodynamisme, le pH et la salinité de l'eau.
- 3) le rôle apparemment non significatif de la bathymétrie sur la richesse spécifique des communautés vivantes.
- 4) la biodiversité plus faible des communautés vivantes des **environnements vaseux** par rapport à celle des environnements sans vase.
- 5) des communautés vivantes plus diversifiées dans les **environnements coralliens** que dans les environnements non coralliens.

- 6) l'augmentation avec l'induration du substrat de la biodiversité des communautés biologiques, les environnements à **substrat induré** ayant un nombre d'espèces vivantes plus élevé que les environnements à **substrat meuble**.
- 7) l'augmentation significative du nombre d'espèces vivantes avec l'hydrodynamisme des environnements.
- 8) des biodiversités vivantes significativement plus faibles dans les environnements de pH faible et variable (**mangroves**) et dans les **environnements saumâtres** que dans les environnements marins.
- 9) l'utilité d'une approche multifactorielle pour mieux caractériser l'influence respective de chaque paramètre car certaines variations semblent être corrélées comme celles de l'hydrodynamisme et de la granulométrie ou le pH et l'influence d'eau douce.

### **II.3. Discussion sur la distribution des bivalves dans les communautés biologiques contrainte par les conditions environnementales**

#### *Validité des matrices d'occurrence contre les matrices d'abondance pour la caractérisation des environnements.*

L'exemple du lagon de Touho montre que la composition taxonomique des communautés vivantes est un bon indicateur des environnements à l'échelle locale. La comparaison des analyses Cluster construites à partir de l'abondance des espèces et de l'occurrence des taxons, montre que les données de présence/absence sont plus adaptées pour caractériser au mieux les environnements. En revanche, les données d'abondance des espèces incluent des informations supplémentaires sur la structuration des populations, instable dans le temps, et qui brouillent les informations environnementales. Dans les comparaisons de composition taxonomique des assemblages de l'analyse Cluster basée sur les données d'abondance, les espèces communes ont un poids plus important que les espèces rares. Cependant les espèces communes, souvent de stratégie reproductive de « type r », sont principalement des espèces opportunistes liés à des environnements instables et ne portent pas forcément l'information écologique la plus utile, contrairement aux espèces rares qui sont le plus souvent des espèces à stratégie reproductive de « type K » et spécialisées à un environnement stable (Southwood 1976, Hallam 1978). Pour cette raison, il est préférable de favoriser les données d'occurrence des taxons, qui dans les analyses Cluster donnent un poids identique à toutes les espèces et permettent de s'affranchir du problème lié à la structure des populations ou aux fluctuations à court terme de l'abondance des espèces.

#### *Hiérarchie des paramètres environnementaux influençant la composition taxonomique des assemblages de bivalves.*

Les espèces ont une sensibilité variable aux différents facteurs de l'environnement. La composition taxonomique des communautés vivantes de bivalves traduit cette sensibilité différentielle. La nature du substrat est de loin le paramètre le plus important, l'analyse des stations du Lagon de Touho permettant de définir trois types de substrats : un substrat induré, un substrat meuble et fin (du type vase et sable fin) et un substrat mixte (présence à la fois de fonds meubles et indurés).

La bathymétrie est le second paramètre influençant la composition taxonomique de nos communautés biologiques. Cependant, la nature du substrat et la profondeur ne sont pas des paramètres totalement indépendants, d'autant plus dans les environnements tropicaux,

avec la présence de récifs coralliens, où les environnements peu profonds sont souvent liés à un substrat dur ou sableux (Zuschin and Stachowitsch 2007).

Dans les zones côtières, les variations de conditions de salinité et de pH influent très fortement sur les associations d'espèces vivantes (Bernasconi and Stanley 1994). C'est ce qui explique le caractère original des associations de taxons des mangroves.

### *La richesse taxonomique des communautés vivantes influencée par les paramètres environnementaux.*

Les comparaisons de richesse taxonomique en fonction des caractéristiques environnementales des stations du secteur de Touho démontrent l'influence significative de quatre paramètres : la nature du substrat, l'hydrodynamisme, le pH et la salinité de l'eau. Comme pour la composition des assemblages, la nature du substrat est un paramètre très important, voire le plus important, contrôlant la richesse spécifique des communautés biologiques (Petersen 1914). Un grand nombre d'études montre une relation entre la biodiversité des communautés et la granulométrie du sédiment (Jones et al. 1990, Van Hoey et al. 2004, Blanchet et al. 2005, Rufino et al. 2008), ainsi qu'avec l'hétérogénéité du substrat, surtout entre les fonds indurés et les fonds meubles (Amsterdam 1997, Zuschin and Oliver 2005, Rufino et al. 2008). Le secteur de Touho échantillonne des substrats meubles, indurés ou encore mixtes qui sont associés à des niveaux de richesse taxonomique différents. Les environnements à substrat meuble ont un nombre d'espèces vivantes plus faible que les environnements à substrat induré, ce qui est aussi rapporté pour d'autres exemples chez les bivalves tropicaux (Augustin et al. 1999). Cette diminution du nombre d'espèces dans les environnements à substrat meuble peut être vue comme la conséquence de l'homogénéité des conditions de vie, comparé aux substrats indurés dont la topographie complexe est source de micro-environnements et donc de l'augmentation de la biodiversité dans ces environnements (Kohn and Leviten 1976). Dans le secteur de Touho, on observe une corrélation positive entre la richesse taxonomique et la granulométrie du sédiment, comme Jones et al. (1990) pour des communautés de mollusques tropicaux. Cependant, pour d'autres régions ou pour d'autres communautés d'organismes, la biodiversité apparaît souvent plus riche dans les substrats de sable fin (Van Hoey et al. 2004, Blanchet et al. 2005, Rufino et al. 2008). De plus, la présence ou l'absence de vase dans un substrat influence la biodiversité des espèces. Dans le lagon de Touho, les stations à substrat vaseux ont en effet un nombre d'espèces statistiquement plus faible que les stations à substrat dépourvu de vase (Van Hoey et al. 2004, Blanchet et al. 2005). Pour les substrats indurés, nos données mettent en évidence que les substrats coralliens ont des biodiversités vivantes significativement plus élevées que les substrats non coralliens, or l'importance de la composition corallienne du substrat a souvent été démontrée (Zuschin and Oliver 2005, Zuschin and Stachowitsch 2007).

Les environnements à pH faible et/ou variable comme les mangroves sont statistiquement moins diversifiés que les environnements plus basiques. Les mangroves sont également souvent associées à d'importantes variations de salinité, ces deux paramètres ont leur importance aussi bien sur la composition que sur la richesse taxonomique des communautés biologiques. La faible salinité des eaux, par exemple les eaux saumâtres, définit des environnements particuliers, souvent instables qui nécessitent une osmorégulation efficace, ce qui est peu commun pour les invertébrés marins. Ainsi, une diminution de la richesse taxonomique des communautés est généralement corrélée aux baisses de salinité (Hedgpeth 1957a, Hecker et al. 1963, Hudson 1963, Bosellini and Hardie 1973, Boucot 1981, Staff and Powell 1988, Blanchet et al. 2005).

Le plus souvent, la biodiversité des communautés biologiques atteint un maximum de richesse pour des environnements de moyenne énergie (Boucot 1981), cette biodiversité

diminue ensuite dans les environnements de forte énergie qui sont plus instables (Lie and Kisker 1970, Boesch 1972, Nelson et al.1981, Dexter 1992, Rufino et al.2008). Dans le lagon de Touho, les environnements les plus diversifiés sont les environnements à fort hydrodynamisme. En l'absence de données quantitatives, le codage des conditions hydrodynamiques pour ce secteur est fait qualitativement. Aussi, en comparaison avec d'autres régions, ces environnements peuvent correspondre à des environnements d'hydrodynamisme modéré et les résultats pour les bivalves de Touho suivent alors vraisemblablement les modèles classiques de distribution de la biodiversité.

### III. PRESERVATION DES INFORMATIONS ECOLOGIQUES DANS LES ASSEMBLAGES DE COQUILLES MORTES

#### III.1. Paramètres environnementaux influençant la formation des assemblages de coquilles mortes

*L'identification des environnements est-elle toujours possible à partir de la composition taxonomique des assemblages de coquilles mortes ?*

Les assemblages de coquilles mortes sont analysés de la même manière que les communautés vivantes, avec une analyse Cluster utilisant l'indice de similarité Raup-Crick comme mesure de distance et de basant sur les données d'occurrence des taxons pour les stations de plus de 12 espèces. L'analyse considère donc 31 stations, en excluant les stations : 1238, 1239, 1244, 1247 et 1252. Trois groupes de compositions taxonomiques proches se différencient pour une valeur de l'indice de similarité égale à environ 0,65 (**figure 3.15A**). A l'exception de la station isolée 1249, qui est aussi la plus profonde, les stations s'organisent en :

- un groupe de 8 stations (en vert) dont les informations écologiques définissent un milieu à substrat majoritairement meuble de vase et de sable fin (toutes les stations sont codées pour ces deux variables, à l'exception de la station 1243 codée pour des sables plus grossiers). La présence de fonds indurés minoritaires est également à noter. Cet environnement est d'hydrodynamisme modéré. Deux sous-groupes peuvent être différenciés en se basant sur les conditions bathymétriques des stations. Le premier (bloc 1), formé des stations 1250 à 1264, est situé principalement dans la zone de la pente alors que le deuxième sous-groupe (bloc 2) est formé des stations 1243 et 1267 situées dans les zones intertidale et de platier. Ainsi, une tendance générale traduisant une diminution de la profondeur depuis le bloc 1 vers le bloc 2 est observée.
- un groupe de 16 stations (en rouge) correspondant à un environnement à substrat mixte, combinant à la fois des fonds meubles de vase et de sable et des fonds indurés. La présence d'herbier est aussi observée. Une subdivision en deux sous-groupes est possible sur la base des informations hydrodynamiques et bathymétriques. Le bloc 1 est formé des stations 1254 à 1262 et le bloc 2 des stations 1257 à 1261. A la différence du bloc 1, le bloc 2 est dépourvu de substrat corallien et d'herbier. De plus, le bloc 2 correspond à un environnement d'énergie modérée et situé presque exclusivement dans la zone profonde alors que le bloc 1 définit un environnement d'hydrodynamisme modéré à agité et appartient principalement à la zone bathymétrique de la pente. Ces deux blocs permettent de

décrire deux tendances : l'augmentation de la profondeur et la diminution globale de l'hydrodynamisme entre le bloc 1 et le bloc 2.

- un groupe de 6 stations (en jaune) définissant un environnement à substrat principalement induré, avec la présence d'herbier (toutes les stations sont codées pour les variables « fonds rocheux », « corail » et « herbier »). Une composante meuble minoritaire, principalement sableuse, est également présente dans cet environnement. Les stations de ce groupe s'organisent aussi en deux sous-groupes sur la base des informations hydrodynamiques et bathymétriques. Le bloc 1, formé des stations 1245 à 1246, correspond à un environnement d'hydrodynamisme modéré et situé exclusivement dans la zone intertidale, alors que le bloc 2, comprenant les stations 1241 à 1237, décrit un environnement calme et dont la bathymétrie oscille entre la zone intertidale et la zone de platier. Entre ces deux blocs, deux tendances sont observées : la diminution du niveau d'énergie du milieu et l'augmentation légère de la profondeur.

L'analyse NMDS, conduite dans les mêmes conditions que l'analyse Cluster, donne des valeurs de stress comprises entre 0,2167 et 0,2639. Malgré ces valeurs importantes, la distribution des stations apparaît cohérente avec les groupes de stations définis par l'analyse Cluster, autorisant ainsi des interprétations écologiques. Les trois groupes de stations définissant des environnements à substrat meuble et fin, des environnements à substrat induré et des environnements à substrat mixte sont identifiables dans l'analyse multifactorielle (**figure 3.15B**), mais ces groupes se chevauchent beaucoup, augmentant les risques de confusion entre ces environnements à partir des assemblages de coquilles mortes. Les stations de substrat induré présentent des valeurs inférieures à 0,1 sur l'axe 1 et inférieures à -0,1 sur l'axe 2. Les stations à substrat meuble et fin montrent des valeurs supérieures à -0,1 sur l'axe 1 et comprises entre -0,2 et 0,1 sur l'axe 2. Enfin, les stations à substrat mixte couvrent toutes les valeurs de l'axe 1 et sont comprises entre les valeurs de -0,1 et 0,2 sur l'axe 2. L'axe 1 semble alors décrire une tendance liée au degré d'induration du substrat qui diminue pour les valeurs positives de l'axe.

La distribution des stations par l'analyse NMDS des espèces mortes démontre aussi l'influence de la bathymétrie sur l'organisation des groupes et sous-groupes de stations définis précédemment par l'analyse Cluster (**figure 3.15C**). La zone la plus profonde est caractérisée par les stations 1257, 1260, 1261 et 1275 correspondant au bloc 2 des stations à substrat mixte. La station 1249, la plus profonde des stations d'échantillonnage, peut être ajoutée à ce bloc. Cet ensemble de stations présente des valeurs positives sur l'axe 1 et 2. Le bloc 1 de l'environnement à substrat mixte formé des stations 1253, 1254, 1255, 1256, 1259, 1262, 1266, 1269, 1270, 1271, 1272 et 1273, ainsi que le bloc 1 de l'environnement à substrat meuble et fin composé des stations 1250, 1251, 1263, 1264, 1265 et 1268, appartiennent tous deux à la zone de la pente et sont placés à proximité l'un de l'autre, montrant des valeurs inférieures à 0,2 sur l'axe 1 et comprises entre -0,2 et 0,3 sur l'axe 2. Le bloc 2 de l'environnement à substrat meuble et fin formé des stations 1243 et 1267 et le bloc 2 de l'environnement à substrat induré formé des trois stations 1237, 1240 et 1241 peuvent être réunis pour définir un groupe de stations dont la bathymétrie oscille entre la zone intertidale et la zone de platier. Ce groupe montre des valeurs supérieures à -0,1 sur l'axe 1 et inférieures à -0,1 sur l'axe 2. Enfin, le bloc 1 de l'environnement à substrat induré formé des stations 1242, 1245 et 1246 et correspondant à la zone intertidale chevauche partiellement le groupe précédant et montre des valeurs centrées autour de -0,1 sur l'axe 1 et inférieures à -0,1 sur l'axe 2. Ainsi, la distribution des stations traduit un approfondissement du milieu vers les valeurs positives des axes 1 et 2.

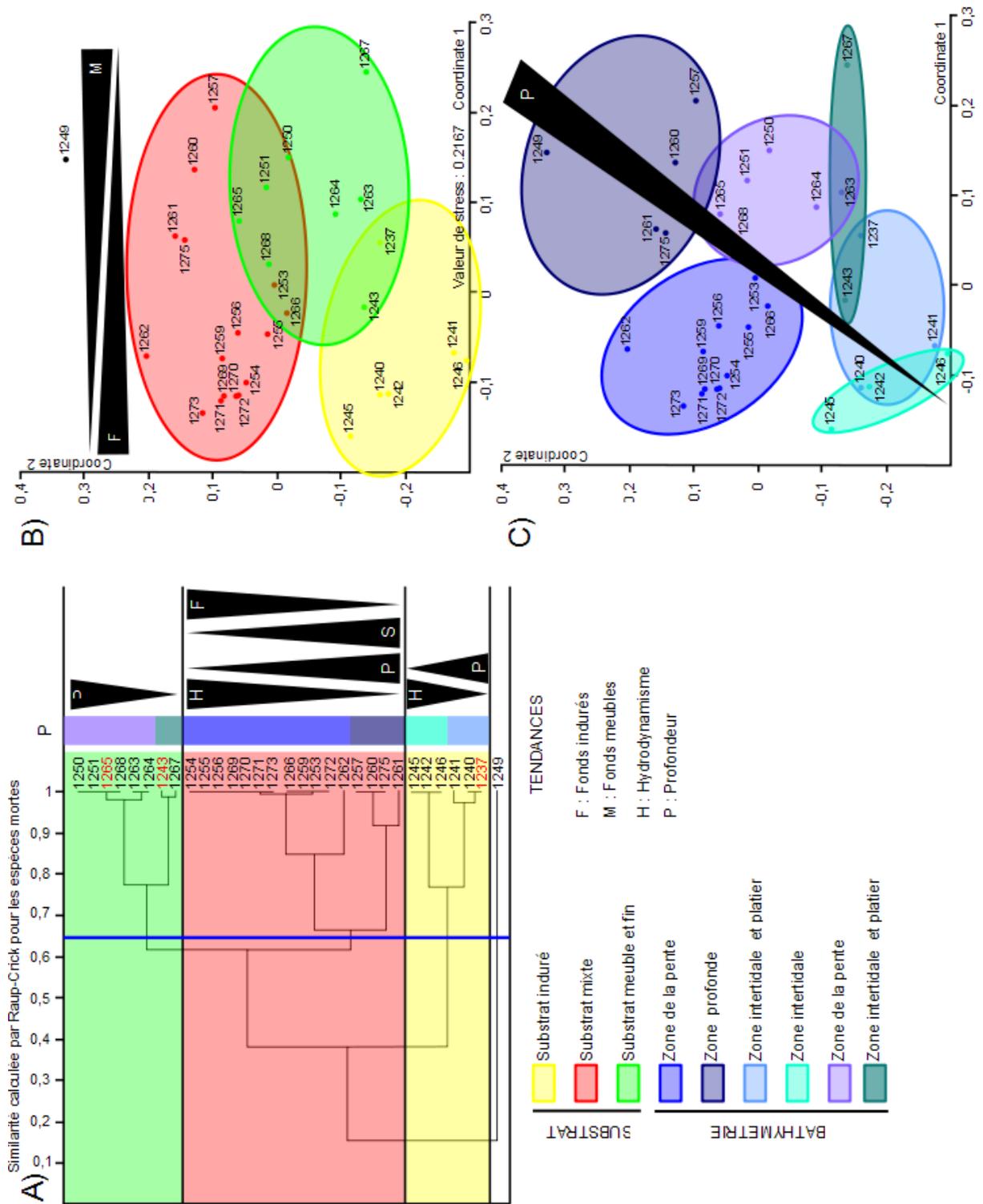


Figure 3.15 : Interprétations A) du dendrogramme de l'analyse Cluster des assemblages de coquilles mortes et des stations de plus de 12 espèces, calculé avec l'indice de similarité Raup-Crick se basant sur les données d'occurrence des taxons ; B) environnementales de l'analyse NMDS des espèces mortes, analyse faite selon la même méthode que l'analyse Cluster et C) bathymétriques de l'analyse NMDS des espèces mortes.

En conclusion, ces analyses montrent qu'il est possible de définir à partir des assemblages de coquilles mortes des environnements robustes à composition taxonomique proche. Ces environnements se distinguent principalement par la nature de leur substrat pouvant être meuble et fin, induré ou encore mixte. La bathymétrie et l'hydrodynamisme sont également deux paramètres relativement bien décrits par la composition taxonomique des assemblages de coquilles mortes, bien que moins précisément que celui de la nature du substrat.

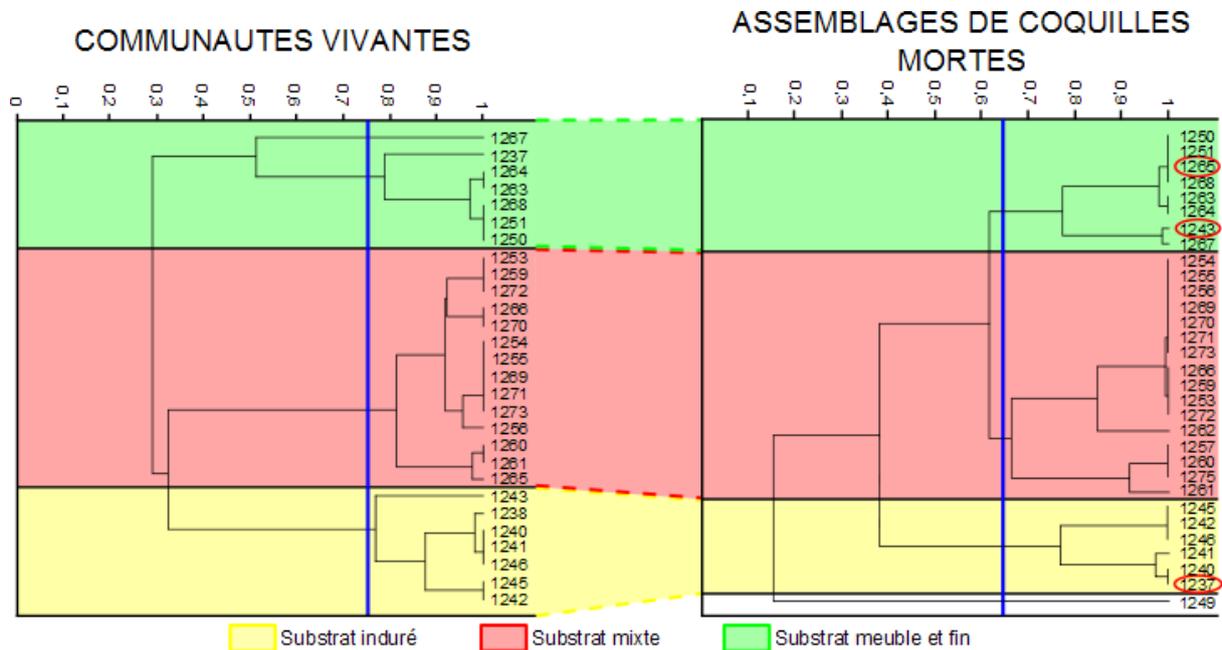
*Les environnements décrits par les compositions taxonomiques des communautés biologiques et des assemblages de coquilles mortes sont-ils les mêmes ?*

Si les assemblages d'espèces mortes dérivent d'une simple accumulation de coquilles issues des écosystèmes vivants, alors les deux sources de données devraient refléter les mêmes contraintes environnementales. Mais si les processus taphonomiques affectent fortement la formation des assemblages de coquilles mortes alors les deux sources de données sont susceptibles d'enregistrer des informations distinctes.

Les dendrogrammes produits par les analyses Cluster pour les espèces mortes et les espèces vivantes sont directement comparables car construits suivant la même méthode (**figure 3.16**). Globalement, les environnements définis par les groupes de stations à composition taxonomique proche sont identiques entre les communautés vivantes et les assemblages de coquilles mortes. Ces environnements sont principalement différenciés par la nature de leur substrat, pouvant être meuble et fin (en vert), induré (en jaune) ou encore mixte (en rouge) impliquant à la fois des fonds indurés et des fonds meubles. Cependant, bien que ces environnements soient identiques, la similarité des compositions taxonomiques au sein des groupes de stations est plus faible dans les assemblages de coquilles mortes (environ à 0,65) que dans les communautés vivantes (environ à 0,75). De plus les stations qui composent les groupes ne sont pas strictement identiques entre les assemblages vivants et les assemblages morts. Ces différences s'expliquent en partie par le fait que les stations impliquées dans les analyses ne sont pas toutes les mêmes. Les stations 1238 et 1265 sont prises en compte dans l'analyse des communautés vivantes mais pas dans l'analyse des assemblages de coquilles car leurs biodiversités mortes sont inférieures à 12 espèces. De la même façon, les stations 1249, 1257, 1262, 1266 et 1275 ne sont pas prises en compte pour l'analyse des communautés vivantes mais le sont pour les assemblages de coquilles mortes car elles enregistrent moins de 12 espèces vivantes.

Vingt six stations sont communes aux deux analyses Cluster. Parmi ces stations, trois changent de groupe en analysant leur assemblage de coquilles mortes. La station 1237, dont la communauté vivante décrit un substrat meuble et fin, se rapproche du groupe de stations à substrats indurés sur la base de son assemblage de coquilles mortes. Cette station dénombre 97 espèces vivantes, 154 espèces mortes. Quarante-et-une espèces sont communes aux deux faunes, ce qui traduit une importante accumulation d'espèces allochtones ou diachrones pouvant expliquer cette différence d'environnements décrits par la faune vivante et par la faune morte (accumulation d'espèces liées à des substrats indurés). La communauté biologique de la station 1243 la rapproche d'un environnement à substrat induré mais son assemblage de coquilles mortes l'associe plutôt à un environnement à substrat meuble et fin. Ce changement d'environnement s'explique par le remplacement de la faune initiale par une faune allochtone ou diachrone, car seule 4 espèces sont communes aux faunes vivante et morte. Enfin, la station 1265 appartient au groupe de station décrivant un environnement à substrat mixte pour la faune vivante et au groupe de stations décrivant un environnement à substrat meuble et fin pour la faune morte. Dans cette station, 16 espèces sont communes à la faune vivante (composée de 17 espèces) et à la faune morte (composé de 57 espèces). Ainsi,

le changement de groupe de station peut s'expliquer par l'accumulation d'espèces allochtones ou diachroniques se rattachant à des substrats meubles et fins.



**Figure 3.16 : Comparaison des dendrogrammes interprétés selon la nature du substrat des analyses Cluster des communautés vivantes et des assemblages de coquilles mortes.**

De même que les analyses Cluster, les analyses NMDS des faunes vivantes et mortes sont également directement comparables. La répartition des stations dans l'espace 2D de ces analyses n'est pas la même pour les espèces vivantes que pour les espèces mortes (**figure 3.17**), cependant, dans les deux cas, la nature du substrat et la profondeur structure fortement la distribution des stations. Dans les deux analyses, les trois groupes de stations définis par la nature de leur substrat sont identifiables, mais les distances séparant ces groupes sont très différentes. Pour la faune vivante, ces groupes de stations sont suffisamment distants les uns des autres pour ne pas se chevaucher, alors que pour la faune morte, les groupes sont extrêmement rapprochés et le groupe de substrat meuble et fin se surimpose partiellement aux groupes de substrat induré et de substrat mixte, mais il n'y a pas de superposition des environnements à substrat induré et des environnements à substrat mixte entre eux. Les superpositions concernent au moins 8 stations parmi lesquelles se retrouvent les trois stations, 1237, 1243 et 1265 ayant été reclassées lors de l'analyse des assemblages de coquilles mortes. Ces stations se placent dans les enveloppes d'environnements correspondant à leurs écosystèmes originels, à savoir l'environnement à substrat meuble et fin pour la station 1237, l'environnement à substrat induré pour la 1243 et l'environnement à substrat mixte pour la 1265. Les huit stations, concernées par la superposition des environnements, sont donc difficiles à attribuer à un type de substrats seulement à partir des assemblages de coquilles mortes. C'est le cas par exemple des stations 1250, 1251 et 1268 qui sont clairement des environnements à substrat meuble et fin pour les espèces vivantes et qui pour les assemblages de coquilles mortes se superposent avec les environnements à substrat mixte, ou encore les stations 1253 et 1266 qui sont clairement des environnements à substrat mixte pour les faunes vivantes, alors que les faunes mortes mettent plus en avant la composante meuble de leur substrat en les rapprochant des stations à substrat meuble et fin.

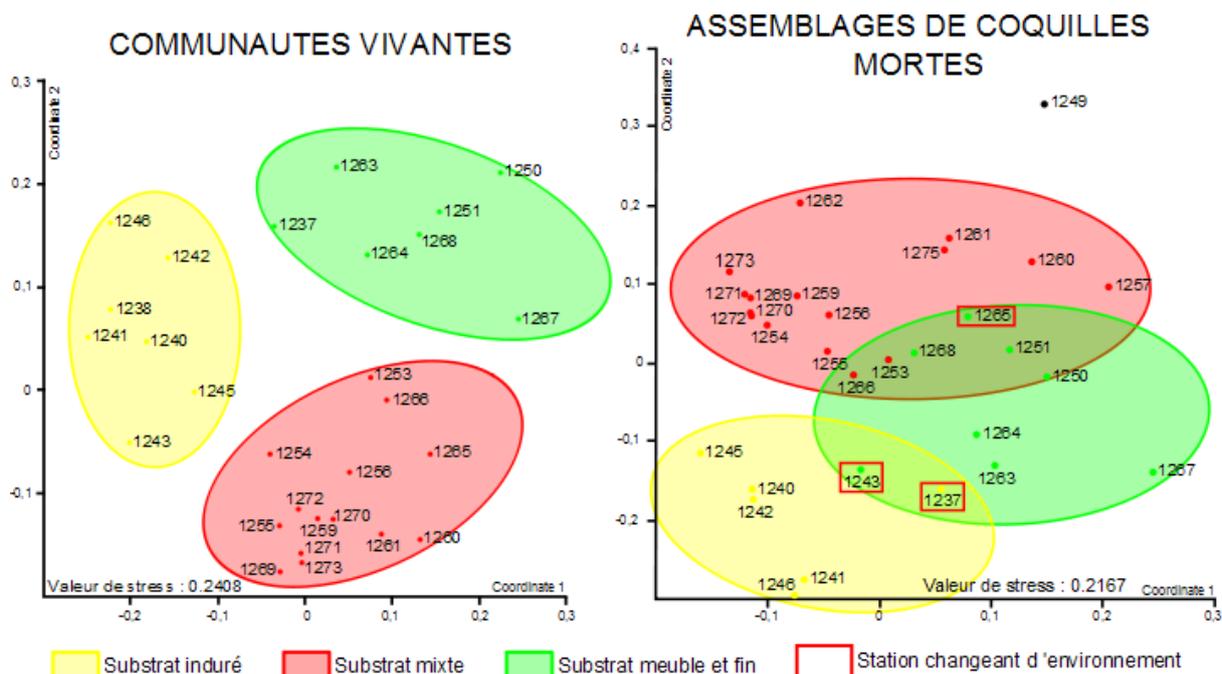


Figure 3.17 : Comparaison des analyses NMDS interprétées selon la nature du substrat des communautés vivantes et des assemblages de coquilles mortes.

Ces comparaisons montrent que globalement les environnements définis par la composition taxonomique des communautés vivantes et des assemblages de coquilles mortes sont les mêmes : environnements à substrat meuble et fin, à substrat induré et à substrat mixte. La nature du substrat est le paramètre principal contraignant la composition taxonomique des deux types d'assemblages. La bathymétrie joue également un rôle significatif aussi bien pour la faune vivante que pour la faune morte, mais l'effet de l'hydrodynamisme n'est clairement discernable que dans les assemblages de coquilles mortes. Bien que les groupes de stations et leurs interprétations environnementales soient très proches, la similarité de la composition taxonomique entre les stations des groupes est plus faible et la séparation des groupes moins claire pour les assemblages de coquilles mortes que pour les communautés vivantes. L'effet des processus taphonomiques au passage biocénose-thanatocénose tend à estomper les différences de composition taxonomique des assemblages de coquilles mortes et à la superposition partielle des environnements, induisant un risque d'erreur d'identification des écosystèmes initiaux d'après ces assemblages.

*Comment les paramètres environnementaux influencent la richesse taxonomique lors de la formation des assemblages de coquilles mortes ?*

Comme la faune vivante, la biodiversité morte de chaque station est standardisée pour une taille d'échantillon de 100 coquilles (**tableau 3.7**).

La faune morte ainsi standardisée comprend entre 3 espèces et 39 espèces, correspondant au maximum à 9 % de la biodiversité morte échantillonnée. A la suite de ce processus de standardisation certaines stations voient leur nombre d'espèces mortes fortement diminué, par exemple les stations 1237, 1240 et 1250 montrent une différence de 121 espèces, 63 espèces et 70 espèces entre la faune échantillonnée et la faune standardisée. La biodiversité d'autres stations par contre reste relativement identique comme les stations 1238 et 1263.

Stations	S	Ssdt	Stations	S	Ssdt	Stations	S	Ssdt
1237	154	33,2	1250	99	28,6	1263	16	15,9
1238	7	6,9	1251	127	27,8	1264	70	15,7
1239	5	4,9	1252	6	5,9	1265	57	35,7
1240	99	36	1253	42	28,6	1266	31	30,8
1241	25	24,9	1254	24	23,1	1267	64	23,5
1242	109	33,6	1255	50	37,5	1268	111	27,1
1243	33	29,3	1256	47	31,9	1269	62	30
1244	5	5	1257	30	23,3	1270	73	28,6
1245	64	34,6	1259	80	34,6	1271	83	31
1246	56	39	1260	121	35	1272	50	36,7
1247	3	2,9	1261	112	33	1273	87	38,3
1249	86	36,3	1262	12	11,8	1275	77	32,2

Tableau 3.7 : Comparaison de la biodiversité morte récoltée (S) et de la biodiversité morte standardisée (Ssdt) pour une taille d'échantillon de 100 coquilles pour chaque station.

Les tests statistiques des biodiversités standardisées des assemblages de coquilles mortes permettent d'identifier des environnements à richesses taxonomiques bien distinctes et les paramètres environnementaux impliqués dans la formation de ces assemblages (tableau 3.8 et figure 3.18).

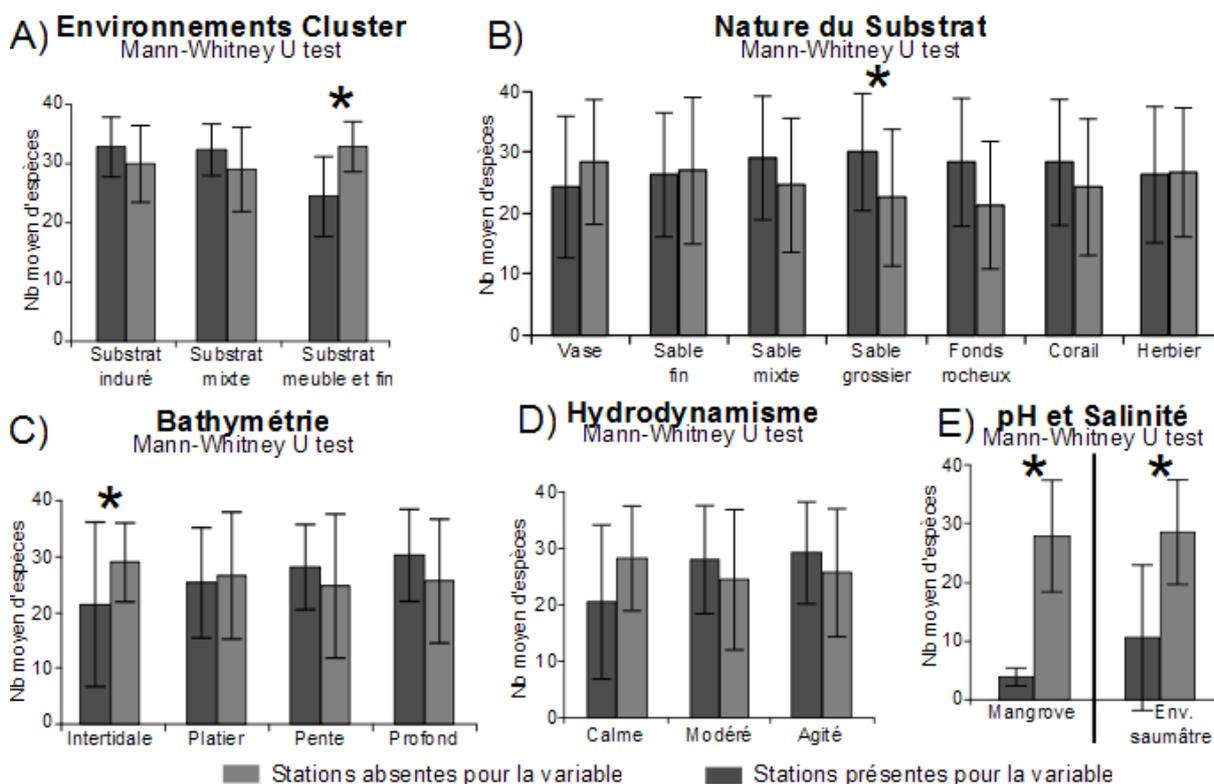


Figure 3.18 : Comparaisons des biodiversités moyennes des assemblages de coquilles mortes en fonction A) des trois environnements définis par l'analyse Cluster ; B) de la nature du substrat ; C) de la bathymétrie ; D) de l'hydrodynamisme ; E) du pH et de la salinité de l'eau. En gris foncé, les stations codées « présentes » pour la variable et en gris clair, les stations codées « absentes » pour la variable. Les résultats significatifs des comparaisons statistiques des biodiversités mortes sont signalés par un astérisque.

	Variables	Ssdt Moyen	E cart-type	p
<b>NATURE DU SUBSTRAT</b>	Vase	24,3	11,4	0,2545
	Autre	28,4	10,05	
	Sable fin	26,3	10,3	0,870
	Autre	26,9	11,9	
	Sable mixte	29	10,3	0,239
	Autre	24,7	10,9	
	Sable grossier	30,2	9,3	0,036
	Autre	22,8	11	
	Fonds rocheux	28,5	10,4	0,071
	Autre	21,3	10,5	
	Corail	28,3	10,3	0,269
	Autre	24,2	11,2	
	Herbier	26,3	11,2	0,948
	Autre	26,6	10,7	
	Induré	32,9	5	0,330
	Autre	30,1	6,3	
	Mixte	32,5	4,2	0,126
	Autre	29	7,2	
	Meuble et fin	24,5	6,6	0,0007
	Autre	32,8	4,3	
<b>pH</b>	Mangrove	3,9	1,4	0,001
	Autre	27,8	9,5	
<b>SALINITE</b>	Saumâtre	10,5	12,5	0,0008
	Autre	28,5	8,8	
<b>HYDRODYNAMISME</b>	Calme	20,4	13,7	0,069
	Autre	28,2	9,3	
	Mocéré	27,9	9,6	0,368
	Autre	24,5	12,2	
	Agité	29,3	9	0,451
	Autre	25,8	11,2	
<b>BATHYMETRIE</b>	Intertidale	21,3	14,7	0,041
	Autre	29	7,1	
	Platier	25,5	9,6	0,793
	Autre	26,7	11,2	
	Pente	28,2	7,7	0,331
	Autre	24,7	13,1	
	Profond	30,2	8,5	0,312
	Autre	25,6	11,2	

Tableau 3.8 : Tableau de comparaison des biodiversités moyennes standardisées et des écart-type des stations présentes ou absentes (désignées dans le tableau par le terme « autre ») pour une variable pour les assemblages de coquilles mortes en fonction des variables environnementales, des catégories bathymétriques et des environnements définis par l'analyse Cluster.

Impact de la nature du substrat sur la richesse taxonomique des assemblages de coquilles mortes (figure 3.18A et B et tableau 3.8)

L'environnement à substrat meuble et fin montre la plus faible biodiversité morte moyenne avec 24,5 espèces (écart-type = 6,6) alors que l'environnement à substrat induré présente la plus forte biodiversité moyenne avec 32,9 espèces (écart-type = 5) (figure 3.18A). Les données décrivent une tendance globale de la biodiversité moyenne en fonction du degré d'induration du substrat avec une augmentation du nombre d'espèces mortes dans des environnements à substrat induré. Les comparaisons statistiques des biodiversités mortes, dont les valeurs de p sont de 0,330 pour le substrat induré, de 0,126 pour le substrat mixte et de 0,0007 pour le **substrat meuble et fin**, soutiennent cette observation. En effet, les stations à **substrat meuble et fin** montrent des biodiversités mortes statistiquement plus faibles que les stations à substrat mixte ou induré.

L'analyse des variables environnementales décrivant la nature du substrat permet de retrouver la tendance précédemment décrite (figure 3.18B). Les substrats meubles et fins, de type vase ou sable fin, montrent une biodiversité morte moyenne plus faible, avec environ 25 espèces, que les substrats indurés (fonds rocheux et corail) avec environ 28 espèces. Les substrats meubles et grossiers, de type sable mixte ou sable grossier, ont une biodiversité morte moyenne supérieure aux biodiversités des substrats indurés ou des substrats fins avec environ 30 espèces. Parmi, les substrats meubles, une corrélation entre le nombre d'espèces mortes et la granulométrie est observable. Les biodiversités moyennes de 24,3 espèces pour la vase (écart-type = 11,4), de 26,3 espèces pour le sable fin (écart-type = 10,3), de 29 espèces pour le sable mixte (écart-type = 10,3) et de 30,2 espèces pour le sable grossier (écart-type = 9,3), illustrent l'augmentation progressive de la biodiversité morte avec l'augmentation de la granulométrie du sédiment. Les biodiversités mortes moyennes des substrats indurés sont équivalentes avec 28,5 espèces (écart-type = 10,4) pour les fonds rocheux et 28,3 espèces (écart-type = 10,3) pour le corail. Avec une biodiversité moyenne de 26,3 espèces (écart-type = 11,2), les herbiers se rapprochent des substrats fins comme le sable fin par exemple. Les comparaisons statistiques prouvent que les stations dont le substrat contient du **sable grossier** (Smoy = 30,2) ont des biodiversités mortes significativement plus importantes que les stations sans sable grossier (Smoy = 22,8). Les valeurs de p étant comprises entre 0,071 et 0,948, aucune autre variable décrivant la nature du substrat ne montre de différence significative.

Impact de la bathymétrie sur la richesse taxonomique des assemblages de coquilles mortes (figure 3.18C et tableau 3.8)

La biodiversité morte moyenne augmente progressivement depuis la zone intertidale avec 21,3 espèces (écart-type = 14,7), vers la zone de platier avec 25,5 espèces (écart-type = 9,6) et la zone de la pente avec 28,2 espèces (écart-type = 7,74), jusqu'à la zone profonde avec 30,2 espèces (écart-type = 8,15). Une corrélation est donc observable entre le nombre d'espèces mortes et la profondeur du milieu. Les comparaisons statistiques des biodiversités mortes donnent un résultat significatif pour les stations de la **zone intertidale** (Smoy = 21,3) dont les biodiversités sont statistiquement plus faibles que celles des stations présentes dans des zones plus profondes (Smoy = 29). Avec des valeurs de p de 0,793 pour la zone de platier, de 0,331 pour la zone de la pente et de 0,312 pour la zone profonde, aucune autre classe bathymétrique ne montre de différence significative de biodiversité. Cependant le

seul résultat de la zone intertidale soutient statistiquement la corrélation positive entre la biodiversité morte et la bathymétrie.

*Impact de l'hydrodynamisme sur la richesse taxonomique des assemblages de coquilles mortes* (figure 3.18D et tableau 3.8)

La biodiversité morte moyenne augmente progressivement avec l'agitation du milieu. Les environnements calmes, avec une moyenne de 20,4 espèces mortes (écart-type = 13,7), sont moins diversifiés que les environnements à hydrodynamisme modéré, dont la biodiversité morte moyenne est de 27,9 espèces (écart-type = 9,6), ou les environnements agités de biodiversité morte moyenne de 29,3 espèces (écart-type = 9). Cette corrélation entre le nombre d'espèces mortes et l'hydrodynamisme est observée mais non statistiquement démontrée. Les comparaisons statistiques des biodiversités mortes ne montrent pas de différence significative que se soit pour les environnements calmes ( $p = 0,069$ ), pour les environnements à hydrodynamisme modéré ( $p = 0,368$ ) ou pour les environnements agités ( $p = 0,451$ ).

*Impact du pH de l'eau sur la richesse taxonomique des assemblages de coquilles mortes* (figure 3.18E et tableau 3.8)

Les environnements de mangroves montrent une biodiversité morte moyenne de 3,9 espèces (écart-type = 1,4), nettement inférieure à la biodiversité morte des autres environnements ( $S_{moy} = 27,8$  ; écart-type = 9,5). Cette différence de biodiversité est statistiquement démontrée par les comparaisons statistiques. Ainsi les stations d'environnements acides (**mangroves**) sont significativement moins diversifiées que les stations d'environnements plus basiques.

*Impact de la salinité de l'eau sur la richesse taxonomique des assemblages de coquilles mortes* (figure 3.18E et tableau 3.8)

Les environnements saumâtres montrent une biodiversité morte moyenne de 10,5 espèces (écart-type = 12,5), nettement plus faible que la biodiversité morte des environnements marins de 28,5 espèces (écart-type = 8,8). Avec une valeur de  $p$  de 0,0008, cette différence de biodiversité entre ces deux environnements est statistiquement prouvée. Les stations des **environnements saumâtres** sont donc significativement moins diversifiées que les stations des environnements marins.

En conclusion, les comparaisons statistiques des biodiversités mortes standardisées mettent en évidence :

- 1) l'influence significative des paramètres environnementaux sur la richesse taxonomique des assemblages de coquilles mortes.
- 2) les paramètres principaux influant sur la biodiversité des assemblages de coquilles mortes sont la nature du substrat, la bathymétrie, le pH et la salinité de l'eau.
- 3) des biodiversités mortes plus importantes dans les substrats de **sable grossier** que dans les autres substrats.

- 4) des biodiversités mortes plus faibles dans des environnements à **substrat meuble et fin** que dans des environnements à substrat mixte ou induré.
- 5) des assemblages de coquilles mortes moins diversifiés dans les **environnements intertidaux** que dans les environnements plus profonds.
- 6) des biodiversités mortes significativement plus faibles dans les **environnements à pH faible** et les **environnements saumâtres** que dans les environnements marins.

*Les paramètres intervenant sur la distribution des espèces dans les communautés vivantes et dans les assemblages de coquilles mortes sont-ils les mêmes et peut-on identifier l'effet de ces processus taphonomiques ?*

Les différences de biodiversités entre les assemblages de coquilles mortes découlent en partie des différences de richesses des communautés biologiques initiales, et d'autre part des processus taphonomiques. Ces derniers sont liés aux contraintes environnementales et repérables dans les assemblages de coquilles par une richesse et une composition taxonomique différentes de celles observées dans les communautés vivantes (**tableau 3.9**).

	Variables	S moy vivant	S moy mort	$\Delta$ S moy mort-vivant	
NATURE DU SUBSTRAT	Vase	15,6	24,3	8,7	
	Sable fin	18,9	26,3	7,4	
	Sable mixte	18,3	29	10,7	
	Sable grossier	21,8	30,2	8,4	
	Fonds rocheux	20,8	28,5	7,7	
	Corail	22,5	28,3	5,8	
	Herbier	21,4	26,3	4,9	
	Induré	27,2	32,9	5,7	
	Mixte	22,5	32,5	10	
	Meuble et fin	18	24,5	6,5	
	pH	M angrove	5,7	3,9	

SALINITE	Saumâtre	6,75	10,5	3,75	
	HYDRODYNAMISME	Calme	14,5	20,4	
Modéré		18,5	27,9	9,4	
Agité		26	29,3	3,3	
BATHYMETRIE	Intertidale	19	21,3	2,3	
	Platier	19,7	25,5	5,8	
	Pente	20,2	28,2	8	
	Profond	19,3	30,2	10,9	

Résultat significatif  
 Accumulation d'espèces mortes  
 Disparition des espèces vivantes

**Tableau 3.9 : Comparaisons et différences des biodiversités moyennes vivantes et mortes en fonction des variables environnementales et des catégories bathymétriques. Les résultats significatifs des tests statistiques sont en gris. En rose, les variables montrant une accumulation d'espèces allochtones ou diachrones dans les assemblages de coquilles mortes et en vert, les variables indiquant une disparition des espèces des communautés vivantes, par destruction ou transport.**

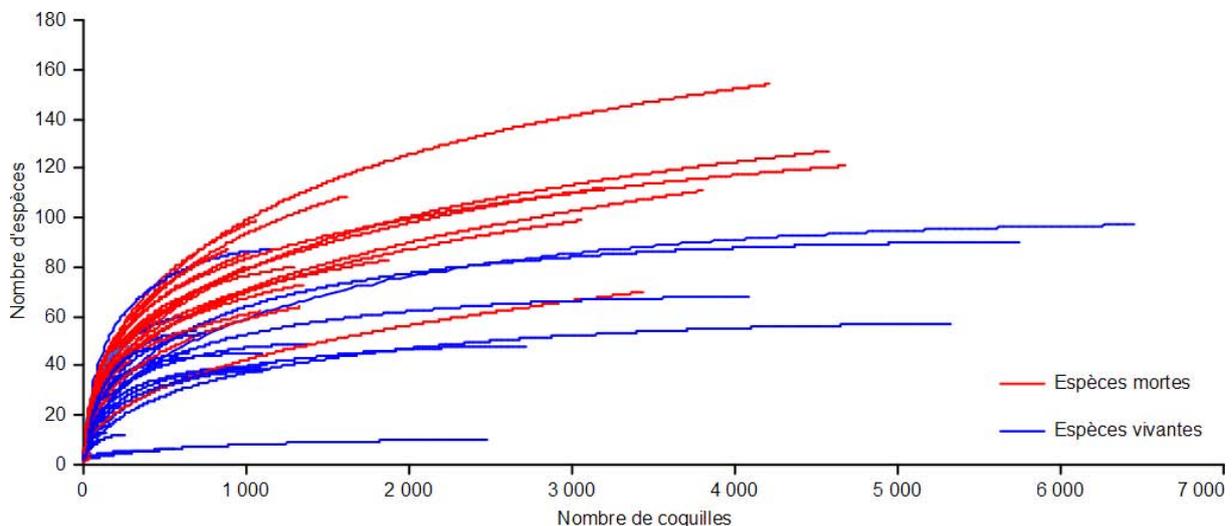
Les paramètres de la nature du substrat, du pH et de la salinité de l'eau jouent un rôle significatif sur la richesse taxonomique lors de la construction des communautés biologiques et de la formation des assemblages de coquilles mortes. L'hydrodynamisme, paramètre important pour la richesse spécifique des communautés vivantes, ne semble pas être significatif pour les assemblages de coquilles mortes, cependant les données décrivent dans les deux cas une tendance à l'accroissement de la biodiversité avec l'agitation du milieu. Enfin, la bathymétrie n'est pas un facteur déterminant pour la distribution des espèces vivantes mais joue un rôle majeur sur la richesse taxonomique avec une corrélation positive entre la biodiversité des assemblages de coquilles mortes et la profondeur. Concernant le paramètre de la nature du substrat, la tendance décrivant l'augmentation de la richesse avec la granulométrie est robuste pour les deux faunes mais s'exprime mieux dans les assemblages de coquilles mortes que dans les communautés vivantes, par contre la différence de biodiversités observée dans les communautés vivantes entre les fonds indurés s'estompe dans les

assemblages de coquilles mortes prouvant l'implication de processus taphonomique conduisant à l'accumulation d'espèces allochtones ou diachrones dans les assemblages de coquilles. De plus, à l'exception des mangroves, toutes les variables environnementales et classes bathymétriques montrent des biodiversités mortes moyennes supérieures aux biodiversités vivantes moyennes, traduisant une accumulation variable d'espèces allochtones ou diachrones dans les assemblages de coquilles mortes des différents types d'environnements. Les mangroves, contrairement aux autres environnements, ont une biodiversité vivante moyenne plus importante que la biodiversité morte moyenne. Les processus taphonomiques, intervenant dans ces environnements, conduisent à la destruction partielle ou totale et/ou au transport des coquilles mortes en dehors de ces environnements.

### III.2. Perturbations des propriétés de la biodiversité dans les assemblages de coquilles mortes

Les faunes vivantes se distribuent en fonction de contraintes environnementales, distribution globalement conservée dans les assemblages de coquilles mortes. Cependant le pouvoir discriminant des assemblages de coquilles mortes pour définir un environnement est plus faible que celui que des communautés vivantes essentiellement à cause du jeu des processus taphonomiques. Ces processus altèrent la richesse taxonomique initiale mais aussi la structure des populations et la composition taxonomique dans les assemblages de coquilles mortes.

*Que deviennent la richesse taxonomique et la structure des populations au cours du passage des communautés vivantes aux assemblages morts ?*



**Figure 3.19 : Comparaison des courbes de raréfaction de la faune vivante (en bleu) et de la faune morte (en rouge) des 36 stations.**

La **figure 3.19**, comparant les courbes de raréfaction des espèces vivantes et des espèces mortes, permet de visualiser l'influence importante de ces processus taphonomiques sur les propriétés de la biodiversité au passage entre communautés vivantes et assemblages de coquilles mortes. La biodiversité plus élevée de la faune morte par rapport à la faune vivante est une fois de plus flagrante pour la plupart des stations. De plus, les courbes des espèces vivantes atteignent plus fréquemment ou développent un palier plus long que les courbes des espèces mortes, suggérant globalement un meilleur échantillonnage et une estimation plus

fiable des biodiversités des communautés vivantes que des assemblages de coquilles mortes. Les courbes bleues montrent des pentes extrêmement variables ce qui traduit une hétérogénéité des structures des populations vivantes entre les stations. A l'inverse, les pentes des courbes des espèces mortes sont beaucoup plus homogènes, indiquant que la fréquence relative des espèces tend à s'homogénéiser dans les assemblages morts.

### La richesse taxonomique

La différence de biodiversité ( $\Delta S$ ) entre la faune vivante et la faune morte d'une station s'évalue par le nombre d'espèces mortes moins le nombre d'espèces vivantes (**tableau 3.10**). Ce calcul se base sur le nombre d'espèces standardisé pour réduire les biais d'échantillonnage (**tableau 3.6 et 3.8**). Le gain ou la perte d'espèces sont considérés comme important pour une différence absolue de biodiversité supérieure à 10 espèces.

Stations	S mort	S vivant	$\Delta S$	Stations	S mort	S vivant	$\Delta S$
1237	33,2	20,6	12,6	1257	23,3	9,5	13,8
1238	6,9	18,4	-11,5	1259	34,6	30	4,6
1239	4,9	7	-2,1	1260	35	12	23
1240	36	18,8	17,2	1261	33	27,2	5,8
1241	24,9	31,3	-6,4	1262	11,8	9	2,8
1242	33,6	42,5	-8,9	1263	15,9	13	2,9
1243	29,3	12,4	16,9	1264	15,7	14,4	1,3
1244	5	3,2	1,8	1265	35,7	17	18,7
1245	34,6	25,2	9,4	1266	30,8	22	8,8
1246	39	33,2	5,8	1267	23,5	18	5,5
1247	2,9	4,4	-1,5	1268	27,1	17	10,1
1249	36,3	9	27,3	1269	30	25,3	4,7
1250	28,6	20,5	8,1	1270	28,6	37,2	-8,6
1251	27,8	22,8	5	1271	31	20,1	10,9
1252	5,9	11	-5,1	1272	36,7	26	10,7
1253	28,6	17,9	10,7	1273	38,3	28,1	10,2
1254	23,1	15,5	7,6	1275	32,2	11	21,2
1255	37,5	21,5	16	<b>Moyenne</b>	<b>26,5</b>	<b>19,1</b>	
1256	31,9	14,7	17,2	<b>Ecart-type</b>	<b>10,7</b>	<b>9,1</b>	

**Tableau 3.10 : Différence de richesse taxonomique entre les assemblages de coquilles mortes et les communautés vivantes des stations ( $\Delta S = S \text{ mort} - S \text{ vivant}$ ). En gris, les stations dont la différence absolue de biodiversité est supérieure à 10 espèces.**

Sept stations (1238, 1239, 1241, 1242, 1247, 1252, 1270) montrent une valeur de  $\Delta S$  négative, indiquant une biodiversité morte plus faible que la biodiversité vivante. Ces stations sont liées à des environnements de mangroves ou à des environnements à substrat induré, la plupart de ces stations sont aussi situées dans la zone intertidale, à l'exception de la station 1270. Seule la station 1238 a une différence de biodiversité supérieure à 10 espèces. Les 29 autres stations montrent un  $\Delta S$  positif, impliquant un nombre d'espèces mortes supérieur au nombre d'espèces vivantes. Parmi toutes ces stations, 15 ont une différence de biodiversité supérieure à 10 espèces. Ces résultats prouvent alors qu'une grande majorité des stations, environ 81 %, montrent une accumulation d'espèces allochtones ou diachrones dans les assemblages de coquilles mortes, cette accumulation étant même très importante dans 42 %

des stations. La plus faible biodiversité des assemblages de coquilles mortes par rapport aux communautés vivantes reste un phénomène apparemment assez rare avec seulement 19 % des stations concernées, et uniquement 3 % des stations montrant une différence de plus de 10 espèces. Ce phénomène peut se traduire par l'implantation récente d'espèces, l'exportation sédimentaire continue ou encore un milieu extrêmement corrosif conduisant à la destruction des coquilles mortes.

### La structure de la population

La différence de structure de population entre la communauté vivante et l'assemblage de coquilles mortes d'une station, se mesure en calculant la différence des indices d'évenness ( $\Delta$ PIE), égale à l'indice PIE des espèces mortes moins l'indice PIE des espèces vivantes (**tableau 3.11**). Ces différences sont considérées comme importantes pour une valeur absolue de  $\Delta$ PIE supérieure ou égale à 0,10.

Stations	PIE mort	PIE vivant	$\Delta$ PIE	Stations	PIE mort	PIE vivant	$\Delta$ PIE
1237	0,93	0,83	<b>0,1</b>	1257	0,92	0,61	<b>0,31</b>
1238	0,86	0,84	<b>0,02</b>	1259	0,94	0,92	<b>0,02</b>
1239	0,64	0,73	<b>-0,09</b>	1260	0,94	0,32	<b>0,62</b>
1240	0,94	0,5	<b>0,44</b>	1261	0,95	0,93	<b>0,02</b>
1241	0,93	0,95	<b>-0,02</b>	1262	0,88	0,78	<b>0,1</b>
1242	0,94	0,97	<b>-0,03</b>	1263	0,87	0,88	<b>-0,01</b>
1243	0,92	0,41	<b>0,51</b>	1264	0,84	0,86	<b>-0,02</b>
1244	0,59	0,39	<b>0,2</b>	1265	0,95	0,89	<b>0,06</b>
1245	0,95	0,85	<b>0,1</b>	1266	0,94	0,85	<b>0,09</b>
1246	0,96	0,93	<b>0,03</b>	1267	0,8	0,89	<b>-0,09</b>
1247	0,1	0,15	<b>-0,05</b>	1268	0,89	0,76	<b>0,13</b>
1249	0,95	0,72	<b>0,23</b>	1269	0,93	0,78	<b>0,15</b>
1250	0,93	0,89	<b>0,04</b>	1270	0,9	0,97	<b>-0,07</b>
1251	0,81	0,86	<b>-0,05</b>	1271	0,94	0,83	<b>0,11</b>
1252	0,82	0,88	<b>-0,06</b>	1272	0,95	0,92	<b>0,03</b>
1253	0,92	0,81	<b>0,11</b>	1273	0,96	0,85	<b>0,11</b>
1254	0,91	0,84	<b>0,07</b>	1275	0,94	0,79	<b>0,15</b>
1255	0,96	0,9	<b>0,06</b>	<b>Moyenne</b>	<b>0,88</b>	<b>0,78</b>	
1256	0,95	0,82	<b>0,13</b>	<b>E cart- type</b>	<b>0,16</b>	<b>0,19</b>	

**Tableau 3.11 : Différence de structure de population entre les assemblages de coquilles mortes et les communautés vivantes des stations ( $\Delta$ PIE = PIE mort – PIE vivant). En gris, les stations dont la différence absolue d'évenness est supérieure ou égale à 0,10.**

L'indice PIE moyen de la faune morte est supérieur à l'indice PIE moyen de la faune vivante, avec des valeurs respectives de 0,88 et 0,78. Dix stations, soit 28 % des sites échantillonnés, montrent un  $\Delta$ PIE négatif, signifiant que les communautés vivantes montrent une répartition des coquilles plus équilibrée entre les espèces que les assemblages de coquilles mortes. Cependant, aucune de ces différences n'est majeure, impliquant que ces changements de structure entre les assemblages morts et les associations d'espèces vivantes sont mineurs. Les 26 autres stations présentent un  $\Delta$ PIE positif, ainsi l'indice PIE des espèces mortes est supérieur à l'indice PIE des espèces vivantes, signifiant que les communautés vivantes ont une répartition des coquilles moins équilibrée entre les espèces que les assemblages de

coquilles mortes. Parmi ces stations, 16, soit 44 % des stations montrent une valeur de  $\Delta$ PIE supérieure à 0,10 et donc un changement majeur de la structure des populations entre les communautés vivantes et les assemblages de coquilles mortes. En d'autres termes, presque la moitié des stations montrent une perturbation importante de la structure initiale des populations, impliquant un rééquilibrage de la distribution des coquilles entre les espèces entre les communautés vivantes et les assemblages de coquilles mortes.

*Que devient la composition taxonomique au cours du passage des communautés biologiques assemblages de coquilles mortes ?*

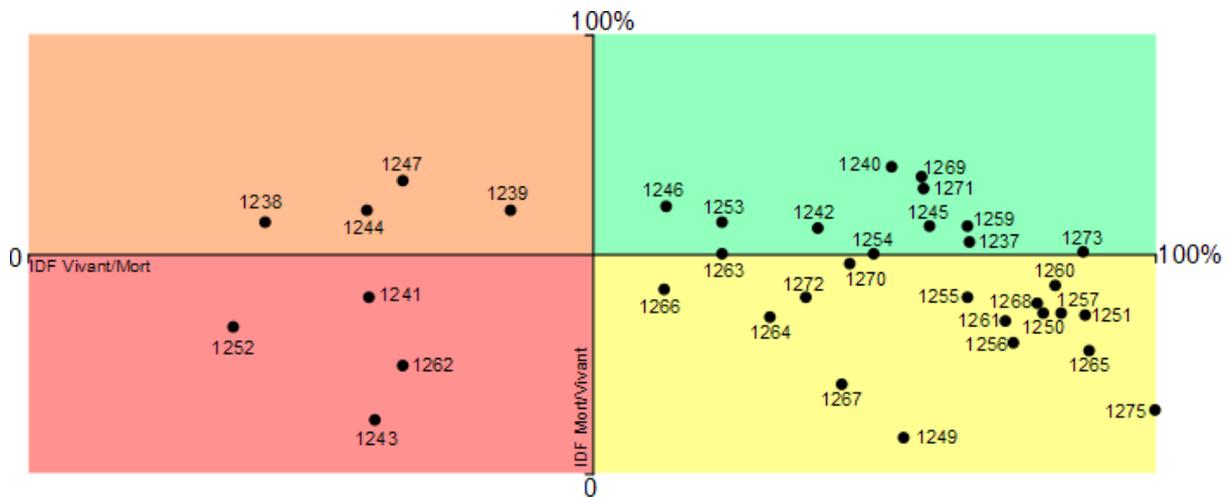
Les indices de fidélité (IDF) offrent une vue d'ensemble de la préservation des espèces vivantes dans les assemblages de coquilles mortes et de la fidélité de la composition taxonomique de ces derniers aux communautés d'origines (**figure 2.16**).

	IDF V/M %	IDF M/V %		IDF V/M %	IDF M/V %
1237	83,50	52,60	1256	87,50	29,79
1238	21,05	57,14	1257	91,67	36,67
1239	42,86	60,00	1259	83,33	56,25
1240	76,67	69,70	1260	91,23	42,97
1241	30,30	40,00	1261	86,67	34,82
1242	70,11	55,96	1262	33,33	25,00
1243	30,77	12,12	1263	61,54	50,00
1244	30,00	60,00	1264	65,79	35,71
1245	80,00	56,25	1265	94,12	28,07
1246	56,67	60,71	1266	56,52	41,93
1247	33,33	66,67	1267	72,22	20,31
1249	77,78	8,14	1268	89,58	38,74
1250	90,00	36,36	1269	79,24	67,74
1251	93,86	36,22	1270	72,92	47,94
1252	18,18	33,33	1271	79,41	65,06
1253	61,54	57,14	1272	68,96	40,00
1254	75,00	50,00	1273	93,62	50,57
1255	83,33	40,00	1275	100,00	14,29

**Tableau 3.12 : Indices de fidélité permettant d'évaluer la préservation de la composition taxonomique des communautés biologiques initiales dans les assemblages de coquilles mortes des stations. IDF V/M : indice de fidélité Vivant/Mort calculant le pourcentage d'espèces vivantes présentes aussi dans les assemblages de coquilles mortes. IDF M/V : indice de fidélité Mort/Vivant calculant le pourcentage d'espèces mortes aussi présentes dans les communautés vivantes.**

Les indices de fidélité et donc la préservation des communautés vivantes et la fidélité des assemblages morts varient beaucoup d'une station à l'autre (**tableau 3.12**). L'indice Vivant/Mort est compris entre 18,18 % (station 1252) et 100 % (station 1275). La moyenne de cet indice est de 68,40 % (écart-type = 23,61), indiquant ainsi qu'un important pourcentage d'espèces vivantes est présent dans les assemblages morts. Les communautés biologiques sont donc relativement bien préservées dans ces assemblages. L'indice Mort/Vivant est compris entre 8,14 % (station 1249) et 69,70 % (station 1240) et la moyenne de cet indice est égale à 43,84 % (écart-type = 16,08). En moyenne, l'indice Mort/Vivant est donc plus faible que l'indice Vivant/Mort. Cette moyenne traduit aussi que moins de la moitié des espèces mortes sont aussi présentes dans les communautés vivantes. Les assemblages de coquilles mortes ont

donc une fidélité relativement faible et sont fortement pollués par une accumulation importante d'espèces allochtones ou diachrones. Ces conclusions concordent parfaitement avec les résultats précédents (**tableau 3.10, figure 3.19**).



**Figure 3.20** : Répartition des 36 stations entre les quatre domaines de préservation définis par les indices de fidélité Vivant/Mort en abscisse et Mort/Vivant en ordonnée.

La **figure 3.20** montre que les stations se répartissent sur les quatre domaines de préservation précédemment décrits (**figure 2.16**) :

- **Domaine de remplacement de la biodiversité vivante** : 4 stations (1241, 1243, 1252 et 1262) sont présentes dans ce domaine et montrent donc une très forte discordance entre les communautés vivantes et les assemblages de coquilles mortes.
- **Domaine de faible préservation et accumulation** : 4 stations (1238, 1239, 1244 et 1247) sont présentes dans ce domaine. Elles sont caractérisées par la disparition des espèces des communautés biologiques par transport ou destruction. Se sont pour l'essentiel des stations liées à des environnements saumâtres et de mangroves où les pertes par altération chimique et mécanique sont très élevées.
- **Domaine de forte préservation et accumulation** : le plus grand nombre de stations sont présentes dans ce domaine : 1249, 1250, 1251, 1255, 1256, 1257, 1260, 1261, 1264, 1265, 1266, 1267, 1268, 1270, 1272 et 1275. Ces 16 stations se caractérisent par l'accumulation d'espèces allochtones ou diachrones dans les assemblages de coquilles mortes. Se sont essentiellement des stations liées à des environnements d'énergie modérée de la zone de la pente.
- **Domaine de forte préservation et faible accumulation** : c'est le deuxième domaine de plus forte concentration de sites échantillonnés avec 10 stations présentes (1237, 1240, 1242, 1245, 1246, 1253, 1259, 1269, 1271 et 1273). Ces stations ont les assemblages de coquilles mortes les plus optimaux pour les études de reconstitutions paléoenvironnementales.
- Les stations **1263** et **1254** se caractérisent par une bonne préservation des communautés vivantes et une accumulation d'espèces allochtones ou diachroniques représentant 50 % de la biodiversité des assemblages de coquilles mortes.

En résumé, près de 78 % des stations ont une bonne préservation des communautés vivantes dans les assemblages de coquilles (IDF V/M > 50 %). Parmi ces stations, 50 % montrent des assemblages de coquilles mortes accumulant de nombreuses espèces allochtones

ou diachroniques conduisant à la pollution de la biodiversité initiale des communautés d'origine. Les 28 % restant présentent des assemblages de coquilles mortes peu ou pas pollués par des apports externes d'espèces. Enfin, plus de 22 % des stations se caractérisent par une préservation des communautés vivantes relativement faible ( $IDF\ V/M < 50\%$ ). Parmi ces stations, la moitié, soit 11 % des stations montrent une disparition partielle des espèces autochtones soit par transport soit par destruction des coquilles, ces deux processus entraînant une perte importante et définitive de la biodiversité d'origine et des informations écologiques. Cette biodiversité perdue n'est pas remplacée par l'apport d'espèces allochtones contrairement à l'autre moitié des stations, soit 11 % des sites échantillonnés, dont les assemblages de coquilles mortes ne concordent absolument pas aux communautés vivantes initiales.

Tous ces résultats (**tableaux 3.10, 3.11, 3.12 et figures 3.19 et 3.20**) démontrent l'inégalité des stations face à la préservation des propriétés de la biodiversité. La composition taxonomique par exemple varie de la très bonne préservation au remplacement d'une majorité de la faune initiale par des espèces allochtones. Cependant, en moyenne, il se dégage une perte de la structure des populations des communautés vivantes dans les assemblages de coquilles mortes par la redistribution homogène des coquilles entre les différentes espèces mortes. De même, globalement les assemblages de coquilles mortes accumulent fréquemment une part plus ou moins importante d'espèces allochtones ou diachrones alors que les communautés vivantes se préservent relativement bien.

### **III.3. Discussion sur la préservation des propriétés de la biodiversité et des informations environnementales dans les assemblages de coquilles mortes**

#### *Préservation des environnements dans les assemblages de coquilles mortes et paramètres écologiques influençant la biodiversité de ces assemblages ?*

Les trois environnements reconnus dans la structure des communautés vivantes (les environnements à substrat meuble et fin, à substrat induré et à substrat mixte) sont préservés dans les assemblages de coquilles mortes. La distinction entre ces différents types de substrats n'est cependant pas aussi claire pour les espèces mortes qu'elle ne l'est pour les espèces vivantes. La superposition partielle des différents contextes environnementaux entraîne un risque de confusion des types de substrats dans les assemblages de coquilles mortes. Les reconstitutions paléoenvironnementales restent néanmoins possibles et sûres dans la grande majorité des cas.

Les comparaisons statistiques des biodiversités mortes standardisées des stations révèlent l'influence significative de quatre paramètres environnementaux sur la richesse taxonomique des assemblages de coquilles mortes.

**La nature du substrat** : elle reste le paramètre le plus important contrôlant la richesse spécifique des assemblages de coquilles mortes. Les comparaisons statistiques montrent que les environnements à substrat meuble et fin sont statistiquement moins diversifiés que les environnements à substrat induré ou à substrat mixte. Cette observation concorde avec les observations d'autres auteurs ([Augustin et al. 1999](#), [Best and Kidwell 2000a](#), [2000b](#), [Best 2008](#)). L'homogénéisation des environnements au passage de substrats indurés aux substrats meubles entraîne une chute du nombre de microenvironnements pouvant expliquer la diminution de biodiversité depuis les substrats indurés vers les

substrats meubles (Kohn and Leviten 1976). A Touho, la biodiversité des substrats mixtes se place en position intermédiaire entre la biodiversité des substrats indurés et la biodiversité des substrats meubles et fins, contrairement aux résultats de McQuaid et Dower (1990) et Brown et al. (1991) qui démontrent respectivement que les substrats mixtes sont plus diversifiés ou moins diversifiés que les substrats indurés et les substrats de sable. Les comparaisons statistiques révèlent également que les substrats de sable grossier ont une biodiversité morte significativement plus importante que les substrats dépourvus de sable grossier. Bien que non statistiquement démontrée, la granulométrie du sédiment joue un rôle sur la richesse spécifique des faunes mortes, nos données décrivant une augmentation de la biodiversité morte avec l'augmentation de la taille des grains.

**Le pH de l'eau :** les environnements de mangroves, plus acides, sont statistiquement moins diversifiés que les environnements marins, plus basiques. L'influence de ce paramètre est bien connue et décrite au travers de plusieurs études (Hedgpeth 1957a, Hecker et al. 1963, Hudson 1963, Bosellini and Hardie 1973, Staff and Powell 1988, Bernasconi and Stanley 1994, Blanchet et al. 2005).

**La salinité de l'eau :** les environnements de salinité faible ou variable sont statistiquement moins diversifiés que les environnements à salinité marine.

**La bathymétrie :** contrairement aux trois premiers paramètres, la bathymétrie n'influence significativement que les assemblages de coquilles mortes et pas les communautés vivantes. Il existe une corrélation positive et statistiquement prouvée entre la richesse taxonomique et la profondeur du milieu. Les comparaisons statistiques démontrent notamment que les environnements intertidaux sont significativement moins diversifiés que les environnements plus profonds. Ces résultats vont à l'encontre des observations faites par d'autres auteurs qui indiquent une biodiversité plus importante dans les environnements de plus faible profondeur que dans les environnements plus profonds (Taylor and Glover 2004, Rufino et al. 2008). Ces auteurs ne précisent cependant pas si les espèces analysées sont des espèces vivantes, des espèces mortes ou les deux, ce qui peut expliquer ces différences. L'accumulation d'espèces mortes dans les zones profondes peut en partie s'expliquer par un *time-averaging* plus important en profondeur mais aussi par le transport de matériel depuis la côte vers l'extérieur du lagon.

### *Préservation des propriétés de la biodiversité des communautés initiales dans les assemblages de coquilles mortes*

La qualité de préservation des communautés vivantes dans les assemblages de coquilles mortes est estimée sur la base de trois indices :

- **La structure de la population ( $\Delta$ PIE) :** directement reliée à l'abondance relative des espèces, elle constitue un paramètre important pour la description de la biodiversité aux échelles locales, régionales et globales. Sa conservation dans les assemblages de coquilles mortes est importante pour les études considérant les données d'abondances des espèces ou pour les estimateurs de richesse taxonomique (Jackson et al. 1999, Jackson and Johnson 2001, Kidwell 2001b). Cette conservation porte à controverse parmi les auteurs, un certain nombre estiment que la structure originale des populations n'est pas conservable dans les assemblages morts (Walker and mollusques 1971, Cummins et al. 1986b, Fürsich and Aberhan 1990, Kidwell and Bosence 1991), alors que d'autres jugent que la structure initiale est globalement préservée, les espèces communes dans les communautés vivantes étant toujours numériquement dominantes dans les

assemblages de coquilles mortes (Johnson 1960, 1965, Kidwell 2001b, 2002a). Dans le secteur de Touho, les mesures d'évenness des assemblages de coquilles mortes diffèrent de celles des communautés vivantes et ces différences d'évenness indiquent une redistribution plus équilibrée des coquilles dans les assemblages de coquilles mortes.

- **Le nombre d'espèces ( $\Delta S$ )** : ce paramètre varie significativement entre la faune vivante et la faune morte. Les espèces mortes sont globalement bien plus diversifiées que les espèces vivantes. Cette observation est fréquemment faite dans d'autres études (Kidwell and Bosence 1991, Kidwell 2002a). La plus grande diversification des faunes mortes s'explique par une forte accumulation d'espèces le plus souvent allochtones ou diachrones suite aux phénomènes de transport ou de *time-averaging* dans les assemblages de coquilles mortes.
- **La composition taxonomique (IDF V/M et IDF M/V)** : dont la préservation est très variable dans les assemblages de coquilles mortes, allant d'une très bonne préservation à un remplacement total de la faune initiale. Une majorité des stations montrent cependant une bonne préservation des communautés vivantes et une forte accumulation d'espèces allochtones ou diachrones dans les assemblages de coquilles mortes.

Il est impératif de prendre en compte ces trois indices pour se faire une idée précise de la préservation des communautés initiales dans les assemblages de coquilles mortes. La non prise en compte de la composition taxonomique comme dans l'étude d'Olszewski et Kidwell (2007) (chapitre 2, II.4.1) augmente le risque, non négligeable, de commettre des imprécisions voire des erreurs quant aux conclusions sur la préservation des communautés d'origine. Par exemple,  $\Delta S = 0$  et  $\Delta PIE = 0$  (figure 2.14), les auteurs interprètent ce cas comme « *complete ergodic mixing* » traduisant un mélange d'espèces autochtones dans l'environnement initial. Il n'y a donc pas d'apport d'espèces allochtones. Or, un même nombre d'espèces ne signifie pas une composition taxonomique identique entre les communautés vivantes et les assemblages morts. Ce cas peut aussi bien s'interpréter comme une bonne préservation ou non de la faune initiale. Seule la comparaison des compositions taxonomiques permet de trancher entre les deux interprétations. La figure 3.21 présente les cas de perturbations des propriétés de la biodiversité en se basant sur les cas déjà décrits par Olszewski et Kidwell (2007) et en prenant en compte la composition taxonomique (IDF V/M, IDF M/V). Comme pour  $\Delta S$  et  $\Delta PIE$ , on définit trois types de valeurs pour les indices de fidélité : < 50 % ; 50 % ; > 50 %. Trois degrés de préservation sont reconnus :

- **préservation relativement faible des espèces autochtones** (en rose sur la figure) : correspond à une biodiversité plus faible dans les assemblages de coquilles mortes que dans les communautés vivantes et à des valeurs de l'indice Vivant/Mort supérieures à 50 %. Trois différents cas de figure sont définis en fonction des valeurs de l'indice Mort/Vivant.
- **préservation variable de la faune d'origine** (en vert sur la figure) : correspond à une biodiversité équivalente entre les assemblages de coquilles mortes et les communautés vivantes. Trois types de perturbations de la biodiversité dans les assemblages de coquilles mortes sont définis en fonctions des valeurs des indices Vivant/Mort et Mort/Vivant.
- **accumulation relativement importante d'espèces allochtones** (en violet sur la figure) : correspond à une biodiversité plus importante dans les assemblages de coquilles mortes que dans les communautés vivantes et à des valeurs de l'indice Mort/Vivant inférieures à 50 %. Trois différents cas de figure sont décrits en fonction des valeurs de l'indice Vivant/Mort.

Dans chaque zone le remplacement total de la faune initiale est un cas possible.

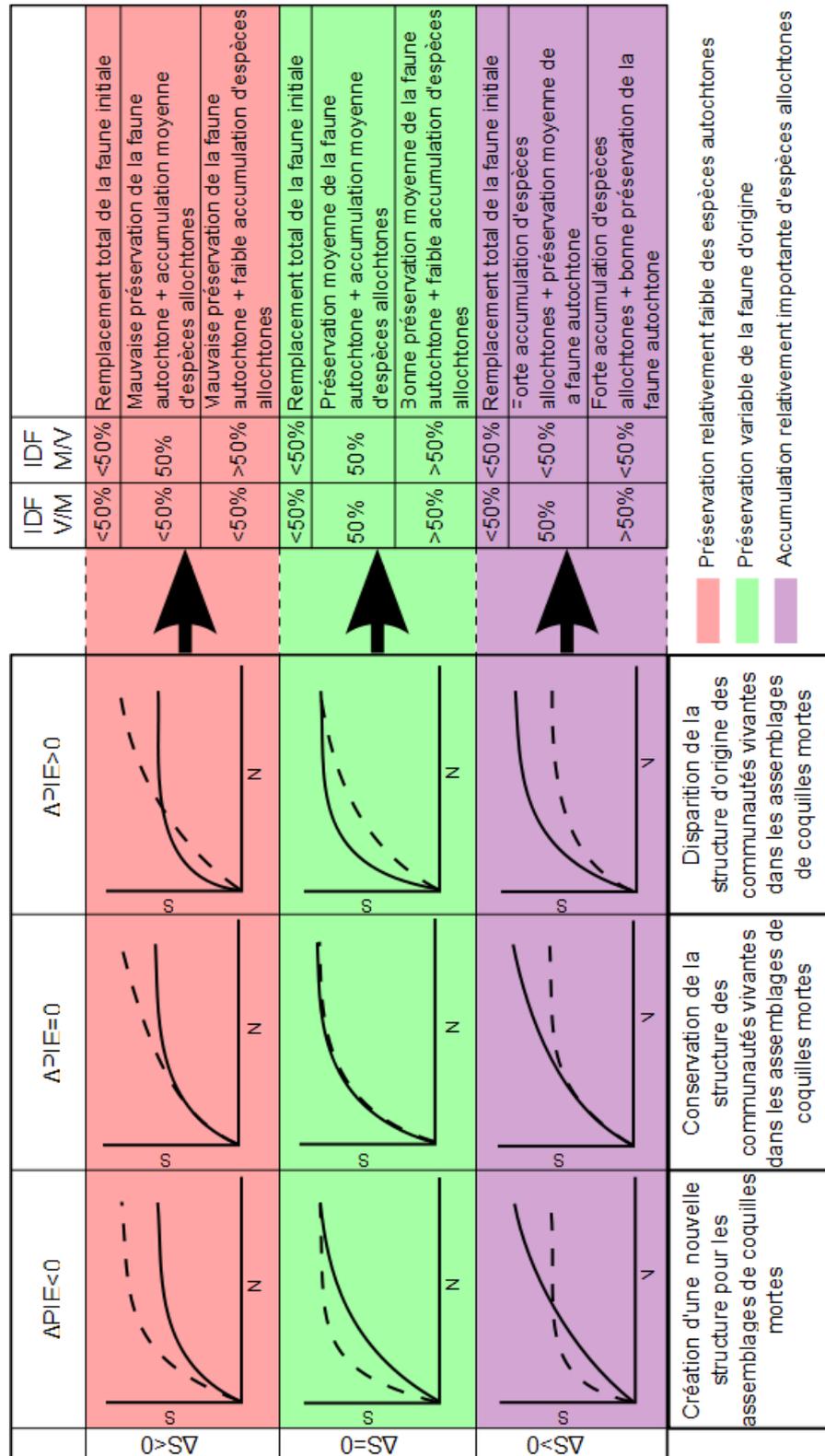


Figure 3.21: Schéma récapitulatif des trois indices permettant d'étudier la préservation des communautés vivantes dans les assemblages de coquilles mortes. La combinaison de la différence du nombre d'espèces ( $\Delta S$ ), de la différence de structure des populations ( $\Delta PIE$ ) et des indices de fidélité (IDF V/M et IDF M/V), permet de définir des assemblages morts avec des préservations différentielles. Le cadre rouge est le domaine de l'exportation des espèces autochtones. Le cadre vert correspond à deux domaines ; un domaine de bonne préservation et un domaine de remplacement de la faune autochtone. Le cadre violet est le domaine de l'accumulation d'espèces allochtones. (Modifié à partir d'Olszewski and Kidwell 2007).

# CHAPITRE 4

## **Influence différentielle des facteurs Environnementaux et Biologiques sur la Préservation de la Biodiversité**

L'hétérogénéité des indices de fidélité à l'échelle du lagon est analysée afin de :

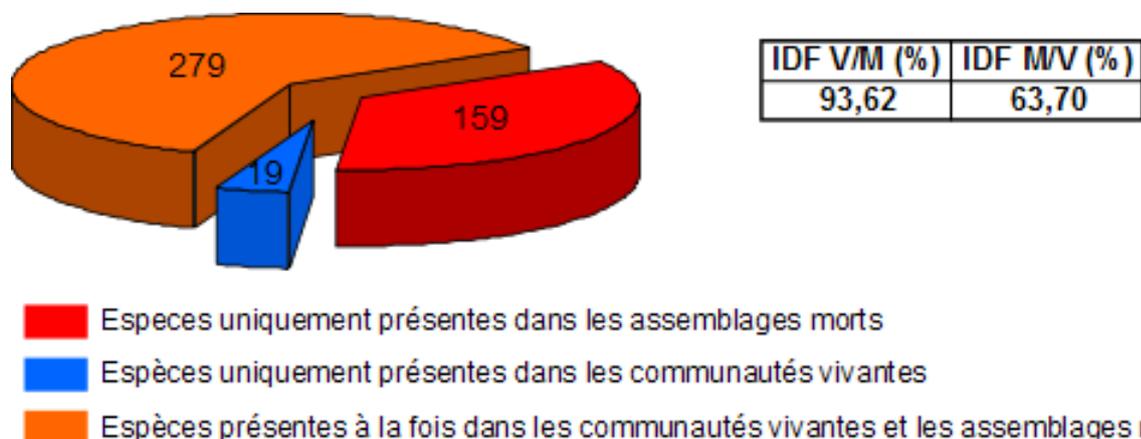
- Quantifier l'influence des différents paramètres environnementaux sur la préservation des communautés vivantes.
- Quantifier l'influence des facteurs liés aux organismes sur la disparité de préservation de la biodiversité dans les assemblages de coquilles mortes.  
L'analyse de ces différents facteurs a pour but de :
- Déterminer les environnements les plus susceptibles de conserver la biodiversité initiale.
- Prédire quelle part de la biodiversité initiale est susceptible d'être préférentiellement préservée dans les assemblages fossiles.

# I. HETEROGENEITE DE LA PRESERVATION A L'ECHELLE DU LAGON

## I.1. La préservation globale

*Comment la biodiversité vivante est-elle préservée dans les assemblages de coquilles mortes à l'échelle du lagon ? Et comment des facteurs biologiques peuvent contraindre cette préservation ?*

Le lagon compte un total de 298 espèces vivantes et de 438 espèces mortes, soit respectivement près de 66 % et de 96 % des espèces échantillonnées dans le lagon. Dans la faune vivante, 19 espèces, soit environ 4 % de la faune totale, ne sont présentes que dans la communauté vivante, alors que les 279 espèces restantes, environ 61 % des espèces échantillonnées, sont présentes à la fois dans la communauté biologique et dans l'assemblage mort (**figure 4.1**). La faune morte comporte en plus des 279 espèces enregistrées à la fois à l'état vivant et mort, 159 espèces, soit près de 35 % des espèces du lagon, présentes uniquement dans l'assemblage de coquilles mortes. L'indice de fidélité Vivant/Mort égale à 93,62 % indique, à l'échelle du lagon, une très bonne préservation de la communauté vivante dans l'assemblage de coquilles mortes, alors que l'indice Mort/Vivant de 63,70 % suggère une accumulation relativement importante d'espèces allochtones ou diachroniques dans l'assemblage de coquilles mortes. Ces observations sont concordantes avec les conclusions énoncées dans le chapitre précédent démontrant qu'une majorité des stations ont une bonne préservation de leurs communautés vivantes et une accumulation non négligeable d'espèces étrangères au milieu dans les assemblages de coquilles mortes.



**Figure 4.1 : Répartition de la biodiversité échantillonnée dans le lagon selon l'état des espèces au moment de leur récolte ; en bleu les espèces présentes uniquement dans les communautés biologiques ; en rouge les espèces présentes uniquement dans les assemblages morts ; et en orange les espèces présentes à la fois dans les communautés vivantes et dans les assemblages morts. Valeurs des indices de fidélité Vivant/Mort (IDF V/M) et Mort/Vivant (IDF M/V) à l'échelle du lagon.**

Il est intéressant de voir si des disparités de préservation de la biodiversité initiale apparaissent en testant des paramètres écologiques telle que la structure des populations (espèces communes vs. espèces rares), le mode de vie des organismes (espèces endobiontes vs. espèces épibiontes) ou encore la nature minéralogique des coquilles (calcite vs. aragonite).

La comparaison des indices de fidélité, calculés pour chacun des types biotiques et écologiques, permet de distinguer les aspects de la biodiversité les mieux préservés dans l'assemblage de coquilles mortes.

La structure des populations (figure 4.2)

Sur l'ensemble des espèces échantillonnées, 275 sont des espèces communes (en jaune sur la figure) contre 182 espèces rares (en vert sur la figure), représentant respectivement 60 % et 40 % des espèces récoltées dans le lagon. Comme la faune totale, il est possible de répartir la faune commune selon l'état des espèces au moment de la récolte. Seul 3 espèces sont enregistrées uniquement dans la communauté vivante, soit environ 1 % de la faune commune, 30 espèces sont présentes uniquement dans l'assemblage mort, soit près de 11 % de la faune commune, enfin 242 espèces, correspondant à 88 % de la faune commune, sont retrouvées à la fois dans la communauté vivante et l'assemblage mort. Ainsi la faune commune totalise 245 espèces vivantes et 272 espèces mortes représentant respectivement près de 54 % et 60 % des espèces communes. L'indice de fidélité Vivant/Mort égale à 98,78 % indique une très bonne préservation de la biodiversité initiale dans l'assemblage mort, et l'indice Mort/Vivant de 88,97 % implique une faible accumulation d'espèces allochtones ou diachrones dans l'assemblage de coquilles mortes.

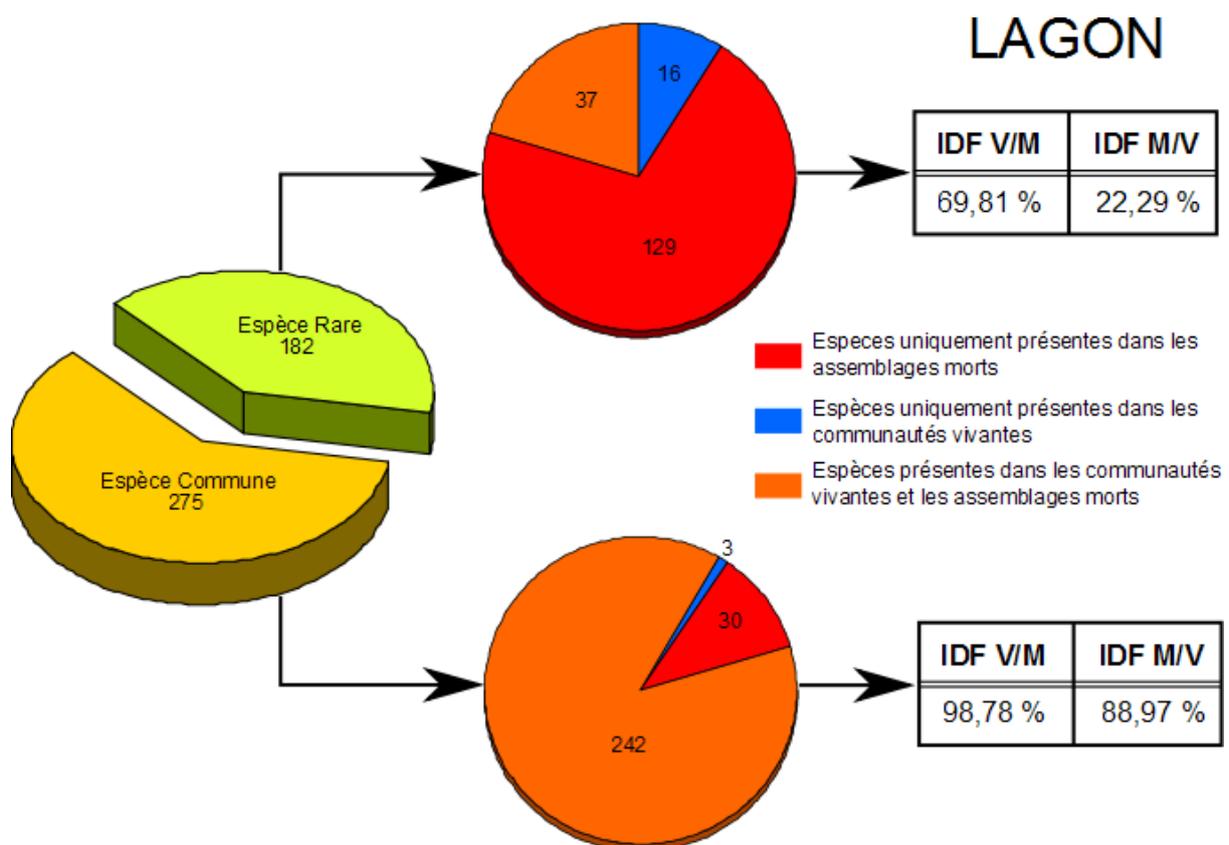


Figure 4.2 : Répartition des faunes rare et commune selon l'état des espèces au moment de leur récolte : en bleu les espèces uniquement présentes dans les communautés biologiques ; en rouge les espèces uniquement présentes dans les assemblages de coquilles mortes ; et en orange les espèces présentes à la fois dans les assemblages vivants et morts. Valeurs des indices de fidélité Vivant/Mort (IDF V/M) et Mort/Vivant (IDF M/V) calculés pour les faunes rare et commune à l'échelle du lagon.

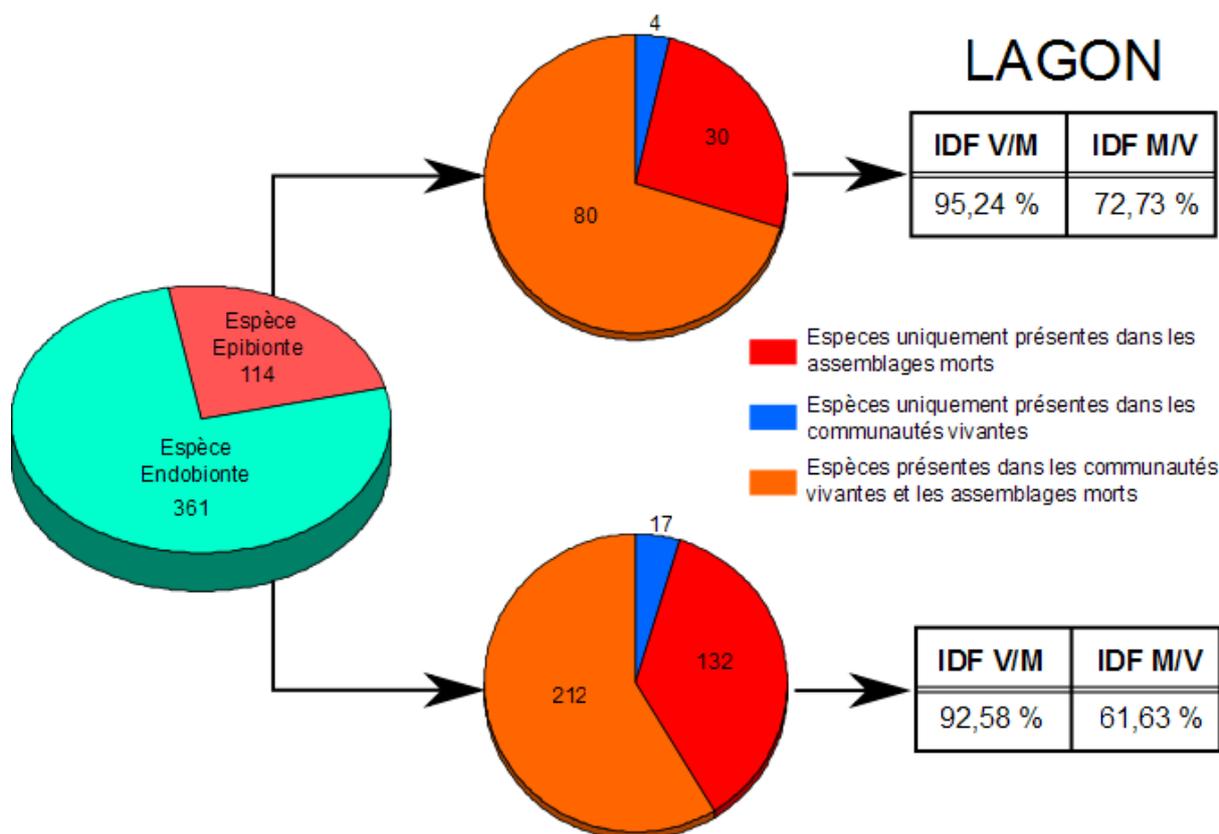
La faune rare, quant à elle, est composée de 53 espèces vivantes et de 166 espèces mortes, soit respectivement 29 % et 91 % des espèces rares. Parmi les espèces vivantes, 16 espèces sont enregistrées uniquement dans la communauté vivante (soit environ 9 % des espèces rares) et 37 espèces sont présentes dans les deux assemblages vivant et mort (soit 20 % des espèces rares). Pour les espèces mortes, en plus de ces 37 espèces communes aux deux assemblages, 129 espèces sont présentes uniquement dans l'assemblage de coquilles mortes (soit près de 71 % des espèces rares). Les indices de fidélité sont égaux à 69,81 % pour l'indice Vivant/Mort et à 22,29 % pour l'indice Mort/Vivant. Ces valeurs traduisent une préservation plutôt moyenne de la biodiversité initiale dans l'assemblage de coquilles mortes et une très forte accumulation d'espèces mortes, non présentes dans la communauté d'origine, dans cet assemblage.

En conclusion, les espèces communes se préservent mieux que les espèces rares. Ce phénomène s'explique en grande partie par la plus grande abondance des espèces communes qui augmente leur probabilité d'être enregistrées et échantillonnées dans les assemblages de coquilles mortes. De plus, l'accumulation d'espèces allochtones dans les assemblages de coquilles mortes est nettement plus importante pour les espèces rares que pour les espèces communes. Ceci implique que la majeure partie des espèces étrangères au milieu soit des espèces rares, confirmant ainsi les résultats précédents et s'expliquant par un temps de résidence suffisamment long pour permettre l'accumulation des espèces des environnements alentours. L'étude rapide des indices de fidélité à l'échelle du lagon montre le rôle non négligeable de la structure de la population sur la préservation de la communauté biologique initiale dans l'assemblage de coquilles mortes.

### Mode de vie des organismes (figure 4.3)

La faune échantillonnée est composée de 114 espèces épibiontes (en rose sur la figure) et de 361 espèces endobiontes (en vert sur la figure) représentant respectivement près de 25 % et 79 % des espèces récoltées dans le lagon. Dans le cas de la faune épibenthique, 4 espèces sont présentes uniquement dans la communauté vivante, 30 espèces sont uniquement présentes dans l'assemblage mort et 80 espèces sont enregistrées à la fois dans la communauté vivante et dans l'assemblage de coquilles mortes, ce qui correspond respectivement à environ 4 %, 26 % et 70 % des espèces épibiontes. Ainsi, la faune épibionte totalise 84 espèces vivantes (soit environ 74 % des espèces épibiontes) et 110 espèces mortes (soit environ 96 % des espèces épibiontes). Les indices de fidélité sont égaux à 95,24 % pour l'indice Vivant/Mort et à 72,73 % pour l'indice Mort/Vivant. Ces valeurs traduisent une très bonne préservation de la biodiversité initiale et une accumulation relativement modérée d'espèces allochtones ou diachroniques dans l'assemblage de coquilles mortes à l'échelle du lagon.

La faune endobenthique totalise 229 espèces vivantes et 344 espèces mortes, soit respectivement environ 63 % et 95 % des espèces endobiontes. Les espèces vivantes se répartissent en 17 espèces présentes uniquement dans la communauté vivante, soit environ 5 % des espèces endobiontes, et 212 espèces présentes à la fois dans la communauté vivante et l'assemblage mort, soit près de 59 % des espèces endobiontes. Pour les espèces mortes, en plus de ces 212 espèces présentes dans les deux assemblages, 132 espèces sont enregistrées uniquement dans l'assemblage de coquilles mortes, représentant environ 36 % des espèces endobiontes. Les indices de fidélité, égales à 95,58 % pour l'indice Vivant/Mort et à 61,63 % pour l'indice Mort/Vivant, indiquent une très bonne préservation de la biodiversité d'origine et une accumulation non négligeable d'espèces allochtones et/ou diachroniques dans l'assemblage de coquilles mortes.

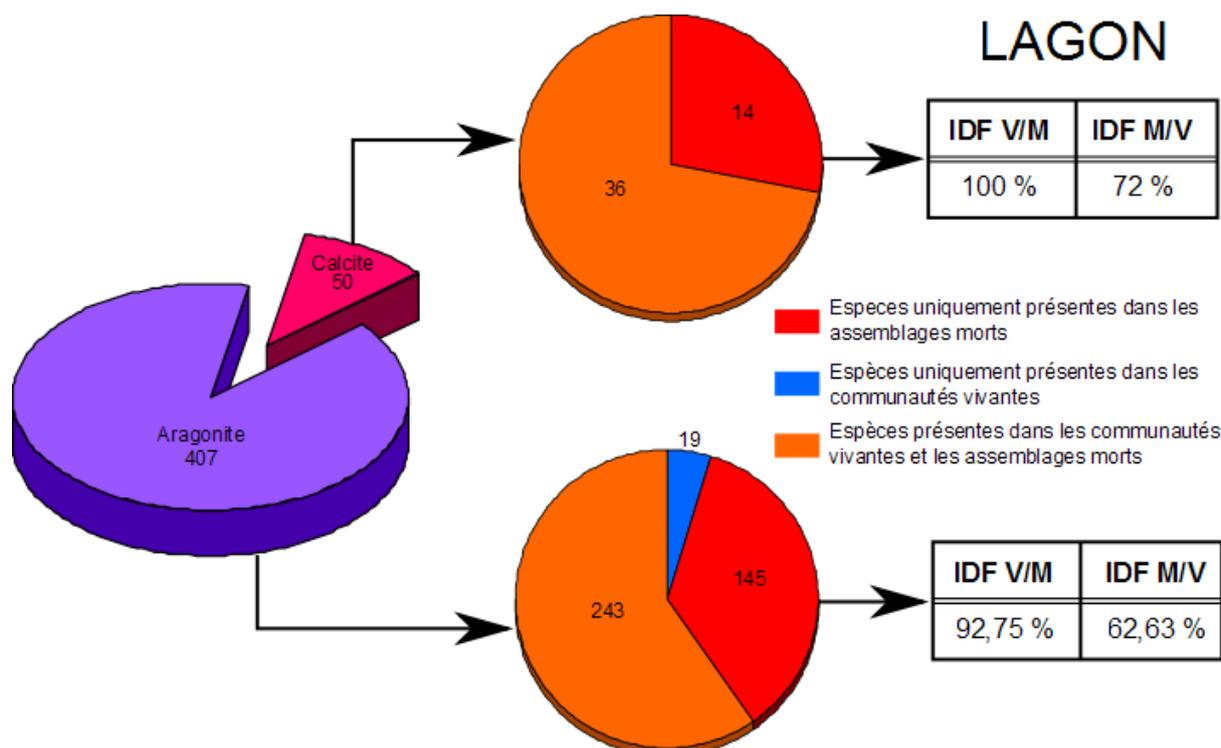


**Figure 4.3 :** Répartition des faunes épibionte et endobionte selon l'état des espèces au moment de leur récolte : en bleu les espèces uniquement présentes dans les communautés biologiques ; en rouge les espèces uniquement présentes dans les assemblages de coquilles mortes ; et en orange les espèces présentes à la fois dans les communautés vivantes et les assemblages morts. Valeurs des indices de fidélité Vivant/Mort (IDF V/M) et Mort/Vivant (IDF M/V) calculés pour les faunes endobionte et épibionte à l'échelle du lagon.

En conclusion, les espèces endobiontes et les espèces épibiontes donnent des valeurs d'indices de fidélité équivalentes, traduisant une très bonne préservation des communautés vivantes d'origine et une accumulation modérée d'espèces allochtones ou diachrones dans les assemblages de coquilles mortes. Le mode de vie des organismes ne semble donc pas jouer de rôle marquant sur la préservation de la communauté biologique et la formation de l'assemblage de coquilles mortes à l'échelle du lagon.

#### Nature minéralogique des coquilles (figure 4.4)

La faune totale se compose de 50 espèces à coquilles en calcite (en rose sur la figure) et 407 espèces à coquilles en aragonite (en mauve sur la figure), représentant respectivement près de 11 % et 89 % des espèces échantillonnées dans le lagon. La faune en calcite totalise 36 espèces vivantes, soit 72 % des espèces en calcite et 50 espèces mortes, soit 100 % d'espèces en calcite. La faune vivante n'est représentée que par des espèces présentes à la fois dans la communauté vivante et l'assemblage de coquilles mortes, soit 36 espèces, alors que la faune morte est représentée, en plus de ces 36 espèces, par 14 espèces présentes uniquement dans l'assemblage mort, soit 28 % des espèces en calcite. Les indices de fidélité pour cette faune calcitique sont de 100 % pour l'indice Vivant/Mort et de 72 % pour l'indice Mort/Vivant. Ces valeurs impliquent une parfaite préservation de la biodiversité initiale et une accumulation relativement modérée d'espèces allochtones ou diachroniques dans l'assemblage de coquilles mortes.



**Figure 4.4 : Répartition des faunes calcitique et aragonitique selon l'état des espèces au moment de leur récolte : en bleu les espèces uniquement présentes dans les communautés vivantes ; en rouge les espèces uniquement présentes dans les assemblages morts ; et en orange les espèces présentes à la fois dans les assemblages vivant et mort. Valeurs des indices de fidélité Vivant/Mort (IDF V/M) et Mort/Vivant (IDF M/V) calculés pour les faunes calcitique et aragonitique à l'échelle du lagon.**

La faune en aragonite totalise 262 espèces vivantes, soit environ 64 % des espèces en aragonite, et 388 espèces mortes, soit environ 95 % des espèces en aragonite. La faune vivante se compose de 19 espèces présentes uniquement dans la communauté vivante et de 243 espèces enregistrées à la fois dans la communauté vivante et dans l'assemblage mort, soit respectivement près de 18 % et 60 % des espèces aragonitiques. La faune morte se compose, en plus des 243 espèces communes aux assemblages vivant et mort, de 145 espèces présentes uniquement dans l'assemblage de coquilles mortes, soit près de 36 % des espèces aragonitiques. Les indices de fidélité, de 92,75 % pour l'indice Vivant/Mort et de 62,63 % pour l'indice Mort/Vivant, traduisent une très bonne préservation de la biodiversité initiale et une accumulation non négligeable d'espèces allochtones ou diachrones dans l'assemblage de coquilles mortes.

En conclusion, la faune calcitique et la faune aragonitique donnent des valeurs d'indices de fidélité proches, traduisant une très bonne préservation des communautés vivantes d'origine et une accumulation modérée d'espèces étrangères au milieu dans les assemblages de coquilles mortes. Ainsi, la nature minéralogique de la coquille des organismes semble jouer un rôle mineur dans la préservation de la biodiversité et la formation d'assemblages de coquilles mortes à l'échelle du lagon.

En résumé, à l'échelle du lagon de Touho, la biodiversité de la communauté vivante est très bien préservée dans l'assemblage de coquilles mortes, ce dernier accumulant une proportion variable d'espèces allochtones ou diachrones. De plus, la structuration de la population a un impact non négligeable sur la préservation de la biodiversité et la formation de l'assemblage de coquilles mortes, contrairement au mode de vie des organismes et à la nature minéralogique des coquilles qui ne jouent que des rôles mineurs. A cette échelle

d'étude, la biodiversité d'origine des espèces communes se préserve très bien et l'assemblage de coquilles mortes n'est que faiblement pollué par des espèces étrangères au milieu.

*Preuve de l'hétérogénéité de la préservation de la biodiversité à l'échelle des stations du lagon.*

Les indices de fidélité Vivant/Mort et Mort/Vivant (**tableau 3.12**) et leur distribution dans un espace 2D (**figure 4.5**) illustrent parfaitement la grande hétérogénéité de la préservation de la biodiversité des communautés vivantes et de la fidélité des assemblages de coquilles mortes à l'échelle locale dans le lagon de Touho. L'indice Vivant/Mort est compris entre 18,18 % et 100 %, alors que l'indice Mort/Vivant varie de 8,14 % à 69,70 %. Ainsi, les 36 stations se répartissent dans les quatre domaines de préservation définis par les deux indices de fidélité :

- **Domaine de remplacement de la biodiversité vivante (quadrant SW, en rouge)** : environ 11 % des stations sont présentes dans ce domaine.
- **Domaine de faible préservation et accumulation (quadrant NW, en orange)** : environ 11 % des stations.
- **Domaine de forte préservation et accumulation (quadrant SE, en jaune)** : environ 44 % des stations.
- **Domaine de forte préservation et faible accumulation (quadrant NE, en vert)** : près de 28 % des stations.

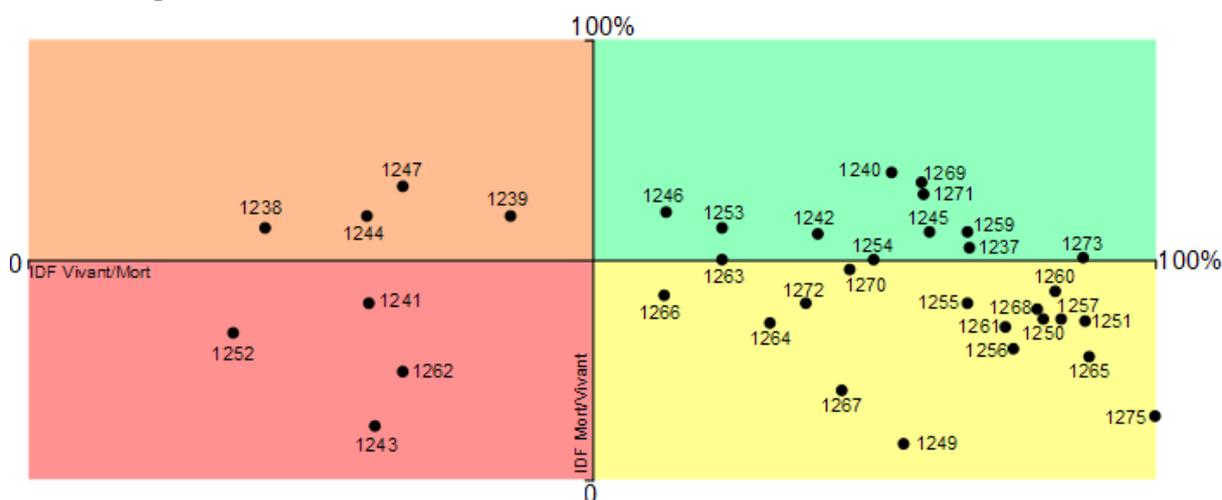


Figure 4.5 : Distribution des 36 stations entre les quatre domaines de préservation définis par les indices de fidélité Vivant/Mort (en abscisse) et Mort/Vivant (en ordonnée) : en rouge le remplacement de la biodiversité vivante ; en orange la faible préservation et accumulation d'espèces ; en jaune la forte préservation et d'accumulation des espèces ; et en vert la forte préservation et faible accumulation des espèces.

En moyenne, l'indice Vivant/Mort est supérieur à l'indice Mort/Vivant avec des valeurs moyennes respectives de 68,40 % et 43,84 %. Ces valeurs traduisent une préservation relativement bonne des communautés vivantes mais une très importante accumulation d'espèces allochtones ou diachroniques dans les assemblages de coquilles mortes des stations du lagon. Près de 78 % de ces stations montrent une préservation d'au moins la moitié de la biodiversité des communautés vivantes (IDF V/M > 50 %), contre environ 22 % des stations préservant moins de la moitié de la biodiversité initiale (IDF M/V < 50 %). Ces dernières stations présentent un risque non négligeable pour les études paléoenvironnementales basées sur les interprétations synécologiques des espèces. De plus, près de 39 % des stations ont des assemblages morts dont plus de la moitié de la biodiversité sont des espèces autochtones alors

que pour 61 % des stations les assemblages morts sont dominés par des espèces allochtones ou diachrones. Ces assemblages de coquilles, fortement pollués par l'apport d'espèces étrangères, sont inutilisables pour les études de la biodiversité locale mais représentent un atout pour l'étude de la biodiversité à plus grande échelle.

Ces résultats attirent l'attention sur l'importance d'identifier les facteurs responsables de l'hétérogénéité de la préservation de la biodiversité et de la fidélité des assemblages de coquilles mortes et de déterminer l'influence de ces derniers.

## I.2. Préservation différentielle entre les milieux

*Existe-t-il des différences de préservation et/ou d'accumulation d'espèces selon les environnements ?*

### I.2.1 Paramètre de la Nature du Substrat (figures 4.6, 4.7 et 4.8)

Les groupes de stations données par l'analyse Cluster des espèces vivantes et décrivant des natures de substrat distincts, substrats meubles et fins, indurés et mixtes, sont projetés dans l'espace 2D défini par les indices de fidélité (figure 4.6).

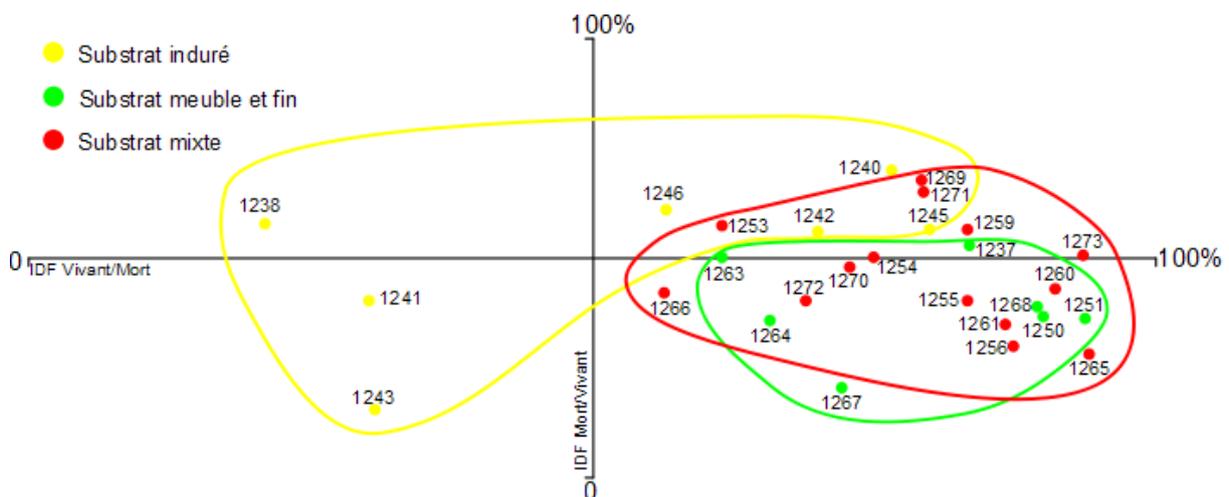


Figure 4.6 : Interprétation de la répartition des stations dans l'espace 2D défini par les indices Vivant/Mort (abscisse) et Mort/Vivant (ordonnées) par la projection des groupes de stations de l'analyse Cluster décrivant la nature du substrat : en jaune, le substrat induré ; en rouge, le substrat mixte ; et en vert, le substrat meuble et fin.

Les stations à substrat induré (en jaune sur la figure) forment deux groupes de préservation distincts :

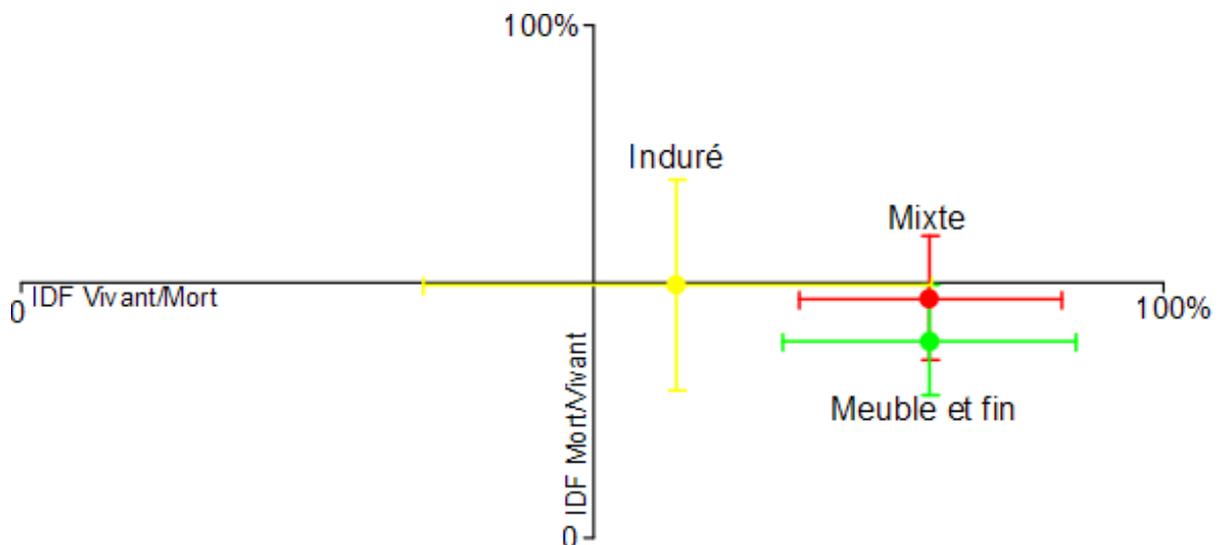
- **Mauvaise préservation de la biodiversité initiale** : 3 stations (1238, 1241 et 1243) représentant 43 % des stations à substrat induré, montrent des valeurs de l'indice Vivant/Mort comprises entre 21,05 % et 30,77 %. Les valeurs de l'indice Mort/Vivant sont plus largement distribuées, comprises entre 12,12 % et 57,14 %, décrivant ainsi une accumulation variable d'espèces allochtones dans les assemblages de coquilles mortes de ces environnements.
- **Bonne préservation de la biodiversité initiale** : 4 stations (1240, 1242, 1245 et 1246) correspondant à près de 67 % des stations à substrat induré, présentent des valeurs de l'indice Vivant/Mort variant entre 56,67 % et 80 %. Ces valeurs indiquent une préservation relativement bonne mais variable des communautés

vivantes de ces stations. Les indices Mort/Vivant sont compris dans une petite fourchette de valeurs allant de 55,96 % à 69,7 %. L'accumulation modérée d'espèces allochtones dans les assemblages de coquilles mortes de ce type de substrat correspond donc à moins de la moitié de la biodiversité morte.

Les stations à substrat meuble et fin (en vert sur la figure) montrent des valeurs de l'indice de fidélité Vivant/Mort comprises entre 61,54 % et 93,86 % traduisant ainsi une préservation relativement bonne et variable de la biodiversité initiale dans les assemblages de coquilles mortes. A l'exception des stations 1263 (IDF M/V = 50 %) et 1237 (IDF M/V = 52,6 %), les valeurs de l'indice Mort/Vivant sont toutes inférieures à 50 %, et comprises entre 20,31 % et 38,74 %, indiquant alors une forte accumulation d'espèces allochtones ou diachrones dans les assemblages de coquilles mortes de ces environnements. Les stations 1263 et 1237 montrent une accumulation plus faible mais qui correspond tout de même à presque la moitié de la biodiversité morte.

Toutes les stations à substrat mixte (en rouge sur la figure) montrent des valeurs de l'indice Vivant/Mort supérieures à 50%, et comprises entre 56,52 % et 94,12 %. La préservation des communautés vivantes est donc relativement bonne mais également très variable dans les substrats mixtes. Ces stations présentent aussi une importante hétérogénéité de l'indice Mort/Vivant, compris entre 28,07 % et 67,74 %. L'accumulation d'espèces allochtones est donc très variable (de modérée à importante) dans les assemblages de coquilles mortes de ces stations.

La **figure 4.6** permet aussi de visualiser le positionnement des groupes de stations les uns par rapport aux autres dans cet espace de préservation 2D. Le groupe de stations à substrat mixte chevauche partiellement les groupes définissant un substrat induré et un substrat meuble et fin, ces derniers ne se superposant pas. Tous ces résultats suggèrent des différences de préservation et d'accumulation d'espèces selon la nature du substrat. Ces différences sont d'autant plus visibles grâce aux moyennes des indices de fidélité de ces trois natures de substrat (**figure 4.7**).



**Figure 4.7 :** Projection, dans l'espace 2D défini par l'indice Vivant/Mort (abscisse) et l'indice Mort/Vivant (ordonnée), des moyennes et écart-types des trois natures de substrats : en jaune, le substrat induré ; en rouge, le substrat mixte ; et en vert, le substrat meuble et fin.

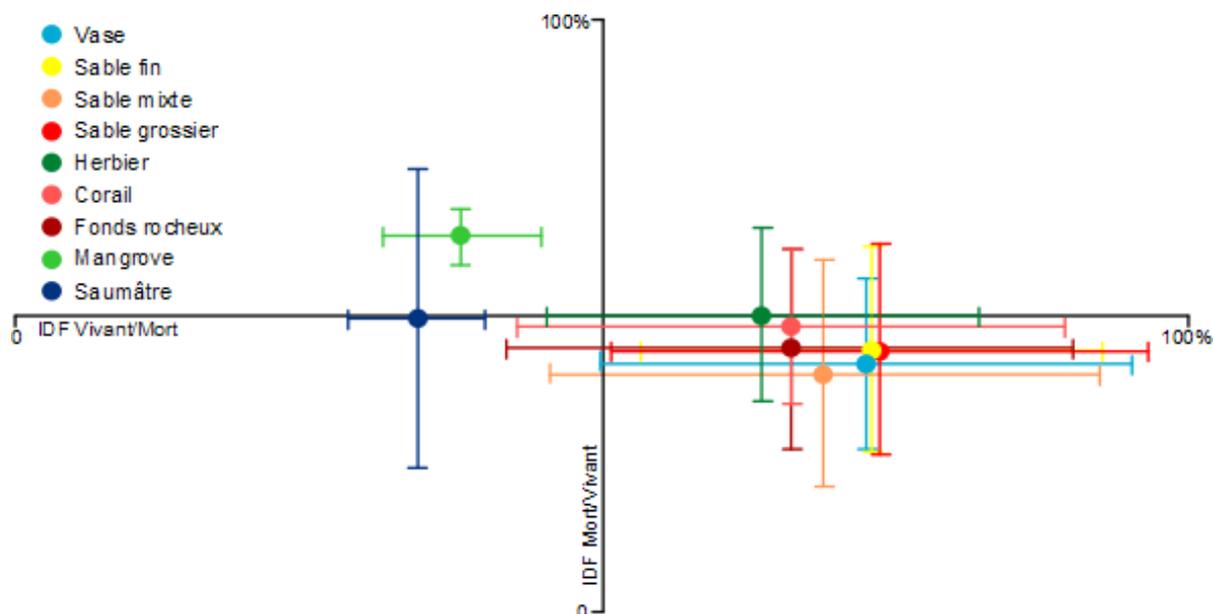
Les moyennes des indices de fidélité des trois substrats définis par l'analyse Cluster se trouvent dans le domaine de forte préservation et accumulation d'espèces. Les substrats indurés présentent la plus faible moyenne de l'indice Vivant/Mort, égale à 57,42 % (écart-type = 22,31), et donc la plus faible préservation des biodiversités d'origine. Ce substrat est

suivi des substrats meubles et fins et les substrats mixtes, dont les moyennes pour l'indice Vivant/Mort sont très proches avec des valeurs respectives de 79,5 % (écart-type = 12,9) et de 79,53 % (écart-type = 11,5), impliquant une préservation bien meilleure des communautés vivantes dans les assemblages de coquilles mortes de ces substrats. De ces trois natures, les substrats meubles et fins présentent la plus importante accumulation d'espèces allochtones ou diachrones, avec une moyenne pour l'indice Mort/Vivant de 38,56 % (écart-type = 10,64), contre une moyenne de 46,59 % (écart-type = 12,11) pour les substrats mixtes et de 49,12 % (écart-type = 20,53) pour les substrats indurés. Ainsi, les natures de substrats montrent des différences de préservation et d'accumulation d'espèces. La préservation des communautés vivantes augmente depuis les substrats indurés vers les substrats mixtes et les substrats meubles et fins, alors que l'accumulation d'espèces allochtones ou diachroniques dans les assemblages de coquilles mortes diminue depuis les substrats meubles et fins vers les substrats mixtes et enfin les substrats indurés.

La définition de la nature de ces substrats reste cependant très générale et peut être décrite plus précisément par sept variables. Les moyennes des indices de fidélité calculées pour ces variables sont les suivantes (**figure 4.8**) :

- **Vase** : moyenne de 72,53 % (écart-type = 22,57) pour l'indice Vivant/Mort et de 42,10 % (écart type = 14,4) pour l'indice Mort/Vivant.
- **Sable fin** : moyenne de 72,93 % (écart-type : 19,71) pour l'indice Vivant/Mort et de 44,35 % (écart-type = 17,31) pour l'indice Mort/Vivant.
- **Sable mixte** : moyenne de 68,93 % (écart-type = 23,60) pour l'indice Vivant/Mort et de 40,29 % (écart-type = 19,15) pour l'indice Mort/Vivant.
- **Sable grossier** : moyenne de 73,66 % (écart-type = 22,92) pour l'indice Vivant/Mort et de 44,34 % (écart-type = 17,78) pour l'indice Mort/Vivant.
- **Fonds rocheux** : moyenne de 66,09 % (écart-type = 24,18) pour l'indice Vivant/Mort et de 44,43 % (écart-type = 16,96) pour l'indice Mort/Vivant.
- **Corail** : moyenne de 66,10 % (écart-type = 23,27) pour l'indice Vivant/Mort et 48,09 % (écart-type = 13,11) pour l'indice Mort/Vivant.
- **Herbier** : moyenne de 63,70 % (écart-type = 18,48) pour l'indice Vivant/Mort et de 50,14 % (écart-type = 14,52) pour l'indice Mort/Vivant.

Toutes les moyennes de l'indice Vivant/Mort sont supérieures à 50 % et, à l'exception de la variable « Herbier », toutes les moyennes de l'indice Mort/Vivant sont inférieures à 50 %. Ces valeurs impliquent que tous les types de substrats définis ici sont dans le même domaine de préservation correspondant à une bonne préservation des communautés vivantes et une importante accumulation d'espèces mortes dans les assemblages de coquilles. Les environnements à herbiers montrent une préservation de la biodiversité locale relativement bonne, bien que plus faible que les autres substrats et une accumulation d'espèces mortes également plus faible que tous les autres types d'environnements. Les moyennes de l'indice Vivant/Mort s'échelonnent entre 63,70 % et 73,66 %, alors que les moyennes de l'indice Mort/Vivant sont comprises entre 40,29 % et 50,14 %. Les différences entre les valeurs minimales et maximales sont d'à peine 10 % pour les deux indices de fidélité. De plus, chacune des variables est associée à une variabilité importante de préservation et de fidélité des assemblages ne permettant donc pas de reconnaître de tendance, sinon une préservation différentielle entre les substrats fermes et les substrats meubles. Les substrats indurés (fonds rocheux et coraux) montrent en moyenne une préservation plus faible des communautés d'origine que les substrats meubles (vase, sable fin, mixte et grossier). Aucune distinction nette n'est possible entre les substrats indurés et les substrats meubles pour l'accumulation d'espèces mortes dans les assemblages de coquilles.



**Figure 4.8 :** Projection, dans l'espace 2D défini par l'indice Vivant/Mort (abscisse) et l'indice Mort/Vivant (ordonnée), des moyennes et écart-types des variables environnementales décrivant les paramètres de la nature du substrat, du pH et de la salinité des eaux. Le paramètre du pH est décrit par la variable « mangrove » et le paramètre de la salinité par la variable « environnement saumâtre ».

En conclusion, les environnements montrent une préservation différentielle de la biodiversité initiale et une accumulation différentielle d'espèces allochtones dans les assemblages de coquilles mortes selon la nature de leur substrat. Les substrats indurés ont globalement une préservation plus faible des communautés d'origine et des assemblages de coquilles mortes moins pollués par l'accumulation d'espèces allochtones ou diachrones que les substrats mixtes ou les substrats meubles et fins.

### ***1.2.2 Paramètres du pH et de la Salinité de l'eau (figure 4.8)***

Le paramètre du pH des environnements est abordé en considérant la présence de mangrove comme indicateur de pH plus acide que dans les environnements marins. Les mangroves donnent une moyenne de 38,10 % (écart-type = 6,73) pour l'indice Vivant/Mort et de 63,33 % (écart-type = 4,71) pour l'indice Mort/Vivant. Ces valeurs traduisent une mauvaise préservation de la biodiversité initiale et une accumulation relativement faible d'espèces allochtones dans les assemblages de coquilles mortes de ces environnements. De tous les types d'environnements testés ici, se sont ces environnements de mangroves qui présentent la plus faible accumulation d'espèces allochtones.

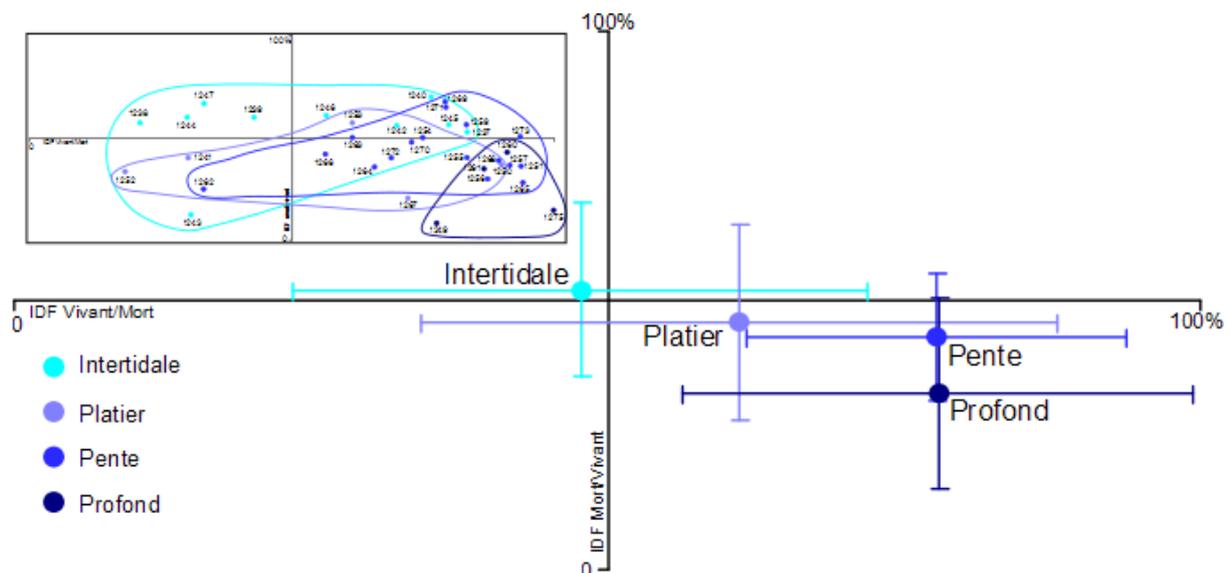
Le paramètre de la salinité des environnements est testé en comparant les zones d'influence des eaux douces (environnements saumâtres). Ces environnements donnent une moyenne de 34,24 % (écart-type = 5,92) pour l'indice Vivant/Mort et de 49,70 % (écart-type = 25,25) pour l'indice Mort/Vivant. Ces moyennes impliquent une faible préservation de la biodiversité initiale et une accumulation d'espèces allochtones relativement importante (plus de la moitié de la biodiversité morte). De tous les environnements testés, les environnements saumâtres montrent la plus mauvaise préservation de la biodiversité des communautés vivantes.

En conclusion, les environnements montrent une préservation différentielle des communautés vivantes et une accumulation différentielle d'espèces allochtones ou diachrones dans les assemblages de coquilles mortes en fonction du pH et de la salinité des eaux de ces

environnements. Les mangroves et les environnements saumâtres présentent une très mauvaise préservation de la biodiversité initiale, en moyenne moins de 40 % de cette biodiversité sont conservés dans les assemblages de coquilles mortes. Les mangroves montrent également une accumulation d'espèces allochtones relativement faible, alors que les environnements saumâtres présentent une accumulation d'espèces allochtones plus importante, impliquant un remplacement partiel de la faune d'origine par une nouvelle. Aux vues de la faible préservation de la biodiversité des communautés d'origine, les mangroves et les environnements saumâtres représentent un risque non négligeable pour les reconstitutions paléoenvironnementales.

### 1.2.3 Paramètre de la Bathymétrie (figure 4.9)

La répartition des stations dans l'espace 2D défini par les deux indices de fidélité est interprétée, pour le paramètre de la profondeur, en projetant les classes bathymétriques (figure 4.9). La grande extension ainsi que le chevauchement important des champs de la zone intertidale, de platier, de la pente et de la zone profonde, ne permettant pas de discerner de tendance concernant la préservation et l'accumulation d'espèces, hormis pour la zone profonde. Les environnements profonds montrent globalement une meilleure préservation de la biodiversité initiale que les environnements moins profonds. Les variations des conditions de préservation en fonction de la profondeur sont nettement plus lisibles avec les moyennes des indices de fidélité (figure 4.9).



**Figure 4.9 : Interprétation de la répartition des stations dans l'espace 2D défini par l'indice Vivant/Mort (abscisse) et l'indice Mort/Vivant (ordonnée) et projection des moyennes et écart-types pour les catégories bathymétriques : en turquoise, la zone intertidale ; en bleu clair, la zone de platier ; en bleu, la zone de la pente ; et en bleu foncé, la zone profonde.**

La zone intertidale présente la plus faible moyenne de 47,79 % (écart-type = 24,24) pour l'indice Vivant/Mort. Les valeurs de cette moyenne augmentent progressivement avec la profondeur avec des valeurs de 61,19 % (écart-type = 26,85) pour la zone de platier, 77,76 % (écart-type = 16,02) pour la zone de la pente et 77,89 % (écart-type = 21,54) pour la zone profonde. Ainsi la préservation de la faune vivante s'améliore avec l'approfondissement de l'environnement. La moyenne de l'indice Mort/Vivant est égale à 52,04 % (écart-type = 16,17) pour la zone intertidale, à 45,99 % (écart-type = 18,25) pour la zone de platier, à 43,11 % (écart-type = 11,87) pour la zone de la pente et enfin à 32,77 % (écart-type = 17,79) pour la zone profonde. La diminution de cette moyenne suggère une augmentation de

l'accumulation d'espèces mortes dans les assemblages de coquilles par des apports de coquilles allochtones depuis les zones littorales vers les zones plus profondes.

En conclusion, ces résultats montrent une préservation et une accumulation différentielles d'espèces selon la profondeur des environnements. Deux tendances majeures sont décrites par les données :

1. une augmentation de la préservation de la biodiversité vivante dans les assemblages de coquilles mortes depuis les zones littorales vers les zones profondes.
2. une augmentation de l'accumulation d'espèces mortes (allochtones ou diachrones) dans les assemblages de coquilles depuis les zones littorales vers les zones profondes.

### 1.2.4 Paramètre de l'Hydrodynamisme (figure 4.10)

La superposition de l'information hydrodynamique à la répartition des stations en fonction de leurs indices de fidélité ne permet pas de distinguer dans un premier temps de tendance générale de la préservation ou de l'accumulation d'espèces en fonction de l'énergie des milieux. Les moyennes des indices de fidélité sont calculées et projetées dans l'espace 2D défini par ces mêmes indices (**figure 4.10**).

Les moyennes des environnements calmes, de 60,14 % (écart-type = 25,94) pour l'indice Vivant/Mort et de 53,23 % (écart-type = 13,12) pour l'indice Mort/Vivant, caractérisent une préservation relativement bonne de la biodiversité vivante et une accumulation modérée d'espèces mortes, représentant moins de la moitié de la biodiversité des assemblages de coquilles. En revanche, les moyennes des environnements d'hydrodynamisme modéré et des environnements agités, égales respectivement à 72,53 % (écart-type = 22,69) et 65,48 % (écart-type = 24,26) pour l'indice Vivant/Mort et à 39,28 % (écart-type = 16,63) et 46,79 % (écart-type = 13,61) pour l'indice Mort/Vivant, traduisent une bonne préservation de la biodiversité vivante couplée à une accumulation non négligeable d'espèces mortes. Ainsi, ce sont les environnements de faible hydrodynamisme qui présentent la plus faible préservation des communautés vivantes mais aussi la plus faible accumulation d'espèces mortes, alors que les environnements d'hydrodynamisme modéré montrent la meilleure préservation de la biodiversité initiale mais également la plus importante accumulation d'espèces mortes. Les environnements agités se situent en position médiane entre les environnements calmes et les environnements d'hydrodynamisme modéré.

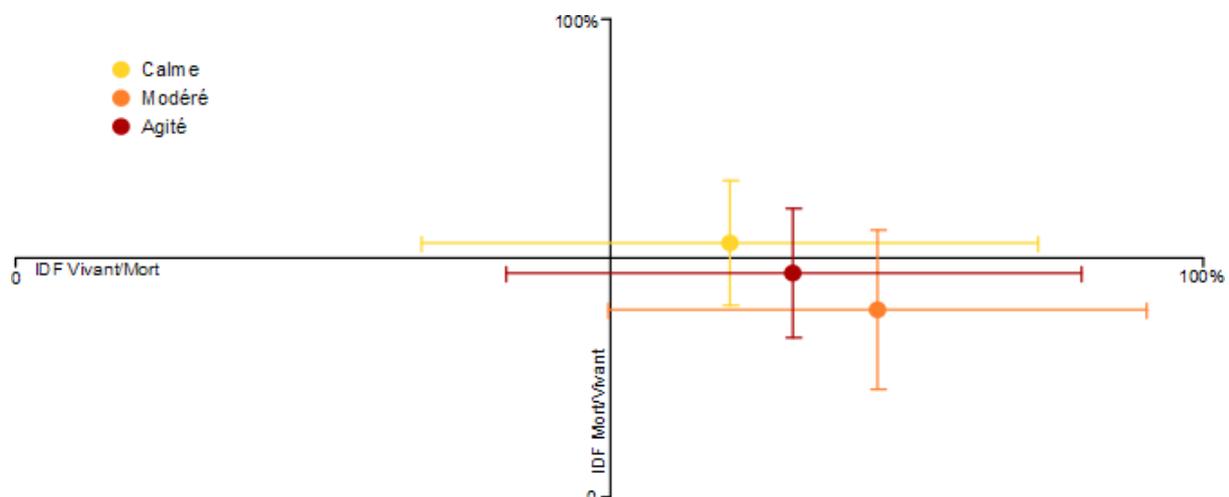


Figure 4.10 : Projection, dans l'espace 2D défini par les indices Vivant/Mort (abscisse) et Mort/Vivant (ordonnée), des moyennes et écart-types des variables environnementales décrivant le paramètre de l'hydrodynamisme : en jaune, les environnements de faible énergie ; en orange, de moyenne énergie ; et en rouge, les environnements de forte énergie.

En conclusion, les données démontrent une préservation et une accumulation différentielles d'espèces dans les assemblages de coquilles mortes selon l'hydrodynamisme du milieu. Bien qu'aucune tendance ne soit discernable, les environnements d'hydrodynamisme moyen présentent globalement une plus grande préservation de la biodiversité des communautés vivantes alors que les environnements d'hydrodynamisme « extrême » (calmes ou agités) montrent une préservation plus faible. Les assemblages de coquilles mortes des environnements à hydrodynamisme moyen sont aussi malheureusement bien plus pollués par des apports d'espèces allochtones que ceux des environnements calmes ou agités.

## Conclusions

Les données du lagon de Touho analysées ici démontrent l'existence des différentiels de préservation et d'accumulation d'espèces liés à des paramètres environnementaux tels que la nature du substrat, la bathymétrie, l'hydrodynamisme, le pH ou la salinité de l'eau. Ces paramètres influent sur la probabilité de préservation de la biodiversité vivante d'origine dans les assemblages locaux de coquilles mortes et sur l'accumulation d'espèces mortes allochtones ou diachrones.

## **II. SIGNIFICATIVITE DES PERTURBATIONS LIEES AUX CONDITIONS ENVIRONNEMENTALES**

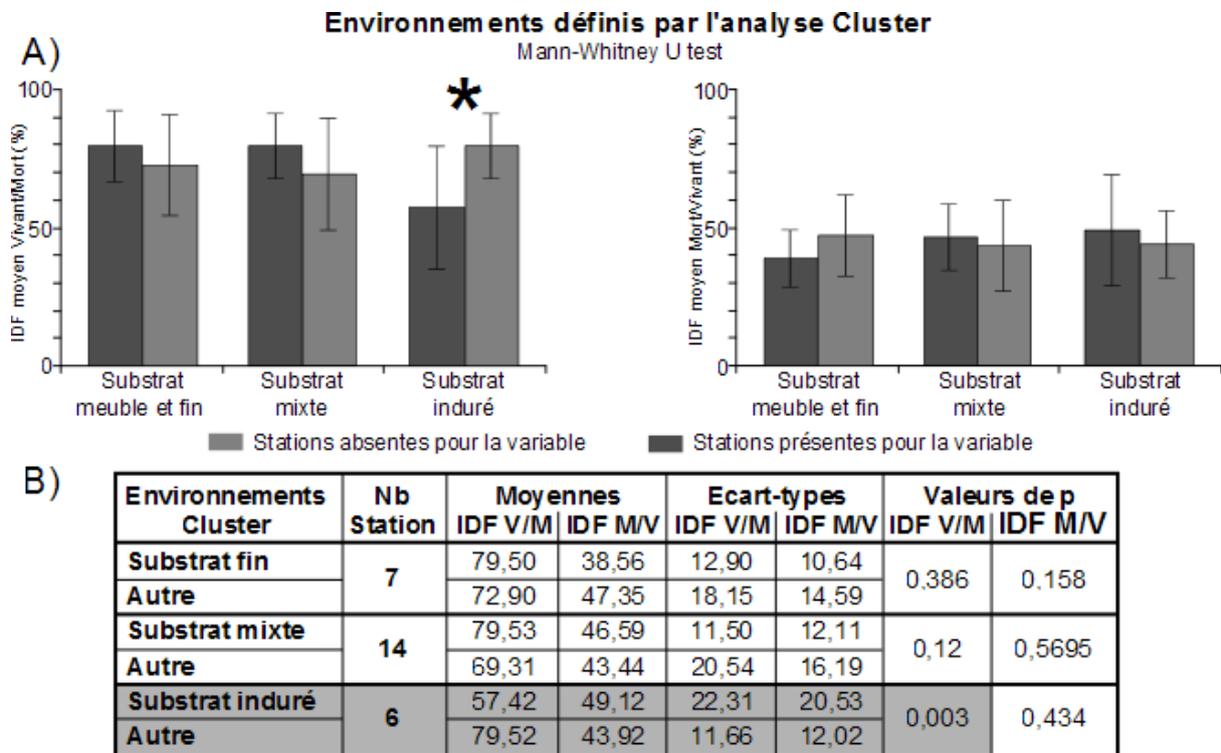
Les différentiels de préservation et d'accumulation d'espèces observés précédemment illustrent l'impact apparent des paramètres environnementaux sur la préservation des biocénoses et la formation des thanatocénoses dans les assemblages de coquilles mortes. Les analyses statistiques comparatives des indices de fidélité, les valeurs de ces indices des stations codées pour une variable environnementale étant comparées aux valeurs des stations non codées pour cette même variable (signalées comme « autre » dans les figures suivantes), permettent de tester la significativité des perturbations liées aux conditions environnementales comme la nature du substrat, la bathymétrie, l'hydrodynamisme, le pH et la salinité de l'eau.

### **II.1. Impact de la nature du substrat**

*La nature du substrat influence-t-elle significativement la préservation de la biodiversité des communautés d'origine ?*

La **figure 4.11** compare les moyennes des indices de fidélité Vivant/Mort (à gauche) et Mort/Vivant (à droite) selon les environnements définis par l'analyse Cluster des communautés de bivalves et liés à une nature fine, mixte, ou indurée du substrat. L'indice Vivant/Mort montre des différences de moyennes entre les stations codées et les stations non codées de 6,6 % pour les substrats meubles et fins, de 10,22 % pour les substrats mixtes et de -22,1 % pour les substrats indurés, alors que pour l'indice Mort/Vivant ces différences sont de -8,79 % pour les substrats meubles et fins, de 3,15 % pour les substrats mixtes et de 5,2 % pour les substrats indurés. Les tendances discernées précédemment et décrivant une augmentation de la préservation de la biodiversité vivante et une diminution de l'accumulation d'espèces mortes dans les assemblages de coquilles depuis les environnements

à substrat induré vers les environnements à substrat meuble et fin (**figure 4.7**), sont également observées ici. Les différences de moyennes entre ces deux environnements sont supérieures à 22 % pour l'indice Vivant/Mort et à 10 % pour l'indice Mort/Vivant.



**Figure 4.11 :** A) Comparaison des moyennes des indices de fidélité en fonction des trois environnements définis par l'analyse Cluster des communautés vivantes. A gauche l'indice Vivant/Mort et à droite l'indice Mort/Vivant. B) Tableau des moyennes et écart-types des indices de fidélité et des valeurs de p des comparaisons statistiques des stations présentes ou absentes de ces trois environnements. Les résultats significatifs sont signalés par un astérisque sur la figure et en gris dans le tableau.

Les comparaisons statistiques des indices de fidélité donnent un résultat significatif pour les **substrats indurés**. En moyenne, les valeurs de l'indice Vivant/Mort des stations à substrat induré sont significativement ( $p = 0,003$ ) plus faibles que les valeurs des autres stations, mais les valeurs de l'indice Mort/Vivant ne sont pas significativement ( $p = 0,434$ ) différentes entre ces stations. Cela signifie que la préservation de la biodiversité vivante dans les assemblages de coquilles mortes est statistiquement plus faible dans les environnements à **substrat induré** que dans les environnements à substrat meuble ou mixte. Avec des valeurs de p des indices Vivant/Mort et Mort/Vivant de 0,386 et 0,158 pour les substrats meubles et fins et de 0,12 et 0,5695 pour les substrats mixtes, aucun autre environnement ne montre de différence significative de préservation ou d'accumulation d'espèces. Ainsi, seule la tendance, décrivant une préservation des communautés vivantes croissante entre les substrats indurés et les substrats meubles et fins ou mixtes, est statistiquement démontrée. La tendance concernant l'accumulation d'espèces mortes plus faible dans les substrats indurés que dans les substrats meubles et fins n'est supportée par aucun résultat significatif.

La **figure 4.12** compare toujours les moyennes des indices de fidélité mais cette fois en fonction des variables environnementales décrivant les caractéristiques du substrat. Pour l'indice Vivant/Mort, les différences de moyennes entre les stations présentes et les stations absentes dans une variable sont positives pour les substrats meubles ( $\Delta \text{IDF V/M moy} = 7,81\%$  pour la vase,  $\Delta \text{IDF V/M moy} = 12,53\%$  pour le sable fin,  $\Delta \text{IDF V/M moy} = 0,9\%$  pour le sable mixte et  $\Delta \text{IDF V/M moy} = 10,5\%$  pour le sable grossier) et négatives pour les substrats

indurés ( $\Delta\text{IDF V/Mmoy} = -8,33\%$  pour les fonds rocheux et  $\Delta\text{IDF V/Mmoy} = -5,19\%$  pour les coraux) et l'herbier ( $\Delta\text{IDF V/Mmoy} = -7,7\%$ ). Pour l'indice Mort/Vivant, à l'exception de la vase ( $\Delta\text{IDF M/Vmoy} = -3,3\%$ ) et du sable mixte ( $\Delta\text{IDF M/Vmoy} = -6,09\%$ ), ces différences de moyennes sont toutes positives avec une différence de 1,41 % pour le sable fin, de 1 % pour le sable grossier, de 2,13 % pour les fonds rocheux, de 9,56 % pour les coraux et de 10,31 % pour l'herbier. La distinction de préservation entre substrats meubles et substrats indurés décrite précédemment (**figure 4.8**) est observable ici également. Globalement, les substrats meubles montrent une meilleure préservation de la biodiversité vivante avec une moyenne de 72 % de l'indice Vivant/Mort que les substrats indurés dont la moyenne est de 66 %. Avec des moyennes de l'indice Mort/Vivant de 43 % pour les substrats meubles et de 46 % pour les substrats indurés, aucune distinction entre ces deux types de substrats n'est faite.

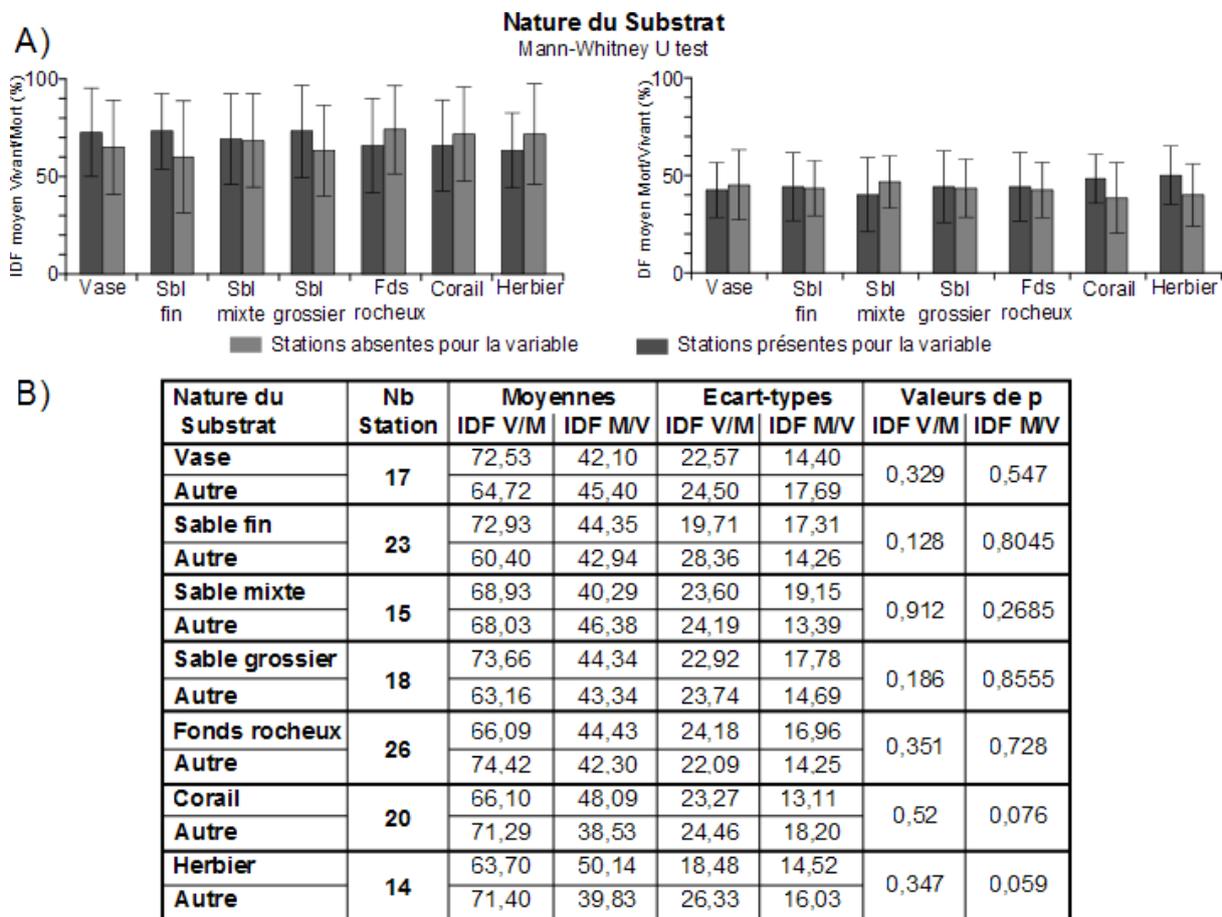


Figure 4.12 : A) Comparaison des moyennes des indices de fidélité en fonction des variables environnementales décrivant la nature du substrat. A gauche l'indice Vivant/Mort et à droite l'indice Mort/Vivant. B) Tableau des moyennes et écart-types des indices de fidélité et des valeurs de p des comparaisons statistiques des stations présentes ou absentes de ces variables environnementales. Les résultats significatifs sont signalés par un astérisque sur la figure et en gris dans le tableau.

Les comparaisons statistiques des indices de fidélité Vivant/Mort et Mort/Vivant donnent des valeurs de p respectives de 0,329 et 0,547 pour la vase, de 0,128 et 0,8045 pour le sable fin, de 0,912 et 0,2685 pour le sable mixte, de 0,186 et 0,8555 pour le sable grossier, de 0,351 et 0,728 pour les fonds rocheux, de 0,52 et 0,076 pour les coraux et enfin de 0,347 et 0,059 pour les herbiers (**figure 4.12B**). Ainsi, aucune des variables décrivant les caractéristiques du substrat ne montre de différence significative de préservation ou

d'accumulation d'espèces, et la tendance observée précédemment (**figure 4.8 et 4.12A**) n'est pas statistiquement démontrée.

Plusieurs conclusions sont à noter :

1. la nature du substrat joue un rôle sur la préservation des biocénoses.
2. la préservation de la biodiversité vivante dans les assemblages de coquilles mortes est significativement plus faible dans les environnements à substrat induré.
3. il est difficile d'attribuer les perturbations à des caractéristiques précises du substrat, ce qui limite les possibilités de modélisation et de prédiction de ces perturbations.

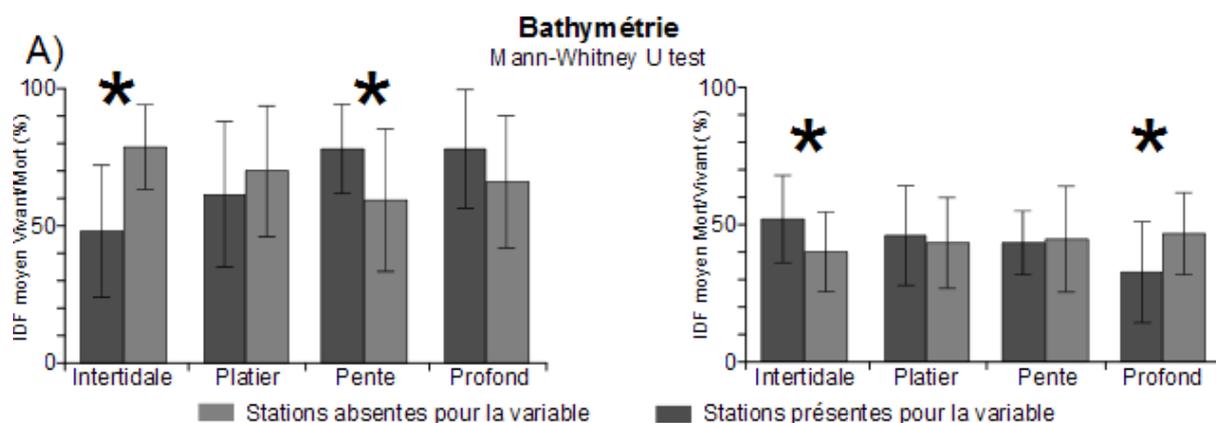
## II.2. Impact de la bathymétrie

*Quelle est l'influence de la bathymétrie sur la préservation des biocénoses et sur la formation des assemblages de coquilles mortes ?*

Les différences de moyennes de l'indice Vivant/Mort entre les stations présentes et les stations absentes dans une catégorie bathymétrique sont négatives pour les zones peu profondes, avec une différence  $-30,93\%$  pour la zone intertidale et de  $-8,96\%$  pour la zone de platier, et positives pour les zones plus profondes avec une différence de  $18,71\%$  pour la zone de la pente et de  $11,77\%$  pour la zone profonde, alors que pour l'indice Mort/Vivant ces différences de moyennes sont positives pour les zones les moins profondes, avec une différence de  $12,3\%$  pour la zone intertidale et de  $2,67\%$  pour la zone de platier, et négatives pour les zones les plus profondes avec une différence de  $-1,45\%$  pour la zone de la pente et de  $-13,74\%$  pour la zone profonde (**figure 4.13**). Les corrélations observées précédemment (**figure 4.9**) et décrivant une augmentation progressive des moyennes de l'indice Vivant/Mort et une diminution des moyennes de l'indice Mort/Vivant avec l'approfondissement du milieu, sont toujours bien visibles ici (**figure 4.13A**).

Les comparaisons statistiques des indices de fidélité donnent quatre résultats significatifs pour les classes bathymétriques suivantes :

- **la zone intertidale** : les valeurs de l'indice Vivant/Mort des stations présentes dans cette zone sont significativement ( $p < 0,0001$ ) plus faibles que les valeurs des stations des zones plus profondes. De plus, les valeurs de l'indice Mort/Vivant des stations de la zone intertidale sont significativement ( $p = 0,028$ ) plus élevées que celles des stations des zones plus profondes. Ces résultats traduisent une préservation de la biodiversité vivante locale et une accumulation d'espèces mortes dans les assemblages de coquilles statistiquement plus faibles dans la **zone intertidale** que dans les classes bathymétriques plus profondes.
- **la zone de la pente** : les valeurs de l'indice Vivant/Mort des stations de cette zone sont significativement ( $p = 0,015$ ) plus élevées que celles des stations des autres zones. Avec une valeur de  $p$  de  $0,791$ , la différence des valeurs de l'indice Mort/Vivant des stations présentes et des stations absentes de la zone de la pente, n'est pas significative. La **zone de la pente** présente donc une préservation des espèces autochtones statistiquement plus importante que les autres zones bathymétriques.



B)

Bathymétrie	Nb Station	Moyennes		Ecart-types		Valeurs de p	
		IDF V/M	IDF M/V	IDF V/M	IDF M/V	IDF V/M	IDF M/V
Intertidale	12	47,79	52,04	24,24	16,17	<0,0001	0,028
Autre		78,72	39,74	15,31	14,69		
Platier	7	61,19	45,99	26,85	18,25	0,375	0,7
Autre		70,15	43,32	22,93	15,82		
Pente	18	77,76	43,11	16,02	11,87	0,015	0,791
Autre		59,05	44,56	26,56	19,75		
Profond	7	77,89	32,77	21,54	17,79	0,242	0,041
Autre		66,12	46,51	23,86	14,74		

Figure 4.13 : A) Comparaison des moyennes des indices de fidélité en fonction de la bathymétrie. A gauche l'indice Vivant/Mort et à droite l'indice Mort/Vivant. B) Tableau des moyennes et écart-types des indices de fidélité et des valeurs de p des comparaisons statistiques des stations présentes ou absentes de ces catégories bathymétriques. Les résultats significatifs sont signalés par un astérisque sur la figure et en gris dans le tableau.

- o **la zone profonde** : les valeurs de l'indice Mort/Vivant des stations de cette catégorie sont significativement ( $p = 0,041$ ) plus faibles que celles des stations des zones moins profondes. Avec  $p$  égal à 0,242, la différence des valeurs des indices Vivant/Mort des stations présentes et des stations absentes de la zone profonde, n'est pas significative. Ce résultat suggère une accumulation d'espèces mortes dans les assemblages de coquilles statistiquement plus importante dans **la zone profonde** que dans les zones de plus faible profondeur.

Avec des valeurs de  $p$  de 0,375 pour l'indice Vivant/Mort et de 0,700 pour l'indice Mort/Vivant, aucun résultat significatif n'est décelé pour la zone de platier. Grâce à ces quatre résultats significatifs, les tendances décrites précédemment, liant préservation et accumulation d'espèces et profondeur des environnements, sont démontrées statistiquement.

En conclusion, la profondeur a une influence majeure sur la préservation des biocénoses et la formation des thanatocénoses. Les différences significatives des indices de fidélité soutiennent deux grandes tendances :

1. l'augmentation significative de la préservation de la biodiversité vivante dans les assemblages de coquilles mortes depuis les **zones peu profondes** vers les **zones profondes**.
2. l'augmentation significative de l'accumulation d'espèces allochtones ou diachrones dans les assemblages de coquilles mortes depuis les **zones peu profondes** vers les **zones profondes**.

La combinaison de ces deux tendances suggère un transport, grâce aux courants et à la gravité, des coquilles après la mort des organismes depuis les zones littorales vers les zones plus distales.

## II.3. Impact des facteurs physico-chimiques

*Les paramètres de l'hydrodynamisme, de la salinité et du pH de l'eau jouent-ils un rôle significatif sur la préservation de la biodiversité vivante et comment influencent-ils la formation des assemblages de coquilles mortes ?*

### II.3.1 Le paramètre de l'hydrodynamisme

Les différences de moyennes de l'indice Vivant/Mort entre les stations présentes et les stations absentes dans une variable, décrivant l'état hydrodynamique du milieu, sont de -10,63 % pour les environnements calmes, de 9,9 % pour les environnements d'hydrodynamisme modéré et de -3,63 % pour les environnements agités, alors que pour l'indice Mort/Vivant, ces différences de moyennes sont égales à 12,07 % pour les environnements calme, -10,94 % pour les environnements d'hydrodynamisme modéré et 3,66 % pour les environnements agités (**figure 4.14**). Les observations faites concernant les environnements d'hydrodynamisme modéré, présentant une préservation de la biodiversité vivante et une accumulation d'espèces mortes plus importantes que les environnements calmes ou agités (**figure 4.10**), sont toujours visibles ici.

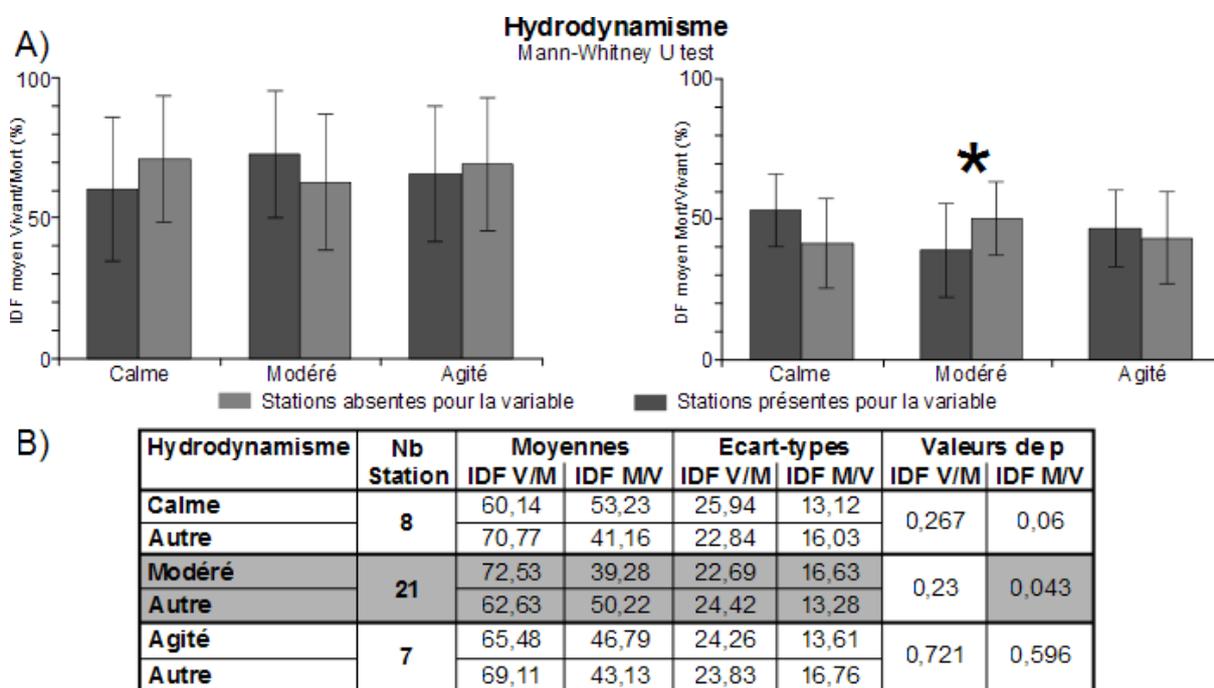
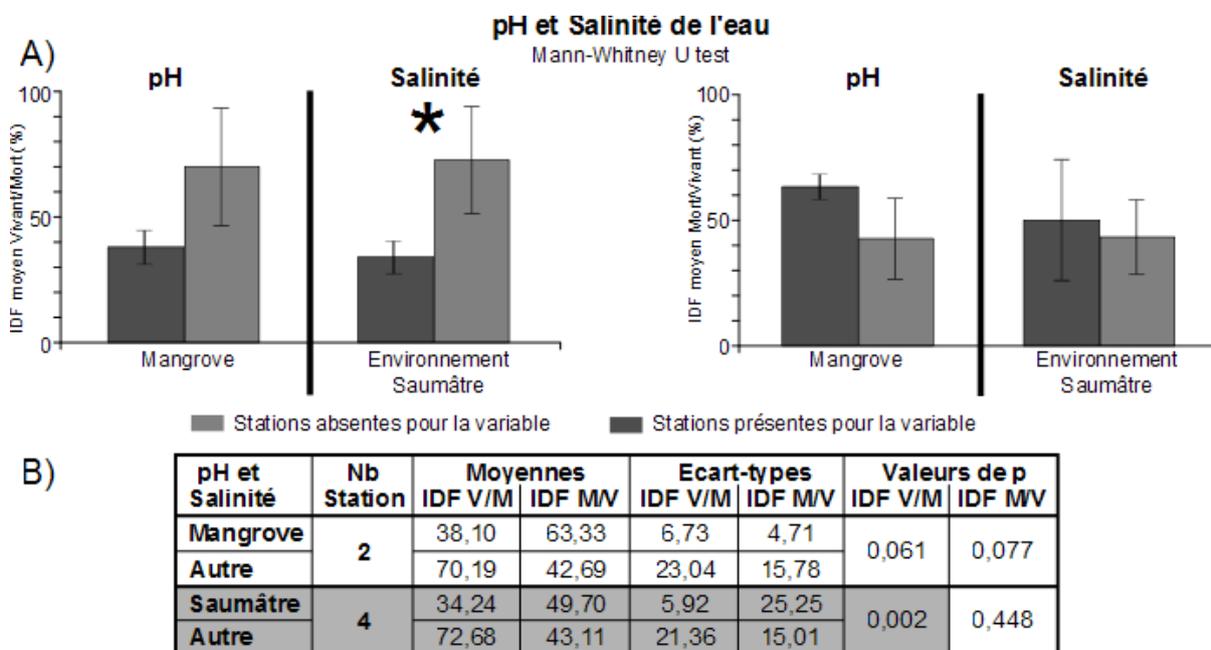


Figure 4.14 : A) Comparaison des moyennes des indices de fidélité en fonction de l'hydrodynamisme. A gauche l'indice Vivant/Mort et à droite l'indice Mort/Vivant. B) Tableau des moyennes et écart-types des indices fidélité et des valeurs de p des comparaisons statistiques des stations présentes ou absentes des variables hydrodynamiques. Les résultats significatifs sont signalés par un astérisque sur la figure et en gris dans le tableau.

L'analyse statistique des indices de fidélité montre un résultat significatif pour les environnements à **hydrodynamisme modéré**. Les valeurs de l'indice Mort/Vivant des stations de ces environnements sont significativement ( $p = 0,043$ ) plus faibles que les valeurs des stations des autres environnements. Néanmoins, aucune différence significative ( $p = 0,230$ ) n'est observée pour l'indice Vivant/Mort dans ces environnements d'énergie modérée. Ce résultat implique que l'accumulation d'espèces mortes dans les assemblages de coquilles est statistiquement plus importante dans les environnements d'**hydrodynamisme modéré** que dans les environnements calmes ou agités. Les comparaisons statistiques des indices de fidélité Vivant/Mort et Mort/Vivant ne donnent aucun autre résultat significatif que se soit pour les environnements calmes, avec des valeurs de  $p$  respectives de 0,267 et 0,006, ou les environnements agités dont les valeurs de  $p$  sont égales à 0,721 et 0,596. Ainsi, des observations faites précédemment (**figures 4.10 et 4.14**), seule l'accumulation d'espèces mortes plus importante dans les assemblages de coquilles des **environnements à énergie modérée** que dans les assemblages de coquilles des environnements calmes ou agités, est démontrée statistiquement.

### II.3.2 Le paramètre de la salinité de l'eau

La **figure 4.15** compare les moyennes des indices de fidélité entre les environnements saumâtres et les environnements marins. La différence de ces moyennes est de  $-38,44\%$  pour l'indice Vivant/Mort et de  $6,59\%$  pour l'indice Mort/Vivant. Les comparaisons statistiques de ces indices donnent un résultat significatif pour l'indice Vivant/Mort avec une valeur de  $p$  de 0,002 mais pas pour l'indice Mort/Vivant ( $p = 0,448$ ). Les valeurs de l'indice Vivant/Mort des stations dans les **environnements saumâtres** sont significativement plus faibles que celles des autres stations. Ce résultat démontre statistiquement l'influence de la salinité de l'eau observée précédemment (**figure 4.8**), et décrivant une préservation des espèces autochtones statistiquement plus faible dans les **environnements saumâtres** que dans les environnements marins francs.



**Figure 4.15 :** A) Comparaison des moyennes des indices de fidélité en fonction du pH et de la salinité de l'eau. A gauche l'indice Vivant/Mort et à droite l'indice Mort/Vivant. B) Tableau des moyennes et écart-types des indices de fidélité et des valeurs de  $p$  des comparaisons statistiques des stations présentes ou absentes des mangroves ou des environnements saumâtres. Les résultats significatifs sont signalés par un astérisque sur la figure et en gris dans le tableau.

### II.3.3 Le paramètre du pH de l'eau

La **figure 4.15** compare aussi les moyennes des indices de fidélité entre les milieux de mangroves, correspondant à des environnements de pH faible (acides), et les environnements marins francs, correspondant à des environnements de pH plus élevé (basiques). La différence entre les moyennes est de  $-32,09\%$  pour l'indice Vivant/Mort et de  $20,64\%$  pour l'indice Mort/Vivant. Les comparaisons statistiques ne donnent pas de résultat significatif que se soit pour l'indice Vivant/Mort ( $p = 0,061$ ) ou pour l'indice Mort/Vivant ( $p = 0,077$ ). L'influence du pH du milieu n'est donc pas statistiquement démontrée, mais les valeurs de  $p$  sont néanmoins très proches du seuil de significativité ( $= à 0,05$ ) alors que le nombre de sites échantillonnant les mangroves est très réduit (2 stations). Une interprétation des résultats peut donc être raisonnablement faite. Les valeurs de l'indice Vivant/Mort sont nettement plus faibles alors que les valeurs de l'indice Mort/Vivant sont plus élevées pour les stations de mangroves que celles des autres stations. Ces résultats indiquent une perte importante des espèces autochtones dans les assemblages de coquilles mortes couplée à une accumulation modérée d'espèces mortes, sans doute allochtones, apportées par des épisodes d'hydrodynamisme élevé comme des tempêtes.

## II.4 Conclusions sur l'influence des paramètres environnementaux

*Quels sont les environnements les plus favorables pour les études de la biodiversité et les reconstitutions paléoenvironnementales ?*

Les analyses mettent en évidence une forte influence des facteurs environnementaux sur la préservation des communautés vivantes et sur la formation des assemblages de coquilles mortes. Les cinq paramètres testés montrent un impact significatif ou expriment des tendances interprétables :

- **La nature du substrat** : la préservation de la biodiversité vivante dans les assemblages de coquilles mortes est significativement plus faible dans les environnements à **substrat induré** que dans les autres environnements.
- **La bathymétrie** : ce paramètre joue un rôle à la fois sur la préservation des espèces autochtones et sur l'accumulation d'espèces mortes. La préservation de la biodiversité vivante augmente progressivement depuis les **zones peu profondes** vers les **zones profondes**, parallèlement l'accumulation d'espèces allochtones ou diachroniques dans les assemblages de coquilles mortes augmente également progressivement depuis les **zones peu profondes** vers les **zones profondes**.
- **L'hydrodynamisme** : l'accumulation d'espèces mortes dans les assemblages de coquilles est significativement plus importante dans les environnements **d'hydrodynamisme modéré** que dans les environnements d'hydrodynamisme extrême (calme ou agité).
- **La salinité de l'eau** : la préservation des espèces autochtones est significativement plus faible dans les **environnements saumâtres** que dans les environnements marins.
- **Le pH du milieu** : les zones de **mangroves** sont associées à une perte importante d'espèces autochtones dans les assemblages de coquilles mortes. et à une accumulation d'espèces allochtones ou diachrones plus faible que dans les environnements sans mangrove.

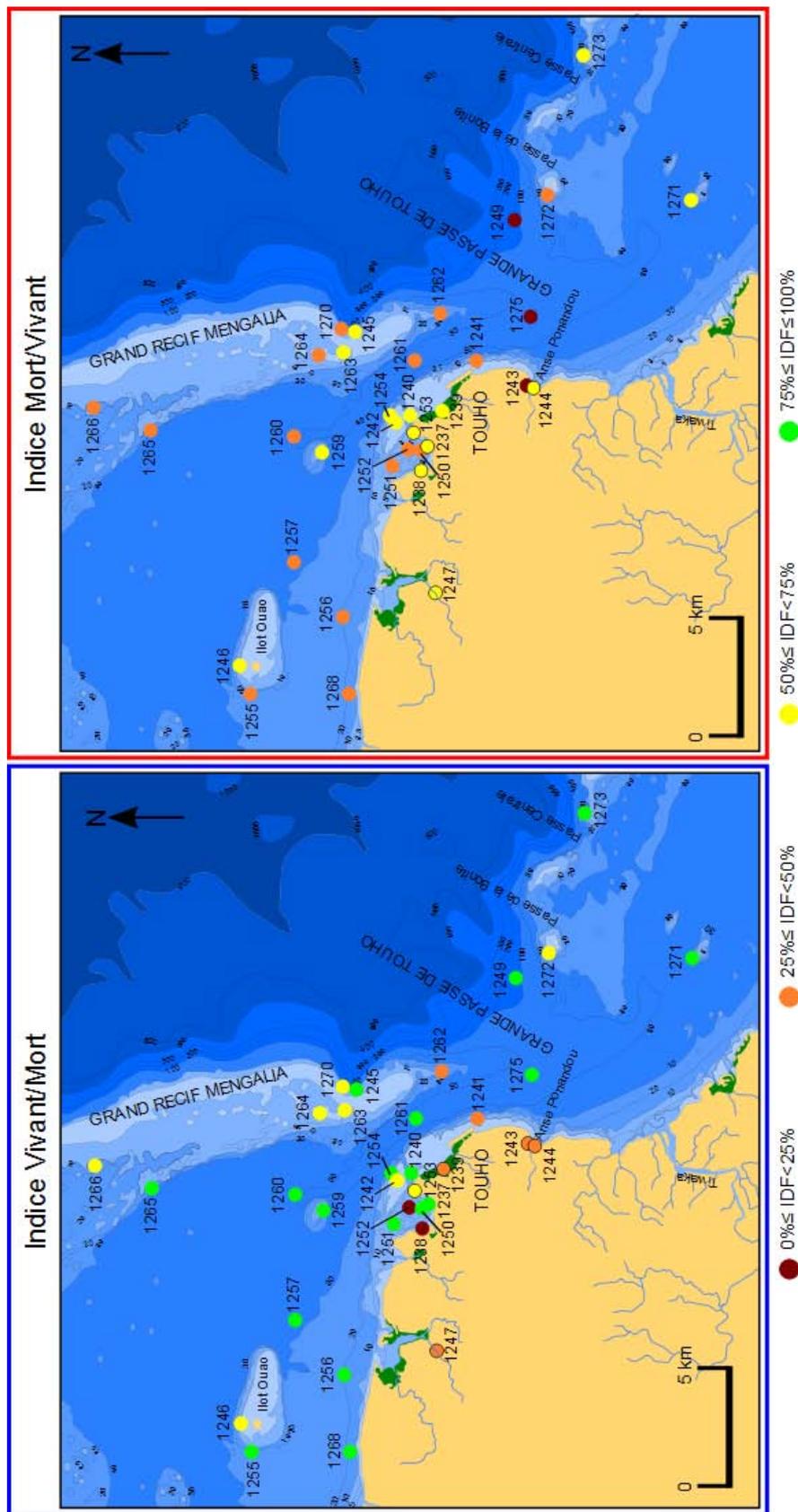


Figure 4.16 : Distribution, sur la carte de localisation des stations d'échantillonnage, des indices de fidélité Vivant/Mort (à gauche) et Mort/Vivant (à droite). Ces indices sont divisés en quatre classes : en rouge, les valeurs inférieures à 25 % ; en orange, les valeurs entre 25 % inclus et 50 % ; en jaune, les valeurs entre 50 % inclus et 75 % ; et en vert les valeurs supérieures ou égales à 75 %.

Ces paramètres environnementaux ne sont pas indépendants les uns des autres. Par exemple, l'hydrodynamisme est souvent lié à la profondeur du milieu et conditionne la nature du substrat, tels que des substrats vaseux dans les environnements calmes, ou encore des substrats indurés ou grossiers dans les environnements agités. Le report des indices de fidélité Vivant/Mort et Mort/Vivant des stations sur la carte du lagon de Touho, permet de mieux appréhender les relations existant entre les facteurs environnementaux et la préservation des communautés vivantes ainsi que les interactions entre les paramètres eux-mêmes (**figure 4.16**). Les indices Vivant/Mort des stations (à gauche) se répartissent selon un schéma inverse des indices Mort/Vivant des stations (à droite). Pour l'indice Vivant/Mort, les stations, dont les valeurs sont inférieures à 25 % ou comprises entre 25 % et 50 %, sont essentiellement concentrées dans la baie de Touho et sur la côte (Anse Ponandou), alors que les stations, dont les valeurs sont comprises entre 50 % et 75 %, sont majoritairement localisées sur les platiers proches des terres (Touho, Ilot Ouao...) ou sur la pente interne du Grand Récif Mengalia. Enfin, les stations, dont les valeurs sont supérieures à 75 %, sont situées à plus grande profondeur, dans le lagon derrière le Grand Récif Mengalia et dans les passes (entre la côte et le récif, la Grande Passe de Touho, la Passe Centrale...). Pour l'indice Mort/Vivant, les stations, dont les valeurs sont inférieures à 25 %, sont à grande profondeur, dans la Grande Passe de Touho ou au large de l'Anse Ponandou où débouche la rivière du même nom. Les stations, dont les valeurs sont comprises entre 25 % et 50 % sont à plus faible profondeur, dans la passe entre la côte et le récif, sur la pente interne du Grand Récif Mengalia et dans le lagon. Enfin les stations, dont les valeurs sont comprises entre 50 % et 75 %, sont majoritairement localisées dans la Baie de Touho, sur la côte ou sur le platier proche des îles (Ilot Ouao, Ilot Atit, les îlots de sable au large...)

Ainsi la répartition des valeurs des indices de fidélité semble étroitement liée à un facteur très important : **la distance à la côte**. Globalement, l'indice Vivant/Mort augmente alors que l'indice Mort/Vivant diminue nettement en s'éloignant des côtes. Ce facteur interagit avec de nombreux paramètres environnementaux, par exemple, la salinité et le pH des eaux se stabilisent et deviennent franchement marines et basiques, pendant que l'hydrodynamisme diminue globalement et que la profondeur augmente quand la distance à la côte augmente. En résumé, les environnements côtiers, caractérisés par une faible profondeur, une salinité et un pH variables et un hydrodynamisme « extrême », présentent une faible préservation de la biodiversité locale et une faible accumulation d'espèces mortes, alors que les environnements distaux, caractérisés par une plus grande stabilité de la salinité et du pH, une profondeur importante et un hydrodynamisme modéré, montrent une préservation des communautés vivantes plus importante couplée à une importante accumulation d'espèces mortes dans les assemblages de coquilles. La **figure 4.16** illustre alors le transport des coquilles mortes, par le courant ou par gravité, depuis les environnements littoraux vers les environnements distaux.

En paléontologie, les environnements à substrat induré ainsi que les environnements littoraux et saumâtres sont des environnements rares dont l'interprétation paléoenvironnementale d'après les associations de coquilles sera difficile sur des critères autécologiques. Du fait de la mauvaise préservation de communautés d'origines, la perte des espèces autochtones, et donc des marqueurs de ces environnements, est non négligeable. Les environnements profonds montrent une bien meilleure préservation de la biodiversité locale mais une étude taphonomique attentive des coquilles est nécessaire pour identifier les espèces allochtones ou diachrones très nombreuses dans ces environnements. Les études de la biodiversité locale sont également sensibles aux accumulations d'espèces allochtones dans les environnements profonds. Le risque de surestimation de la biodiversité locale est très important. Néanmoins, cette surestimation, suite à d'importantes accumulations d'espèces allochtones ou diachrones, présente un intérêt pour les études de la diversité régionale puisque

qu'une image de la biodiversité peut être atteinte malgré un échantillonnage hétérogène des environnements.

### III. INFLUENCE DES FACTEURS LIÉS AUX ORGANISMES

Des paramètres liés au type de squelette, à la dynamique des populations ou encore à l'écologie des espèces peuvent perturber la fréquence relative des taxons ou influencer sur la probabilité de préservation des espèces dans les assemblages de coquilles mortes. Trois paramètres sont testés pour évaluer l'influence des facteurs biologiques sur la préservation et l'accumulation d'espèces :

- **Le mode de vie des organismes** : espèces endobiontes vs. espèces épibiontes, le mode de vie endobionte étant susceptible de favoriser la préservation car les coquilles ne sont pas soumises aux altérations de surface.
- **La structure de la population** : espèces communes vs. espèces rares, les espèces rares ayant une probabilité plus faible de préservation.
- **La nature minéralogique des coquilles** : espèces en aragonite vs. espèces en calcite. En conditions marines, l'aragonite est dissoute préférentiellement et les espèces à coquilles calcitiques sont souvent largement majoritaire dans les séries géologiques.

#### III.1. Impact des facteurs écologiques

*Les exigences biologiques affectent-elles la préservation de la biodiversité vivante ? Comment ?*

##### III.1.1 *Le mode de vie des organismes*

Le **tableau 4.1** donne, par stations, les nombres d'espèces uniquement présentes dans les communautés vivantes ou dans les assemblages morts ou dans les deux assemblages vivants et morts, le nombre total d'espèces et les valeurs des indices de fidélité Vivant/Mort et Mort/Vivant pour la faune endobenthique (à gauche) et la faune épibenthique (à droite).

La richesse spécifique totale varie entre 4 et 134 espèces pour la faune endobionte et entre 4 et 46 espèces pour la faune épibionte. Avec une biodiversité moyenne de 47 espèces endobenthiques par station et de près de 26 espèces épibenthiques par station, la faune endobionte est globalement plus diversifiée que la faune épibionte. Trente deux stations, soit 89 % des sites échantillonnés, ont un nombre total d'espèces endobiontes plus élevé que le nombre total d'espèces épibiontes, contre trois stations (1254, 1256 et 1272), soit 8 % des sites échantillonnés, ayant une faune épibionte plus diversifiée que la faune endobionte, enfin seule la station 1247 possède un nombre équivalent d'espèces endobenthiques et épibenthiques. Le nombre d'espèces enregistrées uniquement à l'état vivant est compris entre 0 et 19 espèces pour la faune endobionte et entre 0 et 14 espèces pour la faune épibionte, alors que le nombre d'espèces enregistrées uniquement à l'état mort est compris entre 1 et 58 espèces pour la faune endobionte et entre 0 et 34 espèces pour la faune épibionte, enfin le nombre d'espèces enregistrées à l'état vivant et mort s'échelonne de 0 à 65 espèces pour la faune endobionte et de 0 à 31 espèces pour la faune épibionte. Les indices de fidélité, calculés sur la base de ces biodiversités, montrent une grande variabilité de valeurs pour les deux types de faunes. Les valeurs pour la faune endobionte s'échelonnent de 0 % à 100 % pour l'indice Vivant/Mort et de 0 % à 69,23 % pour l'indice Mort/Vivant, alors que les valeurs pour la faune épibionte sont comprises entre 0 % et 100 % pour les indices Vivant/Mort et

Mort/Vivant. Il n'est pas possible de calculer l'indice de fidélité Mort/Vivant de la station 1247 pour les espèces épibenthiques, cette station est donc exclue des analyses statistiques pour cette faune. La grande variabilité de ces indices est illustrée par la **figure 4.17A** montrant la répartition des stations dans l'espace 2D défini par les indices de fidélité pour la faune endobionte en bleu et la faune épibionte en rouge.

Station	ENDOBIONTE						EPIBIONTE					
	V	M	V/M	total	IDF V/M	IDF M/V	V	M	V/M	total	IDF V/M	IDF M/V
1237	11	58	65	134	85,53	52,85	7	17	21	45	75	55,26
1238	12	2	0	14	0	0	4	1	4	9	50	80
1239	1	2	3	6	75	60	3	0	1	4	25	100
1240	14	28	43	85	75,44	60,56	10	2	31	43	75,61	93,94
1241	14	11	10	35	41,67	47,62	14	4	0	18	0	0
1242	17	40	47	104	73,44	54,02	12	8	19	39	61,29	70,37
1243	5	22	3	30	37,5	12	5	8	2	15	28,57	20
1244	5	1	2	8	28,57	66,67	3	1	2	6	40	66,67
1245	6	25	23	54	79,31	47,92	4	4	16	24	80	80
1246	19	20	29	68	60,42	59,18	10	3	6	19	37,5	66,67
1247	1	1	2	4	66,67	66,67	4	0	0	4	0	-
1249	0	47	6	53	100	11,32	2	34	1	37	33,33	2,86
1250	3	48	31	82	91,18	39,24	1	17	5	23	83,33	22,73
1251	2	57	37	96	94,87	39,36	3	25	11	39	78,57	30,56
1252	5	4	1	10	16,67	20	5	1	1	7	16,67	50
1253	13	8	18	39	58,06	69,23	3	12	8	23	72,73	40
1254	2	6	4	12	66,67	40	2	6	9	17	81,82	60
1255	3	19	10	32	76,92	34,48	1	12	12	25	92,31	50
1256	2	17	7	26	77,78	29,17	1	18	9	28	90	33,33
1257	1	12	9	22	90	42,86	0	7	3	10	100	30
1259	7	21	25	53	78,13	54,35	3	14	24	41	88,89	63,16
1260	4	53	32	89	88,89	37,65	1	19	24	44	96	55,81
1261	3	52	23	78	88,46	30,67	3	23	19	45	86,36	45,24
1262	3	8	1	12	25	11,11	3	2	2	7	40	50
1263	4	5	8	17	66,67	61,54	1	3	0	4	0	0
1264	9	35	20	64	68,97	36,36	6	12	5	23	45,45	29,41
1265	0	27	11	38	100	28,95	1	16	6	23	85,71	27,27
1266	8	10	8	26	50	44,44	4	11	6	21	60	35,29
1267	3	43	12	58	80	21,82	2	8	1	11	33,33	11,11
1268	3	46	36	85	92,31	43,9	3	24	9	36	75	27,27
1269	9	11	16	36	64	59,26	2	9	29	40	93,55	76,32
1270	11	23	16	50	59,26	41,03	2	19	21	42	91,3	52,5
1271	12	19	27	58	69,23	58,7	2	12	30	44	93,75	71,43
1272	5	16	9	30	64,29	36	4	15	13	32	76,47	46,43
1273	2	25	23	50	92	47,92	2	20	24	46	92,31	54,55
1275	0	39	9	48	100	18,75	0	30	3	33	100	9,09

Tableau 4.1: Tableau résumant par station le nombre d'espèces uniquement présentes dans les communautés vivantes (V), d'espèces uniquement présentes dans les assemblages morts (M), et d'espèces présentes dans les assemblages vivants et morts (V/M), le nombre total d'espèces et les indices de fidélité Vivant/Mort et Mort/Vivant pour la faune endobionte (à gauche) et la faune épibionte (à droite).

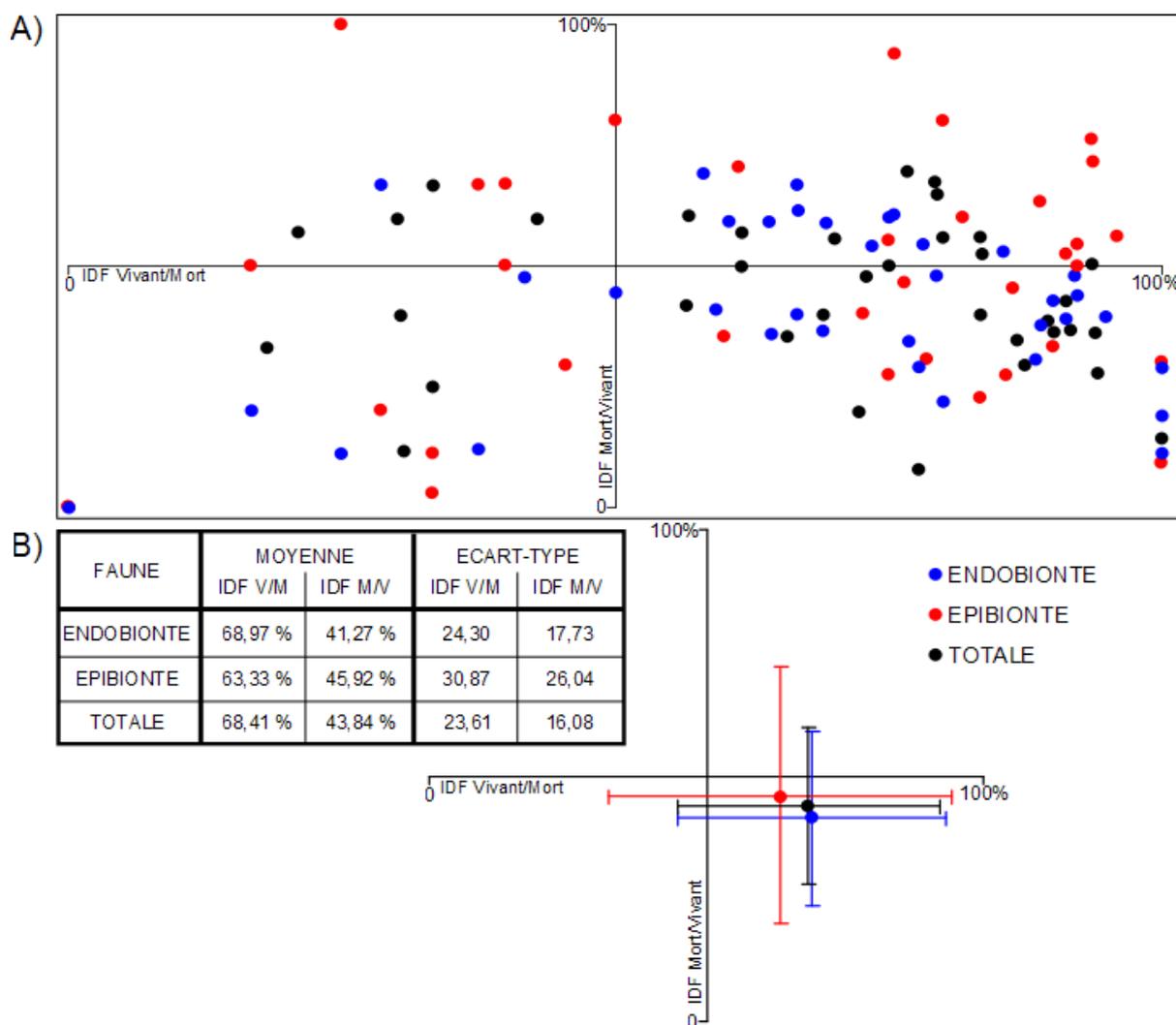


Figure 4.17 : A) Distribution des stations dans l'espace 2D défini par les indices de fidélité Vivant/Mort (en abscisse) et Mort/Vivant (en ordonnée) et illustrant l'hétérogénéité de la préservation de la biodiversité pour la faune endobionte (en bleu), pour la faune épibionte (en rouge) et pour la faune totale (en noir). B) Comparaison des moyennes des indices entre ces faunes définies par le mode de vie des organismes.

Pour la faune endobionte, les stations se distribuent dans les quatre domaines de préservation :

- **remplacement de la biodiversité vivante (quadrant SW)** : 5 stations, soit 14 % des sites échantillonnés : 1238, 1241, 1243, 1252 et 1262.
- **faible préservation et accumulation (quadrant NW)** : la station 1244, soit 3 % des stations.
- **forte préservation et accumulation (quadrant SE)** : 18 stations, soit 50 % des sites échantillonnés : 1245, 1249, 1250, 1251, 1254, 1255, 1256, 1257, 1260, 1261, 1264, 1265, 1267, 1268, 1270, 1272, 1273 et 1275.
- **forte préservation et faible accumulation (quadrant NE)** : 11 stations, soit 30,5 % des stations : 1237, 1239, 1240, 1242, 1246, 1247, 1253, 1259, 1263, 1269 et 1271.
- La station 1266 est à la frontière entre deux domaines.

Plus de 83 % des stations, soit une grande majorité des sites échantillonnés, présentent la préservation d'au moins la moitié de la biodiversité vivante initiale ( $IDF\ V/M \geq 50\%$ ) dans les assemblages de coquilles mortes. De même, la majorité des sites, près de 67 % des

stations, montre une importante accumulation d'espèces mortes (IDF M/V < 50 %), représentant plus de la moitié de la biodiversité des assemblages de coquilles.

Pour la faune épibionte, les stations se distribuent également dans les quatre domaines de préservation :

- **remplacement de la biodiversité vivante (quadrant SW)** : 6 stations, soit 17 % des stations : 1241, 1243, 1249, 1263, 1264 et 1267.
- **faible préservation et accumulation (quadrant NW)** : 3 stations, soit 9 % des stations : 1239, 1244 et 1246.
- **forte préservation et accumulation (quadrant SE)** : 11 stations, soit 31 % des stations : 1250, 1251, 1253, 1256, 1257, 1261, 1265, 1266, 1268, 1272 et 1275.
- **forte préservation et faible accumulation (quadrant NE)** : 11 stations, soit 31 % des stations : 1237, 1240, 1242, 1245, 1254, 1259, 1260, 1269, 1270, 1271 et 1273.
- Les stations 1238, 1252, 1255 et 1262 se placent à la frontière entre deux domaines.

La majorité des sites échantillonnés montre la préservation d'au moins la moitié de la biodiversité vivante initiale (IDF V/M  $\geq$  50 %) dans les assemblages de coquilles mortes (près de 69 % de stations) et une accumulation d'espèces mortes représentant moins de la moitié de la biodiversité des assemblages de coquilles (IDF M/V  $\geq$  50 %) (plus de 51 % des stations).

Les champs de distribution des stations de la faune endobionte, de la faune épibionte et de la faune totale se superposent très largement (**figure 4.17A**). Les moyennes des indices de fidélité de ces trois faunes, comprises entre 60 % et 70 % pour l'indice Vivant/Mort et entre 40 % et 50 % pour l'indice Mort/Vivant, sont très proches et se placent toutes dans le même domaine de préservation (**figure 4.17B**). Les valeurs moyennes de l'indice Vivant/Mort traduisent une bonne préservation de la biodiversité vivante alors que les valeurs moyennes de l'indice Mort/Vivant suggèrent une accumulation relativement importante d'espèces mortes pouvant représenter entre 50 % et 60 % de la biodiversité des assemblages de coquilles. Pour l'indice Vivant/Mort, la faune épibionte (IDF V/M<sub>moy</sub> = 63,33 %) montre une moyenne plus faible que la faune totale (IDF V/M<sub>moy</sub> = 68,41 %) et la faune endobionte (IDF V/M<sub>moy</sub> = 68,97 %), alors que pour l'indice Mort/Vivant, la faune épibionte (IDF M/V<sub>moy</sub> = 45,92 %) présente une moyenne plus élevée que la faune totale (IDF M/V<sub>moy</sub> = 43,84 %) et la faune endobionte (IDF M/V<sub>moy</sub> = 41,27 %). Ces résultats traduisent que la faune endobionte a une meilleure préservation de la biodiversité vivante mais aussi des assemblages de coquilles plus fortement pollués par l'accumulation d'espèces mortes que la faune totale et la faune épibionte.

Les moyennes proches et la grande variabilité des indices de fidélité prouvent que le différentiel de préservation en fonction du mode de vie des organismes reste minime. Cependant, avec une préservation légèrement supérieure, les espèces endobenthiques sont globalement plus fiables que les espèces épibenthiques pour les reconstitutions paléoenvironnementales à l'échelle locale. La grande variabilité de préservation des biocénoses dépend également très certainement des paramètres environnementaux, il est donc nécessaire d'identifier l'existence et l'impact différentiel de ces paramètres pour la faune endobionte et la faune épibionte.

## *La nature du substrat influence-t-elle la préservation de la biodiversité des communautés vivantes endobenthiques et épibenthiques ?*

### *Préservation différentielle des endofaune et épifaune en fonction du type de substrat*

Les proportions d'espèces endobenthiques et épibenthiques varient en fonction du substrat et les principaux types de substrats sont associés à des qualités variables de préservation. La hiérarchie des facteurs écologiques et sédimentaires est abordée en analysant la préservation différentielle des faunes endo- et épibiontes en fonction des conditions de substrat (**figure 4.18A et B**).

Les principaux types de substrats (meuble et fin, induré et mixte) sont associés à des indices de fidélité Vivant/Mort compris entre 60 % et 85 % pour la faune endobionte et entre 45 % et 90 % pour la faune épibionte. La faune endobionte montre ainsi une préservation relativement bonne de la biodiversité vivante, alors que la faune épibionte présente une préservation variable dans les assemblages de coquilles mortes. Les moyennes de l'indice Vivant/Mort pour la faune endobionte, diminuent progressivement entre le substrat meuble et fin (IDF V/Mmoy = 82,79 %), le substrat mixte (IDF V/Mmoy = 73,83 %) et le substrat induré (IDF V/Mmoy = 61,29 %). Ces résultats traduisent une diminution de la préservation de la biodiversité vivante depuis les substrats meubles et fins vers les substrats indurés. Pour la faune épibionte, le substrat mixte montre la plus forte valeur d'indice Vivant/Mort de 85,80 %, suivi du substrat meuble et fin, égale à 55,81 %, et du substrat induré, égale à 47,16 %. Ainsi, les substrats mixtes ont une meilleure préservation des communautés vivantes épibenthiques que les substrats meubles et fins ou encore les substrats indurés dont la préservation est relativement faible, avec moins de la moitié de la biodiversité d'origine conservée dans les assemblages de coquilles mortes. La plus faible préservation *in situ* de la faune vivante dans les substrats indurés, est donc commune aux formes endobenthiques comme épibenthiques.

Les moyennes de l'indice de fidélité Mort/Vivant pour ces trois natures de substrats sont comprises entre 40 % et 50 % pour la faune endobionte et entre 25 % et 60 % pour la faune épibionte. La faune endobionte montre donc en moyenne une accumulation d'espèces mortes relativement importante pour tous les types de substrats, représentant plus de la moitié de la biodiversité des assemblages de coquilles mortes, alors que pour la faune épibionte, l'accumulation d'espèces allochtones ou diachrones est beaucoup plus variable en fonction de la nature du substrat et peut représenter entre 40 % et 75 % des espèces des assemblages de coquilles mortes. Le substrat meuble et fin présente les plus faibles moyennes de l'indice Mort/Vivant pour la faune endobenthique (IDF M/Vmoy = 42,15 %) et la faune épibenthique (IDF M/Vmoy = 25,19 %). Ces valeurs d'indice augmentent ensuite progressivement dans le substrat mixte, avec des moyennes de 43,70 % pour la faune endobionte et de 50,81 % pour la faune épibionte, et dans le substrat induré, avec des moyennes de 46,88 % pour la faune endobionte et de 55,16 % pour la faune épibionte. Ces résultats traduisent l'accumulation croissante d'espèces mortes dans les assemblages de coquilles depuis des substrats indurés vers des substrats meubles et fins. Cette tendance est commune aux deux types de faunes, mais elle est plus marquée pour les formes épibenthiques que pour les formes endobenthiques.

En résumé, la préservation des espèces endobenthiques vivantes est nettement meilleure dans les environnements à substrats meubles et fins que dans les environnements à substrats mixtes ou à substrats indurés, alors que parallèlement, l'accumulation d'espèces endobenthiques allochtones ou diachrones diminue. Les espèces épibenthiques montrent une logique de préservation et d'accumulation d'espèces sensiblement identique en fonction du substrat, avec une préservation de la biodiversité vivante et une accumulation d'espèces

allochtones ou diachrones nettement plus importantes dans les environnements à sédiments meubles (substrat meuble et fin, substrat mixte) que dans les environnements à substrats indurés.

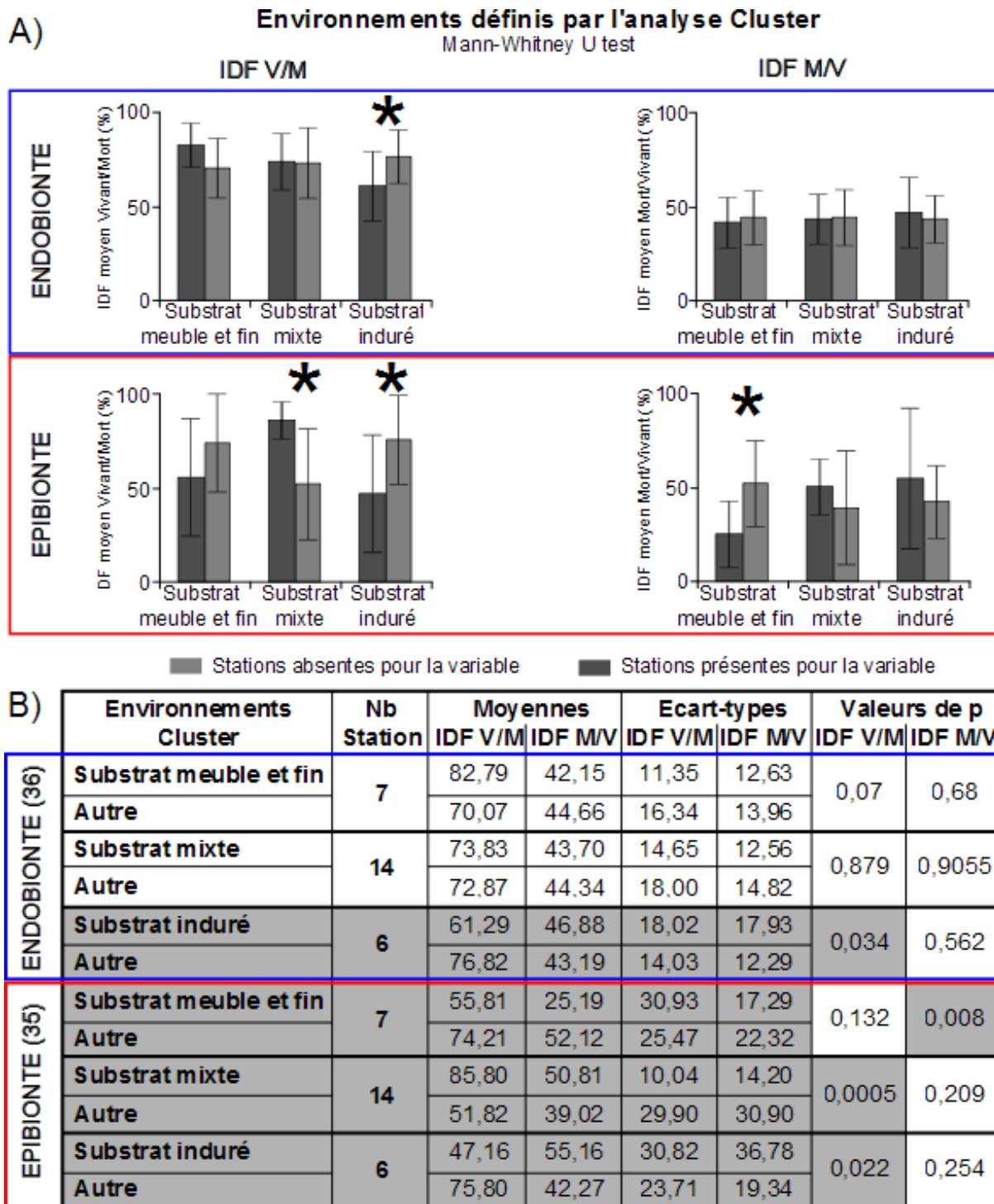


Figure 4.18 : A) Comparaison des moyennes des indices de fidélité en fonction des trois environnements définis par l'analyse Cluster des communautés vivantes pour la faune endobionte (cadre bleu) et la faune épibionte (cadre rouge). A gauche l'indice Vivant/Mort et à droite l'indice Mort/Vivant. B) Tableau des moyennes et écart-types des indices de fidélité et des valeurs de p des comparaisons statistiques des stations présentes ou absentes de ces environnements. Les résultats significatifs sont signalés par un astérisque sur la figure et en gris dans le tableau.

Les comparaisons statistiques des indices de fidélité de la faune endobionte donnent un résultat significatif pour le **substrat induré (figure 4.18B)**. Les valeurs de l'indice Vivant/Mort des stations à substrat induré sont significativement ( $p = 0,034$ ) plus faibles que les valeurs des autres stations ( $\Delta\text{IDF V/Mmoy} = -15,53\%$ ), cependant les valeurs de l'indice Mort/Vivant entre les stations à substrat induré et les autres stations ne sont pas significativement différentes ( $p = 0,562$ ;  $\Delta\text{IDF M/Vmoy} = 3,69\%$ ). Cela implique une préservation de la biodiversité vivante dans les assemblages de coquilles mortes statistiquement plus faible dans les environnements à **substrat induré** que dans les environnements à substrat meuble ou mixte. Avec des valeurs de  $p$  des indices Vivant/Mort et Mort/Vivant de 0,070 et 0,680 pour le substrat meuble et fin et de 0,879 et 0,9055 pour le substrat mixte, ces environnements ne montrent pas de différence significative pour la préservation ou l'accumulation d'espèces. En conclusion, la tendance décrivant la préservation croissante de la biodiversité endobionte vivante entre les **substrats indurés** et les substrats meubles et fins ou les substrats mixtes est statistiquement démontrée, alors que la tendance décrivant l'augmentation de l'accumulation d'espèces mortes entre ces substrats ne l'est pas.

Les comparaisons statistiques des indices de fidélité de la faune épibionte donnent trois résultats significatifs pour les environnements suivants :

- **Substrat meuble et fin** : les valeurs de l'indice Mort/Vivant des stations de cette nature de substrat sont significativement ( $p = 0,008$ ) plus faibles que les valeurs des autres stations ( $\Delta\text{IDF M/Vmoy} = -26,93\%$ ). Avec une valeur de  $p$  de 0,132, la différence entre les indices Vivant/Mort des stations à substrat meuble et fin et les autres stations, n'est pas significative ( $\Delta\text{IDF V/Mmoy} = -18,40\%$ ). Les environnements à **substrat meuble** et fin présentent donc une accumulation d'espèces épibenthiques mortes statistiquement plus importante que les environnements à substrat mixte ou à substrat induré.
- **Substrat mixte** : les valeurs de l'indice Vivant/Mort des stations de cette nature de substrat sont significativement ( $p = 0,0005$ ) plus élevées que celles des autres stations ( $\Delta\text{IDF V/Mmoy} = 33,98\%$ ). Avec une valeur de  $p$  de 0,209, la différence entre les indices Mort/Vivant des stations à substrat mixte et les autres stations, n'est pas significative ( $\Delta\text{IDF M/Vmoy} = 11,79\%$ ). Les environnements à **substrat mixte** montrent donc une préservation des espèces épibenthiques vivantes statistiquement plus importante que les environnements à substrat meuble et fin ou à substrat induré.
- **Substrat induré** : les valeurs de l'indice Vivant/Mort des stations de cette nature de substrat sont significativement ( $p = 0,022$ ) plus faibles que celles des autres stations ( $\Delta\text{IDF V/Mmoy} = -28,64\%$ ). Avec une valeur de  $p$  de 0,254, la différence des indices Mort/Vivant entre les stations à substrat induré et les autres stations, n'est pas significative ( $\Delta\text{IDF M/Vmoy} = 12,89\%$ ). Ce résultat traduit une préservation de la biodiversité épibionte vivante statistiquement plus faible dans les environnements à **substrat induré** que dans les environnements à substrat meuble et fin ou à substrat mixte.

Les deux tendances décrites précédemment pour la faune épibenthique sont donc démontrées statistiquement.

Ces résultats démontrent statistiquement l'influence de la nature du substrat sur la préservation des communautés vivantes et l'accumulation d'espèces mortes dans les assemblages de coquilles des faunes endobenthique et épibenthique. Les tendances observées sur la **figure 4.18A** sont pour la plupart significatives, seule la tendance apparente pour l'indice Mort/Vivant de la faune endobenthique ne semble pas interprétable. La préservation significativement plus faible de la biodiversité vivante dans les environnements à substrat

induré que dans les environnements à substrat mixte ou à substrat meuble et fin, est commune aux formes endobenthique et épibenthique. La faune épibionte montre également une préservation des communautés vivantes nettement supérieure dans les environnements à substrat mixte que dans les environnements à substrat meuble et fin ou à substrat induré. Enfin, les assemblages d'espèces épibiontes mortes présentent une accumulation d'espèces allochtones ou diachrones plus importante dans les substrats meubles et fins que dans les autres types de substrats.

Pour des reconstitutions paléoenvironnementales sur critères autécologiques, les espèces endobiontes sont plus fiables que les faunes épibiontes dans les environnements à substrat meuble et fin, alors que dans les environnements à substrat mixte, se sont les espèces épibiontes qui sont à privilégier. Du fait de la relative faible préservation de la biodiversité vivante, les substrats indurés sont à écarter de ces reconstitutions faites sur des bases biologiques, étant préférable d'utiliser des données non biologiques. Pour l'ensemble des faunes, l'accumulation d'espèces allochtones ou diachrones dans les assemblages de coquilles mortes reste importante, en moyenne plus de la moitié de la biodiversité morte, favorisant l'étude de la biodiversité à l'échelle régionale mais pas locale.

En comparaison avec les résultats obtenus sur l'ensemble de la faune, la différenciation des formes endobenthiques et épibenthiques montre une plus forte relation entre la qualité de préservation et le type de substrat. Pour la faune totale, seule la préservation de la biodiversité vivante significativement plus faible dans les substrats indurés est mise en évidence. La préservation différentielle des espèces endobiontes et des espèces épibiontes en fonction des conditions du substrat, souligne l'effet probable du transport sélectif des coquilles épibiontes, s'accumulant dans les substrats meubles et fins où les espèces endobiontes se préservent relativement mieux (leur milieu de vie). Elle met également en avant la préservation préférentielle *in situ* des espèces épibiontes dans les environnements à substrat mixte.

### Préservation différentielle des endofaune et épifaune en fonction des propriétés du substrat

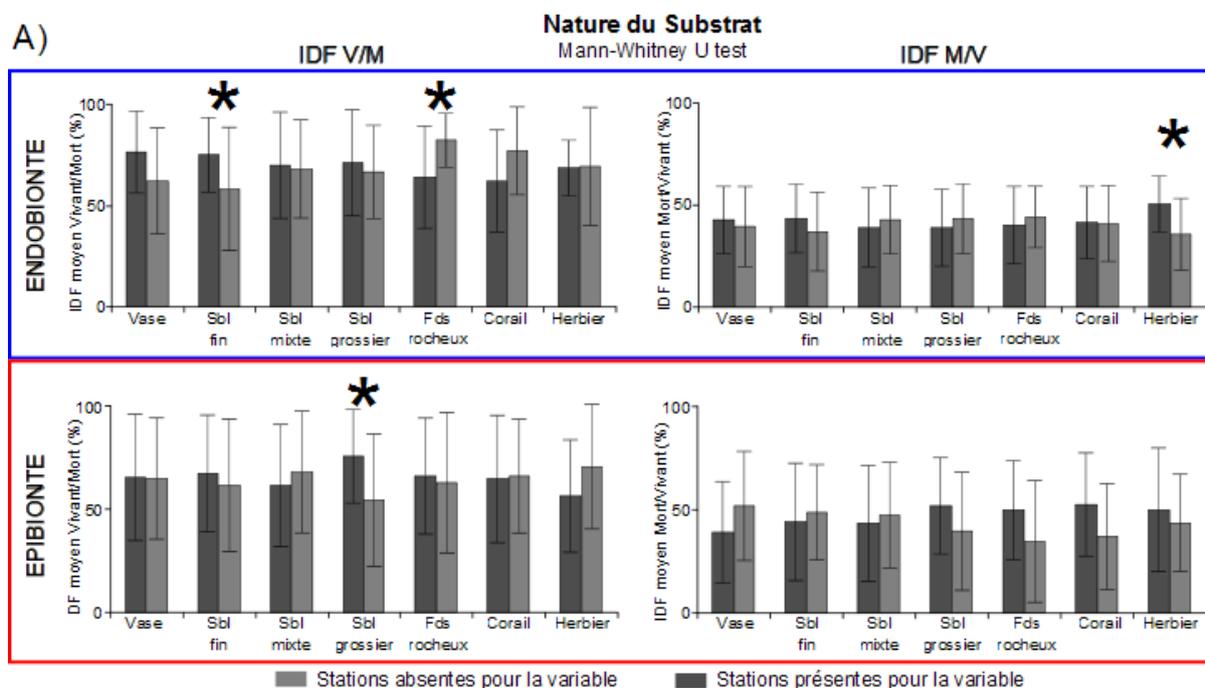
Les propriétés du substrat, telle que la granulométrie du sédiment ou encore la présence ou l'absence de coraux vivants, influent sur la distribution des espèces endobenthiques et épibenthiques et montrent des préservations variables des espèces dans les assemblages de coquilles mortes (**figure 4.19A et B**).

Toutes les variables environnementales testées ici ont des moyennes pour l'indice Vivant/Mort comprises entre 55 % et 80 % pour la faune endobionte et la faune épibionte, suggérant une préservation relativement importante de la biodiversité endobenthique et épibenthique vivante dans les assemblages de coquilles mortes, quelle que soit la nature du substrat. La faune endobionte montre une différence notable de préservation entre les substrats meubles, dont la moyenne est de 73,27 % et les substrats indurés, égale à 63,02 %. La préservation des espèces endobiontes est donc meilleure dans les substrats meubles que dans les substrats indurés, observation cohérente avec les résultats précédemment décrits. Ce différentiel de préservation n'est pas observé pour la faune épibionte dont les moyennes sont de 67,26 % pour les substrats meubles et de 65,35 % pour les substrats indurés. Parmi les substrats meubles, la préservation de la biodiversité vivante des espèces endobiontes tend globalement à décroître avec l'augmentation de la granulométrie du sédiment, avec une moyenne de l'indice Vivant/Mort de 76,79 % pour la vase, de 74,96 % pour le sable fin, de 70,20 % pour le sable mixte et de 71,13 % pour le sable grossier, contrairement la préservation de la biodiversité vivante des espèces épibiontes qui tend globalement à croître avec la taille des grains depuis la vase (IDF V/Mmoy = 65,24 %), vers le sable fin (IDF V/Mmoy = 67,13 %), le sable mixte (IDF V/Mmoy = 61,23 %) et enfin le sable grossier (IDF

V/Mmoy = 75,43 %). Avec une moyenne de l'indice Vivant/Mort pour la faune endobionte de 63,83 % pour les fonds rocheux et de 62,21 % pour les coraux, et pour la faune épibionte de 66,04 % pour les fonds rocheux et de 64,66 % pour les coraux, les variables décrivant les substrats indurés ne montrent pas de différence remarquable. Enfin, les environnements à herbier montrent la plus faible préservation de la biodiversité vivante des espèces épibenthiques (IDF V/Mmoy = 56,52 %), alors que pour les espèces endobenthiques, ils présentent une préservation intermédiaire des communautés vivantes entre les substrats indurés et les substrats meubles (IDF V/Mmoy = 68,83 %).

Les moyennes de l'indice de fidélité Mort/Vivant pour la faune endobionte sont comprises entre 35 % et 45 % pour toutes les variables environnementales, à l'exception de l'herbier, dont la moyenne est supérieure à 50 %. Cette faune montre donc une accumulation d'espèces endobenthiques mortes plutôt importante pour tous les types de substrats, représentant plus de la moitié des assemblages d'espèces mortes. Pour la faune épibionte, les moyennes de l'indice Mort/Vivant sont comprises entre 35 % et 55 % pour toutes les variables environnementales, correspondant donc à une accumulation d'espèces épibenthiques mortes relativement importante et variable en fonction de la nature du substrat. Aucune accumulation différentielle d'espèces mortes dans les assemblages de coquilles n'est à noter entre les substrats meubles et les substrats indurés, ni pour les formes endobenthiques (IDF M/Vmoy = 44,15 % pour les substrats meubles ; IDF M/Vmoy = 40,89 % pour les substrats indurés), ni pour les formes épibenthiques (IDF M/Vmoy = 44,66 % pour les substrats meubles ; IDF M/Vmoy = 51,30 % pour les substrats indurés). Les espèces épibenthiques montrent une augmentation des moyennes de cet indice entre la vase (IDF M/Vmoy = 38,87 %), le sable fin (IDF M/Vmoy = 44,23 %) et le sable grossier (IDF M/Vmoy = 51,68 %), décrivant ainsi une accumulation d'espèces mortes qui tend à diminuer quand la granulométrie du sédiment augmente. La faune endobionte donne des moyennes de 42,96 % pour la vase, 43,61 % pour le sable fin, 38,99 % pour le sable mixte et 39,05 % pour le sable grossier. Ces moyennes impliquent une accumulation d'espèces endobenthiques mortes dans les substrats « fins » (vase et sable fin) relativement plus faible que dans les substrats « grossiers » (sable mixte et sable grossier). Parmi les substrats indurés, aucune accumulation différentielle n'est observée entre les fonds rocheux, dont les moyennes sont de 40,05 % pour la faune endobionte et de 49,94 % pour la faune épibionte, et les coraux, dont les moyennes sont de 41,74 % pour la faune endobionte et de 52,67 % pour la faune épibionte. Enfin, les environnements à herbier présentent l'accumulation d'espèces mortes la plus faible de tous les types de substrats pour la faune endobionte (IDF M/Vmoy = 50,49 %), alors que cette accumulation est d'un degré comparable aux substrats indurés pour la faune épibionte (IDF M/Vmoy = 50,04 %).

Que se soit pour les espèces endobiontes ou épibiontes, tous les types de substrats sont caractérisés par une préservation relativement bonne de la biodiversité vivante mais une accumulation importante d'espèces mortes (en moyenne au moins la moitié de la biodiversité des assemblages morts). Cette accumulation d'espèces allochtones ou diachrones pollue fortement les assemblages de coquilles mortes des deux faunes. Néanmoins, l'analyse des propriétés du substrat met en évidence un lien entre les variations de la préservation et l'accumulation des espèces et la granulométrie des sédiments. Les espèces endobiontes montrent une diminution de la préservation de la biodiversité vivante et une augmentation de l'accumulation d'espèces allochtones ou diachrones depuis un pôle fin vers un pôle grossier. A l'inverse, les espèces épibiontes montrent une augmentation de la préservation des communautés vivantes et une diminution de l'accumulation d'espèces allochtones ou diachrones dans les assemblages de coquilles mortes depuis un pôle fin vers un pôle grossier.



B)

	Nature du substrat	Nb station	Moyennes		Ecart-types		Valeurs de p	
			IDF V/M	IDF M/V	IDF V/M	IDF M/V	IDF V/M	IDF M/V
ENDOBIONTE (36)	Vase	17	76,79	42,96	20,07	16,17	0,067	0,596
	Autre		61,97	39,75	26,10	19,34		
	Sable fin	23	74,96	43,61	18,39	16,69	0,047	0,298
	Autre		58,36	37,12	30,21	19,42		
	Sable mixte	15	70,20	38,99	25,68	19,52	0,801	0,522
	Autre		68,09	42,90	23,88	16,64		
	Sable grossier	18	71,13	39,05	26,44	18,64	0,6005	0,462
	Autre		66,80	43,48	22,52	17,02		
	Fonds rocheux	26	63,83	40,05	25,85	18,99	0,039	0,514
	Autre		82,34	44,43	12,92	14,36		
	Corail	20	62,21	41,74	25,05	17,17	0,061	0,862
	Autre		77,41	40,68	21,14	18,96		
	Herbier	14	68,83	50,49	13,84	13,49	0,978	0,011
	Autre		69,06	35,40	29,43	17,85		
EPIBIONTE (35)	Vase	16	65,24	38,87	30,77	24,35	0,986	0,144
	Autre		65,06	51,86	28,88	26,55		
	Sable fin	22	67,13	44,23	28,41	27,99	0,609	0,624
	Autre		61,77	48,79	31,66	23,15		
	Sable mixte	15	61,23	43,85	30,00	27,44	0,503	0,69
	Autre		68,07	47,48	29,22	25,54		
	Sable grossier	18	75,43	51,68	22,90	23,09	0,03	0,182
	Autre		54,24	39,83	32,00	28,24		
	Fonds rocheux	26	66,04	49,94	28,15	24,05	0,762	0,123
	Autre		62,53	34,33	34,15	29,49		
	Corail	20	64,66	52,67	30,92	24,72	0,914	0,076
	Autre		65,77	36,93	28,09	25,79		
	Herbier	13	56,52	50,04	26,59	29,94	0,185	0,481
	Autre		70,23	43,49	30,24	23,85		

Figure 4.19: A) Comparaison des moyennes des indices de fidélité en fonction des variables environnementales décrivant le paramètre de la nature du substrat pour la faune endobionte (cadre bleu) et la faune épibionte (cadre rouge). A gauche l'indice Vivant/Mort et à droite l'indice Mort/Vivant. B) Tableau des moyennes et écart-types des indices et des valeurs de p des comparaisons statistiques des stations présentes ou absentes de ces variables environnementales. Les résultats significatifs sont signalés par un astérisque sur la figure et en gris dans le tableau.

Les comparaisons statistiques des indices de fidélité de la faune endobionte donnent des résultats significatifs pour les variables environnementales suivantes (**figure 4.19B**) :

- **Sable fin** : les valeurs de l'indice Vivant/Mort des stations de ce type de substrat sont significativement ( $p = 0,047$ ) plus élevées que celles des autres stations ( $\Delta\text{IDF V/Mmoy} = 16,6\%$ ). Néanmoins, la différence entre les indices Mort/Vivant des stations de cette nature et ceux des autres stations n'est pas significative ( $\Delta\text{IDF M/Vmoy} = 6,49\%$  ;  $p = 0,298$ ). Les stations à substrat de **sable fin** ont donc une meilleure préservation de la biodiversité vivante que les autres stations.
- **Fonds rocheux** : les valeurs de l'indice Vivant/Mort des stations à fonds rocheux sont significativement ( $p = 0,039$ ) plus faibles que celles des autres stations ( $\Delta\text{IDF V/Mmoy} = -18,51\%$ ). La différence entre les valeurs de l'indice Mort/Vivant des stations à fonds rocheux et celles des autres stations, n'est pas significative ( $\Delta\text{IDF M/Vmoy} = -4,38\%$  ;  $p = 0,514$ ). Les **environnements rocheux** montrent donc une préservation statistiquement plus faible des espèces endobenthiques vivantes que les autres environnements.
- **Herbier** : les valeurs de l'indice Mort/Vivant des stations de cet environnement sont significativement ( $p = 0,011$ ) plus élevées que celles des autres stations ( $\Delta\text{IDF M/Vmoy} = 15,09\%$ ), alors que la différence entre les valeurs de l'indice Vivant/Mort des stations à herbier et celles des autres stations, n'est pas significative ( $\Delta\text{IDF V/Mmoy} = -0,23\%$  ;  $p = 0,978$ ). Les **environnements à herbier** présentent donc une accumulation d'espèces endobenthiques mortes statistiquement plus faible que les autres types d'environnements.

Pour la faune épibionte, les analyses statistiques des indices de fidélité donnent un résultat significatif pour le **sable grossier**. Les valeurs de l'indice Vivant/Mort des stations de cette nature de substrat sont significativement ( $p = 0,030$ ) plus élevées que celles des autres stations ( $\Delta\text{IDF V/Mmoy} = 21,19\%$ ), cependant la différence entre les valeurs de l'indice Mort/Vivant entre ces stations et les autres n'est pas significative ( $\Delta\text{IDF M/Vmoy} = 11,85\%$  ;  $p = 0,182$ ). Ce résultat implique une préservation statistiquement plus importante de la biodiversité épibenthique vivante pour les substrats de **sable grossier** que pour les autres types de substrats. Aucune autre variable environnementale ne montre de différence significative de préservation ou d'accumulation des espèces épibenthiques.

Le lien, entre la granulométrie du sédiment et la préservation de la biodiversité des communautés vivantes, est donc démontré statistiquement pour les faunes endobionte et épibionte. A savoir, une préservation significativement plus importante de la biodiversité endobenthique vivante dans les environnements à substrat de granulométrie fine et une préservation significativement plus importante des espèces épibenthiques dans les environnements à substrat grossier. La préservation plus faible des espèces endobiontes, vivant localement dans les stations à substrats indurés, est également statistiquement démontrée et cohérente avec les résultats précédemment décrits (**figure 4.18**).

L'interprétation des communautés vivantes à partir d'assemblages de coquilles mortes ou de fossiles sera plus ou moins facile en fonction de la nature du substrat et de l'écologie épibenthique ou épibenthique des espèces. Il est plus fiable de s'appuyer sur les espèces endobiontes dans les environnements à substrat fin et dans les environnements à herbier, et sur les espèces épibiontes dans les environnements de sable mixte ou grossier et dans les environnements à substrat induré. Les analyses statistiques de ces faunes donnent aussi des résultats significatifs pour plus de catégories de substrats que la faune totale, démontrant ainsi la préservation différentielle des espèces en fonction de leur écologie.

Les analyses démontrent l'influence déterminante de la nature du substrat, avec un comportement différentiel des substrats indurés et meubles, et des tendances avec la

granulométrie du sédiment. Les substrats indurés montrent une préservation plus faible de la biodiversité vivante, en particuliers pour la faune endobionte, que les substrats meubles. Les environnements d'herbier montrent une accumulation d'espèces endobenthiques allochtones ou diachrones plus faible que les autres environnements. Enfin, la préservation des espèces endobiontes croît sensiblement des sédiments grossiers vers les sédiments fins, contrairement la préservation des espèces épibiontes qui est meilleure dans les sédiments grossiers que dans les sédiments fins.

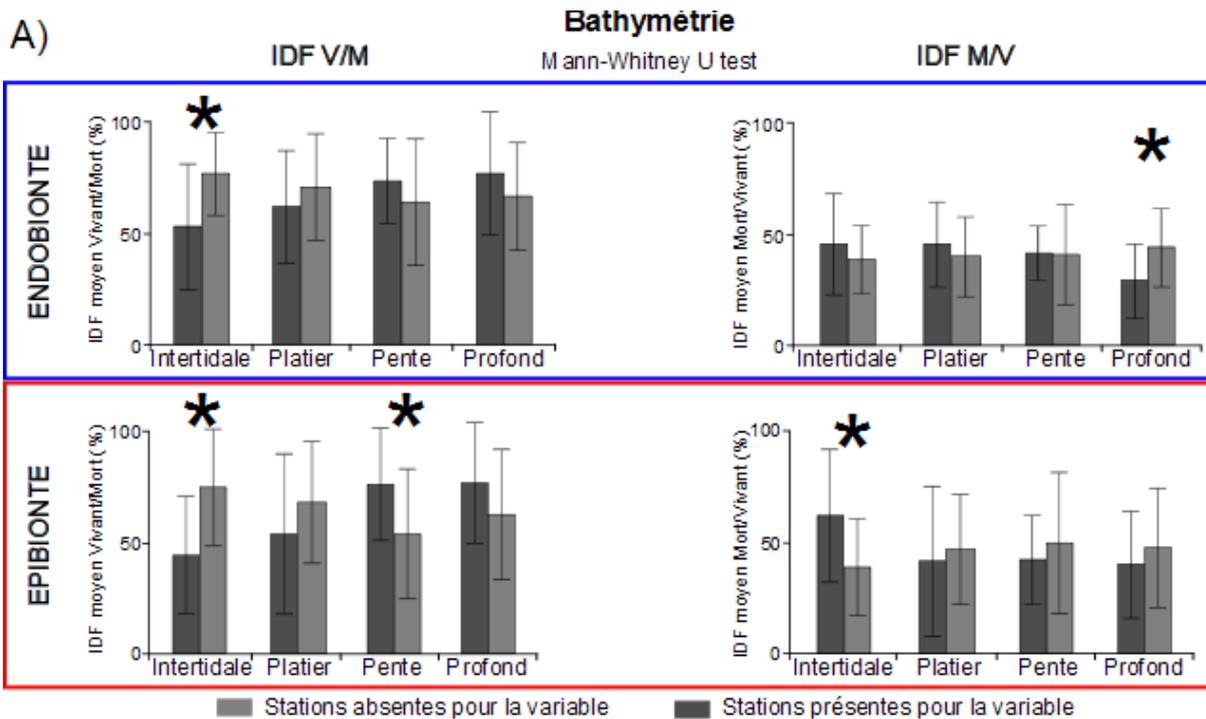
### Préservation différentielle des endofaune et épifaune en fonction de la bathymétrie

#### *Comment la bathymétrie affecte la distribution des espèces endobenthiques et épibenthiques et leur préservation dans les assemblages de coquilles mortes ?*

Pour l'indice de fidélité Vivant/Mort, les quatre classes bathymétriques présentent des moyennes comprises entre 50 % et 80 % pour la faune endobionte, traduisant une préservation relativement bonne mais variable de la biodiversité vivante dans les assemblages de coquilles mortes (**figure 4.20A et B**). Les moyennes de la faune épibionte sont comprises entre 40 % et 80 %, caractérisant une préservation très variable de la biodiversité vivante selon la profondeur. Une augmentation progressive des moyennes est à noter pour les espèces endobiontes depuis la zone intertidale (IDF V/Mmoy = 53,35 %), vers le platier (IDF V/Mmoy = 61,75 %), la pente (IDF V/Mmoy = 73,74 %) et enfin la zone profonde (IDF V/Mmoy = 77,10 %). La même tendance s'observe pour les espèces épibiontes avec des moyennes de 44,51 % pour la zone intertidale, 53,63 % pour le platier, 76,03 % pour la pente et 76,56 % pour la zone profonde. Ces moyennes caractérisent une préservation croissante de la biodiversité vivante des formes endobenthiques et épibenthiques dans les assemblages de coquilles mortes depuis les zones de faibles profondeurs vers les zones profondes.

Pour l'indice de fidélité Mort/Vivant, les moyennes des quatre classes de profondeur sont toutes comprises entre 25 % et 50 % pour la faune endobionte, caractérisant une accumulation importante et variable d'espèces mortes pouvant représenter jusqu'au 3/4 de la biodiversité des assemblages de coquilles. Pour la faune épibionte, les moyennes sont comprises entre 35 % et 65 %, correspondant à une accumulation très variable d'espèces mortes en fonction de la bathymétrie. Les espèces endobiontes présentent aussi une diminution progressive et continue des moyennes de l'indice Mort/Vivant depuis la zone intertidale (IDF M/Vmoy = 45,62 %), vers le platier (IDF M/Vmoy = 45,31 %), la pente (IDF M/Vmoy = 41,59 %) et enfin la zone profonde (IDF M/Vmoy = 29,27 %). La faune épibionte suit la même logique, avec des valeurs de 62,08 % pour la zone intertidale, 41,32 % pour le platier, 42,24 % pour la pente et de 39,81 % pour la zone profonde. Ces moyennes caractérisent donc, pour les formes endobenthiques et épibenthiques, une augmentation progressive de l'accumulation d'espèces mortes dans les assemblages de coquilles depuis les zones peu profondes vers les zones profondes.

En conclusion, les espèces endobenthiques et épibenthiques enregistrent une préservation plus importante de la biodiversité vivante depuis les environnements intertidaux vers les environnements profonds. Parallèlement, les espèces allochtones ou diachrones s'accumulent davantage dans les assemblages de coquilles mortes des milieux les plus profonds.



**B)**

	Bathymétrie	Nb Station	Moyennes		Ecart-types		Valeurs de p	
			IDF V/M	IDF M/V	IDF V/M	IDF M/V	IDF V/M	IDF M/V
ENDOBIONTE (36)	Intertidale	12	53,35	45,62	27,78	22,36	0,005	0,304
	Autre		76,78	39,09	18,41	14,98		
	Platier	7	61,75	45,31	25,47	19,23	0,389	0,509
	Autre		70,71	40,29	24,15	17,57		
	Pente	18	73,74	41,59	18,64	12,33	0,245	0,914
	Autre		64,20	40,94	28,65	22,25		
Profond	7	77,10	29,27	26,93	16,34	0,331	0,044	
Autre		67,00	44,16	23,72	17,06			
EPIBIONTE (35)	Intertidale	11	44,51	62,08	26,32	30,04	0,003	0,011
	Autre		74,59	38,51	25,93	21,81		
	Platier	7	53,63	41,32	36,50	33,46	0,2515	0,608
	Autre		68,02	47,07	27,26	24,45		
	Pente	18	76,03	42,24	25,18	19,33	0,021	0,397
	Autre		53,61	49,82	29,63	31,81		
Profond	7	76,56	39,81	27,68	23,82	0,255	0,4955	
Autre		62,28	47,45	29,49	26,75			

Figure 4.20 : A) Comparaison des moyennes des indices de fidélité en fonction de la bathymétrie pour la faune endobionte (cadre bleu) et la faune épibionte (cadre rouge). A gauche l'indice Vivant/Mort et à droite l'indice Mort/Vivant. B) Tableau des moyennes et écart-types des indices et des valeurs de p des comparaisons statistiques des stations présentes ou absentes des catégories bathymétriques. Les résultats significatifs sont signalés par un astérisque sur la figure et en gris dans le tableau.

Les comparaisons statistiques des indices de fidélité supportent plusieurs résultats significatifs (**figure 4.20B**). Pour la faune endobionte :

- **Zone intertidale** : les valeurs de l'indice Vivant/Mort des stations présentes dans cette classe bathymétrique sont significativement ( $p = 0,005$ ) plus faibles que les valeurs des stations des classes plus profondes ( $\Delta IDF V/M_{moy} = -23,43 \%$ ). La différence de valeurs de l'indice Mort/Vivant des stations intertidales et des autres stations, n'est pas significative ( $\Delta IDF M/V_{moy} = 6,53 \%$  ;  $p = 0,304$ ). Ainsi, la

préservation de la biodiversité endobenthique vivante est statistiquement plus faible dans les **environnements intertidaux** que dans les environnements plus profonds.

- **Zone profonde** : les valeurs de l'indice Mort/Vivant des stations présentes dans cette catégorie de profondeur sont significativement ( $p = 0,044$ ) plus faibles que celles des stations des catégories moins profondes ( $\Delta\text{IDF M/Vmoy} = -14,89\%$ ). Cependant, la différence entre les indices Vivant/Mort des stations profondes et des autres stations n'est pas significative ( $\Delta\text{IDF V/Mmoy} = 10,10\%$  ;  $p = 0,331$ ). Les **environnements profonds** présentent donc une accumulation d'espèces endobiontes mortes statistiquement plus importante que les environnements de plus faible profondeur.

Aucun résultat significatif n'est observé pour le platier et la pente avec des valeurs de  $p$  respectives de 0,389 et 0,245 pour l'indice Vivant/Mort et de 0,509 et 0,914 pour l'indice Mort/Vivant.

Pour la faune épibionte :

- **Zone intertidale** : les valeurs de l'indice Vivant/Mort des stations présentes dans cette catégorie bathymétrique sont significativement ( $p = 0,003$ ) plus faibles que celles des stations des catégories plus profondes ( $\Delta\text{IDF V/Mmoy} = -30,08\%$ ). De plus, les valeurs de l'indice Mort/Vivant des stations intertidales sont significativement ( $p = 0,011$ ) plus élevées que celles des autres stations ( $\Delta\text{IDF M/Vmoy} = 23,57\%$ ). Ces résultats traduisent une préservation de la biodiversité épibenthique vivante et une accumulation d'espèces épibenthiques mortes dans les assemblages de coquilles statistiquement plus faibles dans la **zone intertidale** que dans les zones plus profondes.
- **Zone de la pente** : les valeurs de l'indice Vivant/Mort des stations de cette zone sont significativement ( $p = 0,021$ ) plus élevées que celles des stations des autres zones ( $\Delta\text{IDF V/Mmoy} = 22,42\%$ ). La différence entre les indices Mort/Vivant des stations de la pente et les autres stations n'est pas significative ( $\Delta\text{IDF M/Vmoy} = -7,58\%$  ;  $p = 0,397$ ). La **zone de la pente** montre donc une préservation des espèces épibenthiques vivantes statistiquement plus importante que les autres zones bathymétriques.

Aucun autre résultat significatif n'est obtenu pour le platier ou la zone profonde avec des valeurs de  $p$  respectives de 0,2515 et 0,255 pour l'indice Vivant/Mort et de 0,608 et 0,4955 pour l'indice Mort/Vivant.

Ces résultats prouvent statistiquement l'influence de la bathymétrie sur la préservation des communautés vivantes et l'accumulation d'espèces allochtones ou diachrones dans les assemblages de coquilles mortes des faunes endobionte et épibionte. Les tendances observées sur la **figure 4.20A** sont démontrées et décrivent, pour les formes endobenthiques et épibenthiques, une augmentation progressive et significative de la préservation de la biodiversité vivante et de l'accumulation d'espèces allochtones ou diachrones dans les assemblages de coquilles mortes depuis les environnements peu profonds vers les environnements profonds. Ces résultats sont similaires à ceux obtenus par l'analyse de la faune totale. Il n'apparaît pas clairement de différence de comportement entre les formes endobiontes et épibiontes, si ce n'est que l'accumulation d'espèces mortes dans les environnements profonds concerne préférentiellement les espèces endobiontes et que la préservation plus importante de la biodiversité initiale dans les environnements de la pente concerne préférentiellement les espèces épibiontes.

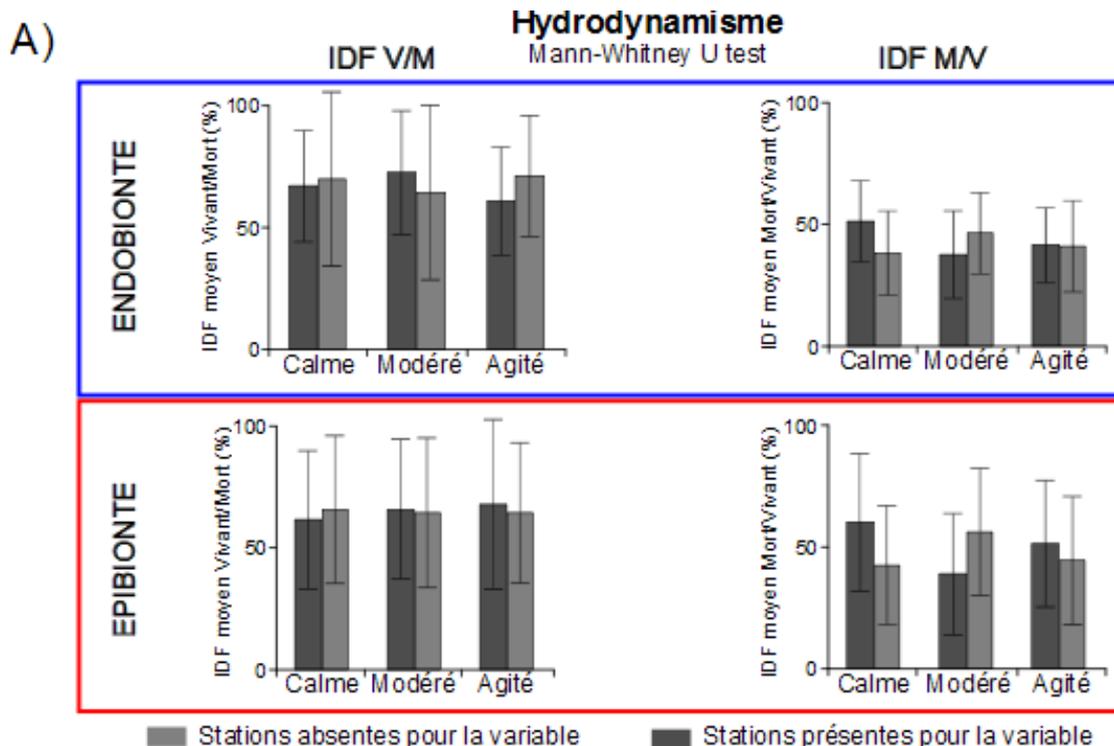
## Préservation différentielle des endofaune et épifaune en fonction de l'hydrodynamisme

### *Quelle est l'impact de l'hydrodynamisme sur la préservation et l'accumulation d'espèces endobenthiques et épibenthiques dans les assemblages de coquilles mortes ?*

Les moyennes de l'indice Vivant/Mort des trois catégories hydrodynamiques (calme, modéré, agité), sont comprises entre 60 % et 75 % pour la faune endobionte et entre 60 % et 70 % pour la faune épibionte. Ces moyennes suggèrent une bonne préservation de la biodiversité épibenthique et endobenthique vivante dans les assemblages de coquilles mortes pour toutes les catégories. La **figure 4.21** montre pour la faune épibionte une augmentation légère mais progressive des moyennes depuis les environnements calmes (IDF V/Mmoy = 61,45 %) vers les environnements à hydrodynamisme modéré (IDF V/Mmoy = 65,53 %) et les environnements agités (IDF V/Mmoy = 67,66 %). La préservation de la biodiversité épibionte vivante augmente donc de façon continue depuis les environnements calmes vers les environnements agités. Aucune tendance n'est observée pour la faune endobionte, dont les environnements à hydrodynamisme modéré (IDF V/Mmoy = 72,48 %) préservent le mieux la biodiversité vivante, suivis des environnements calmes (IDF V/Mmoy = 66,90 %) et des environnements agité (IDF V/Mmoy = 60,79 %) dont la préservation est la plus faible.

Pour l'indice de fidélité Mort/Vivant, les moyennes des trois catégories hydrodynamiques s'échelonnent entre 35 % et 55 % pour la faune endobionte et entre 35 % et 65 % pour la faune épibionte. Ces moyennes traduisent une accumulation importante et variable d'espèces endobenthiques et épibenthiques mortes, pouvant représenter jusqu'au 3/4 de la biodiversité des assemblages de coquilles mortes. Aucune tendance en fonction de l'hydrodynamisme du milieu ne ressort de la comparaison des moyennes ni pour la faune endobionte ni pour la faune épibionte. Pour les deux faunes, les moyennes de cet indice sont maximales dans les environnements calmes (IDF M/Vmoy = 51,07 % pour les endobiontes, IDF M/Vmoy = 60,28 % pour les épibiontes), suivis des environnements agités (IDF M/Vmoy = 41,55 % pour les endobiontes, IDF M/Vmoy = 51,40 % pour les épibiontes), puis des environnements à hydrodynamisme modéré caractérisés par les moyennes les plus faibles (IDF M/Vmoy = 37,44 % pour les endobiontes, IDF M/Vmoy = 39,31 % pour les épibiontes). L'accumulation d'espèces épibenthiques et endobenthiques mortes est donc plus importante dans les environnements d'hydrodynamisme modéré que dans les environnements agités ou calmes.

Une préservation différentielle en fonction de l'écologie des espèces et de l'hydrodynamisme du milieu est observée. Les espèces épibenthiques montrent une préservation croissante de la biodiversité vivante depuis les environnements de faible énergie vers les environnements de forte énergie et une accumulation d'espèces allochtones ou diachrones plus importante dans les environnements d'hydrodynamisme modéré que dans les environnements agités ou calmes. Pour la faune endobionte, la préservation de la biodiversité d'origine est la plus importante dans les environnements d'hydrodynamisme modéré, qui sont également les environnements les plus pollués par des espèces allochtones ou diachroniques. Cependant, les comparaisons statistiques des indices de fidélité des faunes épibionte et endobionte ne donnent pas de résultat significatif permettant de prouver statistiquement ces observations (**figure 4.21B**).



B)

	Hydrodynamisme	Nb station	Moyennes		Ecart-types		Valeurs de p	
			IDF V/M	IDF M/V	IDF V/M	IDF M/V	IDF V/M	IDF M/V
ENDOBIONTE (36)	Calme	8	66,90	51,07	22,92	16,79	0,789	0,076
	Autre		69,56	38,47	25,06	17,26		
	Modéré	21	72,48	37,44	25,74	18,12	0,3115	0,127
	Autre		64,05	46,63	22,05	16,26		
	Agité	7	60,79	41,55	22,32	15,22	0,328	0,963
	Autre		70,94	41,20	24,72	18,53		
EPIBIONTE (35)	Calme	7	61,45	60,28	28,10	27,88	0,716	0,104
	Autre		66,06	42,33	30,04	24,78		
	Modéré	21	65,53	39,31	29,09	24,18	0,925	0,065
	Autre		64,56	55,84	30,74	26,40		
	Agité	7	67,66	51,40	35,14	26,20	0,803	0,542
	Autre		64,51	44,55	28,38	26,29		

Figure 4.21 : A) Comparaison des moyennes des indices de fidélité en fonction de l'hydrodynamisme du milieu pour la faune endobionte (cadre bleu) et la faune épibionte (cadre rouge). A gauche l'indice Vivant/Mort et à droite l'indice Mort/Vivant. B) Tableau des moyennes et écart-types de ces indices et des valeurs de p des comparaisons statistiques des stations présentes ou absentes des variables hydrodynamiques. Les résultats significatifs sont signalés par un astérisque sur la figure et en gris dans le tableau.

L'hydrodynamisme ne joue donc pas un rôle clair sur la préservation de la biodiversité vivante ou sur la composition des assemblages de coquilles mortes que ce soit pour la faune endobionte ou pour la faune épibionte et de plus, aucun comportement différentiel entre ces deux formes n'est statistiquement démontré en fonction de l'agitation du milieu.

*Les paramètres de la salinité et du pH de l'eau ont-ils une influence significative sur la préservation des communautés épibenthiques et endobenthiques ?*

*Préservation différentielle des endofaune et épifaune en fonction de la salinité*

Les moyennes de l'indice de fidélité Vivant/Mort de la faune endobionte sont égales à 51,93 % pour les environnements saumâtres et à 71,10 % pour les environnements marins. Pour la faune épibionte, ces moyennes sont égales à 31,19 % pour les environnements saumâtres et à 68,32 % pour les environnements marins (**figure 4.22A et B**). Ces valeurs traduisent une préservation plutôt moyenne des espèces endobenthiques et une préservation faible des espèces épibenthiques dans les environnements saumâtres, alors que la préservation de la biodiversité vivante est relativement importante dans les environnements marins quel que soit l'écologie des espèces.

Les moyennes de l'indice Mort/Vivant de la faune endobionte sont de 51,33 % pour les environnements saumâtres et de 40,01 % pour les environnements marins, pour la faune épibionte, ces moyennes sont de 62,22 % pour les environnements saumâtres et de 44,39 % pour les environnements marins. Ces moyennes caractérisent une accumulation d'espèces endobenthiques mortes pouvant représenter près de la moitié des espèces des assemblages de coquilles et une accumulation relativement faible d'espèces épibenthiques mortes dans les environnements saumâtres. L'accumulation d'espèces mortes épibenthiques et endobenthiques est relativement importante dans les assemblages de coquilles des environnements marins.

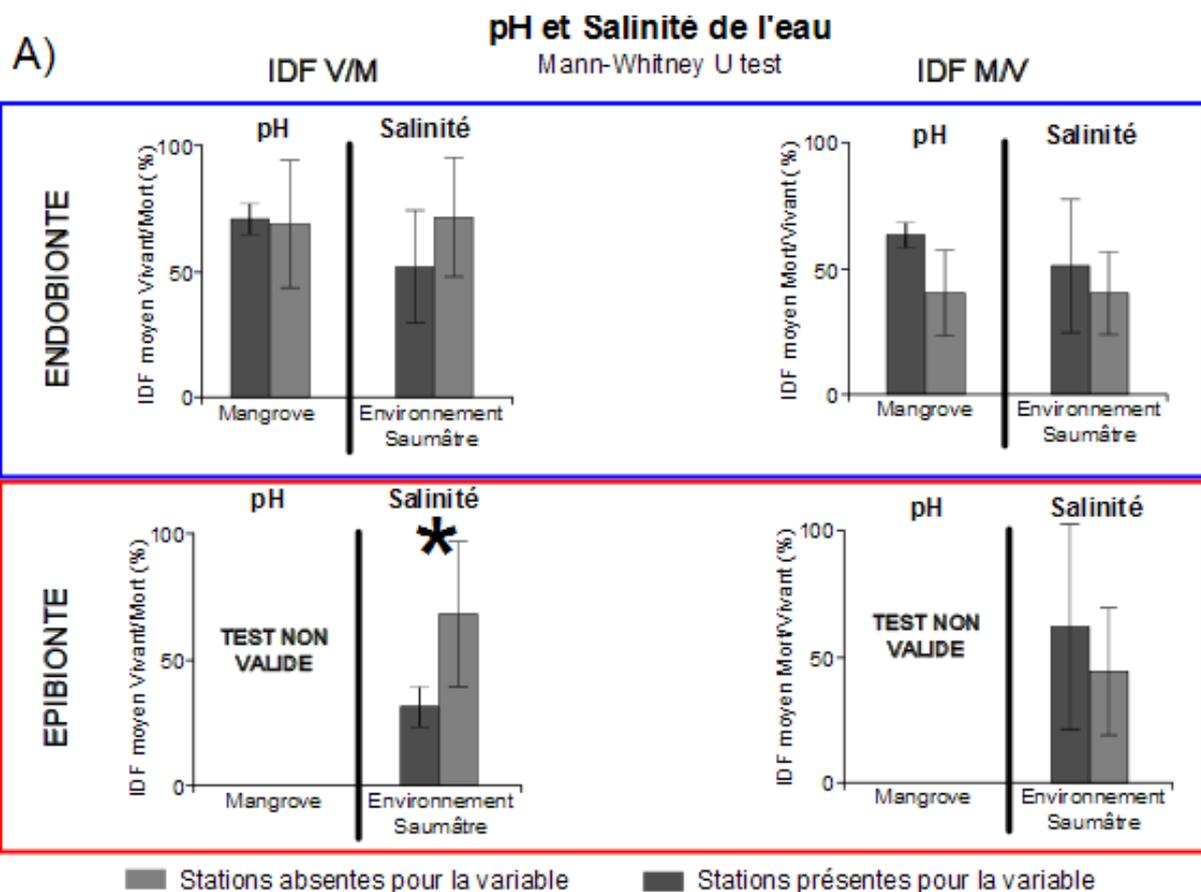
Ainsi, les formes épibenthiques et endobenthiques sont caractérisées par un même schéma de préservation et d'accumulation, avec des conditions plus faibles dans les environnements de salinité faible ou variable, que dans les environnements marins.

Les comparaisons statistiques des indices de fidélité Vivant/Mort et Mort/Vivant donnent des valeurs de p respectives de 0,139 et 0,234 pour la faune endobionte et de 0,034 et 0,263 pour la faune épibionte (**figure 4.22B**). Aucun résultat significatif n'est donc observé pour les espèces endobiontes, contrairement aux espèces épibiontes qui montrent un résultat significatif pour l'indice Vivant/Mort. Les valeurs de cet indice pour les **stations saumâtres** sont significativement plus faibles que celles des autres stations ( $\Delta$ IDF V/Mmoy = -37,13 %). Ce résultat implique une préservation de la biodiversité épibionte vivante statistiquement plus faible dans les **environnements saumâtres** que dans les environnements marins.

Ce résultat est cohérent avec le résultat obtenu avec l'analyse de la faune totale. Il apparaît cependant que la faible préservation de la biodiversité dans les environnements saumâtres, concerne préférentiellement les espèces épibenthiques, rendant par conséquent les espèces endobenthiques plus fiables pour les interprétations des communautés vivantes dans ces environnements.

*Préservation différentielle des endofaune et épifaune en fonction du pH*

Les moyennes de l'indice Vivant/Mort de la faune endobionte sont de 70,83 % pour les mangroves et de 68,86 % pour les autres stations, pour la faune épibionte, ces moyennes sont de 25 % pour les mangroves et de 66,32 % pour les autres stations (**figure 4.22A et B**). Ces moyennes indiquent une préservation élevée de la biodiversité vivante des espèces endobenthiques dans les mangroves, contrairement aux espèces épibenthiques, dont seul 1/4 de la biodiversité vivante est préservée dans les assemblages de coquilles mortes des mangroves. La préservation de la biodiversité endobionte vivante est également légèrement plus importante dans les environnements de mangroves que dans les autres environnements. A l'inverse, la préservation de la biodiversité vivante épibionte est nettement plus faible dans les mangroves que dans les autres environnements.



**B)**

	pH et Salinité	Nb Station	Moyennes		Ecart-types		Valeurs de p	
			IDF V/M	IDF M/V	IDF V/M	IDF M/V	IDF V/M	IDF M/V
ENDOBIONTE (36)	Mangrove	2	70,83	63,33	5,89	4,71	0,913	0,069
	Autre		68,86	39,97	25,00	17,37		
	Saumâtre	4	51,93	51,33	22,38	26,41	0,139	0,234
	Autre		71,10	40,01	24,01	16,52		
EPIBIONTE (35)	Mangrove	1	25,00	100,00	-	-	-	-
	Autre		66,32	44,33	28,90	24,64	-	-
	Saumâtre	3	31,19	62,22	7,84	40,18	0,034	0,263
	Autre		68,32	44,39	28,58	24,72		

Figure 4.22 : A) Comparaison des moyennes des indices de fidélité en fonction des paramètres du pH et de salinité de l'eau pour la faune endobionte (cadre bleu) et la faune épibionte (cadre rouge). A gauche l'indice Vivant/Mort et à droite l'indice Mort/Vivant. B) Tableau des moyennes et écart-types de ces indices et des valeurs de p des comparaisons statistiques des stations présentes et absentes des variables environnementales décrivant ces deux paramètres. Les cases en rouge correspondent à des cas où les tests sont inapplicables. Les résultats significatifs sont signalés par un astérisque sur la figure et en gris dans le tableau.

Les moyennes de l'indice Mort/Vivant de la faune endobionte sont de 63,33 % pour les mangroves et de 39,97 % pour les autres stations, pour la faune épibionte, ces moyennes sont de 100 % pour les mangroves et de 44,33 % pour les autres stations. Ces moyennes caractérisent une accumulation dans les mangroves relativement faible d'espèces endobenthiques mortes, voire nulle pour les espèces épibenthiques. De plus, cette accumulation d'espèces mortes endobenthiques et épibenthiques est plus faible dans les mangroves que dans les autres environnements.

Les environnements de mangroves, correspondant à des environnements plutôt acides, montrent donc une préservation et une accumulation différentielles en fonction de l'écologie des espèces. Ces environnements se caractérisent par une bonne préservation et une accumulation relativement faible d'espèces endobenthiques, contrairement aux espèces épibenthiques dont la préservation est faible et l'accumulation nulle dans les mangroves. C'est donc parmi les espèces endobenthiques que doivent être recherchés les indices des milieux de mangroves.

Le nombre de stations de mangrove reste trop faible pour que des tests statistiques soient robustes. Néanmoins, les différences de pH de l'eau jouent un rôle important sur la qualité de préservation des communautés, avec une réponse différentielle des espèces en fonction de leur écologie.

### *Conséquences de la préservation différentielle entre espèces endobenthiques et épibenthiques*

Les indices de fidélité sont extrêmement variables d'une station à l'autre. Ils indiquent une grande variabilité de la préservation des biocénoses, allant de la préservation à 100 % des espèces vivant localement jusqu'au remplacement total des espèces autochtones. Les stations montrent la même répartition, dans l'espace 2D défini par les indices Vivant/Mort et Mort/Vivant, pour l'ensemble de la faune ou en distinguant les espèces endobenthiques et épibenthiques (**figure 4.17A**). Cette similarité de distribution des valeurs des indices entre ces trois faunes, suggère un rôle mineur de l'écologie des espèces pour expliquer les grandes hétérogénéités de préservation des biodiversités.

Les moyennes des indices de fidélité indiquent que globalement les espèces endobiontes autochtones sont mieux préservées que les espèces épibiontes (**figure 4.17B**). Cependant, les assemblages de coquilles mortes de la faune endobionte sont plus pollués par l'apport d'espèces allochtones ou la persistance d'espèces diachrones que les assemblages de coquilles mortes de la faune épibionte. La faune totale montre une préservation et une accumulation intermédiaire entre ces deux types d'espèces.

Les analyses statistiques démontrent l'existence d'une préservation différentielle entre les endofaunes et les épifaunes, contrôlée par certains paramètres environnementaux (**tableau 4.2**).

La nature du substrat, combiné avec l'écologie des espèces, conditionnent la qualité de préservation et par conséquent la fidélité des assemblages de coquilles mortes aux communautés vivantes. Les environnements à substrat induré montrent des conditions de préservation défavorables, en particulier les fonds rocheux pour les espèces endobenthiques mais aussi pour les espèces épibenthiques (**figure 4.18 et 4.19**). A l'inverse, les environnements à substrat meuble sont plus favorables à la préservation des communautés vivantes. Cette préservation est d'autant plus importante dans les substrats de granulométrie fine (sable fin) pour les formes endobenthiques et dans les substrats mixtes ou à granulométrie grossière (sable grossier) pour les formes épibenthiques. Les environnements à substrat meuble et fin montrent également une accumulation plus importante d'espèces mortes, surtout

pour les espèces épibiontes. Les assemblages de coquilles mortes concentrent moins d'espèces endobiontes dans les environnements à herbiers que dans les autres environnements. Ces résultats s'expliquent en partie par l'écologie des espèces. Les espèces endobenthiques sont nettement plus abondantes et diversifiées dans les environnements à substrat meuble et de granulométrie fine, alors que les espèces épibenthiques dominent dans les environnements à fonds grossiers, mixtes ou indurés. Les espèces sont donc préservées préférentiellement à proximité de leur milieu de vie.

ENDOBIONTE		EPIBIONTE		TOTALE	
Préservation	Accumulation	Préservation	Accumulation	Préservation	Accumulation
<b><u>Paramètre de la nature du substrat :</u></b> <i>Substrat induré (-)</i>   <i>Herbier (-)</i> <i>Sable fin (+)</i> <i>Fonds rocheux (-)</i>		<b><u>Paramètre de la nature du substrat :</u></b> <i>Substrat mixte (+)</i>   <i>Substrat meuble et fin (+)</i> <i>Substrat induré (-)</i> <i>Sable grossier (+)</i>		<b><u>Paramètre de la nature du substrat :</u></b> <i>Substrat induré (-)</i>	
<b><u>Paramètre de la bathymétrie :</u></b> <i>Z. Intertidale (-)</i>   <i>Z. profonde (+)</i>		<b><u>Paramètre de la bathymétrie :</u></b> <i>Z. intertidale (-)</i>   <i>Z. intertidale (-)</i> <i>Z. de la pente (+)</i>		<b><u>Paramètre de la bathymétrie :</u></b> <i>Z. intertidale (-)</i>   <i>Z. intertidale (-)</i> <i>Z. de la pente (+)</i>   <i>Z. profonde (+)</i>	
-		<b><u>Paramètre de la salinité</u></b> <i>Env. saumâtre (-)</i>		<b><u>Paramètre de la salinité</u></b> <i>Env. saumâtre (-)</i>	
-		-		<b><u>Paramètre de l'hydrodynamisme</u></b> <i>Env. modéré (+)</i>	

**Tableau 4.2 :** Tableau résumant les résultats significatifs des analyses statistiques des indices de fidélité en fonction de paramètres environnementaux pour les faunes endobionte, épibionte et totale, et leurs interprétations. (-) Préservation ou accumulation plus faible dans ces environnements ; (+) préservation ou accumulation plus importante dans ces environnements.

Les environnements à salinité faible ou variable, ainsi que les environnements à pH acide (les mangroves dans le secteur de Touho), préservent mal les communautés locales dans les assemblages de coquilles mortes, spécialement des espèces épibenthiques (**figure 4.22**).

D'autres paramètres, comme la bathymétrie, présentent des résultats similaires que l'écologie des espèces soit prise en compte ou non. Les tendances décrites sont les mêmes : une préservation des communautés vivantes et une accumulation d'espèces allochtones ou diachrones croissantes depuis les environnements littoraux vers les environnements profonds. Néanmoins, la préservation plus importante de la biodiversité vivante dans les environnements de la pente et l'accumulation plus faible d'espèces mortes dans les environnements intertidaux, concerne préférentiellement les formes épibenthiques, alors que l'accumulation plus importante d'espèces allochtones ou diachrones dans les environnements profonds concerne essentiellement les formes endobenthiques (**figure 4.20**).

Enfin, dans certains cas, la prise en compte de l'écologie des espèces masque l'influence éventuelle d'un paramètre environnemental, tel que l'hydrodynamisme. Les analyses de l'ensemble de la faune montrent une accumulation d'espèces allochtones ou diachroniques statistiquement plus importante dans les environnements d'hydrodynamisme modéré que dans les environnements « extrêmes » (calmes ou agités). Cette tendance ne s'observe ni pour les formes endobenthiques ni pour les formes épibenthiques (**figure 4.21**).

Sur la base de ces observations, on note que les espèces épibenthiques peuvent localement être plus fiables que les espèces endobenthiques pour une interprétation paléoenvironnementale fondée sur des taxons index. Globalement, la richesse taxonomique des épibiontes est aussi moins perturbée dans les assemblages de coquilles mortes que celle des endobiontes. Il est possible alors de faire des recommandations pour améliorer les

estimations de la biodiversité d'origine d'un milieu et les études paléoenvironnementales en se basant sur les assemblages morts les plus représentatifs des espèces vivantes et les moins pollués par des éléments allochtones ou de la condensation du temps (**tableau 4.3**). De façon générale, les environnements les plus instables, ou soumis à des influences continentales (côtiers, estuaires, mangroves), souffrent de perturbations majeures, les espèces vivant sur place n'étant pas forcément documentées dans les assemblages locaux, soit à cause du transport, de la destruction ou d'une dissolution précoce des coquilles. De tels environnements sont à examiner avec beaucoup de précautions pour les études paléontologiques. Les environnements plus stables, au contraire, échantillonnent bien mieux la biodiversité vivante, mais sont susceptibles d'accumuler un nombre significatif d'espèces allochtones, en particulier des endobiontes dans des environnements de granulométrie fine et profonds. Ces environnements sont ainsi plus fiables pour les reconstitutions paléoenvironnementales mais pas forcément pour les études de la biodiversité locale.

Variables	Paléoenvironnement	Variables	Paléoenvironnement
<i>Vase</i>	Endobionte	<i>Mangrove</i>	Endobionte
<i>Sable fin</i>	Endobionte	<i>Saumâtre</i>	Endobionte
<i>Sable mixte</i>	Endobionte	<i>Calme</i>	Endobionte
<i>Sable grossier</i>	Epibionte	<i>Modéré</i>	Endobionte/Totale
<i>Fonds rocheux</i>	Epibionte/Totale	<i>Agité</i>	Epibionte
<i>Corail</i>	Totale	<i>Intertidale</i>	Endobionte
<i>Herbier</i>	Endobionte	<i>Platier</i>	Endobionte/Totale
<i>Induré</i>	Endobionte	<i>Pente</i>	Totale
<i>Mixte</i>	Epibionte	<i>Profond</i>	Endobionte/Totale
<i>Meuble et fin</i>	Endobionte		

Tableau 4.3 : Type de faunes à prendre en compte pour faire les reconstitutions paléoenvironnementales les plus fiables en fonction de l'environnement étudié. En orange, les environnements à risque pour ces études à cause de leur plus faible préservation des communautés locales, quel que soit le type de faunes.

### III.1.2 La structure des peuplements

*L'abondance des espèces affecte-t-elle la préservation des communautés vivantes ? Si oui, comment ?*

Les richesses spécifiques (Vivant, Mort, Vivant/Mort, Total) et les indices de fidélité (Vivant/Mort, Mort/Vivant) sont recalculés pour chaque station en différenciant les espèces communes des espèces rares (rappel : seuil entre espèces rares et espèces communes à 10 coquilles) (**tableau 4.4**).

La richesse spécifique totale des stations varie entre 1 et 69 espèces communes et entre 4 et 101 espèces rares dans le secteur de Touho. Les espèces rares sont plus diversifiées pour toutes les stations, avec une biodiversité moyenne de 45,89 espèces, que les espèces communes, dont la biodiversité moyenne est de 23,44 espèces. Le nombre d'espèces enregistrées uniquement à l'état vivant est compris entre 0 et 7 espèces communes et entre 0 et 21 espèces rares, alors que la richesse taxonomique des espèces enregistrées uniquement à l'état mort est comprise entre 0 et 21 espèces communes et entre 1 et 72 espèces rares, enfin le nombre d'espèces enregistrées à l'état vivant et mort est compris entre 0 et 62 espèces communes et entre 0 et 22 espèces rares. Les espèces connues à la fois par des coquilles mortes et des individus vivants sont le plus souvent des espèces communes et les variations de biodiversités entre les stations dérivent principalement de la richesse en espèces rares. Les

indices de fidélité expriment une forte variabilité des valeurs, variant pour l'indice Vivant/Mort entre 33,33 % et 100 % pour la faune commune et entre 0 % et 100 % pour la faune rare, alors que l'indice Mort/Vivant est compris entre 16 % et 100 % pour la faune commune et entre 0 % et 50 % pour la faune rare. L'indice Mort/Vivant de la station 1252 n'est pas calculable pour la faune commune, la station est donc exclue des analyses statistiques. La grande variabilité des valeurs des indices de fidélité est illustrée par la **figure 4.23A**.

Station	COMMUNE						RARE					
	V	M	V/M	total	IDFV/M	IDFM/V	V	M	V/M	total	IDFV/M	IDFM/V
1237	1	6	62	69	98,41	91,18	15	67	19	101	55,88	22,09
1238	1	0	2	3	66,67	100	14	3	2	19	12,5	40
1239	1	0	2	3	66,67	100	3	2	1	6	25	33,33
1240	5	0	47	52	90,38	100	16	30	22	68	57,89	42,31
1241	2	1	3	6	60	75	21	14	7	42	25	33,33
1242	7	1	47	55	87,04	97,92	19	47	14	80	42,42	22,95
1243	2	4	2	8	50	33,33	7	25	2	34	22,22	7,41
1244	1	0	2	3	66,67	100	6	2	1	9	14,29	33,33
1245	0	2	24	26	100	92,31	9	26	12	47	57,14	31,58
1246	7	0	19	26	73,08	100	19	22	15	56	44,12	40,54
1247	2	0	1	3	33,33	100	2	1	1	4	33,33	50
1249	0	21	4	25	100	16	2	58	3	63	60	4,92
1250	0	5	31	36	100	86,11	4	58	5	67	55,56	7,94
1251	0	9	35	44	100	79,55	3	72	11	86	78,57	13,25
1252	1	0	0	1	0	-	8	4	2	14	20	33,33
1253	2	2	12	16	85,71	85,71	13	16	12	41	48	42,86
1254	0	1	7	8	100	87,5	4	11	5	20	55,56	31,25
1255	0	0	13	13	100	100	4	30	7	41	63,64	18,92
1256	0	4	8	12	100	66,67	2	29	6	37	75	17,14
1257	0	3	9	12	100	75	1	16	2	19	66,67	11,11
1259	1	4	30	35	96,77	88,24	8	31	15	54	65,22	32,61
1260	0	21	41	62	100	66,13	5	48	11	64	68,75	18,64
1261	0	9	34	43	100	79,07	6	64	5	75	45,45	7,25
1262	1	0	3	4	75	100	5	9	0	14	0	0
1263	2	0	6	8	75	100	3	8	2	13	40	20
1264	0	3	14	17	100	82,35	13	42	11	66	45,83	20,75
1265	0	4	10	14	100	71,43	1	37	6	44	85,71	13,95
1266	1	0	4	5	80	100	9	18	9	36	50	33,33
1267	1	12	7	20	87,5	36,84	4	39	6	49	60	13,33
1268	0	8	33	41	100	80,49	5	60	10	75	66,67	14,29
1269	0	2	30	32	100	93,75	11	18	12	41	52,17	40
1270	2	5	27	34	93,1	84,38	11	33	8	52	42,11	19,51
1271	4	3	39	46	90,7	92,86	10	26	15	51	60	36,59
1272	2	0	10	12	83,33	100	7	30	10	47	58,82	25
1273	0	3	25	28	100	89,29	3	40	19	62	86,36	32,2
1275	0	14	8	22	100	36,36	0	52	3	55	100	5,45

**Tableau 4.4 :** Tableau résumant par station le nombre d'espèces uniquement présentes dans les communautés vivantes (V), d'espèces uniquement présentes dans les assemblages morts (M), et d'espèces présentes dans les assemblages vivants et morts (V/M), le nombre total d'espèces et les indices de fidélité Vivant/Mort et Mort/Vivant pour la faune commune (à gauche) et la faune rare (à droite).

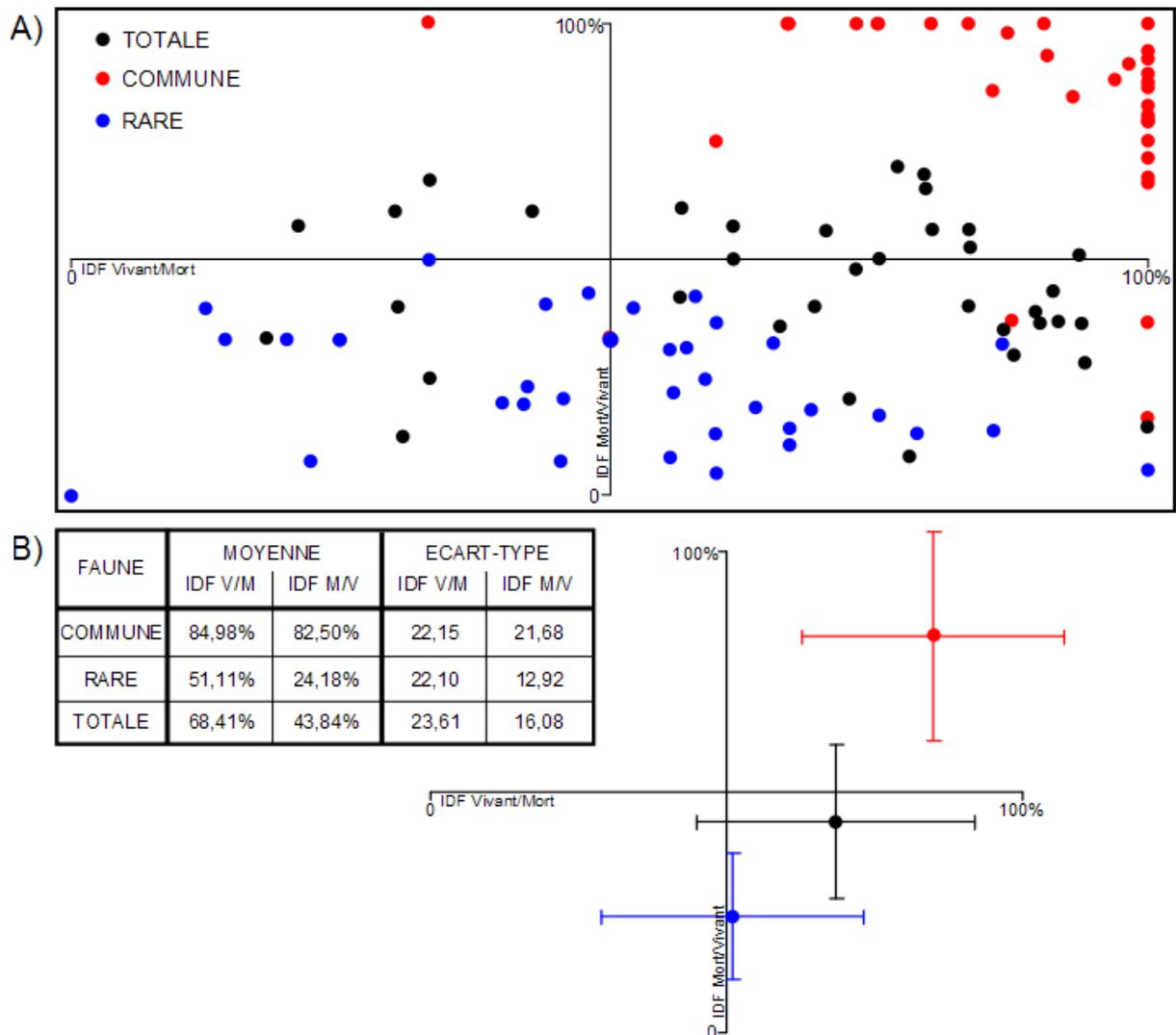


Figure 4.23 : A) Distribution spatiale des stations dans l'espace 2D défini par les indices de fidélité Vivant/Mort (en abscisse) et Mort/Vivant (en ordonnée) et illustrant l'hétérogénéité de la préservation de la biodiversité pour la faune rare (en bleu), la faune commune (en rouge) et la faune totale (en noir). B) Comparaison des moyennes et écart-types des indices de fidélité entre ces faunes testant l'influence de la structure de la population sur la préservation des communautés vivantes.

Pour les espèces communes, les 35 stations se distribuent dans trois domaines de préservation :

- **Faible préservation et accumulation (quadrant NW)** : la station 1247, soit 3 % des stations.
- **Forte préservation et accumulation (quadrant SE)** : 3 stations, soit 9 % des sites échantillonnés : 1249, 1267 et 1275.
- **Forte préservation et faible accumulation (quadrant NE)** : 30 stations, soit 86 % des sites échantillonnés : 1237, 1238, 1239, 1240, 1241, 1242, 1244, 1245, 1246, 1250, 1251, 1253, 1254, 1255, 1256, 1257, 1259, 1260, 1261, 1262, 1263, 1264, 1265, 1266, 1268, 1269, 1270, 1271, 1272 et 1273.
- La station 1243 se trouve à la limite entre les domaines caractérisés par une forte accumulation d'espèces allochtones, la préservation des espèces vivantes y étant moyenne.

Près de 98 % des sites, soit la grande majorité des stations pris en compte dans cette étude, montrent la préservation d'au moins la moitié de la biodiversité initiale des espèces communes dans les assemblages de coquilles mortes ( $IDF\ V/M \geq 50\%$ ). Parallèlement, 89 %

des stations montrent une faible accumulation d'espèces communes mortes, représentant au plus 1/3 de la biodiversité des assemblages de coquilles (IDF M/V  $\geq$  66 %). Les espèces communes offrent ainsi une excellente représentativité des communautés initiales pour les études paléoenvironnementales ou les estimations de la richesse taxonomique locale.

Pour les espèces rares, les 36 stations ne se distribuent que dans deux domaines de préservation :

- **Remplacement de la biodiversité vivante (quadrant SW)** : 14 stations, soit 39 % des sites échantillonnés : 1238, 1239, 1241, 1242, 1243, 1244, 1246, 1252, 1253, 1261, 1262, 1263, 1264 et 1270.
- **Forte préservation et accumulation (quadrant SE)** : 20 stations, soit 55,5 % des sites échantillonnés : 1237, 1240, 1245, 1249, 1250, 1251, 1254, 1255, 1256, 1257, 1259, 1260, 1265, 1267, 1268, 1269, 1271, 1272, 1273 et 1275.
- Les stations 1247 et 1266 se placent à la limite entre deux domaines.

Une petite majorité de sites, près de 58,5 % des stations, préservent au moins la moitié de la biodiversité rare vivante dans les assemblages de coquilles mortes (IDF V/M  $\geq$  50 %). La plus faible accumulation d'espèces mortes représente tout de même la moitié de la biodiversité morte (IDF M/V = 50 %). La préservation des communautés locales d'espèces rares est donc très hétérogène entre les stations mais les assemblages de coquilles sont donc fortement pollués par l'apport d'espèces allochtones ou la conservation d'espèces diachroniques pour toutes les stations. Les espèces rares peuvent donc représenter une source d'erreur non négligeable pour les estimations de la richesse taxonomique d'un site.

Si la faune commune, aussi bien que la faune rare, montre d'importantes différences de préservation entre les stations, les répartitions de ces stations sont clairement distinctes (**figure 4.23A**). Les moyennes des indices de fidélité permettent une différenciation très nette de la faune totale et des faunes commune et rare (**figure 4.23B**). Ces faunes sont caractérisées par des capacités de préservation et des degrés d'accumulation d'espèces très différentes. La faune commune (IDF V/M<sub>moy</sub> = 84,98 %) montre la meilleure préservation de la biodiversité vivante, alors que la faune rare (IDF V/M<sub>moy</sub> = 51,11 %) a la plus faible préservation des communautés locales. Parallèlement, la faune commune (IDF M/V<sub>moy</sub> = 82,50 %) présente également la plus faible accumulation d'espèces mortes, alors que la faune rare (IDF M/V<sub>moy</sub> = 24,18 %) se caractérise par une très importante accumulation d'espèces mortes dans les assemblages de coquilles. Enfin, la faune totale montre une préservation et une accumulation intermédiaires entre les faunes rare et commune, avec des moyennes de 68,41 % pour l'indice Vivant/Mort et de 43,84 % pour l'indice Mort/Vivant.

Ces résultats prouvent l'importance de l'abondance des espèces sur leur probabilité de préservation et sur l'enregistrement de la structure des communautés vivantes dans les assemblages de coquilles mortes. La faune commune se caractérise par une importante préservation de la biodiversité vivante et une faible accumulation d'espèces allochtones ou diachrones, à l'inverse la faune rare se caractérise par une préservation moyenne des communautés vivantes et une importante accumulation d'espèces allochtones ou diachrones dans les assemblages de coquilles mortes. Les espèces communes sont donc plus fiables pour les reconstitutions paléoenvironnementales et les estimations de la biodiversité d'origine que les espèces rares, ou même l'ensemble des espèces. Il reste à déterminer si l'hétérogénéité de préservation montrée par les faunes commune et rare peut être corrélée, ou non, aux conditions environnementales.

*La nature du substrat influence-t-elle la préservation des biocénoses d'espèces communes et/ou d'espèces rares ?*

*Préservation différentielle des espèces rares et communes en fonction du type de substrat*

Les trois types de substrats (meuble et fin, induré et mixte) sont associés à des valeurs de l'indice Vivant/Mort comprises entre 75 % et 95 % pour la faune commune et entre 40 % et 65 % pour la faune rare (**figure 4.24A et B**). La biodiversité vivante des espèces communes est donc bien préservée dans les assemblages de coquilles mortes de tous types de substrat et correspond au moins aux 3/4 des espèces des communautés d'origine, alors que la faune rare montre une préservation globalement plus faible et variable selon le substrat. Pour la faune commune, aussi bien que la faune rare, les substrats mixtes présentent les moyennes les plus élevées avec des valeurs 94,97 % pour la faune commune et de 61,20 % pour la faune rare. Ces moyennes diminuent ensuite dans les substrats meubles et fins (IDF V/Mmoy = 94,42 % pour la faune commune ; IDF V/Mmoy = 57,50 % pour la faune rare) et dans les substrats indurés (IDF V/Mmoy = 76,75 % pour la faune commune ; IDF V/Mmoy = 41,47 % pour la faune rare). Les substrats mixtes préservent donc mieux la biodiversité vivante des espèces communes et rares que les substrats meubles et fins ou encore les substrats indurés. La préservation dans ce dernier type de substrat reste bonne pour les espèces communes (plus des 3/4 de la biodiversité des communautés initiales) mais est relativement mauvaise pour les espèces rares.

Les moyennes de l'indice Mort/Vivant pour les trois natures de substrats sont comprises entre 75 % et 85 % pour la faune commune et entre 15 % et 30 % pour la faune rare. Ceci souligne une accumulation nettement plus faible d'espèces communes mortes que d'espèces rares mortes dans les assemblages de coquilles, les espèces rares pouvant représenter plus des 2/3 de la biodiversité morte quel que soit la nature du substrat. Pour la faune commune, les substrats mixtes (IDF M/Vmoy = 86,07 %) ont la moyenne la plus élevée de l'indice Mort/Vivant, suivis des substrats indurés (IDF M/Vmoy = 83,09 %) et des substrats meubles et fins (IDF M/Vmoy = 79,50 %). Les substrats mixtes montrent donc une accumulation plus faible d'espèces communes mortes que les substrats indurés ou encore les substrats meubles et fins, où l'accumulation d'espèces allochtones ou diachrones est la plus importante. Cette accumulation d'espèces communes mortes reste cependant limitée, puisqu'elle ne représente en moyenne pas plus de 20 % de la biodiversité des assemblages de coquilles. Pour la faune rare, les moyennes de l'indice Mort/Vivant diminuent progressivement entre les substrats indurés (IDF M/Vmoy = 29,69 %), les substrats mixtes (IDF M/Vmoy = 26,38 %) et les substrats meubles et fins (IDF M/Vmoy = 15,95 %). Ces moyennes indiquent une augmentation continue de l'accumulation d'espèces rares mortes dans les assemblages de coquilles depuis les substrats indurés vers les substrats meubles et fins. En résumé, l'accumulation d'espèces allochtones ou diachrones est plus importante dans les substrats meubles. Ce résultat est commun aux faunes commune et rare, néanmoins l'accumulation est nettement plus importante pour les espèces rares, pouvant représenter jusqu'à 85 % de la biodiversité des assemblages de coquilles mortes.

Ainsi, l'existence de substrats meubles, temporaires ou permanents, favorise la préservation des espèces vivantes, même rares, et l'accumulation d'espèces mortes dans les assemblages de coquilles. Les espèces communes montrent une meilleure préservation de la biodiversité vivante dans les environnements de sédiments meubles (substrat meuble et fin ou substrat mixte) que dans les environnements à substrat induré, où la préservation est la plus faible. Les environnements à substrat meuble et fin montrent l'accumulation est la plus importante d'espèces communes mortes. Les espèces rares montrent une meilleure

préservation de la biodiversité vivante dans les environnements à substrat mixte que dans les environnements à substrat meuble et fin ou dans les environnements à substrat induré, alors que l'accumulation d'espèces allochtones ou diachrones augmente progressivement depuis les environnements à substrat induré vers les environnements à substrat meuble.

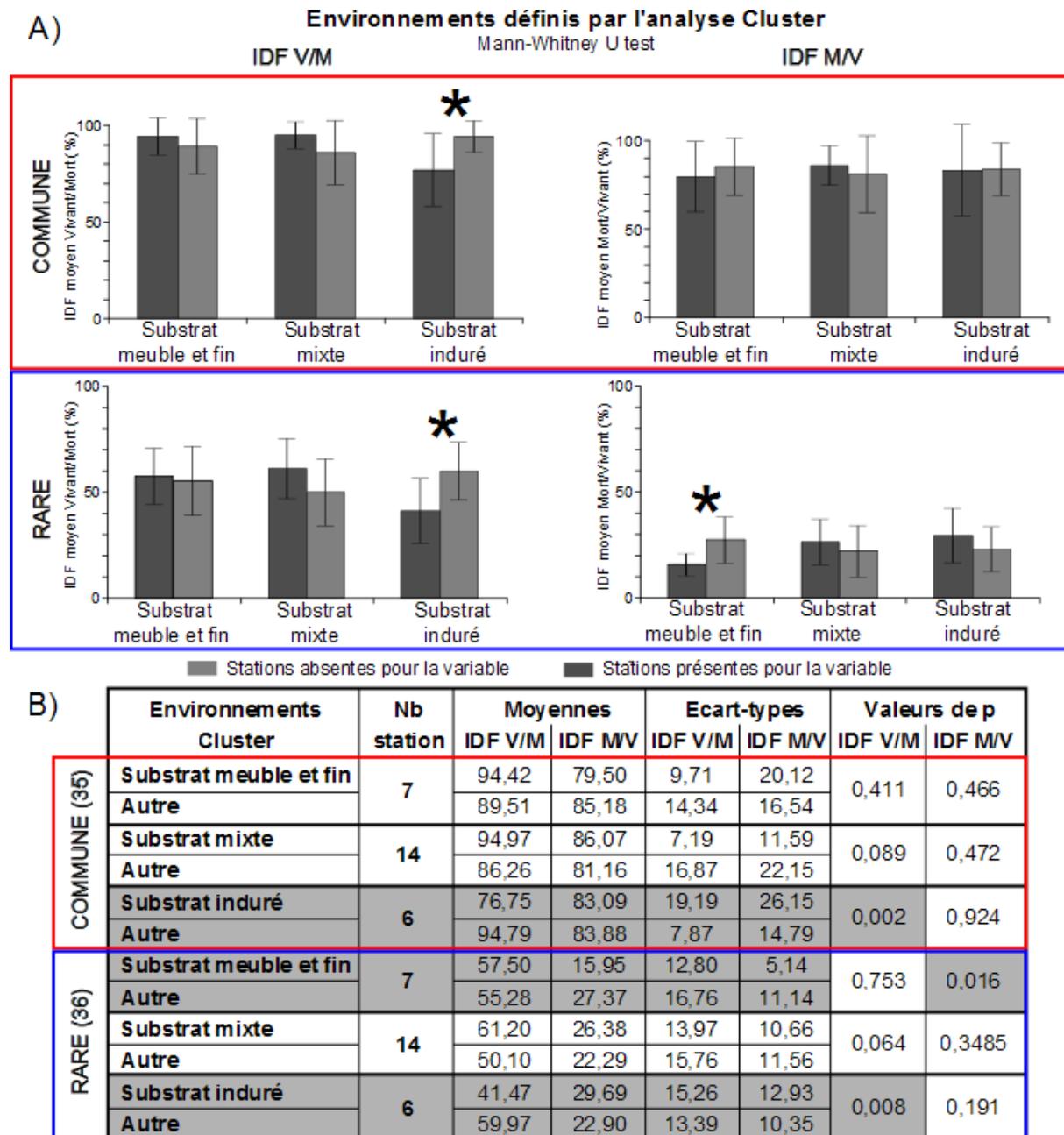


Figure 4.24 : A) Comparaison des moyennes des indices de fidélité en fonction des trois environnements définis par l'analyse Cluster des communautés vivantes pour la faune commune (cadre rouge) et la faune rare (cadre bleu). A gauche, l'indice Vivant/Mort et à droite, l'indice Mort/Vivant. B) Tableau des moyennes et écart-types de ces indices et des valeurs de p des comparaisons statistiques des stations présentes ou absentes de ces environnements. Les résultats significatifs sont signalés par un astérisque sur la figure et en gris dans le tableau.

Les comparaisons statistiques des indices de fidélité de la faune commune donnent un résultat significatif pour le **substrat induré** (figure 4.24B). Les valeurs de l'indice Vivant/Mort des stations à substrat induré sont significativement ( $p = 0,002$ ) plus faibles que les valeurs des autres stations ( $\Delta IDF V/M_{moy} = -18,04\%$ ). La différence entre les valeurs de

l'indice Mort/Vivant des stations à substrat induré et des autres stations, n'est pas significative ( $p = 0,924$  ;  $\Delta\text{IDF M/Vmoy} = -0,79\%$ ). Ce résultat implique donc une préservation de la biodiversité vivante des espèces communes dans les assemblages de coquilles mortes, statistiquement plus faible dans les environnements à **substrat induré** que dans les environnements à substrat meuble et fin ou mixte. Avec des valeurs de  $p$  pour les indices Vivant/Mort et Mort/Vivant de 0,411 et 0,466 pour le substrat meuble et fin et de 0,089 et 0,472 pour le substrat mixte, aucun autre environnement ne montre de différence significative.

Les comparaisons statistiques des indices de fidélité de la faune rare donnent deux résultats significatifs :

- **Substrat meuble et fin** : les valeurs de l'indice Vivant/Mort des stations de cet environnement sont significativement ( $p = 0,016$ ) plus faibles que les valeurs des autres stations ( $\Delta\text{IDF M/Vmoy} = -11,42\%$ ). La différence des valeurs de l'indice Vivant/Mort entre les stations à substrat meuble et fin et les autres stations, n'est pas significative ( $p = 0,753$  ;  $\Delta\text{IDF V/Mmoy} = 2,22\%$ ). L'accumulation d'espèces rares mortes est donc statistiquement plus importante dans les environnements à **substrat meuble et fin** que dans les environnements à substrat mixte ou à substrat induré.
- **Substrat induré** : les valeurs de l'indice Vivant/Mort des stations de cet environnement sont significativement ( $p = 0,008$ ) plus faibles que celles des autres stations ( $\Delta\text{IDF V/Mmoy} = -18,50\%$ ), cependant la différence de valeurs de l'indice Mort/Vivant entre les stations à substrat induré et les autres stations, n'est pas significative ( $p = 0,191$  ;  $\Delta\text{IDF M/Vmoy} = 6,79\%$ ). La préservation de la biodiversité vivante des espèces rares est donc statistiquement plus faible dans les environnements à **substrat induré** que dans les environnements à substrat meuble et fin ou à substrat mixte.

La plus faible préservation des communautés vivantes dans les substrats indurés, observée pour les espèces communes et rares (**figure 4.24A**), est démontrée statistiquement à Touho. De même, la tendance décrivant une accumulation croissante d'espèces rares mortes depuis les substrats indurés vers les substrats meubles et fins, est prouvée par les résultats des analyses statistiques.

Le type de substrat influence donc significativement la préservation des communautés vivantes et l'enrichissement des assemblages de coquilles mortes en espèces allochtones ou diachrones. La qualité de préservation est plus faible pour des substrats durs que pour des substrats meubles pour les espèces communes et rares. Les substrats meubles et fins sont caractérisés par une importante accumulation d'espèces mortes, essentiellement des espèces rares, dans les assemblages de coquilles.

Du fait de la préservation préférentielle des espèces communes et de l'accumulation préférentielle des espèces rares dans les assemblages de coquilles mortes, les espèces communes sont plus fiables pour les reconstitutions paléoenvironnementales et les estimations de la biodiversité locale, que les espèces rares, quel que soit le type de substrat. La forte pollution des assemblages de coquilles mortes, par l'apport d'espèces allochtones ou la conservation d'espèces diachroniques rares, favorise l'étude de la biodiversité régionale mais certainement pas locale.

## Préservation différentielle des espèces rares et communes en fonction des propriétés du substrat

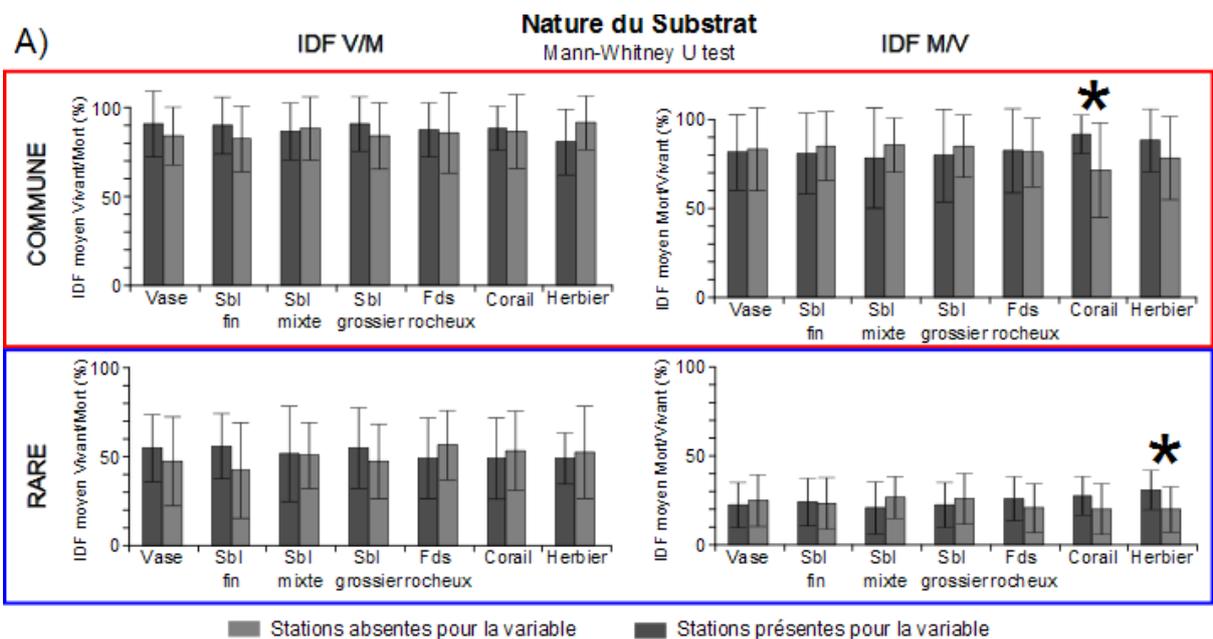
Les moyennes de l'indice de fidélité Vivant/Mort de toutes les variables environnementales sont comprises entre 80 % et 95 % pour la faune commune et entre 45 % et 60 % pour la faune rare. Ces moyennes soulignent la très bonne préservation de la biodiversité vivante des espèces communes, contrairement aux espèces rares, dont la préservation plutôt moyenne est nettement plus faible (**figure 4.25A et B**). Pour la faune rare, un différentiel de préservation est observé entre les substrats meubles, dont les moyennes sont comprises entre 50 % et 65 % (IDF V/Mmoy = 54,36 %), et les substrats indurés, dont les moyennes sont comprises entre 45 % et 50 % (IDF V/Mmoy = 49,09 %). La préservation de la biodiversité vivante des espèces rares est donc plus importante dans les substrats meubles que dans les substrats indurés. Cette observation est cohérente avec les résultats précédemment décrits (**figure 4.24**). La faune commune ne montre pas une telle différence de préservation entre les substrats meubles, dont les moyennes sont comprises entre 85 % et 95 % (IDF V/Mmoy = 89,64 %) et les substrats indurés, dont les moyennes sont comprises entre 85 % et 90 % (IDF V/Mmoy = 87,96 %). Parmi les substrats meubles, la qualité de préservation des espèces communes vivantes ne semble pas corrélée à la granulométrie du sédiment. La préservation des communautés vivantes des espèces communes est maximale dans la vase (IDF V/Mmoy = 90,99 %), puis elle diminue dans le sable grossier (IDF V/Mmoy = 90,71 %), dans le sable fin (IDF V/Mmoy = 90,36 %), dans les coraux (IDF V/Mmoy = 88,04 %), dans les fonds rocheux (IDF V/Mmoy = 87,87 %) et enfin dans le sable mixte (IDF V/Mmoy = 86,48 %). Pour la faune rare, la préservation des communautés vivantes parmi les substrats meubles est légèrement plus élevée dans les substrats de granulométrie fine, telle que la vase (IDF V/Mmoy = 55,33 %) ou le sable fin (IDF V/Mmoy = 55,82 %), que dans les substrats de granulométrie plus grossière comme le sable mixte (IDF V/Mmoy = 51,52 %) ou le sable grossier (IDF V/Mmoy = 54,75 %). Parmi les substrats indurés, la différence de préservation de la biodiversité vivante entre les coraux (IDF V/Mmoy = 49,22 %) et les fonds rocheux (IDF V/Mmoy = 48,95 %) n'est pas remarquable. Enfin, les environnements à herbier montrent la plus faible préservation de la biodiversité vivante des espèces communes (IDF V/Mmoy = 81,15 %), alors que pour les espèces rares la qualité de préservation est comparable à celle des fonds rocheux (IDF V/Mmoy = 48,92 %).

Les moyennes de l'indice de fidélité Mort/Vivant de toutes les variables environnementales sont comprises entre 75 % et 95 % pour la faune commune et entre 20 % et 35 % pour la faune rare. Ces moyennes indiquent une faible accumulation d'espèces communes mortes dans les assemblages de coquilles, représentant au plus 1/4 de la biodiversité morte, alors que la faune rare montre une accumulation d'espèces mortes nettement plus importante et correspondant à au moins 2/3 de la biodiversité des assemblages de coquilles. La faune commune montre une différence d'accumulation d'espèces mortes entre les substrats meubles, dont les moyennes sont comprises entre 75 % et 85 % (IDF M/Vmoy = 80,29 %) et les substrats indurés, dont les moyennes sont comprises entre 80 % et 95 % (IDF M/Vmoy = 87,26 %). Cette différence d'accumulation s'observe aussi pour les espèces rares, les moyennes étant comprises entre 20 % et 25 % pour les substrats meubles (IDF M/Vmoy = 22,76 %) et entre 25 % et 30 % pour les substrats indurés (IDF M/Vmoy = 26,58 %). Ces différences de moyennes entre ces deux types de substrat impliquent une accumulation plus importante d'espèces allochtones ou diachrones dans les substrats meubles que dans les substrats indurés, quel que soit l'abondance des espèces. Ce résultat est cohérent avec les observations faites précédemment (**figure 4.24**). Parmi les substrats meubles, la faune commune enregistre une légère augmentation de l'accumulation d'espèces mortes entre les substrats de granulométrie fine, telle que la vase (IDF

M/Vmoy = 81,89 %) ou le sable fin (IDF M/Vmoy = 80,79 %), et les substrats de granulométrie plus grossière, comme le sable mixte (IDF M/Vmoy = 78,47 %) ou le sable grossier (IDF M/Vmoy = 80,02 %). Pour les espèces rares, l'accumulation d'espèces mortes dans les assemblages de coquilles ne semble pas être corrélée à la granulométrie du sédiment. L'accumulation est minimale dans le sable fin (IDF M/Vmoy = 24,47 %), puis elle augmente dans le sable grossier (IDF M/V = 22,87 %), dans la vase (IDF M/Vmoy = 22,81 %) et dans le sable mixte (IDF M/Vmoy = 20,90 %), où l'accumulation d'espèces allochtones ou diachrones est maximale. Pour les substrats indurés, avec une moyenne de 82,82 % pour les fonds rocheux et de 91,70 % pour les coraux, l'accumulation d'espèces communes mortes est plus faible dans les environnements coralliens que dans les environnements rocheux. Ce différentiel d'accumulation au sein des substrats indurés n'est pas observé pour les espèces rares, dont les moyennes sont égales à 25,46 % pour les fonds rocheux et à 27,70 % pour les coraux. Enfin, les environnements à herbier présentent une accumulation d'espèces mortes comparable aux environnements coralliens pour la faune commune (IDF M/Vmoy = 88,67 %), alors que pour la faune rare, l'accumulation d'espèces mortes est minimale dans ces environnements (IDF M/Vmoy = 30,69 %).

Globalement les espèces communes vivantes se préservent très bien dans les assemblages de coquilles mortes faiblement pollués par l'apport d'espèces allochtones ou la conservation d'espèces diachroniques, quelle que soit la nature du substrat. Comparativement, la préservation des espèces rares vivantes est beaucoup plus faible et l'accumulation d'espèces mortes beaucoup plus importante dans les assemblages de coquilles pour tous les types de substrat. De façon générale, la préservation de la biodiversité vivante et l'accumulation d'espèces mortes sont plus faibles dans les substrats indurés que dans les substrats meubles, en particuliers pour les espèces rares. La granulométrie des substrats meubles semblerait influencer la préservation des espèces rares et l'accumulation d'espèces communes, néanmoins ces influences restent très limitées. Les substrats à granulométrie fine montreraient alors une préservation plus importante de la biodiversité vivante des espèces rares, et une accumulation plus importante d'espèces communes mortes, que les substrats de granulométrie plus grossière.

Les comparaisons statistiques des indices de fidélité en fonction des propriétés du substrat montrent peu de résultats significatifs (**figure 4.25B**). Pour la faune commune, les valeurs de l'indice Mort/Vivant des stations de **fonds coralliens** sont significativement ( $p = 0,0045$ ) plus élevées que celles des autres stations ( $\Delta$ IDF M/Vmoy = 20,13 %), cependant la différence entre les valeurs de l'indice Vivant/Mort de ces stations et des autres stations, n'est pas significative ( $\Delta$ IDF V/Mmoy = 1,37 % ;  $p = 0,815$ ). L'accumulation d'espèces communes mortes est donc statistiquement plus faible dans les **environnements coralliens** que dans les environnements non coralliens. Pour la faune rare, les valeurs de l'indice Mort/Vivant des stations à **herbier** sont significativement ( $p = 0,014$ ) plus élevées que celles des autres stations ( $\Delta$ IDF M/Vmoy = 10,65 %), la différence entre les valeurs de l'indice Vivant/Mort des stations à herbier et des autres stations, n'est au contraire pas significative ( $\Delta$ IDF V/Mmoy = -3,58 % ;  $p = 0,642$ ). Ce résultat traduit que les **environnements à herbier** montrent une accumulation d'espèces rares mortes statistiquement plus faible que les autres environnements. Aucune autre différence significative de préservation ou d'accumulation d'espèces n'est détectée pour les espèces communes ou pour les espèces rares.



**B)**

	Nature du Substrat	Nb station	Moyennes		Ecart-types		Valeurs de p	
			IDF V/M	IDF M/V	IDF V/M	IDF M/V	IDF V/M	IDF M/V
COMMUNE (35)	Vase	16	90,99	81,89	18,44	20,40	0,257	0,881
	Autre		84,39	83,01	15,41	23,24		
	Sable fin	22	90,36	80,79	15,71	23,01	0,184	0,551
	Autre		82,42	85,39	18,38	19,75		
	Sable mixte	15	86,48	78,47	15,82	28,38	0,783	0,348
	Autre		88,11	85,52	18,10	15,00		
	Sable grossier	18	90,71	80,02	14,87	25,55	0,242	0,495
	Autre		83,92	85,12	18,69	17,05		
	Fonds rocheux	25	87,87	82,82	14,84	23,04	0,802	0,892
	Autre		86,25	81,69	22,23	18,93		
	Corail	19	88,04	91,70	13,00	10,51	0,815	0,0045
	Autre		86,67	71,57	21,12	26,42		
Herbier	14	81,15	88,67	18,18	17,29	0,074	0,172	
Autre		91,58	78,38	15,07	23,66			
RARE (36)	Vase	17	55,33	22,81	18,25	12,53	0,284	0,554
	Autre		47,33	25,41	24,93	13,47		
	Sable fin	23	55,82	24,47	18,50	12,73	0,089	0,86
	Autre		42,78	23,67	26,05	13,74		
	Sable mixte	15	51,52	20,90	27,21	14,00	0,927	0,2025
	Autre		50,81	26,52	18,33	11,87		
	Sable grossier	18	54,75	22,87	22,96	11,87	0,3295	0,551
	Autre		47,46	25,49	21,21	14,11		
	Fonds rocheux	26	48,95	25,46	23,06	12,81	0,353	0,344
	Autre		56,71	20,85	19,33	13,25		
	Corail	20	49,22	27,70	22,29	10,85	0,573	0,067
	Autre		53,47	19,78	22,34	14,25		
Herbier	14	48,92	30,69	14,72	11,36	0,642	0,014	
Autre		52,50	20,04	25,97	12,32			

Figure 4.25 : A) Comparaison des moyennes des indices de fidélité en fonction des variables décrivant le paramètre de la nature du substrat pour la faune commune (cadre rouge) et la faune rare (cadre bleu). A gauche l'indice Vivant/Mort et à droite l'indice Mort/Vivant. B) Tableau des moyennes et écart-types des indices et des valeurs de p des comparaisons statistiques des stations présentes ou absentes de ces variables. Les résultats significatifs sont signalés par un astérisque sur la figure et en gris dans le tableau.

L'accumulation plus faible d'espèces allochtones ou diachrones dans les assemblages de coquilles mortes des environnements coralliens par rapport aux autres environnements est donc statistiquement démontrée, supportant ainsi l'accumulation différentielle selon l'induration du substrat décrite précédemment (**figure 4.24 et 4.25**). L'accumulation d'espèces rares mortes plus faible dans les environnements à herbier que dans tout autres environnements est également démontrée statistiquement (**figure 4.25**).

Les analyses statistiques de ces faunes donnent des résultats significatifs pour plus de variables environnementales que l'étude de l'ensemble de la faune, notamment pour l'indice Mort/Vivant, démontrant ainsi une accumulation différentielle d'espèces mortes en fonction de leur abondance. Du fait de la plus grande représentativité des communautés d'origine des espèces communes dans les assemblages de coquilles mortes, faiblement pollués par l'apport d'espèces exogènes, il est préférable de se référer aux espèces communes pour les reconstitutions paléoenvironnementales et les estimations de la biodiversité pour tous les types de substrats. Les espèces rares sont par contre à écarter autant que possible de ces études, à cause de la faible préservation des communautés vivantes dans les assemblages de coquilles mortes, eux-mêmes fortement pollués par l'apport d'espèces allochtones ou le mélange d'espèces diachroniques.

L'influence de la nature du substrat sur la préservation des communautés vivantes et sur la formation des assemblages morts, est prouvée au travers de ces différentes analyses, avec une réponse différentielle des espèces communes et rares aux propriétés du substrat :

- Les assemblages d'espèces communes préservent mieux de la biodiversité vivante d'origine et accumulent moins d'espèces allochtones ou diachrones que les espèces rares.
- Les substrats indurés montrent une préservation plus faible de la biodiversité d'origine, quel que soit l'abondance des espèces.
- L'accumulation d'espèces rares allochtones ou diachrones est statistiquement plus importante dans les substrats meubles que dans les autres substrats.
- L'accumulation d'espèces communes allochtones ou diachrones est statistiquement plus faible dans les environnements coralliens que dans les autres environnements.
- Les environnements à herbier montrent une plus faible accumulation d'espèces rares allochtones ou diachrones que les autres types de substrats testés.
- Quel que soit le type de substrat, les espèces communes sont plus fiables pour les études de la biodiversité locale et les études paléoenvironnementales.

### *Préservation différentielle des espèces rares et communes en fonction de la bathymétrie*

#### *Comment la bathymétrie affecte la préservation et l'accumulation des espèces communes et rares ?*

Les quatre classes bathymétriques présentent des moyennes de l'indice de fidélité Vivant/Mort comprises entre 70 % et 95 % pour la faune commune et entre 30 % et 60 % pour la faune rare, traduisant une importante préservation des espèces communes dans les assemblages de coquilles mortes, contrastant avec une préservation nettement plus faible et variable des espèces rares selon la profondeur (**figure 4.26A et B**). La préservation des espèces communes augmente progressivement depuis la zone intertidale (IDF V/Mmoy = 72,02 %), vers le platier (IDF V/Mmoy = 85,72 %), la pente (IDF

V/Mmoy = 94,11 %) et enfin la zone profonde (IDF V/Mmoy = 94,98 %). Les espèces rares suivent globalement la même tendance, avec une préservation croissante des communautés biologiques des environnements littoraux vers le large : zone intertidale (IDF V/Mmoy = 34,15 %), de platier (IDF V/Mmoy = 46,64 %), de la pente (IDF V/Mmoy = 58,22 %) et zone profonde (IDF V/Mmoy = 54,50 %). A noter néanmoins que les valeurs pour la zone profonde sont légèrement plus faibles que celles de la pente.

Les moyennes de l'indice Mort/Vivant des quatre classes bathymétriques sont comprises entre 65 % et 90 % pour la faune commune et entre 10 % et 35 % pour la faune rare. Ces moyennes caractérisent une faible accumulation d'espèces communes mortes, pas plus de 1/3 des espèces des assemblages de coquilles, et une très importante accumulation d'espèces rares mortes, représentant au moins 2/3 de la biodiversité morte. L'accumulation d'espèces mortes est donc bien supérieure pour la faune rare que pour la faune commune, quelle que soit la profondeur. La **figure 4.26A et B** montre une corrélation entre l'accumulation d'espèces mortes, rares ou communes, et la profondeur du milieu. Pour les espèces communes, l'accumulation d'espèces mortes dans les assemblages de coquilles augmente globalement avec la profondeur : zone intertidale (IDF M/Vmoy = 89,98 %), de platier (IDF M/Vmoy = 79,42 %), de la pente (IDF M/Vmoy = 87,64 %) et zone profonde (IDF M/Vmoy = 67,17 %). La faune rare montre également une augmentation continue de l'accumulation d'espèces mortes depuis la zone intertidale (IDF M/Vmoy = 34,15 %), vers le platier (IDF M/Vmoy = 29,96 %), la pente (IDF M/Vmoy = 21,55 %), et enfin la zone profonde (IDF M/Vmoy = 12,63 %).

La faune commune présente donc une meilleure préservation et une accumulation d'espèces plus faible que la faune rare, quelle que soit la profondeur. Les espèces communes ainsi que les espèces rares, montrent une augmentation de la préservation de la biodiversité vivante et de l'accumulation d'espèces allochtones ou diachrones dans les assemblages de coquilles mortes depuis les environnements intertidaux vers les environnements profonds.

Les comparaisons statistiques des indices de fidélité de la faune commune donnent plusieurs résultats significatifs (**figure 4.26B**) :

- **Zone intertidale** : les valeurs de l'indice Vivant/Mort des stations présentes dans cette classe bathymétrique sont significativement ( $p = 0,0001$ ) plus faibles que celles des stations des classes plus profondes ( $\Delta$ IDF V/Mmoy = -22,44 %). La différence de valeurs de l'indice Mort/Vivant des stations intertidales et des autres stations, n'est pas significative ( $\Delta$ IDF M/Vmoy = 10,91 % ;  $p = 0,1705$ ). La préservation des communautés vivantes des espèces communes est donc statistiquement plus faible dans les **environnements intertidaux** que dans les environnements plus profonds.
- **Zone de la pente** : les valeurs de l'indice Vivant/Mort des stations de cette classe sont significativement ( $p = 0,014$ ) plus élevées que celles des stations des autres classes bathymétriques ( $\Delta$ IDF V/Mmoy = 13,79 %). La différence entre les indices Mort/Vivant des stations de la pente et les autres stations, n'est pas significative ( $\Delta$ IDF M/Vmoy = 10,59 % ;  $p = 0,151$ ). La préservation des espèces communes vivantes est donc statistiquement plus importante dans la **zone de la pente** que dans les autres zones bathymétriques.
- **Zone profonde** : les valeurs de l'indice Mort/Vivant des stations présentes dans cette classe sont significativement ( $p = 0,034$ ) plus faibles que celles des stations des classes moins profondes ( $\Delta$ IDF M/Vmoy = -19,16 %). La différence entre les indices Vivant/Mort des stations profondes et des autres stations, n'est pas significative ( $\Delta$ IDF V/Mmoy = 9,46 % ;  $p = 0,19$ ). Les **environnements profonds** montrent alors une accumulation d'espèces communes mortes statistiquement plus importante que les environnements de plus faible profondeur.

Aucun résultat significatif n'est observé pour la catégorie du platier avec des valeurs de p de 0,792 pour l'indice Vivant/Mort et de 0,708 pour l'indice Mort/Vivant.

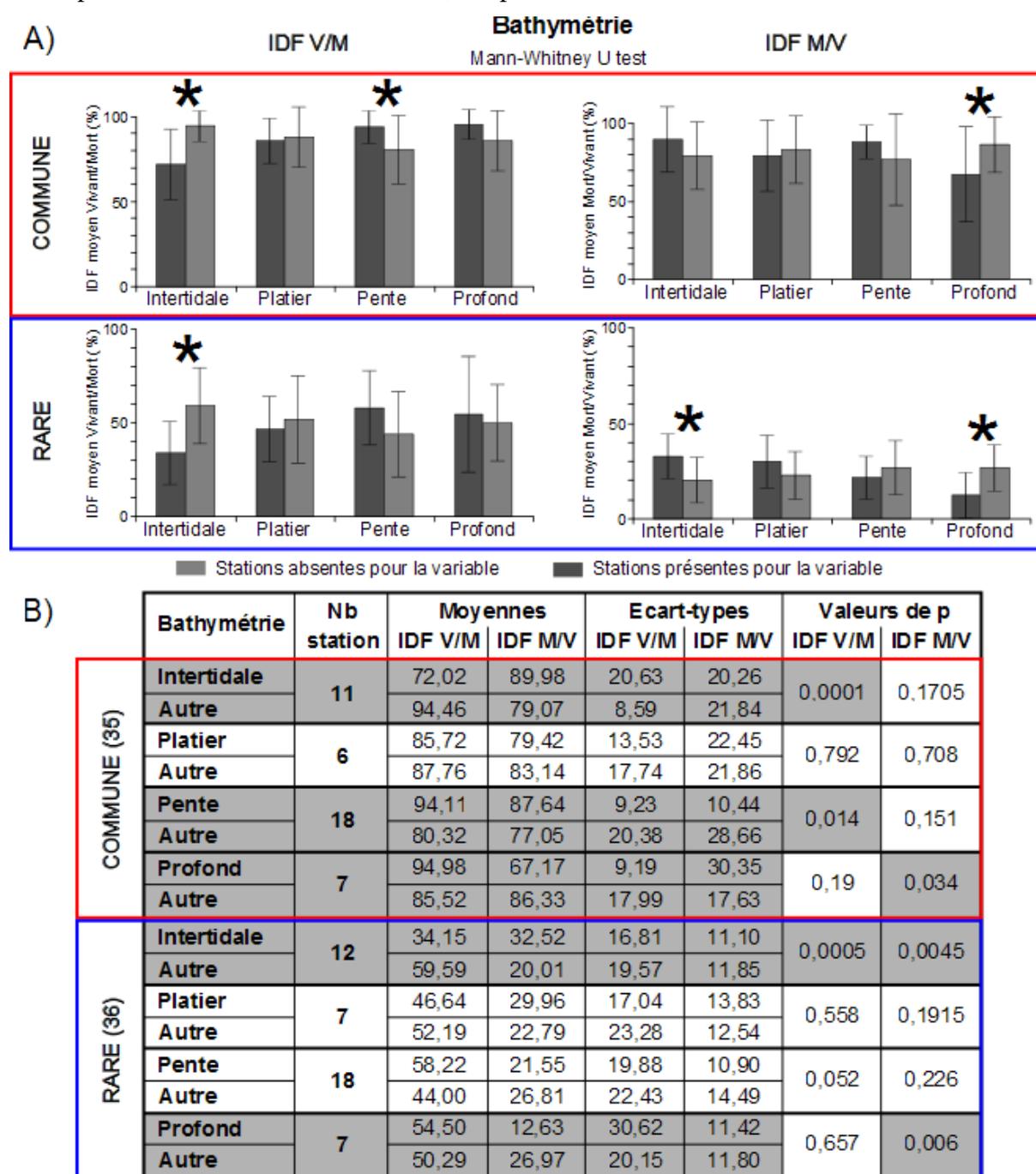


Figure 4.26 : A) Comparaison des moyennes des indices de fidélité en fonction de la bathymétrie pour la faune commune (cadre rouge) et la faune rare (cadre bleu). A gauche l'indice Vivant/Mort et à droite l'indice Mort/Vivant. B) Tableau des moyennes et écart-types de ces indices et des valeurs de p des comparaisons statistiques des stations présentes ou absentes des catégories bathymétriques. Les résultats significatifs sont signalés par un astérisque sur la figure et en gris dans le tableau.

Les comparaisons statistiques des indices de fidélité de la faune rare supportent également plusieurs résultats significatifs (figure 4.26B) :

- **Zone intertidale** : les valeurs de l'indice Vivant/Mort des stations présentes dans cette classe bathymétrique sont significativement ( $p = 0,0005$ ) plus faibles que celles des stations des classes plus profondes ( $\Delta \text{IDF V/M moy} = -25,44\%$ ). De plus, les valeurs de l'indice Mort/Vivant des stations intertidales sont

significativement ( $p = 0,0045$ ) plus élevées que celles des stations plus profondes ( $\Delta\text{IDF M/Vmoy} = 12,51 \%$ ). La préservation des espèces rares vivantes et l'accumulation d'espèces rares mortes dans les assemblages de coquilles sont donc statistiquement plus faibles dans les **environnements intertidaux** que dans les environnements plus profonds.

- **Zone profonde** : les valeurs de l'indice Mort/Vivant des stations présentes dans cette classe sont significativement ( $p = 0,006$ ) plus faibles que celles des stations des classes moins profondes ( $\Delta\text{IDF M/Vmoy} = -14,34 \%$ ). La différence entre les indices Vivant/Mort des stations profondes et des autres stations, n'est pas significative ( $\Delta\text{IDF V/Mmoy} = 4,21 \%$  ;  $p = 0,657$ ). L'accumulation d'espèces rares mortes est donc statistiquement plus importante dans les **environnements profonds** que dans les environnements de plus faible profondeur.

Aucun autre résultat significatif n'est détecté pour le platier ou la pente avec des valeurs de  $p$  respectives de 0,558 et 0,052 pour l'indice Vivant/Mort et de 0,1915 et 0,226 pour l'indice Mort/Vivant.

Ces analyses mettent indéniablement en évidence l'influence de la bathymétrie sur la préservation et la formation des assemblages de coquilles. Les corrélations interprétées d'après la **figure 4.26A** sont démontrées statistiquement pour les espèces communes et les espèces rares. La préservation des espèces vivantes communes et rares et l'accumulation d'espèces allochtones ou diachrones dans les assemblages de coquilles mortes, augmentent progressivement et significativement entre les environnements littoraux et les environnements profonds. Ces interprétations sont similaires à celles faites pour l'ensemble de la faune, impliquant une influence minimisée de l'abondance des espèces face à l'influence de la bathymétrie. De plus, la faune commune montre une préservation nettement plus importante, ainsi que des assemblages de coquilles mortes bien moins pollués, que les faunes totale et rare. Les espèces communes sont donc plus fiables pour les reconstitutions paléoenvironnementales et les estimations de la biodiversité d'origine. La faible fidélité des assemblages d'espèces rares mortes, nous contraint à les écarter autant que possible de ces études.

### *Préservation différentielle des espèces rares et communes en fonction de l'hydrodynamisme*

#### *Quelle est l'influence de l'hydrodynamisme sur la préservation ou l'accumulation des espèces communes et rares dans les assemblages de coquilles mortes ?*

Les moyennes de l'indice Vivant/Mort des trois catégories hydrodynamiques sont comprises entre 80 % et 90 % pour la faune commune et entre 40 % et 60 % pour la faune rare, caractérisant une très bonne préservation des espèces communes dans les assemblages de coquilles mortes et une préservation nettement plus faible et variable des espèces rares (**figure 4.27A et B**). Aucune tendance claire n'apparaît entre la préservation des espèces communes et des espèces rares et le niveau d'énergie du milieu. La préservation maximale des communautés vivantes est observée dans les environnements d'hydrodynamisme modéré (IDF V/Mmoy = 89,21 % pour la faune commune ; IDF V/Mmoy = 55,57 % pour la faune rare), puis elle diminue dans les environnements agités (IDF V/Mmoy = 87,35 % pour la faune commune ; IDF V/Mmoy = 45,94 % pour la faune rare) et dans les environnements calmes, dans lesquels la préservation des communautés est minimale (IDF V/Mmoy = 82,07 % pour la faune commune ; IDF V/Mmoy = 43,90 % pour la faune rare).

Les moyennes de l'indice de fidélité Mort/Vivant des trois catégories hydrodynamiques sont comprises entre 75 % et 95 % pour la faune commune et entre 20 % et 35 % pour la faune rare. Ces moyennes caractérisent une faible accumulation d'espèces communes mortes, ne correspondant pas à plus de 1/4 des espèces des assemblages de coquilles mortes, contrastant avec une accumulation nettement plus importante d'espèces rares mortes, correspondant au minimum aux 2/3 de la biodiversité morte. Aucune tendance apparente ne semble lier l'accumulation d'espèces communes ou rares à l'hydrodynamisme du milieu (**figure 4.27A**). L'accumulation d'espèces allochtones ou diachrones est maximale dans les environnements d'hydrodynamisme modéré (IDF M/Vmoy = 76,30 % pour la faune commune ; IDF M/Vmoy = 20,28 % pour la faune rare), puis elle diminue dans les environnements agités (IDF M/Vmoy = 90,67 % pour la faune commune ; IDF M/Vmoy = 25,95 % pour la faune rare) et dans les environnements calmes, dans lesquels l'accumulation des espèces mortes est minimale (IDF M/Vmoy = 92,93 % pour la faune commune ; IDF M/Vmoy = 32,89 % pour la faune rare).

Indépendamment de l'hydrodynamisme des environnements, les espèces communes se préservent mieux et s'accumulent moins dans les assemblages de coquilles mortes que les espèces rares. De plus, la préservation des communautés vivantes et l'accumulation d'espèces allochtones ou diachrones sont plus importantes dans les environnements d'hydrodynamisme modéré que dans les environnements agités ou calmes, quelle que soit l'abondance des espèces.

Les comparaisons statistiques des indices de fidélité de la faune commune en fonction de l'hydrodynamisme, donnent un résultat significatif pour la catégorie « **modérée** » (**figure 4.27B**). Les valeurs de l'indice Mort/Vivant des stations à hydrodynamisme modéré sont significativement ( $p = 0,036$ ) plus faibles que celles des autres stations ( $\Delta$ IDF M/Vmoy = -15,50 %). La différence entre les indices Vivant/Mort des stations à hydrodynamisme modéré et des autres stations, n'est pas significative ( $\Delta$ IDF V/Mmoy = 4,50 % ;  $p = 0,449$ ). L'accumulation d'espèces communes mortes est alors statistiquement plus importante dans les environnements **d'hydrodynamisme modéré** que dans les autres environnements. Aucun autre résultat significatif n'est observé pour les environnements calmes ou agités, avec des valeurs de  $p$  respectives de 0,359 et 0,991 pour l'indice Vivant/Mort et de 0,158 et 0,271 pour l'indice Mort/Vivant.

Les comparaisons statistiques des indices de fidélité de la faune rare donnent plusieurs résultats significatifs (**figure 4.27B**) :

- **Calme** : les valeurs de l'indice Mort/Vivant des stations présentes dans cette catégorie hydrodynamique sont significativement ( $p = 0,028$ ) plus élevées que celles des autres stations ( $\Delta$ IDF M/Vmoy = 11,20 %). La différence entre les indices Vivant/Mort des stations calmes et des autres stations, n'est pas significative ( $\Delta$ IDF V/Mmoy = -9,27 % ;  $p = 0,302$ ). L'accumulation d'espèces rares mortes est donc statistiquement plus faible dans les **environnements calmes** que dans les environnements agités ou d'énergie modérée.
- **Modéré** : les valeurs de l'indice Mort/Vivant des stations présentes dans cette catégorie hydrodynamique sont significativement ( $p = 0,03$ ) plus faibles que celles des autres stations ( $\Delta$ IDF M/Vmoy = -9,37 %). La différence entre les indices Vivant/Mort des stations à hydrodynamisme modéré et des autres stations, n'est pas significative ( $\Delta$ IDF V/Mmoy = 10,71 % ;  $p = 0,154$ ). L'accumulation d'espèces rares mortes est donc statistiquement plus importante dans les environnements **d'hydrodynamisme modéré** que dans les environnements agités ou calmes.

Aucun résultat significatif n'est obtenu pour les environnements agités, avec des valeurs de  $p$  de 0,499 pour l'indice Vivant/Mort et de 0,693 pour l'indice Mort/Vivant.

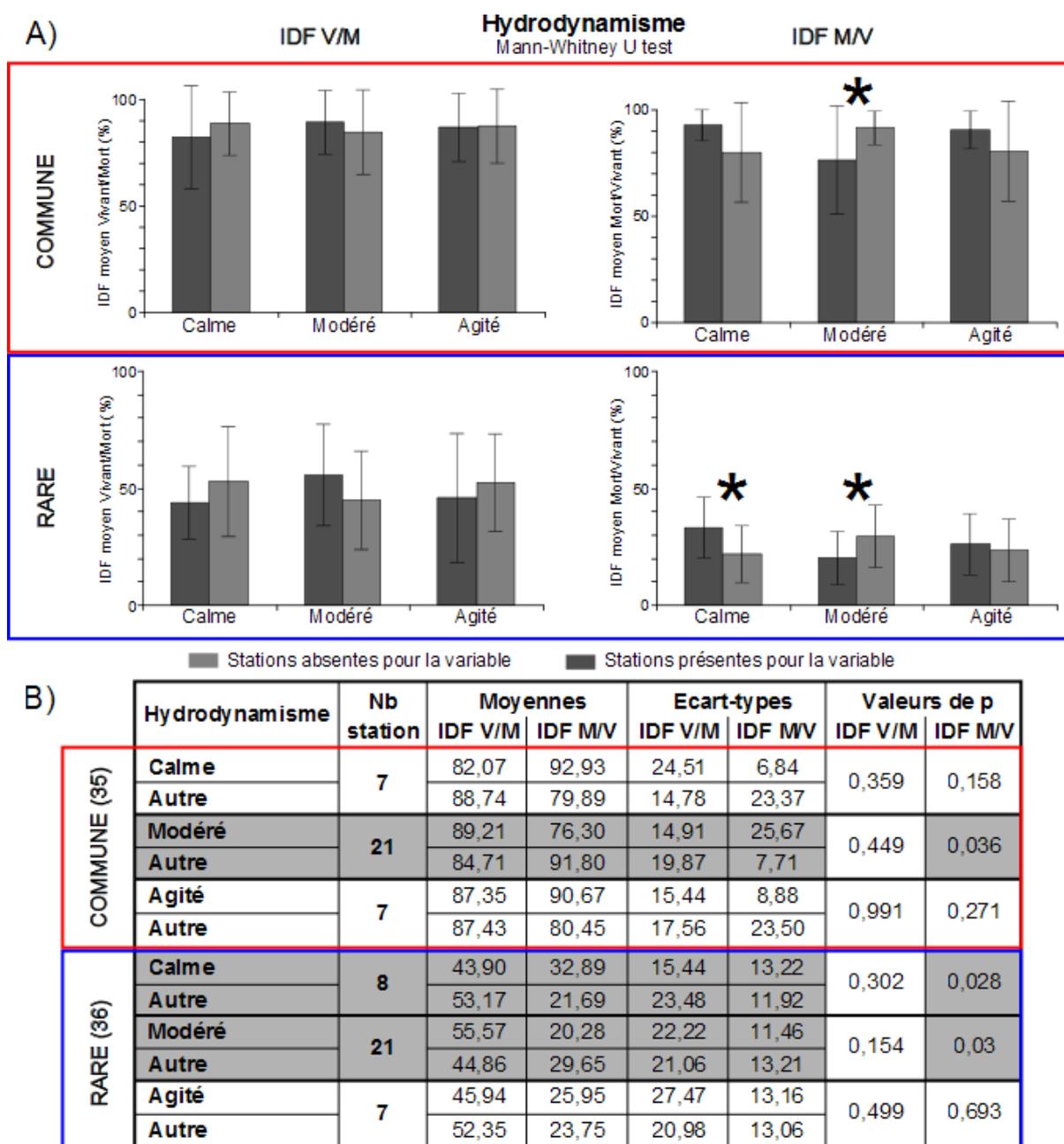


Figure 4.27 : A) Comparaison des moyennes des indices de fidélité en fonction de l'hydrodynamisme du milieu pour la faune commune (cadre rouge) et la faune rare (cadre bleu). A gauche l'indice Vivant/Mort et à droite l'indice Mort/Vivant. B) Tableau des moyennes et écart-types de ces indices et des valeurs de p des comparaisons statistiques des stations présentes ou absentes des variables hydrodynamiques. Les résultats significatifs sont signalés par un astérisque sur la figure et en gris dans le tableau.

Ces analyses mettent en évidence l'influence non négligeable de l'hydrodynamisme du milieu sur la formation des assemblages de coquilles mortes, pour les espèces communes et les espèces rares. Il paraît difficile d'interpréter la logique des variations de préservation et d'accumulation d'espèces en fonction de l'hydrodynamisme. Les assemblages de coquilles mortes des environnements calmes sont statistiquement les moins pollués par l'apport d'espèces allochtones ou le mélange d'espèces diachroniques, en particulier pour les espèces rares, alors que les assemblages de coquilles mortes des environnements à hydrodynamisme modéré sont les plus pollués, quelle que soit l'abondance des espèces.

## *Comment les paramètres de la salinité et du pH de l'eau affectent-ils la préservation des biocénoses et la formation des thanatocénoses ?*

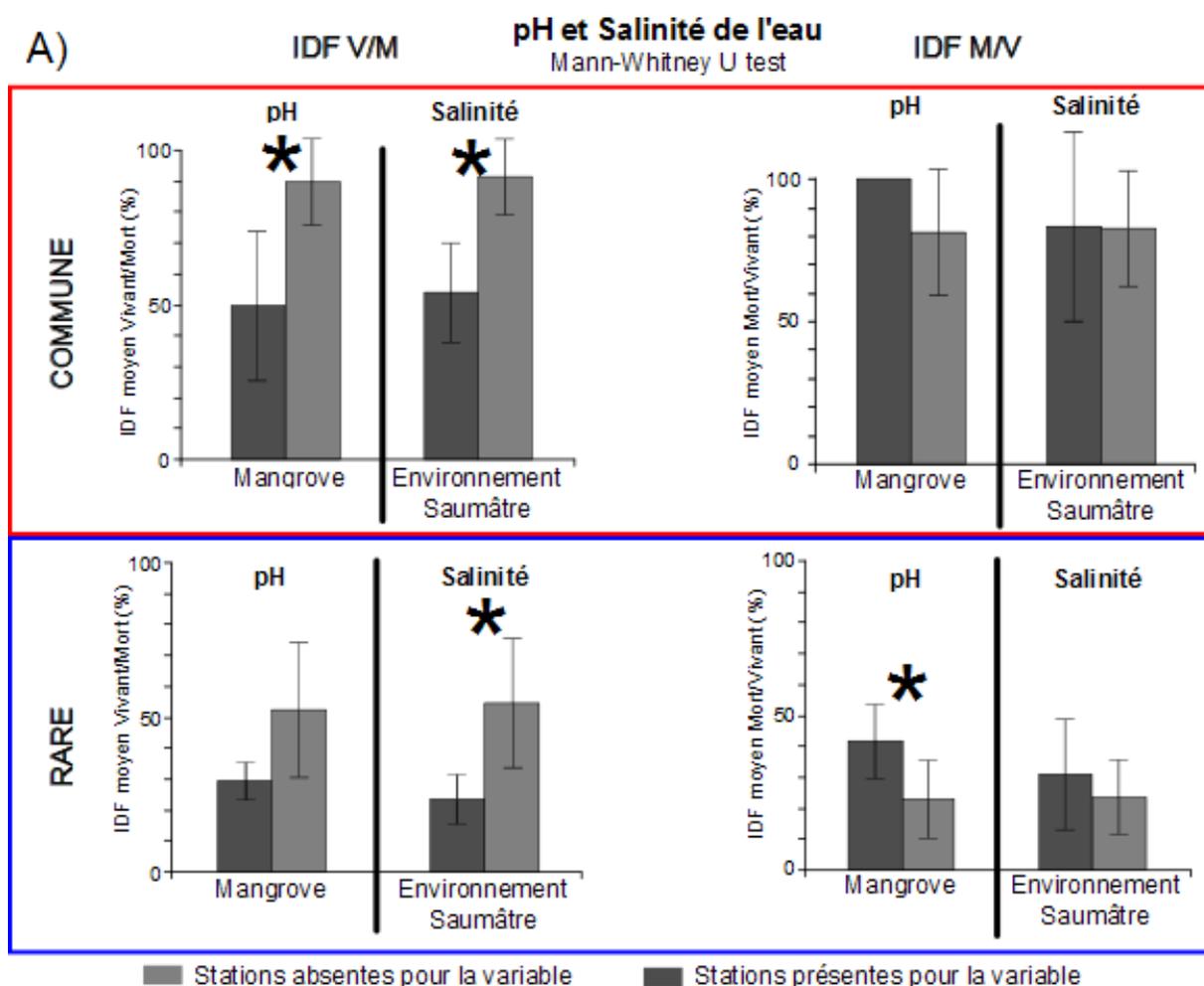
### *Préservation différentielle des espèces rares et communes en fonction de la salinité*

Les moyennes de l'indice Vivant/Mort de la faune commune sont égales à 54,17 % pour les environnements saumâtres et à 91,70 % pour les environnements marins. Pour la faune rare, ces moyennes sont de 23,71 % pour les environnements saumâtres et de 54,53 % pour les environnements marins (**figure 4.28A et B**). Ces valeurs indiquent une préservation plutôt moyenne des espèces communes vivantes dans les environnements saumâtres, contrastant avec une très faible préservation des espèces rares vivantes, correspondant à moins de 1/4 de la biodiversité d'origine. La préservation de la biodiversité vivante est également plus importante dans les environnements marins que dans les environnements saumâtres, quelle que soit l'abondance des espèces. Les moyennes de l'indice Mort/Vivant de la faune commune sont de 83,33 % pour les environnements saumâtres et de 82,39 % pour les environnements marins, pour la faune rare, ces moyennes sont égales à 31,02 % pour les environnements saumâtres et à 23,33 % pour les environnements marins. Ces moyennes caractérisent une faible accumulation d'espèces communes mortes et une importante accumulation d'espèces rares mortes (pouvant représenter environ 2/3 de la biodiversité morte) dans les environnements saumâtres. L'accumulation d'espèces mortes est aussi légèrement plus importante dans les assemblages de coquilles des environnements marins que des environnements saumâtres, en particulier pour les espèces rares.

En conclusion, les espèces communes, comme les espèces rares, se préservent mieux, et tendent à s'accumuler préférentiellement dans les environnements marins que dans les environnements saumâtres.

Les comparaisons statistiques des indices de fidélité de la faune commune donnent un résultat significatif pour les **environnements saumâtres** (**figure 4.28B**). Les valeurs de l'indice Vivant/Mort des stations saumâtres sont significativement ( $p < 0,0001$ ) plus faibles que celles des autres stations ( $\Delta\text{IDF V/Mmoy} = -37,53 \%$ ). La différence entre les indices Mort/Vivant des stations saumâtres et des autres stations, n'est pas significative ( $\Delta\text{IDF M/Vmoy} = 0,94 \%$  ;  $p = 0,936$ ). La préservation des espèces communes vivantes est donc statistiquement plus faible dans les **environnements saumâtres** que dans les environnements marins.

Les comparaisons statistiques des indices de fidélité de la faune rare donnent également un résultat significatif pour les **environnements saumâtres**. Les valeurs de l'indice Vivant/Mort des stations saumâtres sont significativement ( $p = 0,007$ ) plus faibles que celles des autres stations ( $\Delta\text{IDF V/Mmoy} = -30,82 \%$ ). La différence entre les indices Mort/Vivant des stations saumâtres et des autres stations, n'est pas significative ( $\Delta\text{IDF M/Vmoy} = 7,69 \%$  ;  $p = 0,2675$ ). La préservation des espèces rares vivantes est alors, comme les espèces communes, statistiquement plus faible dans les **environnements saumâtres** que dans les environnements marins.



**B)**

	pH et Salinité	Nb station	Moyennes		Ecart-types		Valeurs de p	
			IDF V/M	IDF M/V	IDF V/M	IDF M/V	IDF V/M	IDF M/V
COMMUNE (35)	Mangrove	2	50,00	100,00	23,57	0,00	0,0006	0,245
	Autre		89,68	81,44	13,95	21,88		
	Saumâtre	4	54,17	83,33	15,96	33,33	<0,0001	0,936
	Autre		91,70	82,39	11,54	20,52		
RARE (36)	Mangrove	2	29,17	41,67	5,89	11,79	0,151	0,047
	Autre		52,40	23,15	22,04	12,37		
	Saumâtre	4	23,71	31,02	7,86	17,59	0,007	0,2675
	Autre		54,53	23,33	20,89	12,31		

Figure 4.28 : A) Comparaison des moyennes des indices de fidélité en fonction de la salinité et du pH de l'eau pour la faune commune (cadre rouge) et la faune rare (cadre bleu). A gauche l'indice Vivant/Mort et à droite l'indice Mort/Vivant. B) Tableau des moyennes et écart-types de ces indices et des valeurs de p des comparaisons statistiques des stations présentes ou absentes des variables environnementales décrivant ces deux paramètres. Les résultats significatifs sont signalés par un astérisque sur la figure et en gris dans le tableau.

Ces analyses soulignent l'influence de la salinité de l'eau sur la préservation des espèces communes et rares dans les assemblages de coquilles mortes. La plus faible préservation des communautés biologiques dans les environnements saumâtres que dans les environnements marins est statistiquement démontrée, quelle que soit l'abondance des espèces. Cette tendance est cohérente avec le résultat décrit pour l'ensemble de la faune (**figure 4.15**). Les environnements saumâtres sont donc à écarter autant que possible des études paléoenvironnementales. Toutefois, la préservation préférentielle des espèces communes et l'accumulation préférentielle d'espèces rares dans les assemblages de coquilles mortes, font que les espèces communes restent les plus fiables pour les reconstitutions et les estimations de la biodiversité locale.

### *Préservation différentielle des espèces rares et communes en fonction du pH*

Les moyennes de l'indice Vivant/Mort de la faune commune sont égales à 50 % pour les mangroves et à 89,68 % pour les autres stations, pour la faune rare, ces moyennes sont de 29,17 % pour les mangroves et de 52,40 % pour les autres stations (**figure 4.28A et B**). Ces valeurs caractérisent une préservation moyenne des espèces communes, et une faible préservation des espèces rares dans les assemblages de coquilles mortes des mangroves. Les moyennes de l'indice Mort/Vivant de la faune commune sont de 100 % pour les mangroves et de 81,44 % pour les autres stations, pour la faune rare, ces moyennes sont égales à 41,67 % pour les mangroves et à 23,15 % pour les autres stations. Ces moyennes indiquent une importante accumulation d'espèces rares, correspondant aux 3/5 de la biodiversité des assemblages de coquilles mortes des mangroves, contrairement aux espèces communes, dont l'accumulation est nulle. La préservation des communautés biologiques et l'accumulation d'espèces mortes sont plus faibles dans les mangroves que dans les autres environnements, quelle que soit l'abondance des espèces.

Les environnements de mangroves montrent donc une préservation et une accumulation différentielles en fonction l'abondance des espèces, avec une préservation plus importante et une accumulation plus faible des espèces communes que des espèces rares. Cependant, cette préservation de la biodiversité vivante des espèces communes reste nettement plus faible dans ces environnements acides que dans les environnements de pH plus basique.

Les comparaisons statistiques des indices de fidélité de la faune commune donnent un résultat significatif pour les **mangroves (figure 4.28B)**. Les valeurs de l'indice Vivant/Mort des stations de mangroves sont significativement ( $p = 0,0006$ ) plus faibles que celles des autres stations ( $\Delta\text{IDF V/Mmoy} = -39,68 \%$ ). La différence entre les indices Mort/Vivant des stations de mangroves et des autres stations, n'est pas significative ( $\Delta\text{IDF M/Vmoy} = 18,56 \%$  ;  $p = 0,245$ ). La préservation des espèces communes vivantes est donc statistiquement plus faible dans les **mangroves** que dans les environnements sans mangrove.

Les comparaisons statistiques des indices de fidélité de la faune rare donnent également un résultat significatif pour les **mangroves (figure 4.28B)**. Les valeurs de l'indice Mort/Vivant des stations de mangroves sont significativement ( $p = 0,047$ ) plus élevées que celles des autres stations ( $\Delta\text{IDF M/Vmoy} = 18,52 \%$ ). La différence entre les indices Vivant/Mort des stations de mangroves et des autres stations, n'est pas significative ( $\Delta\text{IDF V/Mmoy} = -23,23 \%$  ;  $p = 0,151$ ). L'accumulation d'espèces rares mortes est alors statistiquement plus faible dans les **mangroves** que dans les environnements sans mangrove.

Ces analyses démontrent l'influence du pH sur la préservation et l'accumulation des espèces communes et rares. La plus faible préservation de la biodiversité vivante dans les environnements de pH faible et variable est statistiquement démontrée, en particulier pour les espèces communes, ainsi que l'accumulation plus faible d'espèces allochtones ou diachrones

dans ces environnements, impliquant essentiellement des espèces rares. Cette faible préservation et accumulation d'espèces caractérise les mangroves, et suggère une utilisation contestable de ces environnements pour les études paléontologiques. Les espèces communes restent cependant plus fiables pour les estimations de la biodiversité d'origine ou les reconstitutions environnementales, que les espèces rares.

### Conséquences de la préservation différentielle entre espèces rares et communes

La forte ségrégation des valeurs des indices de fidélité (**figure 4.23A**) des espèces rares et communes, suppose une préservation et une accumulation différentielles. La faune d'espèces rares montre une préservation des biocénoses beaucoup plus variable que la faune d'espèces communes. De plus, ces deux faunes appartiennent à des domaines d'accumulation bien distincts, avec une accumulation d'espèces allochtones ou diachrones plus faible pour les espèces communes que pour les espèces rares. L'abondance relative des espèces, liée à la structure des communautés, joue donc un rôle majeur sur la préservation de la biodiversité dans les assemblages de coquilles mortes et sur la représentativité de ces assemblages. Les assemblages de coquilles des espèces communes reflètent mieux les communautés vivantes et souffrent moins de l'accumulation d'espèces allochtones ou diachrones, alors que les assemblages de coquilles des espèces rares montrent en moyenne une plus faible préservation des communautés vivantes et sont très fortement pollués par l'apport d'espèces allochtones ou le mélange d'espèces diachroniques (**figure 4.23B**). Les assemblages d'espèces communes portent donc des informations plus fiables pour caractériser les conditions environnementales locales. Ce résultat est plutôt rassurant, étant donné que les reconstitutions paléoenvironnementales sont souvent basées sur les associations d'espèces communes.

Les analyses statistiques permettent de relier la variabilité des indices de fidélité des espèces rares et communes aux paramètres environnementaux (**tableau 4.5**).

COMMUNE		RARE		TOTALE	
Préservation	Accumulation	Préservation	Accumulation	Préservation	Accumulation
<b>Paramètre de la nature du substrat :</b>		<b>Paramètre de la nature du substrat :</b>		<b>Paramètre de la nature du substrat :</b>	
<i>Substrat induré (-)</i>	<i>Corail (-)</i>	<i>Substrat induré (-)</i>	<i>Substrat meuble et fin (+)</i> <i>Herbier (-)</i>	<i>Substrat induré (-)</i>	
<b>Paramètre de la bathymétrie :</b>		<b>Paramètre de la bathymétrie :</b>		<b>Paramètre de la bathymétrie :</b>	
<i>Z. Intertidale (-)</i> <i>Z. de la pente (+)</i>	<i>Z. profonde (+)</i>	<i>Z. intertidale (-)</i>	<i>Z. intertidale (-)</i> <i>Z. profonde (+)</i>	<i>Z. intertidale (-)</i> <i>Z. de la pente (+)</i>	<i>Z. intertidale (-)</i> <i>Z. profonde (+)</i>
<b>Paramètre de la salinité</b>		<b>Paramètre de la salinité</b>		<b>Paramètre de la salinité</b>	
<i>Env. saumâtre (-)</i>		<i>Env. saumâtre (-)</i>		<i>Env. saumâtre (-)</i>	
<b>Paramètre de l'hydrodynamisme</b>		<b>Paramètre de l'hydrodynamisme</b>		<b>Paramètre de l'hydrodynamisme</b>	
	<i>Env. modéré (+)</i>		<i>Env. calme (-)</i> <i>Env. modéré (+)</i>		<i>Env. modéré (+)</i>
<b>Paramètre du pH de l'eau</b>		<b>Paramètre du pH de l'eau</b>		<b>-</b>	
<i>Mangrove (-)</i>			<i>Mangrove (-)</i>		

**Tableau 4.5 :** Tableau résumant les résultats significatifs des analyses statistiques des indices de fidélité en fonction de paramètres environnementaux pour les faunes commune, rare et totale, et leurs interprétations. (-) Préservation ou accumulation plus faible dans ces environnements ; (+) préservation ou accumulation plus importante dans ces environnements.

La différenciation des espèces en fonction de leur abondance apporte plus de résultats significatifs pour certains paramètres environnementaux que l'analyse de l'ensemble de la faune. Selon la nature du substrat par exemple, des préservations et des accumulations différentielles des espèces selon leur abondance peuvent être observées (**figure 4.24 et 4.25**). Les environnements de substrat induré montrent une plus faible préservation de la biodiversité vivante que les substrats mixtes ou les substrats meubles et fins, quelle que soit l'abondance des espèces. Mais les assemblages de coquilles mortes de ces environnements meubles et fins sont plus pollués par l'apport d'espèces allochtones ou le mélange d'espèces diachroniques, concernant essentiellement des espèces rares, que les substrats indurés, comme des environnements coralliens présentant une plus faible accumulation d'espèces mortes, surtout communes, que les autres environnements. Enfin, les fonds à herbier se caractérisent également par une accumulation plus faible d'espèces rares mortes que les fonds équivalents, meubles ou indurés, sans herbiers. Pour le paramètre de l'hydrodynamisme, une accumulation différentielle des espèces, selon leur abondance, dans les assemblages de coquilles mortes en fonction de l'énergie du milieu peut être discernée (**figure 4.27**). Les espèces communes, comme les espèces rares, s'accumulent plus dans les environnements d'hydrodynamisme modéré que dans les environnements agités ou dans les environnements calmes, dans lesquels l'accumulation d'espèces mortes est la plus faible. Néanmoins dans les environnements d'hydrodynamisme modéré, aussi bien que dans les environnements calmes, l'accumulation d'espèces allochtones ou diachrones concerne essentiellement des espèces rares.

D'autres paramètres, comme la bathymétrie (**figure 4.26**) ou la salinité de l'eau (**figure 4.28**), présentent des résultats similaires, que la structure de la population soit prise en compte ou non. Pour le paramètre de la bathymétrie, les tendances décrites par les faunes commune, rare ou totale sont les mêmes : une augmentation progressive de la préservation des communautés vivantes et de l'accumulation d'espèces allochtones ou diachrones depuis les environnements littoraux vers les environnements profonds. Pour le paramètre de la salinité de l'eau, la plus faible préservation de la biodiversité vivante dans les environnements saumâtres que dans les environnements marins est commune aux faunes commune, rare et totale. Que se soit pour la bathymétrie ou la salinité de l'eau, les espèces communes se préservent mieux que les espèces rares dans les assemblages de coquilles mortes qui sont plus fortement pollués par l'accumulation d'espèces rares.

Enfin, dans certains cas, la différenciation des espèces communes et rares permet de mettre en évidence l'influence d'un paramètre *a priori* sans effet notable sur la préservation ou l'accumulation d'espèces dans les assemblages de coquilles mortes. C'est le cas du paramètre du pH de l'eau, dont l'influence est minimisée pour la faune totale mais pas pour les espèces communes ou les espèces rares. Les mangroves sont caractérisées par une plus faible préservation des espèces communes vivantes et une plus faible accumulation d'espèces allochtones ou diachrones, en particulier pour les espèces rares, que les environnements sans mangrove (**figure 4.28**). Les mangroves sont associées à un pH plus acide, favorisant donc une destruction des coquilles par dissolution précoce à la surface du sédiment et éliminant ainsi indistinctement les espèces autochtones et allochtones dans ces environnements plutôt que dans des conditions marines normales.

Dans l'ensemble, l'enregistrement de la biodiversité des espèces communes dans les assemblages de coquilles mortes est moins perturbé que celui des espèces rares. La prise en compte de la structure de la population s'avère donc importante pour la fiabilité des études paléontologiques, les espèces communes étant les plus fiables pour les études paléoenvironnementales et les estimations de la biodiversité locale. Sur la base des résultats obtenus ici, des recommandations peuvent être faites pour améliorer les résultats des études paléontologiques en s'appuyant sur les assemblages morts les plus représentatifs et en écartant les environnements à risque (**tableau 4.6**).

Variables	Paléoenvironnement	Variables	Paléoenvironnement
Vase	Commune	<b>Mangrove</b>	Commune
Sable fin	Commune	<b>Saumâtre</b>	Commune
<b>Sable mixte</b>	Commune	<b>Calme</b>	Commune
Sable grossier	Commune	Modéré	Commune
Fonds rocheux	Commune	Agité	Commune
Corail	Commune	<b>Intertidale</b>	Commune
<b>Herbier</b>	Commune	<b>Platier</b>	Commune
<b>Induré</b>	Commune	Pente	Commune
Mixte	Commune	<b>Profond</b>	Commune
<b>Meuble et fin</b>	Commune		

Tableau 4.6 : Type de faunes à prendre en compte pour faire les reconstitutions paléoenvironnementales les plus fiables en fonction de l'environnement étudié. En orange, les environnements à risque pour ces études à cause de leur plus faible préservation des communautés locales, quel que soit le type de faunes.

### III.2. Impact de la minéralogie des coquilles

*Existe-t-il une préservation de la biodiversité ou une accumulation d'espèces mortes différentielle en fonction de la nature minéralogique des coquilles ?*

Le **tableau 4.7** présente, pour la faune en aragonite et pour la faune en calcite, les richesses taxonomiques (Vivante, Morte, Vivante/Morte, Totale), ainsi que les indices de fidélité (IDF V/M, IDF M/V) calculés pour chaque station.

La richesse spécifique totale varie entre 4 et 155 espèces en aragonite et entre 1 et 20 espèces en calcite dans le lagon. Pour toutes les stations, la faune en aragonite est plus diversifiée, avec une biodiversité moyenne d'environ 60 espèces par station, que la faune en calcite dont la biodiversité moyenne est d'environ 9 espèces par station. Le nombre d'espèces enregistrées uniquement dans les communautés vivantes est compris entre 0 et 25 espèces en aragonite et entre 0 et 5 espèces en calcite, alors que le nombre d'espèces enregistrées uniquement dans les assemblages morts varie entre 1 et 72 espèces en aragonite et entre 0 et 15 espèces en calcite, enfin la richesse taxonomique des espèces enregistrées dans les communautés vivantes et les assemblages morts est comprise entre 1 et 79 espèces en aragonite et entre 0 et 11 espèces en calcite. Les indices de fidélité montrent une grande variabilité de valeurs pour les deux faunes. L'indice Vivant/Mort est compris entre 13,33 % et 100 % pour la faune en aragonite et entre 0 % et 100 % pour la faune en calcite, alors que l'indice Mort/Vivant est compris entre 8,57 % et 67,44 % pour la faune en aragonite et entre 0 % et 100 % pour la faune en calcite. L'indice Mort/Vivant de la station 1247 n'est pas calculable pour la faune en calcite, cette station est donc exclue des analyses statistiques. La variabilité des indices pour la faune en calcite en bleu et la faune en aragonite en rouge est illustrée dans **figure 4.29A**.

Pour la faune en aragonite, les 36 stations se distribuent dans trois domaines de préservation :

- **Remplacement de la biodiversité vivante (quadrant SW)** : 5 stations, soit 14 % des sites échantillonnés : 1238, 1240, 1243, 1252 et 1262.
- **Forte préservation et accumulation (quadrant SE)** : 15 stations, soit 42 % des sites échantillonnés : 1249, 1250, 1251, 1255, 1256, 1257, 1260, 1261, 1264, 1265, 1266, 1267, 1268, 1272 et 1275.

Station	ARAGONITE						CALCITE					
	V	M	V/M	total	IDFV/M	IDFM/V	V	M	V/M	total	IDFV/M	IDFM/V
1237	14	62	79	155	84,95	56,03	2	11	2	15	50	15,38
1238	13	3	2	18	13,33	40	2	0	2	4	50	100
1239	4	2	2	8	33,33	50	0	0	1	1	100	100
1240	18	28	58	104	76,32	67,44	3	2	11	16	78,57	84,62
1241	18	14	10	42	35,71	41,67	5	1	0	6	0	0
1242	22	42	58	122	72,5	58	4	6	3	13	42,86	33,33
1243	5	28	4	37	44,44	12,5	4	1	0	5	0	0
1244	6	2	2	10	25	50	1	0	1	2	50	100
1245	8	27	32	67	80	54,24	1	1	4	6	80	80
1246	25	21	31	77	55,36	59,62	1	1	3	5	75	75
1247	1	1	2	4	66,67	66,67	3	0	0	3	0	-
1249	1	64	6	71	85,71	8,57	1	15	1	17	50	6,25
1250	4	57	34	95	89,47	37,36	0	6	2	8	100	25
1251	2	72	42	116	95,45	36,84	1	9	4	14	80	30,77
1252	4	4	1	9	20	20	5	0	1	6	16,67	100
1253	13	15	23	51	63,89	60,53	2	3	1	6	33,33	25
1254	2	9	12	23	85,71	57,14	2	3	0	5	0	0
1255	3	23	19	45	86,36	45,24	1	7	1	9	50	12,5
1256	2	25	11	38	84,62	30,56	0	8	3	11	100	27,27
1257	1	17	9	27	90	34,62	0	2	2	4	100	50
1259	6	27	39	72	86,67	59,09	3	8	6	17	66,67	42,86
1260	4	60	42	106	91,3	41,18	1	9	10	20	90,91	52,63
1261	3	62	33	98	91,67	34,74	3	11	6	20	66,67	35,29
1262	3	9	2	14	40	18,18	3	0	1	4	25	100
1263	4	7	8	19	66,67	53,33	1	1	0	2	0	0
1264	12	39	24	75	66,67	38,1	1	6	1	8	50	14,29
1265	0	36	15	51	100	29,41	1	5	1	7	50	16,67
1266	8	14	12	34	60	46,15	2	4	1	7	33,33	20
1267	3	48	13	64	81,25	21,31	2	3	0	5	0	0
1268	4	60	40	104	90,91	40	1	8	3	12	75	27,27
1269	11	16	33	60	75	67,35	0	4	9	13	100	69,23
1270	12	30	31	73	72,09	50,82	1	8	4	13	80	33,33
1271	13	25	45	83	77,59	64,29	1	4	9	14	90	69,23
1272	8	25	18	51	69,23	41,86	1	5	2	8	66,67	28,57
1273	3	36	37	76	92,5	50,68	0	7	7	14	100	50
1275	0	53	10	63	100	15,87	0	13	1	14	100	7,14

Tableau 4.7 : Tableau résumant par station le nombre d'espèces uniquement présentes dans les communautés vivantes (V), d'espèces uniquement présentes dans les assemblages morts (M), et d'espèces présentes dans les assemblages vivants et morts (V/M), le nombre total d'espèces et les indices de fidélité Vivant/Mort et Mort/Vivant pour la faune d'espèces en aragonite (à gauche) et la faune d'espèces en calcite (à droite).

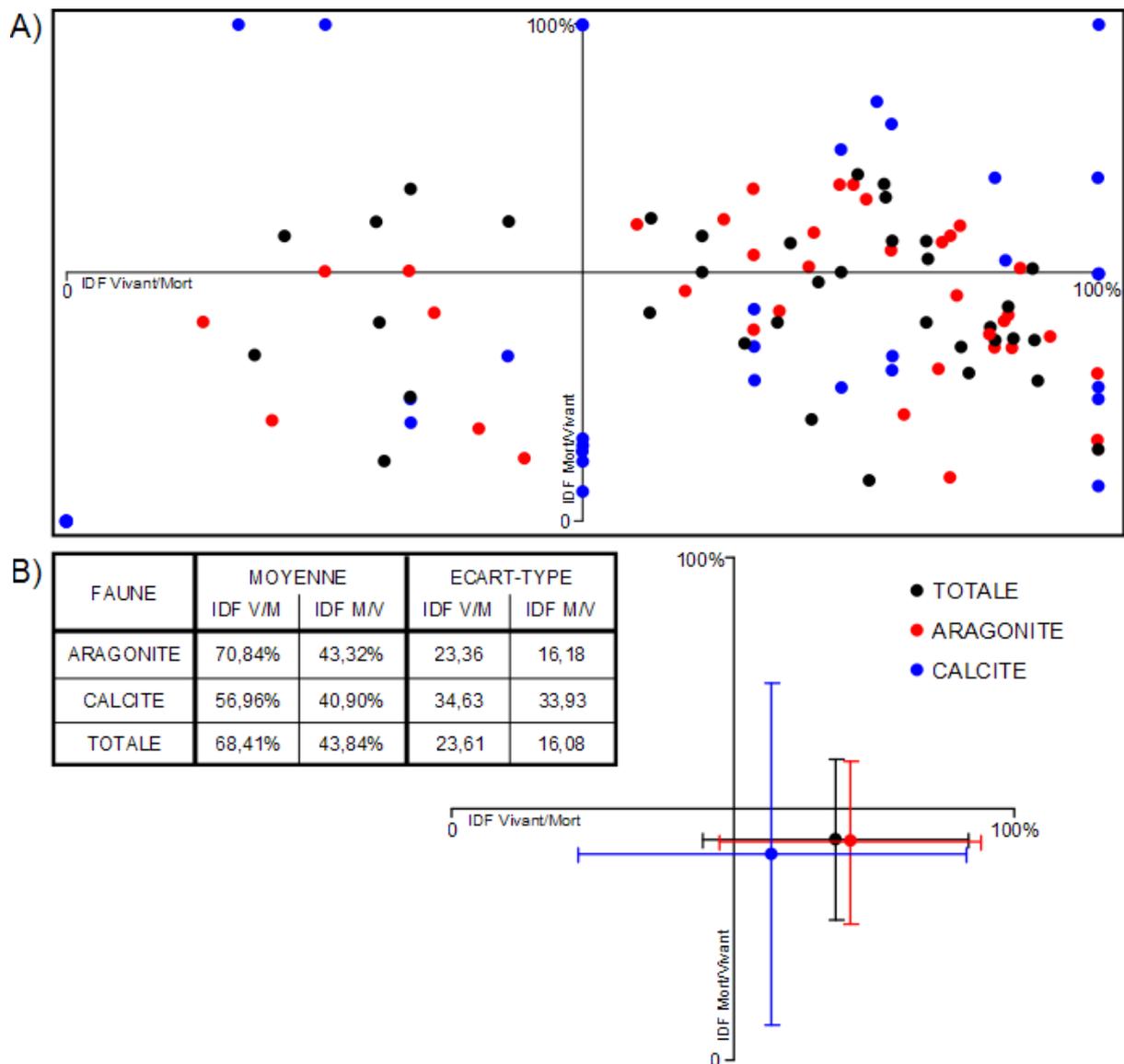


Figure 4.29 : A) Distribution spatiale des stations dans l'espace 2D défini par les indices de fidélité Vivant/Mort (en abscisse) et Mort/Vivant (en ordonnée) et illustrant l'hétérogénéité de la préservation de la biodiversité pour la faune en aragonite (en rouge), la faune en calcite (en bleu) et la faune totale (en noir). B) Comparaison des moyennes et écart-types des indices de fidélité entre ces trois faunes, testant l'influence de la nature minéralogique des coquilles sur la préservation des biocénoses.

- **Forte préservation et faible accumulation (quadrant NE)** : 14 stations, soit 39 % des sites échantillonnés : 1237, 1240, 1242, 1245, 1246, 1247, 1253, 1254, 1259, 1263, 1269, 1270, 1271 et 1273.
- Les stations 1239 et 1244 se trouvent à la limite entre deux domaines.

Une grande majorité des sites, près de 81 % des stations, préservent au moins la moitié de la biodiversité initiale dans les assemblages de coquilles mortes ( $IDF\ V/M \geq 50\%$ ). Cependant, 56 % des stations montrent une importante accumulation d'espèces mortes, représentant au moins la moitié de la biodiversité des assemblages de coquilles ( $IDF\ M/V \leq 50\%$ ). Les espèces en aragonite présentent donc globalement une bonne préservation des communautés vivantes dans des assemblages de coquilles mortes malheureusement fortement pollués par la présence d'espèces exogènes. Les espèces en aragonite montrent alors un bon potentiel pour les études paléoenvironnementales mais peuvent également représenter un risque non négligeable pour les estimations de la biodiversité locale.

Pour la faune en calcite, les 35 stations se distribuent dans les quatre domaines de préservation :

- **Remplacement de la biodiversité vivante (quadrant SW)** : 8 stations, soit 23 % des sites échantillonnés : 1241, 1242, 1243, 1253, 1254, 1263, 1266 et 1267.
- **Faible préservation et accumulation (quadrant NW)** : 2 stations, soit 6 % des sites échantillonnés : 1252 et 1262
- **Forte préservation et accumulation (quadrant SE)** : 9 stations, soit 26 % des sites échantillonnés : 1250, 1251, 1256, 1259, 1261, 1268, 1270, 1272 et 1275.
- **Forte préservation et faible accumulation (quadrant NE)** : 7 stations, soit 20 % des sites échantillonnés : 1239, 1240, 1245, 1246, 1260, 1269 et 1271.
- 9 stations se placent à la limite entre deux domaines : 1237, 1238, 1244, 1249, 1255, 1257, 1264, 1265 et 1273.

Près de 72 % des sites, soit la grande majorité des stations montrent ainsi une bonne préservation des communautés vivantes, avec au moins la moitié de la biodiversité initiale conservée dans les assemblages de coquilles mortes ( $IDF\ V/M \geq 50\%$ ). Parallèlement, seul 32 % des stations présentent une faible accumulation d'espèces mortes, représentant moins de la moitié de la biodiversité des assemblages de coquilles ( $IDF\ M/V > 50\%$ ). Les espèces en calcite présentent globalement une bonne préservation des communautés vivantes, mais également une importante pollution des assemblages de coquilles mortes, par l'apport d'espèces allochtones ou la persistance d'espèces diachroniques. Les espèces en calcite montrent alors un certain potentiel pour les études paléoenvironnementales, mais représentent une source d'erreur importante pour les estimations de la biodiversité locale.

La forte variabilité de préservation des biocénoses entre les stations, est commune aux faunes en aragonite et en calcite. Les champs de distribution des stations de la faune en aragonite, de la faune en calcite et de la faune totale se superposent très largement (**figure 4.29A**). Les moyennes des indices de fidélité des trois faunes, comprises entre 55 % et 75 % pour l'indice Vivant/Mort et entre 40 % et 45 % pour l'indice Mort/Vivant, sont très proches et se placent toutes dans le même domaine de préservation (**figure 4.29B**). Ces valeurs suggèrent une préservation relativement bonne de la biodiversité vivante et une accumulation relativement importante d'espèces mortes. La faune en calcite montre la plus faible préservation de la biodiversité initiale ( $IDF\ V/M_{moy} = 56,96\%$ ), alors que la faune en aragonite a la plus importante préservation des communautés vivantes ( $IDF\ V/M_{moy} = 70,84\%$ ). La faune totale montre une préservation intermédiaire entre ces deux faunes ( $IDF\ V/M_{moy} = 68,41\%$ ). De plus, la faune en calcite montre également la plus importante accumulation d'espèces mortes ( $IDF\ M/V_{moy} = 40,90\%$ ), suivie de la faune en aragonite ( $IDF\ M/V_{moy} = 43,32\%$ ) et de la faune totale ( $IDF\ M/V_{moy} = 43,84\%$ ). La faune en calcite se différencie donc bien, avec une préservation nettement plus faible des communautés vivantes et une accumulation plus importante d'espèces mortes que les deux autres faunes, mais la distinction entre la faune en aragonite et la faune totale n'est pas aussi évidente, ces deux faunes présentant une préservation et une accumulation d'espèces sensiblement comparables.

Ces observations démontrent un différentiel de préservation en fonction de la nature minéralogique des coquilles, en particulier pour les coquilles calcitiques. La faune en aragonite se caractérise par une préservation plus importante de la biodiversité vivante et une accumulation plus faible d'espèces allochtones ou diachrones que la faune en calcite, qui se caractérise par la préservation d'à peine plus de la moitié de la biodiversité des communautés initiales dans les assemblages de coquilles mortes. Les espèces en aragonite sont alors plus fiables pour les reconstitutions paléoenvironnementales et les estimations de la biodiversité d'origine que les espèces en calcite. La grande variabilité de préservation des biocénoses

dépend très probablement de paramètres environnementaux, dont l'impact doit être identifié pour la faune en aragonite et la faune en calcite.

*La nature du substrat affecte-t-elle la préservation des communautés vivantes des faunes en aragonite et/ou en calcite ?*

### Préservation différentielle des espèces en aragonite et en calcite en fonction du type de substrat

Les trois types de substrats (meuble et fin, induré et mixte) montrent des moyennes de l'indice Vivant/Mort comprises entre 60 % et 85 % pour la faune en aragonite et entre 45 % et 70 % pour la faune en calcite (**figure 4.30A et B**). La préservation des communautés vivantes, pour tous les types de substrat, est globalement bonne pour la faune en aragonite, correspondant à plus des 3/5 de la biodiversité vivante, et plutôt moyenne pour la faune en calcite, pouvant correspondre à moins de la moitié de la biodiversité initiale. Cependant, la préservation de la biodiversité vivante est variable en fonction du substrat, quelle que soit la minéralogie des coquilles. Pour la faune en aragonite, les substrats meubles et fins montrent la préservation des communautés vivantes la plus importante (IDF V/Mmoy = 82,20 %) suivis des substrats mixtes (IDF V/Mmoy = 81,19 %) et des substrats indurés, dans lesquels la préservation est la plus faible (IDF V/Mmoy = 60,72 %). Pour la faune en calcite, la préservation de la biodiversité initiale est maximale dans les substrats mixtes (IDF V/Mmoy = 66,26 %), puis diminue dans les substrats meubles et fins (IDF V/Mmoy = 50,71 %) et les substrats indurés (IDF V/Mmoy = 46,07 %). La présence de substrat à sédiments meubles augmente donc considérablement la préservation de la biodiversité vivante des faunes en aragonite et en calcite, les substrats indurés se caractérisant par la plus faible préservation *in situ* des communautés vivantes.

Les moyennes de l'indice Mort/Vivant pour les trois types de substrats sont comprises entre 40 % et 50 % pour la faune en aragonite et entre 15 % et 50 % pour la faune en calcite. Ces valeurs impliquent une accumulation d'espèces mortes plus importante et variable pour la faune en calcite, pouvant représenter jusqu'à 85 % de la biodiversité morte, que pour la faune en aragonite, représentant au plus à 60 % de la biodiversité morte. Pour les deux faunes, l'accumulation d'espèces mortes est maximale dans les substrats meubles et fins (IDF M/Vmoy = 40,42 % pour la faune en aragonite ; IDF M/Vmoy = 16,10 % pour la faune en calcite), puis elle diminue dans les substrats mixtes (IDF M/Vmoy = 48,50 % pour la faune en aragonite ; IDF M/Vmoy = 34,47 % pour la faune en calcite) et dans les substrats indurés (IDF M/Vmoy = 48,91 % pour la faune en aragonite ; IDF M/Vmoy = 45,49 % pour la faune en calcite). La présence de substrat à sédiments meubles augmente donc l'accumulation d'espèces allochtones ou diachrones dans les assemblages de coquilles mortes aussi bien pour la faune en aragonite que pour la faune en calcite. Cette accumulation reste cependant très importante même dans les substrats indurés, puisqu'elle correspond à au moins la moitié de la biodiversité des assemblages de coquilles mortes, quelque soit la minéralogie des coquilles.

Ainsi, l'existence de substrats meubles, temporaires ou permanents, favorise la préservation des communautés vivantes et l'accumulation d'espèces mortes pour les faunes en aragonite et en calcite. Les espèces en aragonite présentent une diminution progressive de la préservation des communautés vivantes et de l'accumulation d'espèces allochtones ou diachrones dans les assemblages de coquilles mortes depuis des environnements à substrat meuble et fin vers les environnements à substrat induré. Les espèces en calcite montrent une préservation plus importante de la biodiversité vivante et une accumulation d'espèces mortes plus importante dans les environnements de sédiments meubles (substrat meuble et fin ou substrat mixte) que dans les environnements à substrat induré.

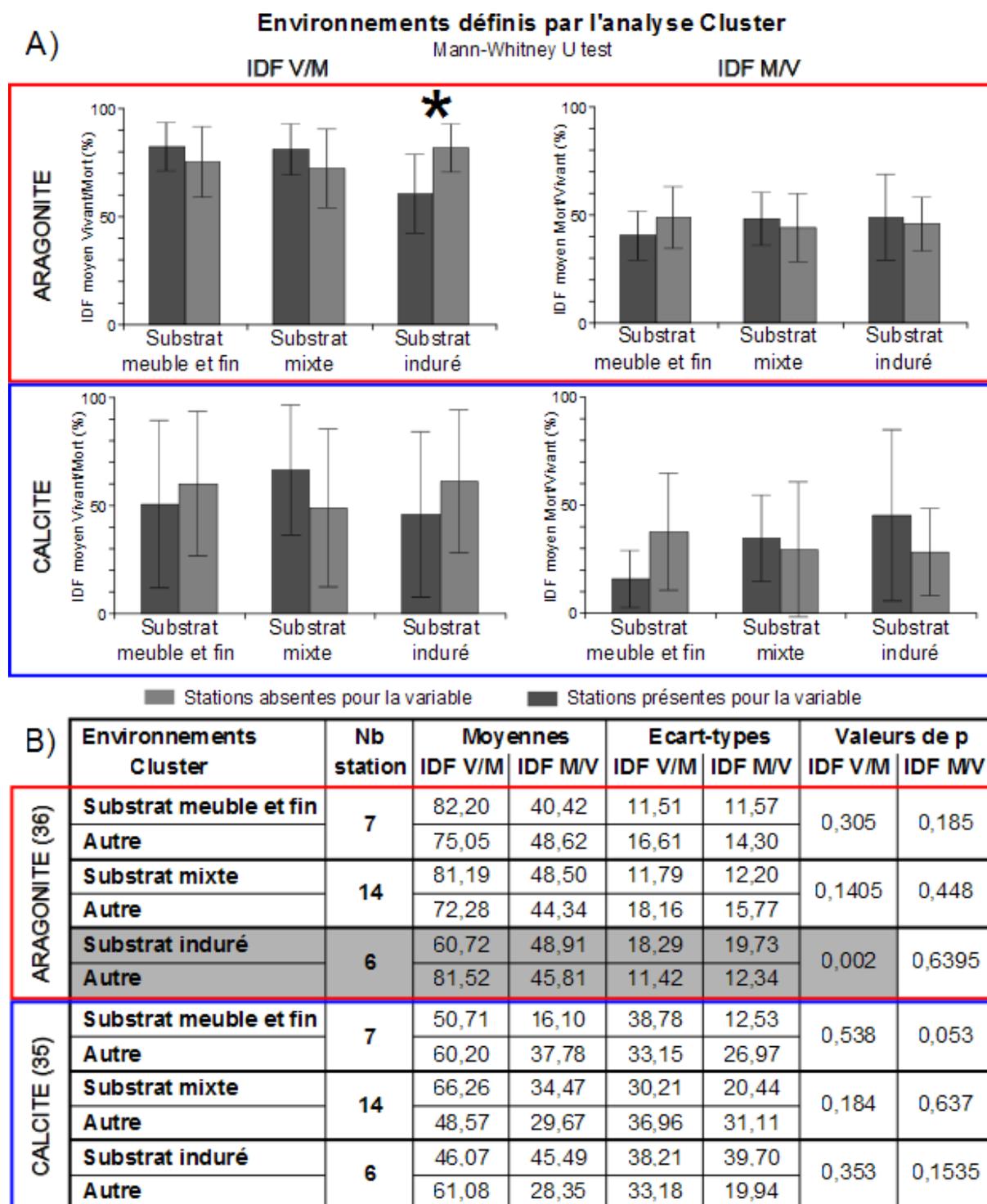


Figure 4.30 : A) Comparaison des moyennes des indices de fidélité en fonction des trois environnements définis par l'analyse Cluster des communautés vivantes pour la faune en aragonite (cadre rouge) et la faune en calcite (cadre bleu). A gauche l'indice Vivant/Mort et à droite l'indice Mort/Vivant. B) Tableau des moyennes et écart-types de ces indices et des valeurs de p des comparaisons statistiques des stations présentes ou absentes dans ces environnements. Les résultats significatifs sont signalés par un astérisque sur la figure et en gris dans le tableau.

Les comparaisons statistiques des indices de fidélité de la faune en aragonite donnent un résultat significatif pour le **substrat induré (figure 4.30B)**. Les valeurs de l'indice Vivant/Mort des stations à substrat induré sont significativement ( $p = 0,002$ ) plus faibles que les valeurs des autres stations ( $\Delta \text{IDF V/M moy} = -20,80 \%$ ). La différence entre les indices Mort/Vivant des stations à substrat induré et des autres stations, n'est pas significative

( $p = 0,6395$  ;  $\Delta\text{IDF M/Vmoy} = 3,1\%$ ). Ce résultat suggère donc une préservation de la biodiversité vivante des espèces en aragonite statistiquement plus faible dans les environnements à **substrat induré** que dans les environnements à substrat meuble et fin ou à substrat mixte. Avec des valeurs de  $p$ , pour les indices Vivant/Mort et Mort/Vivant, de 0,305 et 0,185 pour le substrat meuble et fin et de 0,1405 et 0,448 pour le substrat mixte, aucun autre environnement ne montre de différence significative.

Les comparaisons statistiques des indices Vivant/Mort et Mort/Vivant de la faune en calcite donnent des valeurs de  $p$  de 0,538 et 0,053 pour les substrats meubles et fins, de 0,184 et 0,637 pour les substrats mixtes et de 0,353 et 0,1535 pour les substrats indurés. Aucune différence significative n'est donc observée pour ces trois types de substrat.

La préservation plus faible de la biodiversité vivante dans les environnements à substrat induré est statistiquement démontrée pour la faune en aragonite, mais pas pour la faune en calcite (**figure 4.30A**). Le type de substrat influence donc significativement la préservation des communautés vivantes des espèces en aragonite dans les assemblages de coquilles mortes. Cependant, les espèces en calcite ne montrent pas, *a priori*, de préservation ou d'accumulation d'espèces différentielles selon le type de substrat.

A cause de la préservation privilégiée des espèces en aragonite et de l'accumulation préférentielle des espèces en calcite dans les assemblages de coquilles mortes, les espèces en aragonite sont les espèces les plus fiables pour les reconstitutions paléoenvironnementales et les estimations de la biodiversité locale quel que soit le type de substrat, contrairement aux espèces en calcite, dont la plus faible préservation des communautés vivantes et la forte pollution des assemblages de coquilles mortes, peuvent être source d'erreur pour ces études paléontologiques, d'autant plus dans les environnements à substrat induré.

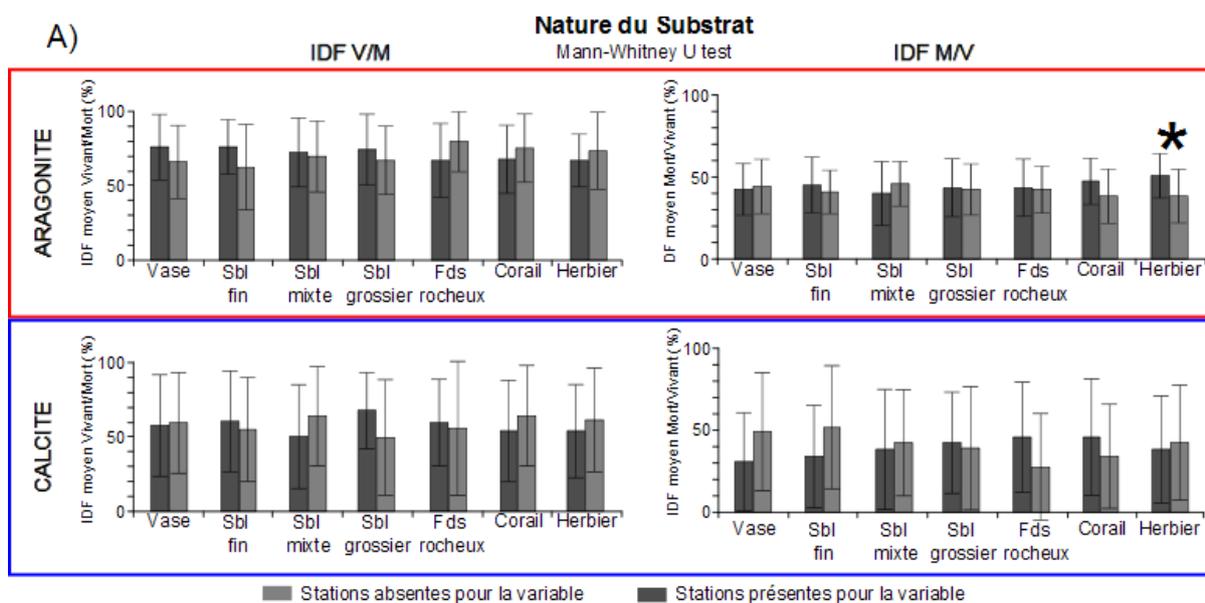
### Préservation différentielle des espèces en aragonite et en calcite en fonction des propriétés du substrat

Les moyennes de l'indice de fidélité Vivant/Mort de toutes les variables environnementales sont comprises entre 65 % et 80 % pour la faune en aragonite et entre 50 % et 70 % pour la faune en calcite. Ces valeurs traduisent une préservation de la biodiversité vivante des espèces en aragonite et en calcite relativement bonne et variable en fonction de la nature du substrat (**figure 4.31A et B**). Pour la faune en aragonite, un différentiel de préservation est observé entre les substrats meubles, dont les moyennes sont comprises entre 70 % et 80 % ( $\text{IDF V/Mmoy} = 74,82\%$ ), et les substrats indurés, dont les moyennes sont comprises entre 65 % et 70 % ( $\text{IDF V/Mmoy} = 67,37\%$ ). La préservation des communautés vivantes des espèces en aragonite est donc supérieure dans les substrats meubles que dans les substrats indurés. Cette observation est cohérente avec les résultats précédemment décrits (**figure 4.30**). La faune en calcite ne montre pas une telle différence de préservation entre les substrats meubles, dont les moyennes sont comprises entre 50 % et 70 % ( $\text{IDF V/Mmoy} = 59,07\%$ ), et les substrats indurés, dont les moyennes sont comprises entre 50 % et 60 % ( $\text{IDF V/Mmoy} = 56,92\%$ ). Parmi les substrats meubles, la préservation des espèces vivantes en aragonite tend à décroître entre les substrats de granulométrie fine, telle que la vase ( $\text{IDF V/Mmoy} = 76,30\%$ ) ou le sable fin ( $\text{IDF V/Mmoy} = 75,86\%$ ), et les substrats de granulométrie plus grossière comme le sable mixte ( $\text{IDF V/Mmoy} = 72,48\%$ ) ou le sable grossier ( $\text{IDF V/Mmoy} = 74,66\%$ ). A l'inverse, la préservation des espèces en calcite augmente globalement depuis la vase ( $\text{IDF V/Mmoy} = 57,60\%$ ), vers le sable fin ( $\text{IDF V/Mmoy} = 60,44\%$ ), le sable mixte ( $\text{IDF V/Mmoy} = 50,82\%$ ) et enfin vers le sable grossier ( $\text{IDF V/Mmoy} = 67,43\%$ ). Parmi les substrats indurés, la différence de préservation de la biodiversité vivante des espèces en aragonite entre les fonds rocheux ( $\text{IDF}$

V/Mmoy = 67,34 %) et les coraux (IDF V/Mmoy = 67,40 %) n'est pas remarquable, contrairement aux espèces en calcite qui montrent une préservation légèrement plus importante dans les fonds rocheux (IDF V/Mmoy = 59,45 %) que dans les fonds coralliens (IDF V/Mmoy = 54,40 %). Enfin, les environnements à herbier montrent une préservation de la biodiversité initiale comparable à celle des substrats indurés (IDF V/Mmoy = 67,07 % pour la faune en aragonite), et plus particulièrement des environnements coralliens (IDF V/Mmoy = 53,83 %) pour les espèces en calcite.

Les moyennes de l'indice de fidélité Mort/Vivant de toutes les variables environnementales sont comprises entre 40 % et 55 % pour la faune en aragonite et entre 30 % et 50 % pour la faune en calcite. Ces moyennes indiquent une accumulation relativement importante d'espèces mortes, correspondant globalement à plus de la moitié de la biodiversité des assemblages de coquilles pour les deux faunes. La faune en calcite montre un différentiel d'accumulation d'espèces mortes entre les substrats meubles, dont les moyennes sont comprises entre 30 % et 45 % (IDF M/Vmoy = 36,63 %), et les substrats indurés, dont les moyennes sont comprises entre 45 % et 50 % (IDF M/Vmoy = 45,61 %). L'accumulation d'espèces allochtones ou diachrones en calcite est alors plus importante dans les substrats meubles que dans les substrats indurés. Cette observation est cohérente avec les résultats précédemment décrits (**figure 4.30**). La différence d'accumulation d'espèces entre les substrats meubles, dont les moyennes sont comprises entre 40 % et 45 % (IDF M/Vmoy = 42,82 %), et les substrats indurés, dont les moyennes sont comprises entre 40 % et 50 % (IDF M/Vmoy = 45,58 %), n'est pas observée pour les espèces en aragonite. De plus, parmi les substrats meubles, l'accumulation d'espèces mortes en aragonite n'est pas corrélée à la granulométrie du sédiment, l'accumulation d'espèces mortes étant maximale dans le sable mixte (IDF M/Vmoy = 40,19 %), puis diminuant dans la vase (IDF M/Vmoy = 42,56 %), les fonds rocheux (IDF M/Vmoy = 43,56 %), le sable grossier (IDF M/Vmoy = 43,74 %), le sable fin (IDF M/Vmoy = 44,81 %), et enfin dans les fonds coralliens (IDF M/Vmoy = 47,60 %). Pour la faune en calcite, l'accumulation d'espèces allochtones ou diachrones dans les assemblages de coquilles mortes diminue progressivement parmi les substrats meubles depuis la vase (IDF M/Vmoy = 30,83 %), vers le sable fin (IDF M/Vmoy = 34,37 %), le sable mixte (IDF M/Vmoy = 38,73 %), et enfin vers le sable grossier (IDF M/Vmoy = 42,58 %). Parmi les substrats indurés, la différence d'accumulation d'espèces allochtones ou diachrones en calcite entre les fonds rocheux (IDF M/Vmoy = 45,46 %) et les coraux (IDF M/Vmoy = 45,76 %), n'est pas remarquable. Enfin, les environnements à herbier présentent la plus faible accumulation d'espèces mortes pour la faune en aragonite (IDF M/Vmoy = 50,61 %), alors que pour la faune en calcite, l'accumulation d'espèces allochtones ou diachrones est comparable à celle du sable mixte (IDF M/V = 38,17 %).

Ainsi, les espèces vivantes en aragonite se préservent bien dans les assemblages de coquilles mortes dont la pollution, par l'apport d'espèces allochtones ou la persistance d'espèces diachroniques, est relativement importante quelle que soit la nature du substrat. La préservation des espèces en calcite est par contre relativement plus faible et l'accumulation d'espèces mortes globalement plus importante dans les assemblages de coquilles. De façon générale, la préservation de la biodiversité vivante des espèces en aragonite et l'accumulation d'espèces mortes en calcite sont plus importantes dans les substrats meubles que dans les substrats indurés. La granulométrie des sédiments semble influencer sur l'accumulation d'espèces mortes, en particulier pour les espèces en calcite, et la préservation des communautés vivantes. Les substrats de granulométrie fine montrent une préservation plus faible de la biodiversité vivante et une accumulation plus importante d'espèces mortes que les substrats de granulométrie plus grossière pour la faune en calcite. Parallèlement, les substrats de granulométrie fine présentent également une préservation plus importante des espèces vivantes en aragonite que les substrats de granulométrie plus grossière.



**B)**

	Nature du Substrat	Nb stations	Moyennes		Ecart-types		Valeurs de p	
			IDF V/M	IDF M/V	IDF V/M	IDF M/V	IDF V/M	IDF M/V
ARAGONITE (36)	Vase	17	76,30	42,56	21,62	15,57	0,189	0,795
	Autre		65,96	43,99	24,33	17,11		
	Sable fin	23	75,86	44,81	18,90	17,67	0,087	0,47
	Autre		61,98	40,68	28,34	13,40		
	Sable mixte	15	72,48	40,19	23,27	19,14	0,728	0,334
	Autre		69,68	45,55	23,93	13,76		
	Sable grossier	18	74,66	43,74	23,87	17,08	0,335	0,878
	Autre		67,03	42,89	22,87	15,71		
	Fonds rocheux	26	67,34	43,56	24,03	17,25	0,15	0,884
	Autre		79,95	42,67	19,76	13,82		
	Corail	20	67,40	47,60	23,58	14,43	0,329	0,075
	Autre		75,15	37,96	23,09	17,10		
Herbier	14	67,07	50,61	17,27	13,51	0,447	0,029	
Autre		73,25	38,68	26,63	16,29			
CALCITE (35)	Vase	16	57,60	30,83	33,93	30,25	0,8765	0,108
	Autre		59,42	49,39	34,43	35,30		
	Sable fin	22	60,44	34,37	34,11	30,95	0,679	0,141
	Autre		55,45	51,96	34,15	37,09		
	Sable mixte	15	50,82	38,73	34,68	36,53	0,243	0,748
	Autre		64,42	42,54	32,62	32,72		
	Sable grossier	18	67,43	42,58	25,88	30,84	0,111	0,768
	Autre		49,23	39,12	39,01	37,82		
	Fonds rocheux	26	59,45	45,46	29,91	33,99	0,802	0,181
	Autre		56,11	27,75	44,98	31,95		
	Corail	20	54,40	45,76	33,87	35,73	0,404	0,336
	Autre		64,17	34,43	33,83	31,40		
	Herbier	13	53,83	38,17	31,80	32,89	0,5285	0,72
Autre	61,40		42,52	35,21	35,20			

Figure 4.31 : A) Comparaison des moyennes des indices de fidélité en fonction des variables décrivant le paramètre de la nature du substrat pour la faune en aragonite (cadre rouge) et la faune en calcite (cadre bleu). A gauche l'indice Vivant/Mort et à droite l'indice Mort/Vivant. B) Tableau des moyennes et écart-types de ces indices et des valeurs de p des comparaisons statistiques des stations présentes ou absentes de ces variables. Les résultats significatifs sont signalés par un astérisque sur la figure et en gris dans le tableau.

Les comparaisons statistiques des indices de fidélité de la faune en aragonite donnent résultat significatif pour l'**herbier (figure 4.31B)**. Les valeurs de l'indice Mort/Vivant des stations à herbier sont significativement ( $p = 0,029$ ) plus élevées que celles des autres stations ( $\Delta\text{IDF M/Vmoy} = 11,93\%$ ), la différence entre les valeurs de l'indice Vivant/Mort des stations à herbier et des autres stations, n'est pas significative ( $\Delta\text{IDF V/Mmoy} = -6,18\%$  ;  $p = 0,447$ ). Ce résultat implique que les **environnements à herbier** ont une accumulation d'espèces mortes en aragonite statistiquement plus faible que les autres environnements. Aucune autre différence significative de préservation ou d'accumulation d'espèces n'est détectée pour les espèces en aragonite.

Pour la faune en calcite, les analyses comparatives des indices de fidélité Vivant/Mort et Mort/Vivant donnent les valeurs de  $p$  respectives de 0,8765 et 0,108 pour la vase, de 0,679 et 0,141 pour la sable fin, de 0,243 et 0,748 pour le sable mixte, de 0,111 et 0,768 pour le sable grossier, de 0,802 et 0,181 pour les fonds rocheux, de 0,404 et 0,336 pour les coraux et de 0,5285 et 0,72 pour l'herbier. Aucun résultat significatif n'est alors observé pour les espèces en calcite quelle que soit la nature du substrat.

Seule la plus faible accumulation d'espèces allochtones ou diachrones dans les environnements à herbiers pour les espèces en aragonite est statistiquement prouvée (**figure 4.31**). La nature du substrat influence donc significativement l'accumulation d'espèces mortes en aragonite dans les assemblages de coquilles, contrairement aux espèces en calcite qui ne montrent pas, *a priori*, de préservation ou d'accumulation d'espèces différentielles selon la nature du substrat. La faune en aragonite est caractérisée par une meilleure préservation de la biodiversité vivante que la faune en calcite ou l'ensemble de la faune, quel que soit le type de substrats. Les espèces en aragonite sont donc les plus fiables pour les reconstitutions paléoenvironnementales, contrairement aux espèces en calcite, dont la préservation d'à peine plus de la moitié de la biodiversité vivante, suggère qu'il est préférable d'éviter de se baser uniquement sur ces espèces pour les reconstitutions paléoenvironnementales. L'accumulation d'espèces mortes en aragonite ou en calcite dépend beaucoup de la nature du substrat, rendant les estimations de la biodiversité locale très complexes. Il est alors préférable de se référer aux espèces en aragonite dans les environnements de vase, de sable fin et à herbier, aux espèces en calcite dans les environnements de fonds rocheux, et à l'ensemble des espèces dans les environnements de sable mixte, de sable grossier et coralliens.

L'influence de la nature du substrat sur la préservation des communautés vivantes et sur la formation des assemblages morts, est prouvée au travers de ces différentes analyses pour la faune en aragonite. La faune en calcite ne montre pas de différentiel apparent de préservation ou d'accumulation d'espèces en fonction de la nature du substrat. Les espèces en aragonite montrent donc :

- Une préservation plus importante des communautés vivantes que les espèces en calcite.
- Une préservation plus faible de la biodiversité initiale dans les assemblages de coquilles mortes dans les substrats indurés.
- Une accumulation plus faible d'espèces allochtones ou diachrones dans les environnements à herbiers.
- Quel que soit le type de substrat, les espèces en aragonite sont plus fiables pour les études paléoenvironnementales que les espèces en calcite ou l'ensemble de la faune.

## Préservation différentielle des espèces en aragonite et en calcite en fonction de la bathymétrie

### *Comment la bathymétrie influence la préservation et l'accumulation des espèces en aragonite et des espèces en calcite ?*

Les quatre classes bathymétriques présentent des moyennes de l'indice de fidélité Vivant/Mort comprises entre 50 % et 85 % pour la faune en aragonite et entre 45 % et 70 % pour la faune en calcite, traduisant une préservation relativement bonne mais variable en fonction de la profondeur du milieu des communautés vivantes pour la faune en aragonite et la faune en calcite (**figure 4.32A et B**). La préservation des communautés vivantes des espèces en aragonite augmente progressivement depuis la zone intertidale (IDF V/Mmoy = 50,63 %), vers le platier (IDF V/Mmoy = 63,46 %), la pente (IDF V/Mmoy = 79,39 %), et enfin vers la zone profonde (IDF V/Mmoy = 81,06 %). Les espèces en calcite suivent globalement la même tendance, avec une augmentation de la préservation de la biodiversité vivante depuis les environnements peu profond, comme la zone intertidale (IDF V/Mmoy = 49,37 %) et le platier (IDF V/Mmoy = 45,51 %), vers les environnements plus profonds, telles que la pente (IDF V/Mmoy = 64,81 %) et la zone profonde (IDF V/Mmoy = 68,46 %).

Les moyennes de l'indice de fidélité Mort/Vivant des quatre classes bathymétriques sont comprises entre 30 % et 50 % pour la faune en aragonite et entre 30 % et 65 % pour la faune en calcite. Ces valeurs définissent une accumulation relativement importante d'espèces mortes dans les assemblages de coquilles pour la faune en aragonite, représentant au moins la moitié de la biodiversité morte, et une accumulation variable en fonction de la profondeur pour la faune en calcite, pouvant représenter entre 35 % et 70 % de la biodiversité des assemblages de coquilles mortes. Les espèces en aragonite caractérisent une augmentation progressive de l'accumulation d'espèces mortes dans les assemblages de coquilles depuis la zone intertidale (IDF M/Vmoy = 48,01 %), vers le platier (IDF M/Vmoy = 44,66 %), la pente (IDF M/Vmoy = 44,50 %), et enfin vers la zone profonde (IDF M/Vmoy = 32,64 %). Les espèces en calcite montrent également une augmentation globale de l'accumulation d'espèces mortes dans les assemblages de coquilles entre les environnements peu profonds, comme la zone intertidale (IDF M/Vmoy = 62,58 %) et le platier (IDF M/Vmoy = 43,41 %), et les environnements profonds, telles que la pente (IDF M/Vmoy = 34,28 %) et la zone profonde (IDF M/Vmoy = 39,64 %).

En conclusion, les espèces en aragonite, ainsi que les espèces en calcite, montrent une augmentation de la préservation de la biodiversité initiale et de l'accumulation d'espèces allochtones ou diachrones dans les assemblages de coquilles mortes depuis les environnements littoraux vers les environnements profonds.

Les comparaisons statistiques des indices de fidélité de la faune en aragonite donnent plusieurs résultats significatifs (**figure 4.32B**) :

1. **Zone intertidale** : les valeurs de l'indice Vivant/Mort des stations présentes dans cette classe bathymétrique sont significativement ( $p < 0,0001$ ) plus faibles que celles des stations des classes plus profondes ( $\Delta$ IDF V/Mmoy = -30,32 %). La différence de valeurs de l'indice Mort/Vivant des stations intertidales et des autres stations, n'est pas significative ( $\Delta$ IDF M/Vmoy = 7,04 % ;  $p = 0,223$ ). La préservation des communautés vivantes des espèces en aragonite est donc statistiquement plus faible dans les **environnements intertidaux** que dans les environnements plus profonds.

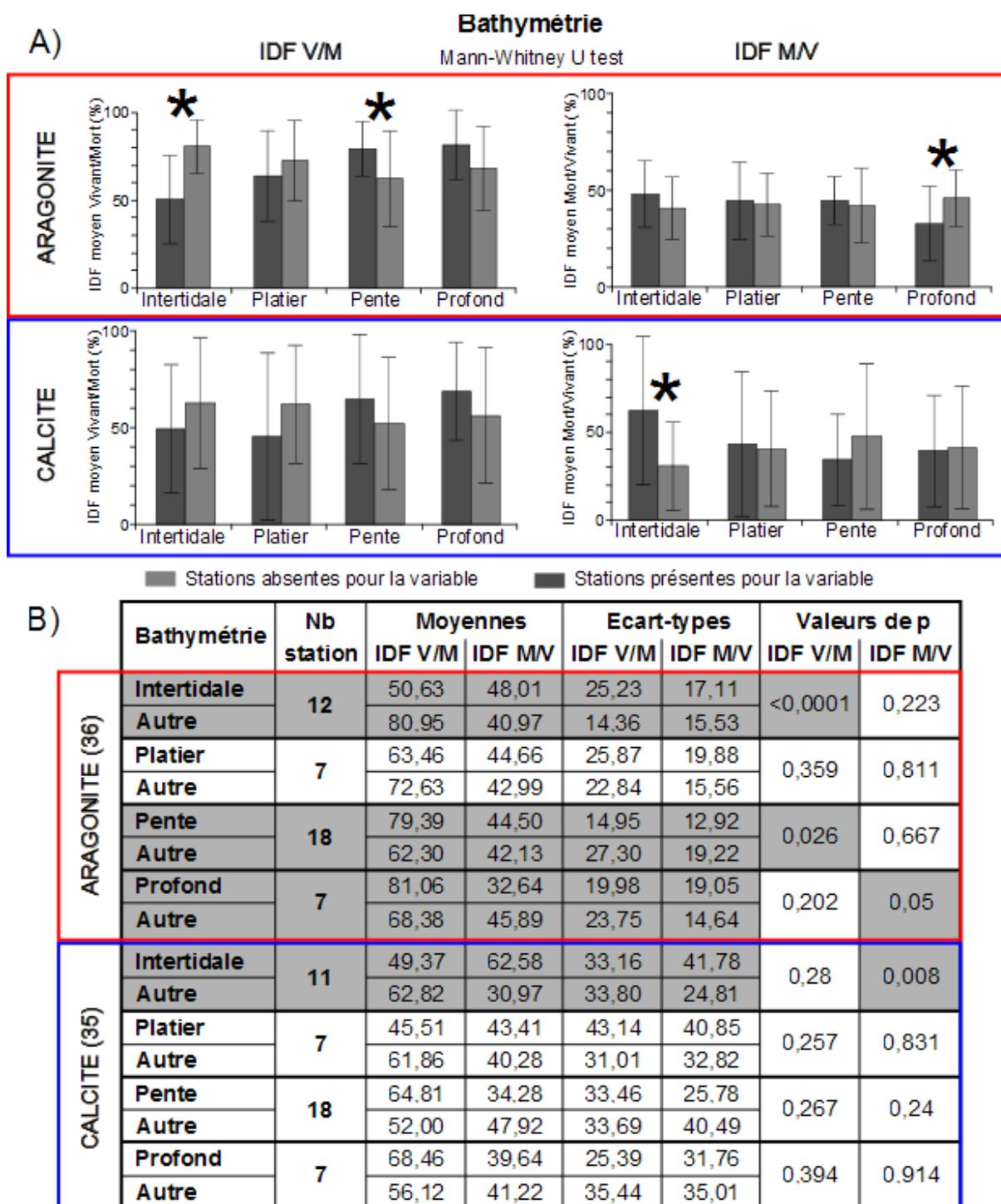


Figure 4.32 : A) Comparaison des moyennes des indices de fidélité en fonction de la bathymétrie pour la faune en aragonite (cadre rouge) et la faune en calcite (cadre bleu). A gauche l'indice Vivant/Mort et à droite l'indice Mort/Vivant. B) Tableau des moyennes et écart-types de ces indices et des valeurs de p des comparaisons statistiques des stations présentes ou absentes des classes bathymétriques. Les résultats significatifs sont signalés par un astérisque sur la figure et en gris dans le tableau.

2. **Zone de la pente** : les valeurs de l'indice Vivant/Mort des stations de cette classe bathymétrique sont significativement ( $p = 0,026$ ) plus élevées que celles des stations des autres classes ( $\Delta IDF \text{ V/M}_{\text{moy}} = 17,09 \%$ ). La différence entre les indices Mort/Vivant des stations de la pente et les autres stations, n'est pas significative ( $\Delta IDF \text{ M/V}_{\text{moy}} = 2,37 \%$  ;  $p = 0,667$ ). La préservation des espèces

vivantes en aragonite est donc statistiquement plus importante dans la **zone de la pente** que dans les autres zones bathymétriques.

3. **Zone profonde** : les valeurs de l'indice Mort/Vivant des stations présentes dans cette classe sont significativement ( $p = 0,05$ ) plus faibles que celles des stations des classes moins profondes ( $\Delta\text{IDF M/Vmoy} = -13,25\%$ ). La différence entre les indices Vivant/Mort des stations profondes et des autres stations, n'est pas significative ( $\Delta\text{IDF V/Mmoy} = 12,68\%$  ;  $p = 0,202$ ). Les **environnements profonds** sont caractérisés alors par une accumulation d'espèces mortes en aragonite statistiquement plus importante que les environnements de plus faible profondeur.

Aucun résultat significatif n'est observé pour le platier avec des valeurs de  $p$  de 0,359 pour l'indice Vivant/Mort et de 0,811 pour l'indice Mort/Vivant.

Les comparaisons statistiques des indices de fidélité de la faune en calcite donnent un résultat significatif pour la **zone intertidale**. Les valeurs de l'indice Mort/Vivant des stations de cette classe sont statistiquement ( $p = 0,008$ ) plus élevées que celles des stations plus profondes ( $\Delta\text{IDF M/Vmoy} = 31,61\%$ ). La différence entre les indices Vivant/Mort des stations intertidales et des autres stations, n'est pas significative ( $\Delta\text{IDF V/Mmoy} = -13,45\%$  ;  $p = 0,28$ ). Les **environnements intertidaux** sont donc caractérisés par une accumulation d'espèces mortes en calcite statistiquement plus faible que les environnements plus profonds. Aucun autre résultat significatif n'est obtenu pour le platier, la pente ou la zone profonde avec des valeurs de  $p$  respectives de 0,257 ; 0,267 et 0,394 pour l'indice Vivant/Mort et de 0,831 ; 0,24 et 0,914 pour l'indice Mort/Vivant.

Ces analyses mettent en évidence l'influence importante de la bathymétrie sur la préservation de la biodiversité initiale et la formation des assemblages de coquilles. Les corrélations observées d'après la **figure 4.32** sont presque toutes prouvées statistiquement pour la faune en aragonite et la faune en calcite. La préservation des communautés vivantes des espèces en aragonite et l'accumulation d'espèces allochtones ou diachrones dans les assemblages de coquilles mortes, augmentent progressivement et significativement entre les environnements littoraux et les environnements profonds. Ces résultats sont similaires à ceux obtenus pour l'analyse de l'ensemble de la faune, d'autant plus pour les espèces en aragonite. Il apparaît cependant que l'augmentation de préservation des communautés vivantes avec la profondeur du milieu ainsi que l'accumulation plus importante d'espèces mortes dans les environnements profonds, concerne préférentiellement les espèces en aragonite, alors que l'accumulation d'espèces allochtones ou diachrones plus faible dans les environnements intertidaux, concerne préférentiellement les espèces en calcite. Du fait de la plus grande représentativité, quelle que soit la profondeur, des communautés vivantes des espèces en aragonite dans les assemblages de coquilles, il est recommandé de se référer à ces espèces pour les reconstitutions paléoenvironnementales. Quant à l'accumulation d'espèces mortes en aragonite ou en calcite, elle dépend beaucoup de la profondeur du milieu, rendant les estimations de la biodiversité d'origine très complexes. Il est alors préférable de se baser sur les espèces en calcite dans les environnements intertidaux et profonds, sur les espèces en aragonite dans les environnements de la pente, et enfin sur l'ensemble des espèces dans les environnements de platier.

## Préservation différentielle des espèces en aragonite et en calcite en fonction de l'hydrodynamisme

### *L'hydrodynamisme des milieux affecte-t-il la préservation des biocénoses et la formation des thanatocénoses pour la faune en aragonite ou la faune en calcite ?*

Les moyennes de l'indice Vivant/Mort des trois catégories hydrodynamiques sont comprises entre 65 % et 75 % pour la faune en aragonite et entre 50 % et 65 % pour la faune en calcite, caractérisant une préservation relativement bonne des espèces en aragonite et une préservation plus faible des espèces en calcite (**figure 4.33A et B**). Aucune tendance nette n'est observée entre la préservation des communautés vivantes et l'énergie du milieu pour la faune en aragonite. La préservation de la biodiversité vivante est maximale dans les environnements d'hydrodynamisme modéré (IDF V/Mmoy = 74,55 %), puis elle diminue dans les environnements agités (IDF V/Mmoy = 66,36 %) et les environnements calmes (IDF V/Mmoy = 65,04 %). Pour la faune en calcite, la préservation des communautés vivantes augmente progressivement depuis les environnements calmes (IDF V/Mmoy = 54,08 %) vers les environnements d'hydrodynamisme modéré (IDF V/Mmoy = 58,12 %) et les environnements agités (IDF V/Mmoy = 64,52 %), dans lesquels la préservation est maximale.

Les moyennes de l'indice de fidélité Mort/Vivant des trois catégories hydrodynamiques sont comprises entre 35 % et 55 % pour la faune en aragonite et entre 30 % et 55 % pour la faune en calcite. Ces moyennes traduisent, pour la faune en aragonite et la faune en calcite, une accumulation relativement importante d'espèces mortes, représentant au moins près de la moitié de la biodiversité des assemblages de coquilles mortes. Aucune tendance claire n'apparaît entre l'accumulation d'espèces mortes et le niveau d'énergie des milieux, ni pour la faune en aragonite ni pour la faune en calcite (**figure 4.33A**). Pour la faune en aragonite, l'accumulation d'espèces allochtones ou diachrones est maximale dans les environnements d'hydrodynamisme modéré (IDF M/Vmoy = 39,02 %), puis elle diminue dans les environnements agités (IDF M/Vmoy = 46,40 %) et les environnements calmes (IDF M/Vmoy = 51,90 %), dans lesquels l'accumulation est minimale. Pour la faune en calcite, cette accumulation d'espèces allochtones ou diachrones dans les assemblages de coquilles est maximale dans les environnements d'hydrodynamisme modéré (IDF M/Vmoy = 34,31 %), puis diminue dans les environnements calmes (IDF M/Vmoy = 50 %) et les environnements agités (IDF M/Vmoy = 51,59 %), dans lesquels l'accumulation est minimale.

Ainsi, les environnements d'hydrodynamisme modéré montrent une préservation plus importante de la biodiversité vivante des espèces en aragonite dans les assemblages de coquilles mortes, fortement pollués par l'apport d'espèces allochtones ou la persistance d'espèces diachroniques, que les environnements agités ou les environnements calmes, dont les assemblages de coquilles mortes sont les plus faiblement pollués. Pour la faune en calcite, les environnements agités se caractérisent par une préservation plus importante des communautés vivantes dans les assemblages de coquilles mortes, faiblement pollués par la présence d'espèces exogènes, que les environnements calmes ou agités.

Une préservation différentielle en fonction de l'écologie des espèces et de l'hydrodynamisme du milieu est observée. La préservation de la biodiversité d'origine des espèces en aragonite est maximale dans les environnements d'hydrodynamisme modéré, qui sont également les environnements les plus pollués par la présence d'espèces allochtones ou diachroniques. Les espèces en calcite montrent une préservation croissante de la biodiversité vivante depuis les environnements de faible énergie vers les environnements de forte énergie et une accumulation d'espèces allochtones ou diachrones plus importante dans les environnements d'hydrodynamisme modéré que dans les environnements calmes ou agités. Cependant, les comparaisons statistiques des indices de fidélité des faunes en aragonite et en

calcite ne donnent pas de résultat significatif permettant de prouver statistiquement ces observations (figure 4.33B).

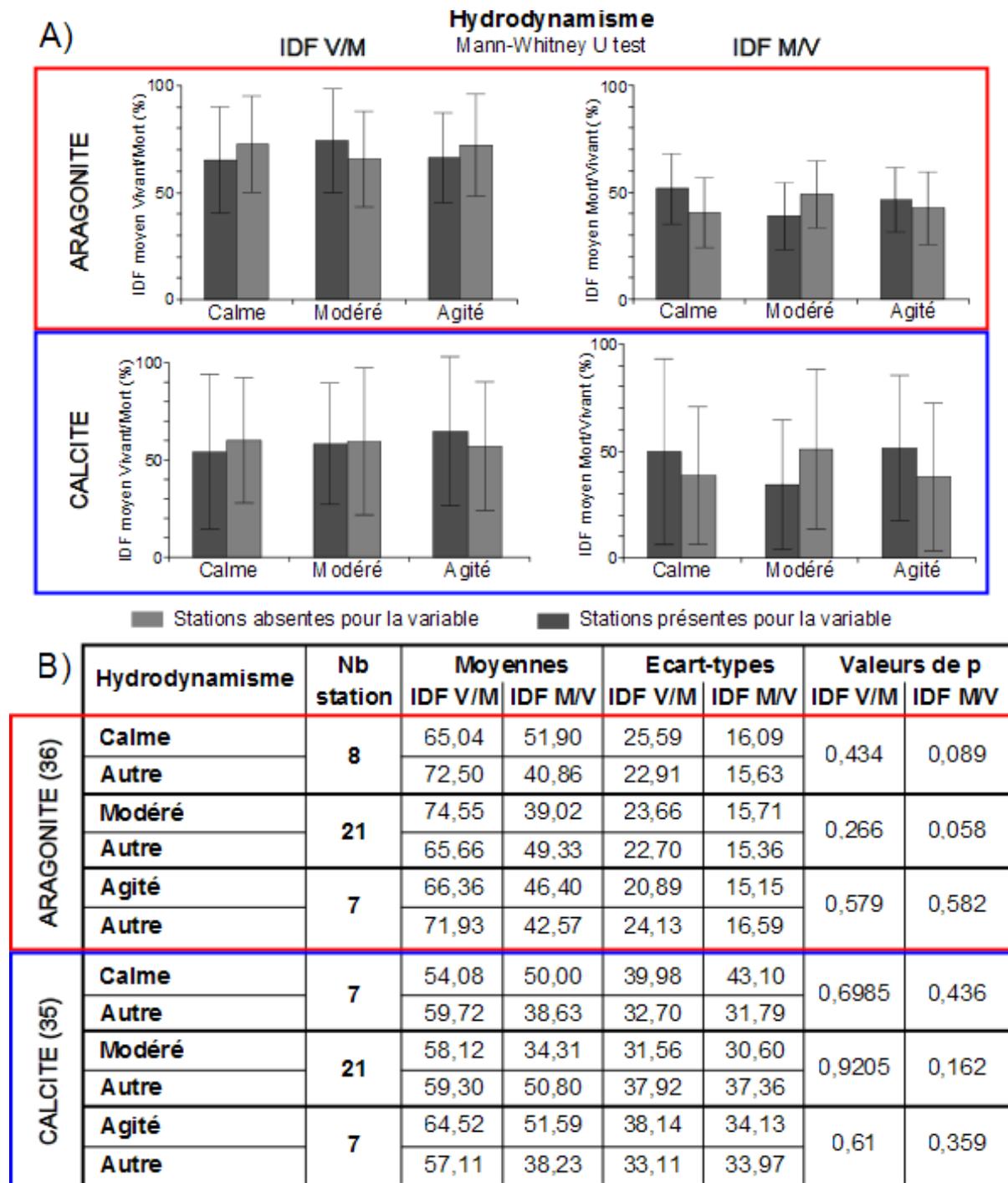


Figure 4.33 : A) Comparaison des moyennes des indices de fidélité en fonction de l'hydrodynamisme du milieu pour la faune en aragonite (cadre rouge) et la faune en calcite (cadre bleu). A gauche l'indice Vivant/Mort et à droite l'indice Mort/Vivant. B) Tableau des moyennes et écart-types de ces indices et des valeurs de p des comparaisons statistiques des stations présentes ou absentes des variables hydrodynamiques. Les résultats significatifs sont signalés par un astérisque sur la figure et en gris dans le tableau.

Ces analyses mettent en évidence que l'hydrodynamisme du milieu ne joue pas un rôle clairement défini et significatif sur la préservation de la biodiversité vivante ou sur la composition des assemblages de coquilles mortes que se soit pour la faune en aragonite ou la faune en calcite. De plus, aucun comportement différentiel n'est statistiquement démontré en

fonction de l'agitation du milieu. Du fait de la préservation plus importante des communautés vivantes de la faune en aragonite dans les assemblages de coquilles mortes, quelle que soit l'énergie relative des milieux, les espèces en aragonite sont plus fiables pour les reconstitutions paléoenvironnementales que les espèces en calcite.

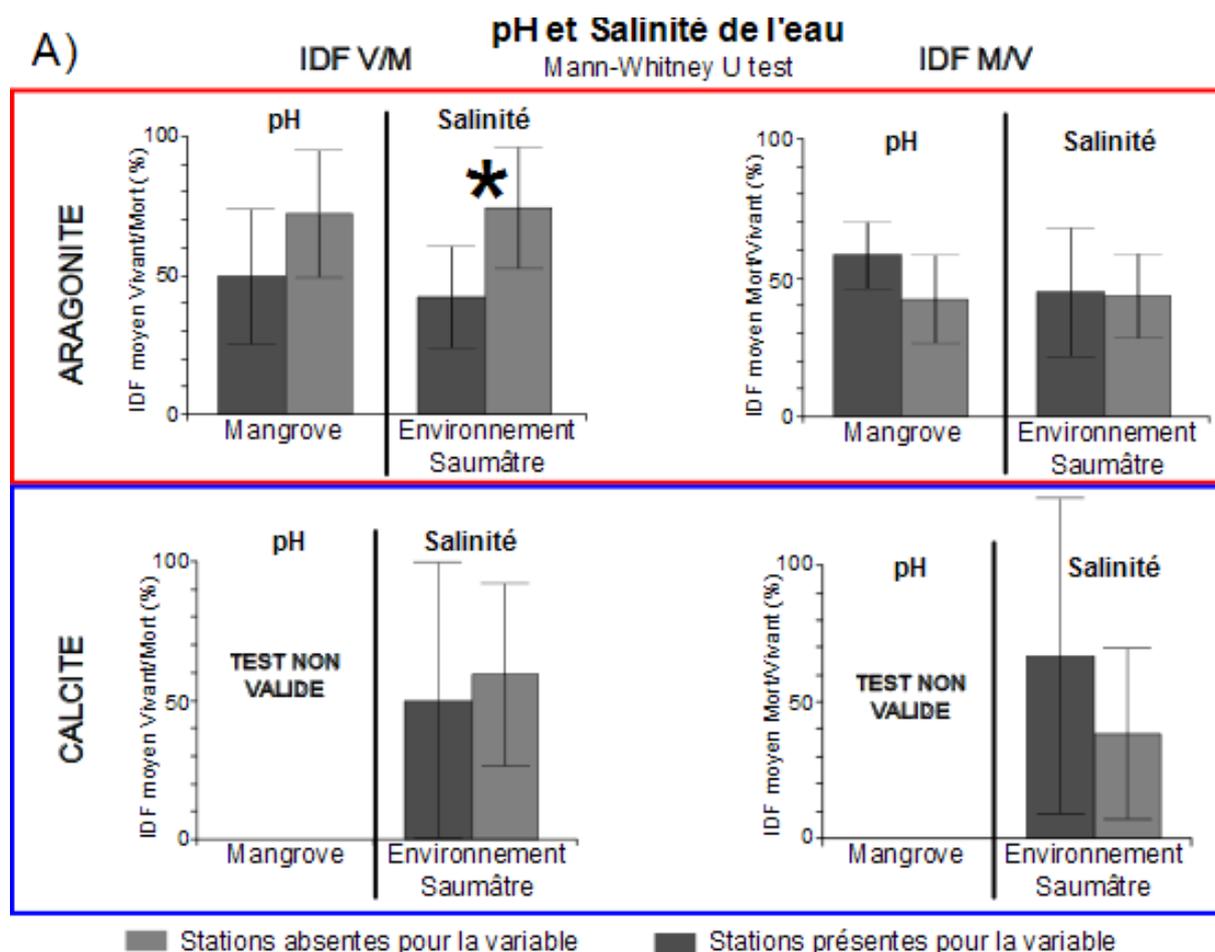
*Comment les paramètres de la salinité et du pH de l'eau affectent-ils la préservation des biocénoses et la formation des thanatocénoses des faunes en aragonite et/ou en calcite ?*

### Préservation différentielle des espèces en aragonite et en calcite en fonction de la salinité

Les moyennes de l'indice de fidélité Vivant/Mort de la faune en aragonite sont égales à 42,36 % pour les environnements saumâtres et à 74,40 % pour les environnements marins. Pour la faune en calcite, ces moyennes sont égales à 50 % pour les environnements saumâtres et à 59,40 % pour les environnements marins (**figure 4.34A et B**). Ces valeurs traduisent une préservation relativement faible des communautés vivantes dans les environnements saumâtres, ne correspondant pas à plus de la moitié de la biodiversité vivante. De plus, la préservation dans ces environnements saumâtres est plus faible que dans les environnements marins, aussi bien pour la faune en aragonite que pour la faune en calcite. Les moyennes de l'indice de fidélité Mort/Vivant de la faune en aragonite sont de 44,79 % pour les environnements saumâtres et de 43,13 % pour les environnements marins, alors que pour la faune en calcite, elles sont égales à 66,67 % pour les environnements saumâtres et à 38,49 % pour les environnements marins. Les moyennes des environnements saumâtres indiquent une accumulation relativement importante d'espèces mortes en aragonite (représentant plus de la moitié de la biodiversité morte), contrastant avec une accumulation relativement faible d'espèces mortes en calcite (représentant seulement 1/3 de la biodiversité des assemblages de coquilles) dans ces milieux. Enfin, l'accumulation d'espèces allochtones ou diachrones est plus importante dans les environnements marins que dans les environnements saumâtres, en particulier pour les espèces en calcite.

En conclusion, les espèces se préservent mieux et s'accumulent préférentiellement dans les environnements marins que dans les environnements saumâtres, quelle que soit la minéralogie des coquilles.

Les comparaisons statistiques des indices de fidélité de la faune en aragonite donnent un résultat significatif pour les **environnements saumâtres (figure 4.34B)**. Les valeurs de l'indice Vivant/Mort des stations saumâtres sont significativement ( $p = 0,008$ ) plus faibles que celles des autres stations ( $\Delta\text{IDF V/Mmoy} = -32,04\%$ ). La différence entre les indices Mort/Vivant des stations saumâtres et des autres stations, n'est pas significative ( $\Delta\text{IDF M/Vmoy} = 1,66\%$  ;  $p = 0,85$ ). La préservation des espèces vivantes en aragonite est donc statistiquement plus faible dans les environnements saumâtres que dans les environnements marins. Les analyses comparatives des indices de fidélité pour la faune en calcite donnent des valeurs de  $p$  de 0,651 pour l'indice Vivant/Mort et de 0,173 pour l'indice Mort/Vivant. Aucune différence significative de préservation ou d'accumulation d'espèces en calcite n'est donc observée entre les environnements saumâtres et les environnements marins.



**B)**

	pH et Salinité	Nb station	Moyennes		Ecart-types		Valeurs de p	
			IDF V/M	IDF M/V	IDF V/M	IDF M/V	IDF V/M	IDF MV
<b>ARAGONITE (36)</b>	<b>Mangrove</b>	<b>2</b>	50,00	58,33	23,57	11,79	0,198	0,181
	<b>Autre</b>		72,07	42,43	23,11	16,10		
	<b>Saumâtre</b>	<b>4</b>	42,36	44,79	18,06	22,92	0,008	0,85
	<b>Autre</b>		74,40	43,13	21,61	15,64		
<b>CALCITE (35)</b>	<b>Mangrove</b>	<b>1</b>	100,00	100,00	-	-	-	-
	<b>Autre</b>		57,37	39,17	33,42	32,82		
	<b>Saumâtre</b>	<b>3</b>	50,00	66,67	50,00	57,74	0,651	0,173
	<b>Autre</b>		59,40	38,49	32,82	31,27		

Figure 4.34 : A) Comparaison des moyennes des indices de fidélité en fonction des paramètres du pH et de salinité de l'eau pour la faune en calcite (cadre bleu) et la faune en aragonite (cadre rouge). A gauche l'indice Vivant/Mort et à droite l'indice Mort/Vivant. B) Tableau des moyennes et écart-types de ces indices et des valeurs de p des comparaisons statistiques des stations présentes et absentes des variables environnementales décrivant ces deux paramètres. Les cases en rouge correspondent à des cas où les tests sont inapplicables. Les résultats significatifs sont signalés par un astérisque sur la figure et en gris dans le tableau.

Ces analyses prouvent donc l'influence de la salinité de l'eau sur la préservation des espèces vivantes en aragonite dans les assemblages de coquilles mortes, contrairement aux espèces en calcite qui ne montrent pas, *a priori*, de préservation ou d'accumulation d'espèces différentielles significatives en fonction de ce paramètre. La plus faible préservation des communautés vivantes dans les environnements saumâtres que dans les environnements marins est statistiquement démontrée pour les espèces en aragonite. Cette tendance est cohérente avec le résultat décrit par l'ensemble des espèces (**figure 4.15**). Les environnements saumâtres sont donc à écarter autant que possible des études paléoenvironnementales. Si toutefois des reconstitutions doivent être faites dans ces environnements, il est préférable de se référer aux espèces en calcite, dont la préservation est légèrement plus importante que celle des espèces en aragonite ou de la faune totale. De même, les assemblages de coquilles mortes de la faune en calcite sont nettement moins pollués que ceux de la faune totale ou en aragonite, les estimations de la biodiversité locale sont donc plus fiables à partir des espèces en calcite dans les environnements de salinité faible ou variable.

### *Préservation différentielle des espèces en aragonite et en calcite en fonction du pH*

Les moyennes de l'indice Vivant/Mort de la faune en aragonite sont égales à 50 % pour les mangroves et à 72,07 % pour les autres stations, pour la faune en calcite, ces moyennes sont de 100 % pour les mangroves et de 57,37 % pour les autres stations (**figure 4.34A et B**). Ces valeurs indiquent une préservation moyenne de la biodiversité vivante des espèces en aragonite dans les mangroves, contrastant avec une préservation parfaite des espèces vivantes en calcite dans les assemblages de coquilles mortes de ces environnements. La préservation des communautés vivantes des espèces en aragonite est également plus faible dans les environnements de mangroves que dans les autres environnements, contrairement aux espèces en calcite dont la préservation est plus importante dans les mangroves que dans les autres milieux. Les moyennes de l'indice de fidélité Mort/Vivant de la faune en aragonite sont de 58,33 % dans les mangroves et de 42,43 % pour les autres stations, pour la faune en calcite, ces moyennes sont égales à 100 % pour les mangroves et à 39,17 % pour les autres stations. Ces moyennes traduisent une accumulation modérée d'espèces mortes en aragonite, représentant moins de la moitié de la biodiversité des assemblages de coquilles, et une accumulation nulle d'espèces mortes en calcite dans les environnements de mangroves. L'accumulation d'espèces allochtones ou diachrones est aussi plus faible dans les environnements de mangroves que dans les autres environnements, quelle que soit la minéralogie des coquilles.

Les environnements de mangroves montrent donc une préservation et une accumulation différentielles en fonction de la nature minéralogique des coquilles. Les espèces en calcite se caractérisent par une préservation parfaite des communautés biologiques dans des assemblages de coquilles mortes exempts de pollution par l'apport d'espèces allochtones ou la persistance d'espèces diachroniques dans les environnements de mangroves, contrairement aux espèces en aragonite qui définissent une préservation de la biodiversité vivante et une accumulation d'espèces mortes relativement moyennes dans ces environnements. Enfin, la préservation des communautés vivantes est plus faible pour les espèces en aragonite, et plus importante pour les espèces en calcite, dans les environnements acides que dans environnements plus basiques, mais l'accumulation d'espèces allochtones ou diachrones dans les assemblages de coquilles mortes reste plus faible dans les environnements de pH faible que dans les environnements de pH élevé quelle que soit la minéralogie des coquilles.

Le nombre de stations de mangrove est trop faible pour que des tests statistiques soient robustes. Néanmoins, les différences de pH de l'eau jouent un rôle important sur la qualité de préservation des communautés vivantes, avec une réponse différentielle des espèces en fonction de la nature minéralogique des coquilles. A cause de la plus grande représentativité des communautés vivantes de la faune en calcite dans les assemblages de coquilles mortes, plus faiblement pollués par l'apport d'espèces exogènes, il est préférable de se baser sur les espèces en calcite pour les reconstitutions paléoenvironnementales et les estimations de la biodiversité locale dans les environnements acides.

### Conséquences de la préservation différentielle entre espèces en aragonite et espèces en calcite

Les indices de fidélité sont très variables d'une station à l'autre et leurs champs de distributions, dans l'espace 2D défini par ces indices, se superposent très largement pour les faunes en aragonite et en calcite (**figure 4.29A**). Cependant, les moyennes des indices de fidélité de ces faunes, permettent de distinguer un différentiel de préservation et d'accumulation entre les espèces en aragonite et les espèces en calcite (**figure 4.29B**). La faune en calcite se caractérise donc par une préservation plus faible des communautés vivantes et une accumulation plus importante d'espèces allochtones ou diachrones dans les assemblages de coquilles mortes que la faune en aragonite et la faune totale. La faune en aragonite montre une préservation plus importante de la biodiversité vivante et une accumulation d'espèces mortes comparable à la faune totale. La nature minéralogique des coquilles joue donc un rôle non négligeable sur la préservation des communautés vivantes et sur la représentativité des assemblages de coquilles mortes. En moyenne, les espèces en aragonite sont donc plus fiables que les espèces en calcite ou l'ensemble des espèces pour les études paléoenvironnementales.

Les analyses comparatives permettent de relier l'hétérogénéité des indices de fidélité aux paramètres environnementaux, en particulier pour les espèces en aragonite (**tableau 4.8**).

ARAGONITE		CALCITE		TOTALE	
Préservation	Accumulation	Préservation	Accumulation	Préservation	Accumulation
<b>Paramètre de la nature du substrat :</b>		-		<b>Paramètre de la nature du substrat :</b>	
<i>Substrat induré (-)</i>	<i>Herbier (-)</i>			<i>Substrat induré (-)</i>	
<b>Paramètre de la bathymétrie :</b>		<b>Paramètre de la bathymétrie :</b>		<b>Paramètre de la bathymétrie :</b>	
<i>Z. Intertidale (-)</i>	<i>Z. profonde (+)</i>		<i>Z. intertidale (-)</i>	<i>Z. intertidale (-)</i>	<i>Z. intertidale (-)</i>
<i>Z. de la pente (+)</i>				<i>Z. de la pente (+)</i>	<i>Z. profonde (+)</i>
<b>Paramètre de la salinité</b>		-		<b>Paramètre de la salinité</b>	
<i>Env. saumâtre (-)</i>				<i>Env. saumâtre (-)</i>	
-		-		<b>Paramètre de l'hydrodynamisme</b>	
					<i>Env. modéré (+)</i>

**Tableau 4.8 :** Tableau résumant les résultats significatifs des analyses statistiques des indices de fidélité en fonction de paramètres environnementaux pour les faunes en aragonite, en calcite et totale, et leurs interprétations. (-) Préservation ou accumulation plus faible dans ces environnements ; (+) préservation ou accumulation plus importante dans ces environnements.

La différenciation des espèces en fonction de la minéralogie de leurs coquilles montre que les paramètres environnementaux ont beaucoup plus d'influence sur la préservation et l'accumulation des espèces en aragonite que sur celles des espèces en calcite. L'analyse de la faune en calcite ne laisse apparaître qu'un seul résultat significatif pour la bathymétrie. Des

différentiels de préservation et d'accumulation d'espèces sont observés en fonction de la minéralogie des coquilles et de la nature du substrat (**figure 4.30 et 4.31**). Ainsi, la plus faible préservation des communautés vivantes dans les environnements de substrat induré concerne préférentiellement les espèces en aragonite. Les assemblages de coquilles mortes des environnements à herbier sont moins pollués par l'apport d'espèces allochtones ou le mélange d'espèces diachroniques, en particulier d'espèces en aragonite, que les environnements sans herbier. La plus faible préservation de la biodiversité vivante dans les assemblages de coquilles mortes des environnements saumâtres que des environnements marins est imputable essentiellement aux espèces en aragonite (**figure 4.34**). Il est à noter, que dans les environnements à salinité faible ou variable, aussi bien que dans les environnements à pH acide, les espèces autochtones en calcite se préservent globalement mieux que les espèces en aragonite dans les assemblages de coquilles mortes, eux-mêmes plus faiblement pollués (**figure 4.34**). Pour le paramètre de la bathymétrie, la corrélation positive liant la préservation des communautés vivantes et la profondeur du milieu, décrite lors de l'analyse de l'ensemble de la faune, est également statistiquement démontrée pour les espèces aragonite (**figure 4.32**). La corrélation entre l'accumulation d'espèces allochtones ou diachrones dans les assemblages de coquilles mortes et la bathymétrie du milieu est observée que la nature minéralogique des coquilles soit prise en compte ou non, avec une accumulation d'espèces mortes plus faible dans les environnements littoraux, en particulier pour les espèces en calcite, et une accumulation importante dans les environnements profonds, essentiellement des espèces en aragonite. Enfin, il n'est pas possible de dire quelle espèce minéralogique est concernée dans l'accumulation plus importante d'espèces mortes dans les environnements d'hydrodynamisme modéré, décrite lors de l'analyse de la faune totale, puisque aucune des deux faunes testées ne montre d'influence significative du paramètre de l'hydrodynamisme sur la préservation ou l'accumulation d'espèces (**figure 4.33**).

La minéralogie des coquilles s'avère donc non négligeable pour les études paléontologiques. Dans l'ensemble, l'enregistrement de la biodiversité vivante des espèces en aragonite est plus important que celle des espèces en calcite, rendant ces dernières moins faibles pour les études paléoenvironnementales, sauf dans des environnements très particuliers comme les environnements de salinité faible ou variable ou les environnements acides de mangrove. Sur la base de ces résultats, il est possible de faire des recommandations pour améliorer la qualité des reconstitutions paléoenvironnementales, en s'appuyant sur les assemblages de coquilles les plus représentatifs et en écartant les espèces ou les environnements à risque (**tableau 4.9**).

Variables	Paléoenvironnement
Vase	Aragonite
Sable fin	Aragonite
Sable mixte	Aragonite
Sable grossier	Aragonite
Fonds rocheux	Aragonite
Corail	Aragonite
Herbier	Aragonite
Induré	Aragonite
Mixte	Aragonite
Meuble et fin	Aragonite

Variables	Paléoenvironnement
Mangrove	Calcite
Saumâtre	Calcite
Calme	Aragonite
Modéré	Aragonite
Agité	Aragonite
Intertidale	Aragonite
Platier	Aragonite
Pente	Aragonite
Profond	Aragonite

Tableau 4.9 : Type de faunes à prendre en compte pour faire les reconstitutions paléoenvironnementales les plus fiables en fonction de l'environnement étudié. En orange, les environnements à risque pour ces études à cause de leur plus faible préservation des communautés locales, quel que soit le type de faunes.

Ces résultats ne sont pas très rassurants, du fait de la destruction préférentielle des coquilles aragonitiques au cours des processus diagénetiques dans les conditions normales de formation des assemblages de fossiles. Seules des conditions environnementales exceptionnelles permettent de préserver les coquilles en aragonite dans ces assemblages. Les cas d'assemblages de fossiles reflétant ces conditions exceptionnelles de préservation sont cependant rares dans la nature. Les assemblages de fossiles sont donc le plus souvent constitués d'espèces à coquilles calcitiques, sur lesquelles on se réfère pour les études paléoenvironnementales, malgré une préservation des communautés vivantes dépassant en moyenne difficilement la moitié de la biodiversité d'origine. La perte d'informations, sur les environnements et la biodiversité d'origines, est donc considérable et les reconstitutions faites à partir des espèces en calcite manquent de précisions.

#### IV. CONSEQUENCES POUR L'ANALYSE DES ASSEMBLAGES DE COQUILLES FOSSILES

*Quels processus affectent la préservation des communautés vivantes et la fidélité des assemblages de coquilles mortes ?*

L'étude de la faune de bivalves du lagon de Touho montre que les assemblages de coquilles mortes sont plus diversifiés que les communautés vivantes, fait également reconnu par de nombreux auteurs (Kidwell 2002a, Olszewski and Kidwell 2007). Trois processus principaux peuvent expliquer cette observation, cependant leurs contributions respectives dans la formation des assemblages morts restent difficiles à caractériser car chacun d'eux dépend des conditions environnementales du milieu :

- **Le *time-averaging*** : L'évolution des environnements engendre des variations de la composition taxonomique des communautés vivantes au cours du temps, pouvant être enregistrée dans les assemblages de coquilles mortes et expliquant la persistance d'espèces disparues localement (Johnson 1965, Walker and Bambach 1971, Kidwell 2002a, 2007). Néanmoins, d'après Kidwell (2002a) le *time-averaging* ne permet pas d'expliquer à lui seul la richesse spécifique très élevée des assemblages de coquilles mortes.
- **Le transport** : Les assemblages de coquilles mortes d'une station peuvent se constituer d'espèces allochtones. Ces espèces sont transportées par les courants (gravitaires ou hydrodynamiques) ou par les prédateurs, et conduisent au mélange de coquilles d'environnements distincts (Parsons-Hubbard 2005). L'état de conservation, l'orientation des coquilles ou le mélange de taxons de biotopes variés sont autant d'indicateurs permettant d'identifier des assemblages transportés (Davies et al. 1989b, Staff and Powell 1990a, Anderson and McBride 1996, Brachert et al. 1998, Best and Kidwell 2000a, 2000b, Parsons-Hubbard 2005, Best 2008). Le transport a un impact déterminant sur la composition des assemblages à l'échelle d'un site mais pas à l'échelle d'un système sédimentaire ou d'une région.
- **L'échantillonnage** : La richesse taxonomique identifiée sur un site dépend de l'effort d'échantillonnage consenti. Des observations montrent que le ré-échantillonnage du site plusieurs fois dans l'année, permettant d'échantillonner des espèces saisonnières, ou sur plusieurs années réduit les écarts de biodiversités entre les assemblages vivants et morts (Peterson 1976, Knight 1988, Kidwell and Bosence 1991, Kidwell and Flessa 1995, Kidwell 2001b, Lockwood and Chastant 2006). De plus, les différences de richesses taxonomiques concernent avant tout les espèces rares, plus difficiles à échantillonner. La plus grande diversité des assemblages de coquilles mortes peut donc relever d'un biais d'échantillonnage.

La distinction entre les espèces diachroniques et les espèces allochtones permet de déterminer si les assemblages de coquilles mortes sont la conséquence du *time-averaging* ou du transport entre des environnements distincts, cette différenciation passe par une étude taphonomique minutieuse et une datation des coquilles. Les datations faites par des auteurs dans différents environnements montrent que les assemblages de coquilles mortes sont souvent influencés par le *time-averaging* et contiennent des espèces dont l'âge peut atteindre des centaines voire des milliers d'années (Kidwell and Bosence 1991, Flessa et al. 1993, Flessa and Kowalewski 1994, Meldahl et al. 1997a, Kowalewski et al. 1998, Kidwell et al. 2005). A Touho, les données collectées peuvent conduire à la caractérisation de l'influence du transport, en analysant les distributions de tailles des espèces et en comparant la répartition des coquilles mortes et vivantes pour des espèces dont l'écologie est connue, et du *time-averaging*, via la datation de coquilles mortes sur un gradient de profondeur par exemple.

Avec des valeurs moyennes de près de 94 % pour l'indice Vivant/Mort et de 64 % pour l'indice Mort/Vivant, la biodiversité vivante se préserve très bien dans les assemblages de coquilles mortes, dont la pollution, par l'apport d'espèces allochtones ou le mélange d'espèces diachroniques, est cependant non négligeable, à l'échelle du secteur de Touho. Cette observation est cohérente avec les résultats de la plupart des auteurs qui ont étudié la fidélité des assemblages de coquilles mortes et qui décrivent également une bonne préservation de la composition taxonomique des communautés vivantes mais qui expliquent, contrairement à nos données, que le transport d'espèces allochtones est un phénomène relativement peu important (Kidwell and Bosence 1991, Kidwell and Flessa 1995, Kidwell 2001a, 2003). Lockwood et Chastant (2006) trouvent que 77 % des taxons des communautés vivantes sont enregistrés dans les assemblages morts et que 71 % des espèces mortes sont aussi présentes dans les communautés vivantes dans la baie de Chesapeake, malgré un important impact anthropique sur ce site. Le processus de transport peut à la fois affecter la préservation des communautés vivantes, par l'exportation des coquilles autochtones, et la fidélité des assemblages morts, par l'importation de coquilles allochtones, alors que le *time-averaging* va exclusivement affecter de façon négative la fidélité des assemblages de coquilles mortes, par la persistance d'espèces diachroniques dans le milieu. Pour l'effort d'échantillonnage, le ré-échantillonnage sur plusieurs années des communautés vivantes s'accompagne d'une diminution substantielle de l'indice Vivant/Mort (de 100 % à 77 %) et également d'une augmentation importante de l'indice Mort/Vivant (de 29 % à 71 %) (Lockwood and Chastant 2006). Cette augmentation de l'indice Mort/Vivant soutient l'hypothèse de plusieurs auteurs considérant que la faible valeur de cet indice est la conséquence du biais d'échantillonnage des communautés vivantes (Peterson 1976, Knight 1988, Kidwell and Bosence 1991, Kidwell and Flessa 1995, Kidwell 2001b), mais la diminution de l'indice Vivant/Mort indique un nombre croissant d'espèces vivantes non enregistrées dans les assemblages morts, pouvant être des espèces transportées ou détruites après leur mort ou de nouvelles espèces dans le milieu. Le ré-échantillonnage des communautés vivantes seules ne permet pas de trancher entre processus de transport ou évolution du milieu. La destruction sélective des coquilles est d'ailleurs aussi un paramètre important influençant la préservation des communautés vivantes dans les assemblages morts et plus particulièrement dans les assemblages de fossiles (Cherns and Wright 2000, 2009).

Le transport, le *time-averaging* et les conditions d'échantillonnage dépendent des paramètres environnementaux (hydrodynamisme, nature du substrat, etc.) mais aussi de l'abondance et de l'écologie des espèces. Leur impact sur la préservation des communautés vivantes locales et sur la composition des assemblages de coquilles mortes varie donc également en fonction des conditions environnementales et écologiques.

## Quelle est l'influence de l'environnement sur la préservation des biocénoses dans les assemblages de coquilles ?

Malgré l'importante préservation et fidélité des assemblages de bivalves à l'échelle du lagon de Touho, une forte hétérogénéité de préservation et d'accumulation d'espèces est observée à l'échelle plus faible des stations. Ces variations locales de préservation sont principalement imputables aux paramètres environnementaux, comme la nature du substrat, la bathymétrie, l'hydrodynamisme du milieu, la salinité et le pH de l'eau (**figure 4.35**).

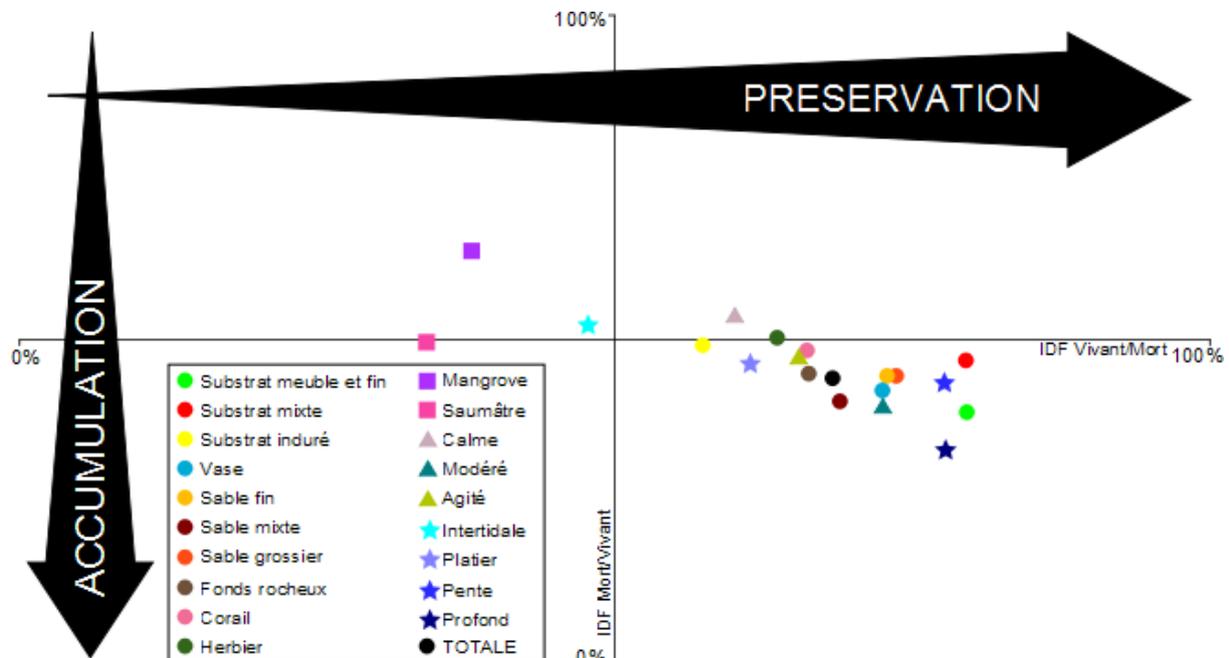


Figure 4.35 : Comparaison des moyennes des indices de fidélité entre l'ensemble des données (en noir) et les paramètres environnementaux décrivant la nature du substrat (les ronds), la salinité et le pH de l'eau (les carrés), l'hydrodynamisme (les triangles) et la bathymétrie (les étoiles).

### La nature du substrat

A Touho, la préservation de la biodiversité vivante dans les assemblages de coquilles mortes est nettement supérieure dans les environnements dont le substrat comprend une composante meuble (IDF V/Mmoy  $\approx$  80 %) que dans les environnements à substrat induré (IDF V/Mmoy = 57 %). Parallèlement, la part d'espèces allochtones ou diachrones dans les assemblages morts diminue progressivement depuis les substrats à composante meuble (IDF M/Vmoy = 38-47 %) vers les substrats indurés (IDF M/Vmoy = 49 %). D'autres études rapportent des résultats similaires où l'indice de fidélité Mort/Vivant est supérieur et l'indice Vivant/Mort inférieur pour les substrats indurés que pour les substrats meubles (Kidwell and Bosence 1991, Kidwell 2001b, 2001c, Zuschin and Oliver 2003b). Kidwell (2001b, 2007, 2008) ainsi que Lockwood et Chastant (2006) démontrent d'ailleurs que la similarité taxonomique entre les communautés vivantes et les assemblages de coquilles mortes peut être grande dans les environnements marins à substrat meuble. Les différences de préservation entre ces deux types de substrats s'expliquent par les différences de conditions environnementales. Les coquilles de bivalves sont fréquemment plus endommagées et plus exposées à l'agitation dans les environnements à substrat induré, entraînant le transport et/ou la fragmentation des coquilles et donc à la perte d'espèces autochtones (Best and Kidwell 2000b, Zuschin and Oliver 2003b). La plupart des espèces transportées se déposent dans les environnements à substrat meuble adjacents, où le *time-averaging* est également plus

important, ce qui implique donc une accumulation plus élevée d'espèces allochtones et diachrones conduisant à une surestimation de la biodiversité initiale dans ces environnements (Staff and Powell 1988, Kidwell 2002a). Ces différentiels de préservation révèlent que, même pollués, les assemblages de coquilles mortes des substrats meubles reflètent mieux les communautés vivantes que les substrats indurés.

L'influence de la granulométrie du sédiment sur la préservation des communautés vivantes et la fidélité des assemblages morts est assez mal comprise et les études faites pour l'évaluer donnent des résultats contradictoires. La plupart des auteurs trouvent une faible variation de la préservation en fonction de la granulométrie (Kidwell 2001b, 2002b, 2008, Olszewski and Kidwell 2007, Tomasovych and Kidwell 2009). Kidwell (2001b, 2002a, 2002b) reconnaît par exemple une plus grande proportion d'individus autochtones dans les assemblages de coquilles mortes et une plus grande corrélation des abondances des espèces entre les assemblages vivants et morts dans les boues que dans les sables ou les graviers, en particulier pour les coquilles supérieures à 1,5 mm. Les données du secteur de Touho cependant suggèrent une préservation légèrement plus faible de la biodiversité vivante et une fidélité légèrement plus faible des assemblages de coquilles mortes dans les environnements de vase que dans les environnements de sable (fin ou grossier), mais cette tendance n'est pas statistiquement démontrée. Malgré un plus fort taux de dissolution des carbonates dans les environnements boueux, la préservation reste néanmoins élevée, avec un indice de fidélité Vivant/Mort de 73 % (Walter and Burton 1990, Green et al. 1993, Aller 1995). Ces environnements de vase sont également souvent caractérisés par une diminution de l'énergie des courants permettant le dépôt de coquilles transportées et l'enrichissement des assemblages de coquilles mortes.

Dans les environnements récifaux, les coquilles subissent une altération mécanique et biologique plus importante que dans les environnements à substrat meuble, carbonatés ou non. Cette altération plus élevée peut conduire à la destruction des coquilles et donc à une perte partielle de la biodiversité de communautés vivantes dans les assemblages de coquilles mortes (Best and Kidwell 2000a, 2000b, Parsons-Hubbard 2005, Best 2008). Zuschin et Oliver (2003b, 2005) et Zuschin, Hohenegger et Steininger (2000) rapportent des indices de fidélité Vivant/Mort et Mort/Vivant d'environ 60 % dans des environnements récifaux de la Mer Rouge. Ils démontrent aussi qu'il n'y a pas de différentiel de préservation entre les substrats indurés associés au récif. Les données du secteur de Touho donnent des valeurs d'indices sensiblement similaires et ne montrent également pas de différence de préservation ou d'accumulation d'espèces allochtones ou diachrones dans les assemblages de coquilles mortes entre les fonds coralliens (IDF V/Mmoy = 66 % ; IDF M/Vmoy = 48 %) et les fonds rocheux (IDF V/Mmoy = 66 % ; IDF M/Vmoy = 44 %). Zuschin et Oliver (2003b, 2005, Zuschin et al. 2000) signalent un phénomène propre aux environnements récifaux, l'intégration dans la structure du récif au cours de sa croissance, des bivalves vivants étroitement à ce récif. Ce phénomène tend à diminuer l'indice Vivant/Mort puisque ces espèces ne sont pas enregistrées dans les assemblages de coquilles locaux. Cependant leur préservation dans les assemblages de fossiles est assurée et peuvent être échantillonnées par des moyens d'excavation. Ils en déduisent que les indices de fidélité ne sont pas adaptés pour évaluer la préservation des bivalves dans les environnements récifaux aux vues des techniques d'échantillonnage mise en œuvre fréquemment dans les milieux coralliens. Néanmoins, ce phénomène n'empêche pas d'évaluer efficacement l'accumulation d'espèces allochtones à l'aide de ces indices.

## La bathymétrie

Tomasovych et Kidwell (2009) rapportent que le gradient bathymétrique est bien enregistré dans les assemblages de coquilles. L'exemple de Touho suggère une influence forte de la profondeur sur la préservation des communautés vivantes et la formation des assemblages morts (Valentine 1989, Valentine et al. 2006). De nombreux auteurs décrivent une meilleure préservation des espèces vivantes dans les assemblages morts dans les environnements intertidaux ou infralittoraux que circalittoraux (Kidwell and Bosence 1991, Kidwell and Flessa 1995, Kowalewski et al. 2003). Cependant, les environnements littoraux (IDF V/Mmoy = 48 % ; IDF M/Vmoy = 52 %) du secteur de Touho se caractérisent par une préservation nettement plus faible des communautés vivantes et une plus faible accumulation d'espèces allochtones ou diachrones dans les assemblages de coquilles mortes que les environnements profonds (IDF V/Mmoy = 78 % ; IDF M/Vmoy = 33 %). Ces résultats peuvent s'interpréter comme le transport des coquilles mortes depuis les environnements de faible profondeur vers les environnements de grande profondeur. L'énergie des milieux littoraux est souvent plus élevée, liée à l'action de la houle et des marées, et permet de mettre en mouvement les coquilles mortes, alors que les environnements profonds sont plus calmes favorisant le dépôt des coquilles transportées et leur accumulation *in situ*.

## Hydrodynamisme du milieu, salinité et pH de l'eau

La préservation des communautés vivantes est particulièrement faible dans les environnements saumâtres (IDF V/Mmoy = 34 % ; IDF M/Vmoy = 50 %) et les mangroves (IDF V/Mmoy = 38 % ; IDF M/Vmoy = 63 %). Le transport des coquilles autochtones est l'explication la plus vraisemblable dans les environnements d'estuaires où les courants peuvent être assez forts. Dans les environnements de mangroves, la destruction post-mortem des coquilles par dissolution est plus probable, car le pH de l'eau y est plus faible que dans les environnements marins (pH d'environ 6,3).

L'influence de l'hydrodynamisme du milieu sur la préservation des communautés vivantes et sur la formation des assemblages de coquilles est corrélée à la possibilité de mettre en mouvement les coquilles et à les transporter comme les particules sédimentaires. Les environnements considérés comme d'hydrodynamisme modéré (IDF V/Mmoy = 73 % ; IDF M/Vmoy = 39 %) dans le secteur de Touho sont associés aux meilleures conditions de préservation des espèces autochtones. Normalement, les milieux moins agités faciliteraient le dépôt et l'accumulation de coquilles exogènes, alors que les milieux les plus énergétiques seraient associés à une forte sélectivité de la préservation suivant le poids, la taille ou le mode de vie des individus. Cependant, à Touho, les environnements agités sont caractérisés par une préservation d'espèces autochtones et une accumulation d'espèces allochtones plus importantes que les environnements calmes. Cette contradiction prouve qu'il est nécessaire de faire une étude rigoureuse et quantitative de la courantologie des environnements afin de définir des catégories hydrodynamiques fiables et d'étudier précisément l'influence des courants sur la préservation et l'accumulation des espèces dans les assemblages de coquilles mortes.

### *Quelle est l'influence des paramètres biologiques sur la préservation des biocénoses ?*

Les caractéristiques biologiques et écologiques des espèces, comme le mode de vie, la structure des populations ou encore la nature minéralogique des coquilles, peuvent affecter significativement la préservation de la biodiversité initiale ainsi que la représentativité des assemblages de coquilles mortes (**figure 4.36**). Parmi les facteurs biologiques testés,

l'abondance des espèces, définissant la structure des populations, est le paramètre le plus influant sur la préservation des communautés vivantes locales et sur la fidélité des assemblages de coquilles mortes, suivi du paramètre de la minéralogie des coquilles, dont l'influence est plus limitée mais non négligeable, et enfin du paramètre du mode de vie des organismes, n'ayant pas *a priori* d'impact majeur sur la préservation des communautés biologiques.

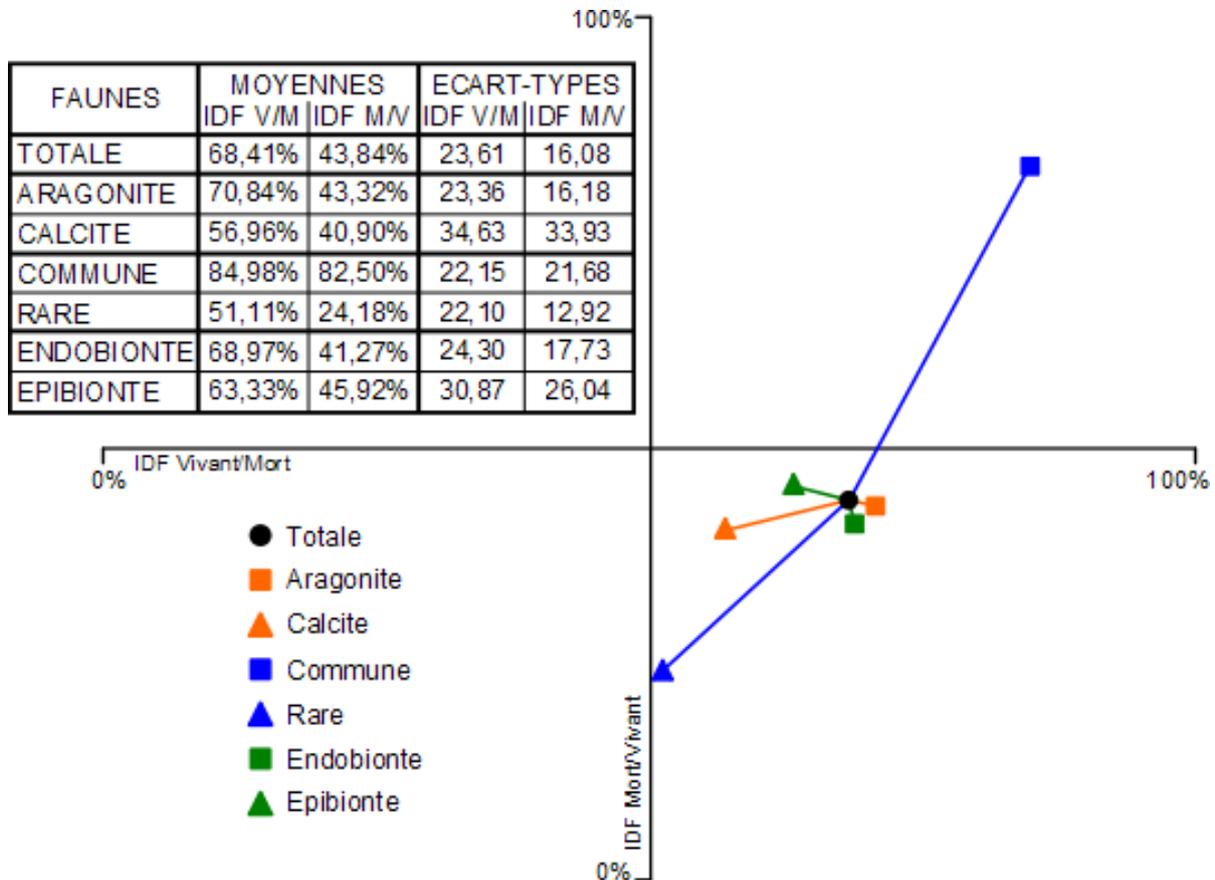


Figure 4.36 : Comparaison des moyennes des indices de fidélité entre l'ensemble des données (en noir) et les facteurs liés à la minéralogie des coquilles (en orange), à l'abondance des espèces (en bleu), et à l'écologie des espèces (en vert).

### Structure des populations

La préservation de l'abondance relative des espèces dans les assemblages de coquilles mortes est une question abondamment commentée dans la littérature et la plupart des travaux rapportent une très bonne correspondance de l'abondance entre les communautés vivantes et les assemblages morts, c'est à dire que les espèces communes dans les communautés biologiques restent des espèces abondantes dans les assemblages de coquilles mortes (Johnson 1960, 1965, Kidwell 2001b, 2002a, 2002b, Kowalewski et al. 2003, Lockwood and Chastant 2006). Ces résultats reflètent surtout la bonne préservation des espèces communes, jusqu'à plus de 90 % (Kidwell 2001b, 2002a, 2002b). La grande majorité des espèces retrouvées uniquement à l'état mort dans les assemblages de coquilles sont alors des espèces rares (Kidwell 1999, 2002a). Les résultats pour le secteur de Touho sont en accord avec ces constatations, puisque la composition taxonomique des communautés biologiques communes se conserve très bien dans des assemblages de coquilles mortes faiblement perturbés par la présence d'espèces exogènes, avec des valeurs moyennes de 85 % pour l'indice Vivant/Mort et de 82 % pour l'indice Mort/Vivant, contrairement aux communautés d'espèces rares dont la

préservation est plus faible (IDF V/Mmoy = 51 %) et les assemblages morts nettement plus pollués par l'apport d'espèces allochtones ou la persistance d'espèces diachroniques (IDF M/Vmoy = 24 %). Les indices de fidélité augmentent quand seules les espèces communes sont prises en compte au lieu de l'ensemble des espèces, en particulier l'indice Mort/Vivant. Ces différences indiquent que les espèces autochtones non enregistrées dans les assemblages locaux et les espèces allochtones ou diachrones accumulées dans les assemblages de coquilles mortes sont pour l'essentielle des espèces rares (Zuschin and Oliver 2003b).

### Nature minéralogie des coquilles

La minéralogie des coquilles détermine leur vulnérabilité à la destruction par dissolution ou altération au cours des processus taphonomiques. Les bivalves à coquilles aragonitiques sont mal documentés dans les registres fossiles (Harper 1998) en raison de la dissolution différentielle de l'aragonite (Cherns and Wright 2009), alors même que Kidwell (2005) suggère un faible impact de la minéralogie des coquilles sur la préservation des patterns évolutifs des mollusques. La destruction préférentielle des coquilles aragonitiques conduit néanmoins à une perte d'informations sur la composition et la richesse initiale des assemblages de coquilles fossiles (Cherns and Wright 2000). Cette perte d'informations, dépendante de l'évolution géologique des sédiments, est d'autant plus importante, que l'étude du secteur de Touho suggère en moyenne une meilleure préservation et représentativité des espèces à coquilles aragonitiques (IDF V/Mmoy = 71 % ; IDF M/Vmoy = 43 %) que des espèces à coquilles calcitiques (IDF V/Mmoy = 57 % ; IDF M/Vmoy = 41 %) dans les assemblages de coquilles mortes. Il n'y a que dans des environnements très particuliers, comme les environnements saumâtres ou de mangroves, que les espèces en calcite ont une préservation et une représentativité plus importantes que les espèces en aragonite. Certains auteurs suggèrent cependant que, plutôt que la minéralogie des coquilles, c'est la surface de réaction des cristaux ou la teneur en matière organique dans la microstructure des coquilles qui déterminent le risque de dissolution des coquilles (Jablonski et al. 2003, Valentine et al. 2006). Il serait alors intéressant de poursuivre les investigations en prenant ces paramètres en compte.

### Mode de vie des organismes

La plupart des études considérant l'influence du mode de vie des espèces sur la préservation de la biodiversité se bornent à comparer les degrés d'altération des coquilles ou encore l'enregistrement différentiel des espèces endobiontes et épibiontes dans les archives fossiles. Très peu de travaux produisent des résultats significatifs (Harper 1998, Valentine et al. 2006). Néanmoins, les coquilles des espèces épibiontes montrent fréquemment plus de dommages liés aux processus taphonomiques que les coquilles des espèces endobiontes, particulièrement dans les environnements à substrat induré ou mixte. Cette différence d'altération s'explique par le fait que les espèces épibiontes vivent à l'interface eau/sédiment, exposant ainsi les coquilles aux processus taphonomiques immédiatement après la mort des organismes, contrairement aux espèces endobiontes dont le mode de vie enfoui dans le sédiment protège les coquilles de ces processus destructeurs, à moins que des phénomènes de bioturbation ou de tempêtes ré exposent les coquilles à l'interface eau/sédiment (Best and Kidwell 2000b). Cette plus grande altération des coquilles épibenthiques pourrait laisser supposer que les espèces endobiontes se préservent préférentiellement dans les assemblages de coquilles mortes. L'étude du secteur de Touho semble valider cette supposition puisque les espèces endobiontes se caractérisent par une préservation légèrement plus importante (IDF V/Mmoy = 69 %) que les espèces épibiontes (IDF V/Mmoy = 63 %), mais aussi une pollution

plus importante des assemblages de coquilles mortes (IDF M/Vmoy = 41 % pour les espèces endobiontes ; IDF M/Vmoy = 46% pour les espèces épibiontes). Cependant, les différences des moyennes des indices de fidélité sont tellement faibles que l'influence de l'écologie des espèces ne semble *a priori* pas majeure sur la préservation ou l'accumulation différentielle d'espèces. Par ailleurs, dans certains environnements, tels que les fonds rocheux, les environnements à substrat mixte ou encore les environnements agités, les espèces épibiontes se préservent mieux que les espèces endobiontes. Bien que l'altération des coquilles épibenthiques soit plus importante dans ces environnements, elle ne conduit pas forcément à la destruction totale des coquilles et une partie d'entre elles reste identifiables, principalement parce que les espèces épibiontes ont fréquemment des coquilles épaisses et en calcite qui les rendent plus résistantes à la destruction physique, biologique et/ou chimique (Chave 1964, Flessa and Brown 1983, Kidwell and Bosence 1991). Pour cette raison les espèces épibiontes sont plus fiables que les espèces endobiontes pour les reconstitutions paléoenvironnementales dans ces environnements, alors que dans d'autres environnements se sont les espèces endobiontes qui sont les plus fiables. Ainsi, les espèces endobiontes aussi bien que les espèces épibiontes sont utilisables pour les études paléoenvironnementales.

### *Que peut-on conclure de l'influence de tous ces paramètres sur la préservation des biocénoses dans les assemblages de coquilles ?*

L'impact des processus taphonomiques sur la préservation des variations de compositions taxonomiques des communautés vivantes dans les assemblages de coquilles mortes en fonction des gradients environnementaux, est controversé (Cummins et al. 1986a, 1986b, Kowalewski 1997, Behrensmeier et al. 2005, Tomasovych and Kidwell 2009). Cependant, ces travaux s'appuient tous sur l'analyse d'un cas particulier, ainsi les contradictions apparentes peuvent simplement illustrer un impact des processus taphonomiques variable en fonction des conditions environnementales ou d'autres paramètres.

La préservation des communautés vivantes de bivalves dans les assemblages de coquilles mortes, et donc à terme dans les assemblages de fossiles, ainsi que la formation de ces assemblages morts sont conditionnées à la fois par des paramètres environnementaux (**figure 4.35**), comme la nature du substrat, la bathymétrie, la salinité ou le pH de l'eau, mais aussi par des paramètres intrinsèques aux organismes (**figure 4.36**), comme l'abondance des espèces, la nature minéralogique des coquilles ou encore le mode de vie des bivalves. Tous ces paramètres ne sont pas indépendants mais agissent en interaction. L'analyse d'un modèle actuel, comme le secteur de Touho, permet de se faire une idée des variations spatiales de la préservation et des contraintes liées aux conditions environnementales locales. Certains environnements sont plus aptes à enregistrer les propriétés de la biodiversité vivante (richesse, structure) dans les assemblages de coquilles mortes, alors que d'autres environnements enregistreront d'autres facettes de la biodiversité. Par exemple, les assemblages de coquilles mortes enregistrent moins bien les communautés vivantes dans les environnements littoraux que les environnements profonds. Ces différences s'accompagnent d'une perte sélective des espèces épibiontes et rares dans les environnements littoraux, et une accumulation préférentielle d'espèces rares et endobiontes dans les environnements profonds. A partir de ces résultats il est possible de faire des recommandations pour améliorer les résultats des études de la biodiversité et des reconstitutions paléoenvironnementales.

# **CHAPITRE 5**

**Comparaison avec les communautés  
anciennes : Etude des assemblages  
fossiles exceptionnellement bien  
conservés d'âge Aquitanien du  
site de Meilhan (SW France)**

## **Biodiversity structure of an exceptionally-preserved Aquitanian bivalve assemblage (Meilhan, SW France)**

Julien Michel<sup>1,2</sup>, Gaëlle Doitteau<sup>1</sup>, Hakim Hebib<sup>3</sup>, Pierre Lozouet<sup>4</sup>, Loïc Villier<sup>1</sup>

<sup>1</sup> UMR CNRS CEREGE, Aix-Marseille Univ., 3 place Victor Hugo, case 67, 13331 Marseille, France

<sup>2</sup> current address: Leibniz Zentrum für Marine Tropenökologie (ZMT) und Geowissenschaft, Universität Bremen, Fahrenheitstrasse 6, 28359 Bremen, Germany

<sup>3</sup> Université de Tlemcen, Département des Sciences de la Terre et Agronomie, B.P. 119 Tlemcen, Algeria

<sup>4</sup> Muséum National d'Histoire Naturelle, Département Systématique et Evolution, CP 51, 55, Rue Buffon, 75005 Paris, France

**Abstract:** Biodiversity estimates through geological times are difficult because of taphonomic perturbations that affect sedimentary records. Pristine shell assemblages, however, allow for calibration of past diversity. Diversity structures of two exceptionally-preserved Miocene bivalve assemblages are quantitatively determined, compared with recent communities and used as paleoenvironmental proxy. The extremely rich assemblages were collected in Aquitanian (Early Miocene) carbonate sands of the Vives quarry (Meilhan, SW France). Both paleontological and sedimentological data indicate a coral patch-reef environment, which deposits were affected by transport processes. Among two samples more than 28.000 shells were counted and 135 species identified. Sample Vives 1 is interpreted as a proximal debris flow and Sample Vives 2 as a sandy shoreface/foreshore environment influenced by storms. The two Vives assemblages have a similar diversity structure despite facies differences. Rarefaction curves level off at ~600 shells. The rare species account for more than 80 % of the species pool. The high values of PIE diversity index suggest a relatively high species richness and an even distribution of abundance of the most common species within the assemblages.

The fossil data are compared to death shell assemblages (family level) of a modern reefal setting (Touho area, New Caledonia). The shape of the rarefaction curves and PIE indices of Meilhan fossil assemblages compare well to modern data, especially those of deep (>10 m water depth), sandy depositional environments found downward the reef slope (slope and pass settings). In addition to primary ecological signals, the similarity of the Vives samples and the Recent deep samples derives from taphonomic processes. This assumption is supported by sedimentological and paleontological observations. Sediment transports gather allochthonous and *in situ* materials leading to mixing of various ecological niches. Such taphonomic processes are recorded in the diversity metrics. Environmental mixing and time-averaging of the shell assemblages disturb the preservation of local-scale diversity properties but favour the sampling of the regional-scale diversity.

**Key words:** Bivalves, Aquitanian, Miocene, diversity, species richness, preservation

## 1. Introduction

The biodiversity of modern environments is described through direct observations and samplings. In contrast, the evaluation of palaeodiversity is not straightforward because of the taphonomic processes that affect the palaeontological records (BEHRENSMEYER & KIDWELL 1985, MARTIN 1999, BEHRENSMEYER ET AL. 2000). Taphonomic studies of Recent ecosystems produced numerous examples of comparison between living ecosystems and death shell assemblages that allow quantification of taphonomic perturbations (KIDWELL & BOSENCE 1991, ZUSCHIN ET AL. 2000, KIDWELL 2001, 2002, ZUSCHIN & OLIVER 2003a, 2003b, TOMAŠOVÝCH & KIDWELL 2010). Few analyses extend the comparison of modern assemblages to fossil collections older than the Pleistocene. With increasing age of the deposits, the taxon associations tend to depart from the living communities and it becomes increasingly difficult to estimate the level and the quality of the preserved diversity.

Exceptionally-preserved fossil collections are assumed to strongly reduce the preservation biases and thus to be similar to modern death shell assemblages. Therefore, such fossil collections can serve to calibrate past diversity estimates in the deep time and are furthermore of great importance to evaluate the impact of taphonomic processes:

- Independently of the taxon names and constrained by sedimentological and ecological data, the taxonomic richness and other diversity metrics can be directly compared to Recent analogues. The comparison of assemblage properties provides interesting benchmark to analyse temporal (long-term) and spatial (broad-scale) changes in diversity structure and richness through geological times;
- The ecological diversity of the sampled taxa depends on the diversity of species pool, but also on the spatial and temporal homogenization of the fossil assemblages (cf. TOMAŠOVÝCH & KIDWELL 2010). Comparisons with Recent analogues can help disentangling the ecological signal and the taphonomic perturbations in the genesis of fossil assemblages, with major outcomes for comparison of diversity among fossil assemblages.
- Comparison with fossil assemblages of poorer preservation conditions allows a measure of diversity loss in standard fossil collections and an evaluation of the reliability of paleoenvironmental reconstruction from limited, biased samples.

Bivalve shells have a high preservation potential in the fossil record and represent a well-suited material for comparison of living and fossil diversity. They occupy a wide range of benthic ecological niches and are thus indicative of past environmental conditions. We describe two exceptionally-preserved bivalve assemblages of Early Miocene shell beds (SW France) and compare their diversity structures with a Recent analogue (New Caledonia). The environmental reconstruction based on the fossil assemblages is contrasted with informations given by sedimentological and stratigraphical settings.

## 2. Study area and geological settings

The Vives quarry is located 15 kilometres west of Mont-de-Marsan (Landes, SW France) between the villages of Meilhan and Saint-Martin d'Oney, just south to the river “La Midouze” (Fig. 5.1). The quarry extracts a mixed siliciclastic/carbonate sand of Early Miocene age that can locally be extremely rich in fossils. Exquisite preservation of original skeletal mineralogy, either calcitic or aragonitic, is common, and some mollusc shells even show remnants of colour patterns. Thus, the Vives quarry has become renowned for the abundance and the richness of its fossil assemblages. Note that in the literature, the site can either be cited as Saint-Martin d'Oney, which is the closest village, or Meilhan, which is the administrative vicinity.

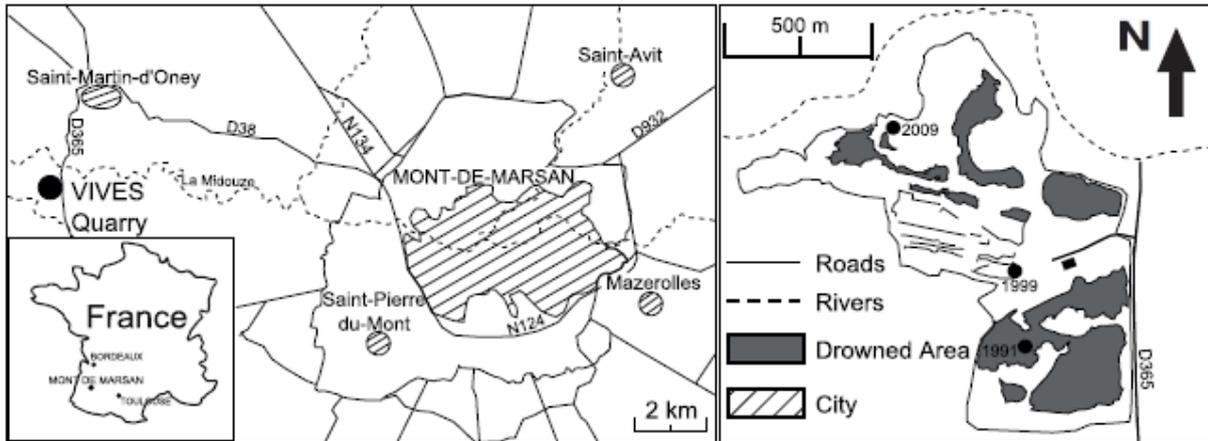


Figure 5.1 : Study area and sample location in the Vives quarry. Note that the 1991 sample location is now drowned.

The fauna has never been monographed but partial lists are available for major groups: molluscs (CAPDEVILLE 1990, CAHUZAC et al. 1993, LOZOUET & RENARD 1998, MAESTRATI & LOZOUET 1995, VALDÉS & LOZOUET 2000, LOZOUET et al. 2001, CAHUZAC & JANSSEN 2010), foraminifers (POIGNANT 1997), corals (LOZOUET & MAESTRATI 1992, CAHUZAC & CHAIX 1993), ostracods (DUCASSE & BEKAERT 1996). The preliminary inventories shed new light on the history of various groups. For instance, twenty new species of gastropods were already described (DOLIN 1998, LOZOUET 1998, 2004, 2011), some of them representing taxa nowadays restricted to the Indo-West-Pacific province (marine Neritiliidae, *Lophocochlias*, *Microstylifer*, etc.). In total the Vives quarry has yielded more than 600 species of molluscs, which is the highest number reported for a Miocene locality in the Aquitaine basin.

The sands of the Vives quarry were deposited on the southern margin of the Aquitaine epiroic sea around 38°N latitude under a tropical (to subtropical) conditions (CAHUZAC & CHAIX 1996, SCHETTINO & TURCO 2011). According to the paleogeographic maps the site was located approximately 20 kilometres north to the shoreline of the Early Miocene maximum transgression and a northward onshore-offshore gradient can be assumed within the quarry (Fig. 5.2).

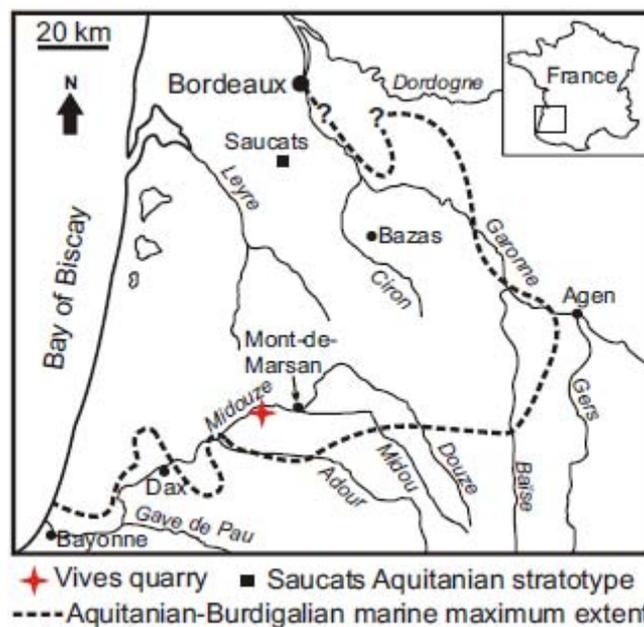
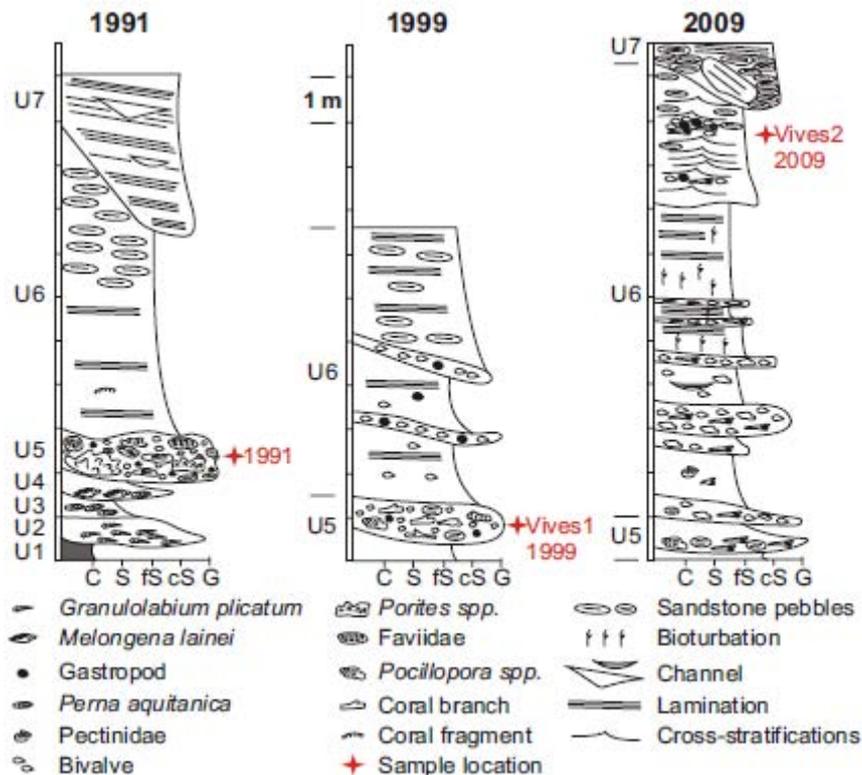


Figure 5.2 : Logs of the Vives quarry from south (left) to north (right). Logs are named after the year of sampling. Sediments mostly consist of sand with beds rich in mollusc shells, corals and sandstone pebbles. U: unit, C: clay, S: silt, fS: fine sand, cS: coarse sand, G: gravel.

The section does not exceed 10 metres. LOZOUET et al. (2001) recognise seven stratigraphical units in the southern part of the quarry from base to top (Fig. 5.3):



**Figure 5.3 : Schematic palaeogeography of the Aquitaine Basin during the Lower Miocene (Aquitanian-Burdigalian, modified from CAHUZAC & JANSSEN 2010). The locations of the Vives quarry and the historical Aquitanian stratotype of Saucats are shown.**

- 1- Blue Clay (unknown thickness)
- 2- Sand with accumulation of cerithiid (*Granulolabium plicatum*) shells (0-0.6 m)
- 3- Fine argillaceous sand with sparse mussel (*Perna aquitanica*) shells (0-0.5 m)
- 4- Fine sand unit with an erosive base and reworked fossil content (0-0.5 m)
- 5- Sand with coral rubble, sandstone pebble and an extremely rich fauna (0-1 m)
- 6- Thick laminated sand unit (0-6 m) made of several beds with generally an erosional surface and shell layers at their base. The degree of lithification increases to the top of the unit with the progressive development of sandstone nodules.

7- Partially lithified sand with planar laminations interrupted by grooves and channels (2-10 m). The base of the unit is highly erosive and can remove locally the units 5 and 6.

The units display a high lateral variability of thickness and facies (Fig. 5.3). The quarry harvests preferentially the units 6 and 7, the unit 5 being occasionally visible at the basement of the quarry. The first 4 units are usually covered or drowned.

An age was obtained from Strontium isotope ratios at 21.1 My BP for the unit 5 (CAHUZAC & TURPIN 1999). Biostratigraphic data on foraminifers are consistent with an Aquitanian age for the lower part of the section and a Burdigalian age for the unit 7 (POIGNANT 1967). Therefore, the shallow marine deposits of the Aquitanian are contemporary with the historical stratotype of Saucats (PARIZE et al. 2008) (Fig. 5.2).

In the lower levels (units 1 to 5), the facies succession record an increasing marine influence from brackish to lagoonal and fully marine with the development of corals. The upper part of the section (units 6 and 7) was described as beach facies (LOZOUET et al. 2001). In these upper units, the thick fining-upward beds with an erosive base are interpreted as storm deposits and the flat parallel laminae interrupted by channels as deriving from tidal

currents. Therefore, the beach environment likely corresponds to shoreface and/or foreshore, which implies a return to shallow-water conditions from unit 5 to unit 6. Sandstone pebbles and blocks from the unit 6 were reworked in the unit 7 demonstrating an early lithification before erosion and deposition of the unit 7. The early lithification, sedimentary lag and erosion surface mark the end of a sedimentary sequence at the top of unit 6.

### 3. Material and methods

The mollusc fauna was sampled during three field campaigns in 1991, 1999 and 2009, by teams led by P. Lozouet (see Fig. 5.1 for locations). Each shell collection derived from the sampling of a few square meters of individual beds by sieving several hundred kilograms of sand. Material occurred at all analysed size classes. Every shell larger than 5 mm and about 20% of the size class 1-5 mm was sorted, identified and counted (LOZOUET et al. 2001). The classification is based upon COSSMANN & PEYROT (1909, 1924) and LOZOUET et al. (2002). Bivalve life habits were determined following TODD (2001) nomenclature.

The sample of 1991 was collected from the unit 5 in the southern part of the quarry, where coral colonies (*Porites* sp., Faviidae) and rubble form a dense framework of hard substrate within a sandy and pebbly matrix. A preliminary list of taxa was published (LOZOUET et al. 2001) but no quantitative data are available for the bivalves, which prevents quantitative comparisons. The mollusc assemblage mixes taxa typical of hard substrates, coral and seaweed dwellers. The colonies of *Porites* and faviid corals that are preserved in living orientation reach a large size (up to meter scale) and density. The assemblage is interpreted as para-autochthonous and represents a patch-reef environment in the proximal part of a sedimentary ramp (LOZOUET et al. 2001).

The sample of 1999 (termed “Vives 1”) was taken from the unit 5 in the middle part of the quarry. Sediment is a bluish, unlithified, poorly-sorted mixed carbonate/siliciclastic sand. Grain size corresponds to fine- and medium-grained sand with abundant sandstone pebbles and coral rubble. The high fragmentation and abrasion rate of corals indicates reworking. Corals are limited to branching colonies of *Pocillopora* and many branch-fragments. The mollusc assemblage represents the same ecology as the sample of 1991 with taxa indicative of patch reef and seaweed bed.

The sample of 2009 (termed “Vives 2”) was taken from the unit 6 in the northern part of the quarry and corresponds to a lenticular bed extremely rich in mollusc shells and fragments. Sediments are yellowish, unlithified finely-laminated mixed carbonate/siliciclastic sand. Some of the laminae accumulate shells and abraded coral branches. The fine planar lamination of sand interbedded with shell layers suggests deposition under tidal currents. The corals are mostly documented as branch-fragments and rubble that show evidences of physical reworking. The reworked corals and the occurrence of terrestrial gastropods are indicative of mixed, allochthonous assemblages.

The significance of fossil assemblages for diversity estimates and paleoenvironmental reconstruction is addressed through comparison with shelly death assemblages of modern reefal settings. The samples collected in Touho area (New Caledonia) during the expedition Montrouzier (BOUCHET et al. 2002) furnished a unique source of data from Recent littoral environment of the Indo-West-Pacific region. The bivalve fauna is stored at the Muséum National d’Histoire Naturelle (MNHN, Paris, France) and is part of G. Doitteau PhD thesis (DOITTEAU, 2012). These New Caledonian samples were chosen as modern analogue for several reasons:

- a high sampling effort (suction, dredging and scuba diving) with more than 83.000 identified shells (457 species and 59 families in 36 stations) and a mean of >2.300 shells per station (range: 48–10.708 shells);

- the distinction between the death and live shell assemblages that gives both the ecological information and description of the assemblages of the sediment;
- the sampling of a wide range of settings (beach, reef flat, shoal, slope, deep shelf, etc.);
- the highly variable environmental conditions among localities (including hard, soft and mixed bottoms, fine- to coarse-grained sediments, seagrass beds);
- the availability of information on the taphonomic processes and their variations according to environmental conditions (DOITTEAU 2012).

The Aquitaine basin and New Caledonia do not belong to the same biogeographical realms and thus differences of taxonomic richness and diversity structure could be expected. The comparison is valuable as far as we explore the ability of the fossil assemblage structure to document paleoenvironmental and/or taphonomic information beyond direct interpretation of the taxon ecology.

The combination of the Miocene and Recent data matrices counts 244 genera and 67 families. Out of the 94 genera that occur in the Vives quarry, only 44 are also documented in the Recent New Caledonian samples. Thus, comparisons of the assemblages at the genus level would be supported by only 18 % of genera (44/244). Comparisons become easier at the family level with 57 % common families (38/67), which represent 95 % of the total shell count. The comparison of the diversity of Miocene and Recent assemblages based on an actualistic ecological approach assumes that the ecology of taxa and the structure of ecosystems remain stable. Such an assumption may not be verified at a low taxonomic level, but working at the family strongly reduces risks. The similarity of taxonomic associations is analysed by Cluster analysis and Principal Component Analysis (PCA) of a matrix counting the number of shells per family and per collection site (proportional abundances, i.e. percentages, are used for analyses). The Probability of Interspecific Encounter (PIE) index is used as a sample-size independent measure of evenness (HULBERT 1971). Diversity estimates and statistical analyses were performed using PAST version 2.11 (HAMMER et al. 2001) and EstimateS 8.2.0. for rarefaction curves (COLWELL 2009).

The taphonomic processes involved in the genesis of the New Caledonian death shell assemblages are explored using the fidelity of the death shell assemblages to the living faunas (Kidwell & Bosence 1991). The live-dead index measures the percentage of living species found dead at an individual station that is interpreted as the quality of preservation of species where they live. The dead-live index counts the percentage of dead species found alive. Low values derive from accumulation of dead species through time-averaging, environmental mixing or instability of the living communities.

## **4. Results**

### **4.1. Species richness and diversity**

In total more than 28.000 bivalve shells were counted: 24.984 for Vives 1 and 3.141 for Vives 2. A total of 135 distinct species and 45 families were recognised: 107 species and 44 families for sample Vives 1 and 80 species and 33 families for Vives 2 (Tabs. 5.1, 5.2; Figs. 5.4, 5.5, 5.6). The huge sampling effort led to the collection of uncommonly sampled taxa, especially in sample Vives 1, including Erycinidae, Galeommatidae, Lasaeidae and Pleurodesmatidae. The two samples from the Vives quarry show similar rarefaction curves despite the difference of sedimentary facies. Taxon accumulation curves of the two samples level off at ~600 shells and 65 species showing that many rare species were sampled with the collection of thousands of shells (Fig. 5.7A). The high values of PIE index (0.938 and 0.946 for Vives 1 and 2, respectively) suggest a relatively even distribution of abundance of the most common species. The rare species (defined as <1 % sample shell abundance) largely contribute to the diversity

difference of species count more reflects the difference in sampling effort than a true difference of richness because the expected number of species under the same number of individuals is fairly the same. A large part of diversity is common to the two samples: 87 % of the shells belong to the 52 species found in both samples. Most of the dominant species are common to the two samples (*Chama gryphoides*, *Corbula carinata*, *Striarca miocaenica* and *Lentidium tournoueri*). In contrast, very few species are abundant in one sample (>5 % of shell abundance) and rare or absent in the other: this includes *Microloripes dentatus* and *Plicatula mytilina* in Vives 1 and *Cardita crassa* in Vives 2. The dominant feeding type is suspension feeding for both assemblages. Mobile infaunal taxa dominate sample Vives 1 whereas attached epifaunal forms are more abundant in sample Vives 2 (Tab. 5.2).

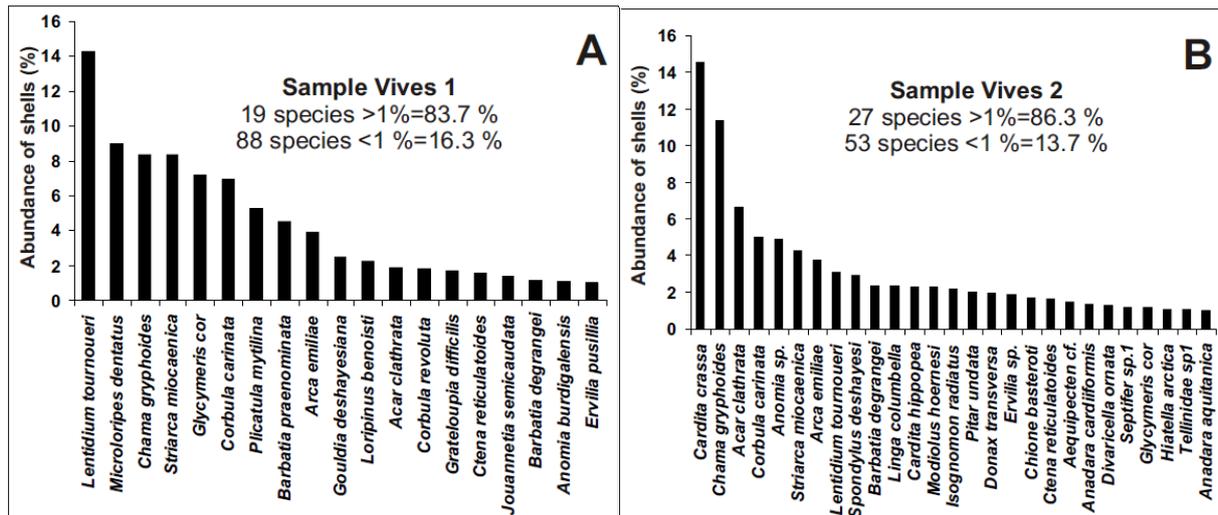


Figure 5.4 : Proportions of the most abundant (>1 % of sample shell abundance) bivalve species of sample Vives 1 (A) and Vives 2 (B).

The species richness of Vives samples is in the lower range of recent death shell assemblages of tropical environments. The accumulation curves of Meilhan samples better approach the horizontal asymptote than most death shell assemblages of the Touho area. The combination of a steep initial slope and a long flat plateau of the rarefaction curve compares only with a few modern samples from the deep-shelf (>50 m water depth, pass setting) and reef-slope (10-35 m) depositional environments (Fig. 5.7B). The PIE values of Vives samples (0.938 for Vives 1 and 0.946 for Vives 2) are similar to those of New Caledonian samples from deep (PIE=0.938 in average, n=4) and slope (PIE=0.932 in average, n=12) environments, but also from shallow-water hard bottoms (PIE=0.941 in average, n=6); the assemblages from shallow-water soft bottoms showing lower PIE values (PIE=0.876 in average, n=8; Fig. 5.8).

Family	Species	Vives 1	Vives 2	Family	Species	Vives 1	Vives 2
Nuculidae	<i>Nucula</i> sp.	95	2	Chamidae	<i>Chama gryphoides</i>	2082	356
Nuculanidae	<i>Nuculana (Lumbulus) emarginata</i>	0	1		<i>Pseudochama</i> sp.	0	12
Mytilidae	<i>Modiolus hoernesii</i>	6	71	Corbiculidae	<i>Corbicula</i> sp.	1	0
	<i>Musculus saucatsensis</i>	8	0	Dreissenidae	<i>Mytilopsis aquitana</i>	1	0
	<i>Musculus</i> sp.	36	23		<i>Congeria basteroti</i>	0	3
	<i>Mytilus</i> sp.	2	0		<i>Congeria subbasteroti</i>	0	16
	<i>Lithophaga saucatsensis</i>	1	0	Galeommatidae	<i>Spaniorinus burdigalensis</i>	61	0
	<i>Perna aquitanicus</i>	2	0		<i>Spaniorinus (Lasaeina) inaequalis</i>	24	0
	<i>Septifer oblitus</i>	11	0	Erycinidae	<i>Erycina (Hemilepton) transversa</i>	1	0
	<i>Septifer</i> sp.1	0	37		<i>Erycina</i> sp.	11	0
	<i>Septifer</i> sp.2	0	1	Kellyidae	<i>Pseudolepton</i> cf. <i>insigne</i>	3	0
Arcidae	<i>Anadara cardiiformis</i>	188	42		<i>Kellya (Bornia)</i> sp.	9	0
	<i>Anadara</i> cf. <i>dameyi</i>	59	3		<i>Kellya (Planikellya)</i> sp.	66	0
	<i>Anadara aquitana</i>	0	31	Leptonidae	<i>Lepton transversarium</i>	2	0
	<i>Arca emiliae</i>	972	117	Montacutidae	<i>Montacuta</i> sp.	6	0
	<i>Barbatia degranzei</i>	278	73	Mactridae	<i>Mactra (Eomactra) basteroti</i>	118	3
	<i>Barbatia praenominata</i>	1131	18		<i>Mactra</i> sp. 1	4	1
	<i>Barbatia</i> sp.	0	1		<i>Mactra</i> sp. 2	0	1
	<i>Acar clathrata</i>	470	208		<i>Eastonia mitis</i>	3	3
Glycymerididae	<i>Glycymeris cor</i>	1790	36	Tellinidae	<i>Arcopagia</i> sp.	2	5
	<i>Glycymeris bimaculata</i>	1	0		<i>Tellinidae</i> sp. 1	9	32
	<i>Glycymeris</i> sp.	0	3		<i>Angulus (Moerella) donacina</i>	21	0
Noetiidae	<i>Striarca miocaenica</i>	2078	134		<i>Angulus (Peronaea) aquitana</i>	136	0
	<i>Sheldonella okeni</i>	223	3		<i>Angulus (Peronaea) sp.</i>	2	0
Pteriidae	<i>Pteria linderi</i>	15	0		<i>Angulus (Peronidia) bipartita</i>	158	0
	<i>Pteria ?phalaenacea</i>	0	15		<i>Angulus (Peronidia) sacyi</i>	86	0
Isognomonidae	<i>Isognomon radiatus</i>	45	68		<i>Strigilla (Aeretica) salisburyi</i>	75	0
Malleidae	<i>Malleus</i> cf. <i>bourgeoisii</i>	227	0		<i>Capsa laminosa</i>	3	0
	<i>Malleus</i> sp.	0	4	Donacidae	<i>Donax (Paradonax) transversa</i>	3	60
Pinidae	<i>Pinna</i> sp.	1	0	Petricolidae	<i>Petricola rupestris</i>	28	0
Ostreidae	<i>Ostrea</i> cf. <i>fimbriata</i>	63	5		<i>Petricolidae</i> sp.	0	3
	<i>Ostreidae</i> sp.1	0	2	Psammobiidae	<i>Psammobia affinis</i>	4	0
Gryphaeidae	<i>Hytissa undata</i>	5	19		<i>Psammobia biali</i>	4	0
	<i>Gryphaeostrea ricardi</i>	142	9		<i>Psammobia</i> sp.	1	0
Anomiidae	<i>Anomia aequiimpressa</i>	99	0	Semelidae	<i>Semele neuvillei</i>	6	0
	<i>Anomia burdigalensis</i>	260	0		<i>Semele</i> sp.	1	1
	<i>Anomia</i> sp.	0	154		<i>Ervilia pusillia</i>	241	0
Pectinidae	<i>Aequipecten</i> cf. <i>liberata</i>	32	46		<i>Ervilia</i> sp.	0	58
	<i>Chlamys</i> sp. 1	90	1	Veneridae	<i>Callista</i> sp. 2	16	0
	<i>Chlamys</i> sp. 2	0	1		<i>Callista</i> sp. 1	50	2
	<i>Flexopecten</i> sp.	1	0		<i>Irus</i> sp.	0	2
	<i>Crassadoma tauoerstriata</i>	93	25		<i>Periglypta miocenica</i>	6	0
Spondylidae	<i>Spondylus deshayesi</i>	163	92		<i>Pitar lamarki</i>	13	0
Plicatulidae	<i>Plicatula mytilina</i>	1315	15		<i>Pitar undata</i>	72	63
Limidae	<i>Lima aquitana</i>	165	14		<i>Pitar</i> sp.	0	5
	<i>Limaria inflata neogenica</i>	12	0		<i>Tapes</i> sp.	76	0
	<i>Limatula subauriculata inframiocaenica</i>	9	0		<i>Timoclea ovata</i>	0	3
Lucinidae	<i>Ctena reticulatoides</i>	391	52		<i>Timoclea subspadicea</i>	50	1
	<i>Loripinus benoisti</i>	551	7		<i>Venus</i> sp.	163	19
	<i>Microloripes dentatus</i>	2231	16		<i>Dosinia basteroti</i>	3	0
	<i>Linga columbella</i>	107	73		<i>Chione (Clausinella) basteroti</i>	75	53
	<i>Codakia haidingeri</i>	1	0		<i>Gouldia deshayesiana</i>	616	0
	<i>Divaricella ornata</i>	152	40		<i>Grateloupia difficilis</i>	417	7
Sportellidae	<i>Basteronia biali</i>	2	10		<i>Veneridae</i> sp.	0	1
	<i>Basteronia corbuloides</i>	0	7	Solenidae	<i>Solen</i> sp.	8	0
Carditidae	<i>Cardita elongata</i>	48	0		<i>Pharus</i> sp.	1	0
	<i>Venericardia (Cardiocardita) cf. monilifera</i>	0	4	Myidae	<i>Sphenia anatina</i>	31	0
	<i>Cardita (Lazariella) hippopea</i>	0	72		<i>Sphenia paulina</i>	0	10
	<i>Cardita crassa</i>	0	457	Corbulidae	<i>Corbula carinata</i>	1729	158
	<i>Pteromeris unidentata</i>	1	0		<i>Corbula revoluta avitensis</i>	445	21
Condylocardiidae	<i>Carditopsis koerneri</i>	115	13		<i>Lentidium tournoueri</i>	3572	96
Trapezidae	<i>Coralliophaga</i> sp.	1	0		<i>Semicorbula nadali</i>	6	0
Cardiidae	<i>Cardium burdigalinum</i>	93	10	Gastrochaenidae	<i>Gastrochaena intermedia</i>	35	0
	<i>Cardium (Trachycardium) fraternum</i>	0	20		<i>Gastrochaena (Spengleria) neuvillei</i>	3	0
	<i>Cardium</i> sp.	0	1	Pholadidae	<i>Jouannetia semicaudata</i>	335	0
	<i>Plagiocardium degranzei</i>	213	28	Hiatellidae	<i>Hiatella arctica</i>	35	32
	<i>Acanthocardia polycolpatum</i>	36	10	Pleurodesmatidae	<i>Pleurodesma desmoulini</i>	1	1
	<i>Discors aquitanicus</i>	24	19	Total		24984	3141

Tableau 5.1 : Taxonomic lists and abundances of the Lower Miocene bivalve assemblages of the Vives quarry (Meilhan, SW France).

Sample	Sampling effort	Shells	Sp.	Gen	Fam	Dominant taxa (> 5%)	Preservation	Substrate relation	Mobility	Fixation	Feeding type	PIE index
Vives 1	6 days	24.984	107	87	44	<i>Lentidium tournoueri</i> , <i>Microcoloripes dentatus</i> , <i>Chama gryphoides</i> , <i>Striarca miocaenica</i> , <i>Glycymeris cor</i> , <i>Corbula carinata</i> , <i>Plicatula mytilina</i>	Very well preserved	56% I 41% E 2% B-N	58% M 42% S	59% UN 41% F	84% Sus 2% Dep 14% Che	0.938
Vives 2	1 day	3.141	80	63	33	<i>Cardita crassa</i> , <i>Chama gryphoides</i> , <i>Acar clathrata</i> , <i>Corbula carinata</i>	Both well preserved and abraded shells	46% I 2% SI 51% E 1% B-N	48% M 52% S	48% UN 52% F	92% Sus 1% Dep 7% Che	0.946

**Tableau 5.2 : Main properties of the two studied bivalve samples. Proportions of dominant taxa and life habits (after TODD 2001) are calculated from the number of shells. Diversity estimate PIE (Probability of Interspecies Encounter) index is given. Sp.: species; Gen: genus; Fam: families; I: infauna; E: epifaunal; B-N: borers and nestlers related to hard substrates; M: actively mobile; S: sedentary and immobile; UN: unattached; F: fixed (i.e. byssally attached and cemented); Sus: suspension feeder, Dep: deposit feeder, Che: chemosymbiotic.**

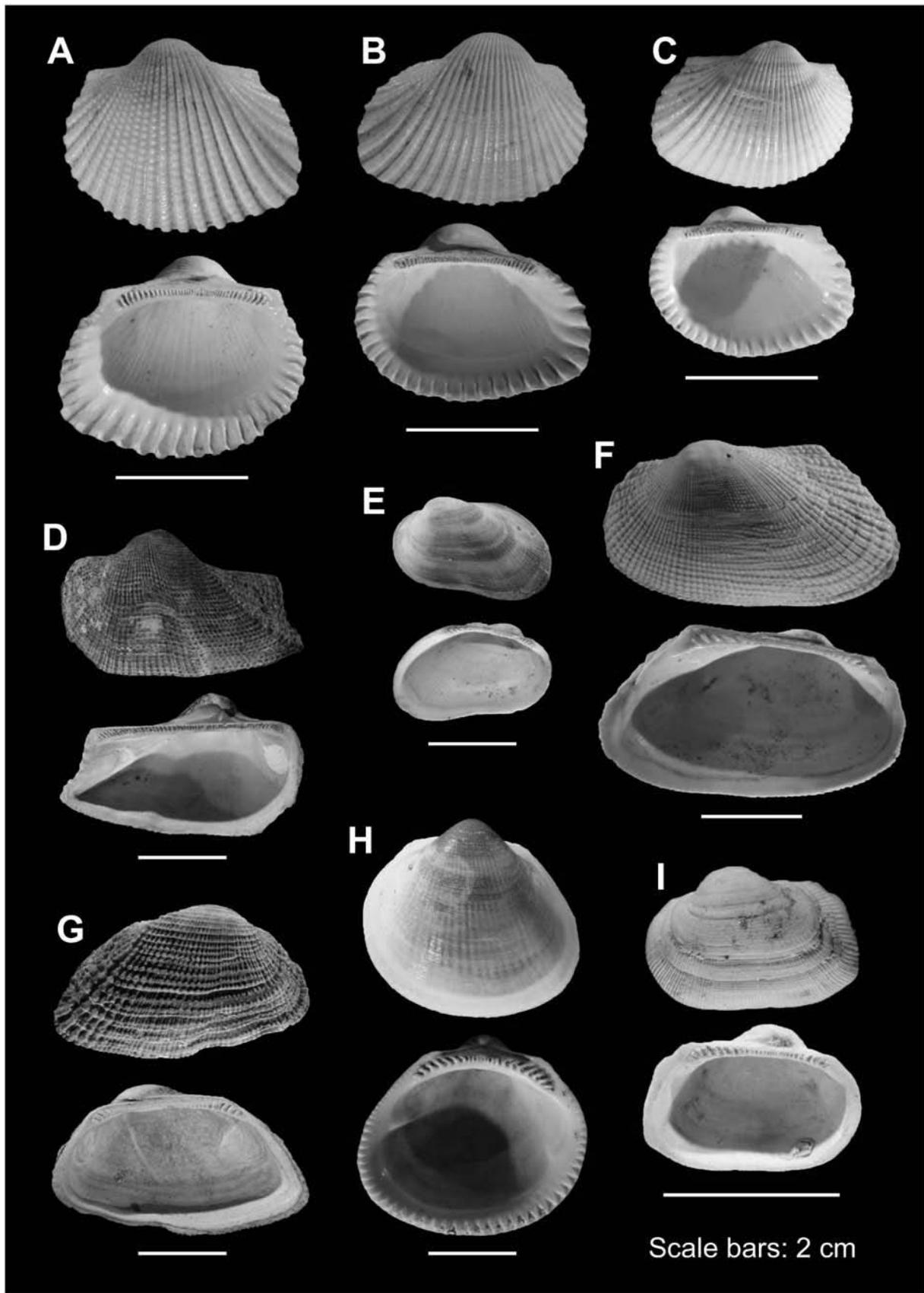


Figure 5.5 : Lower Miocene bivalves of the Vives quarry (Meilhan, SW France): A. *Anadara aquitanica*, B. *Anadara cardiiformis*, C. *Anadara cf. daneyi*, D. *Arca emiliae*, E. *Barbatia praeominata*, F. *Barbatia degrangei*, G. *Acar clathrata*, H. *Glycymeris cor*, I. *Striarca miocaenica*. Scale bars are 2 cm.

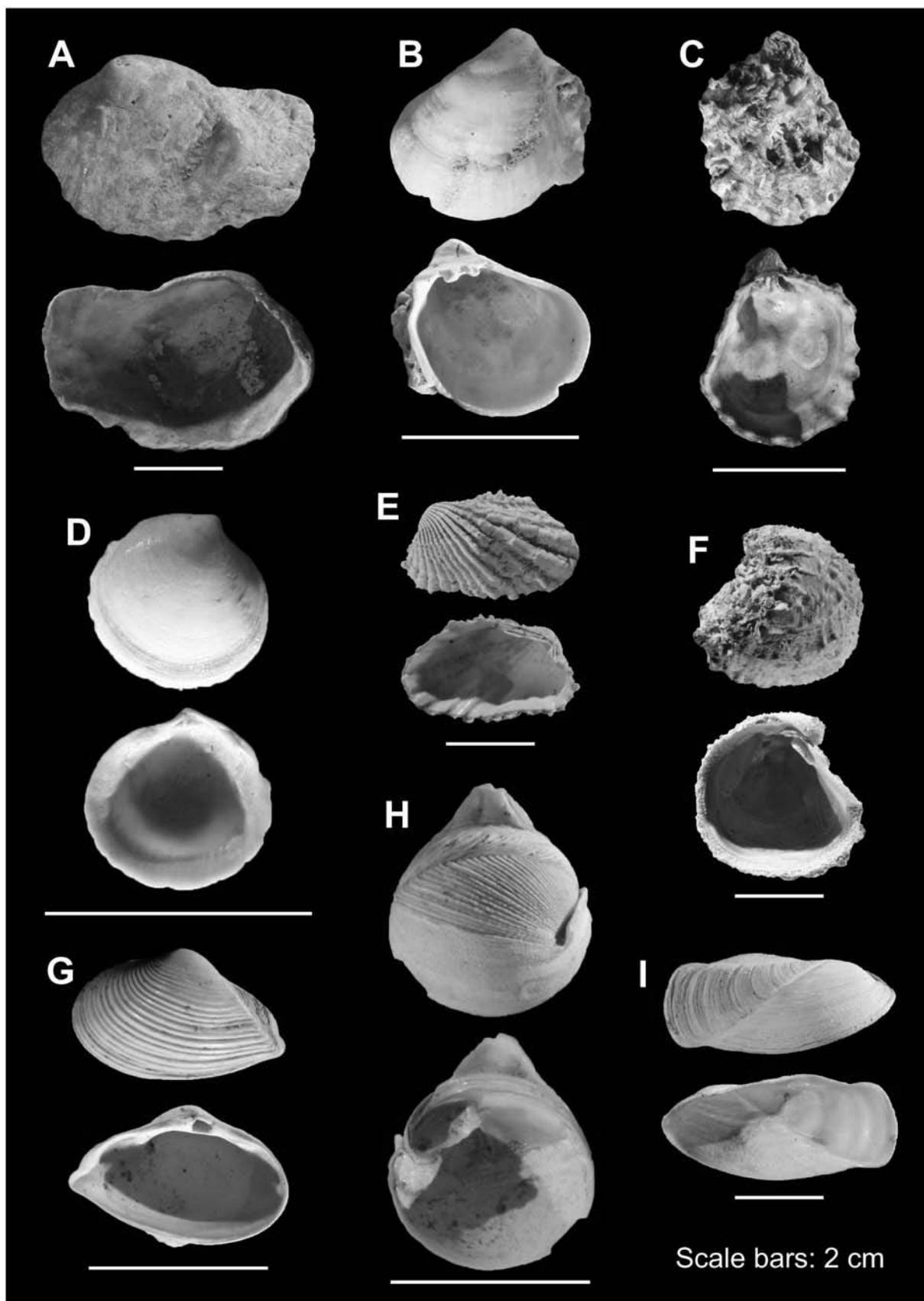
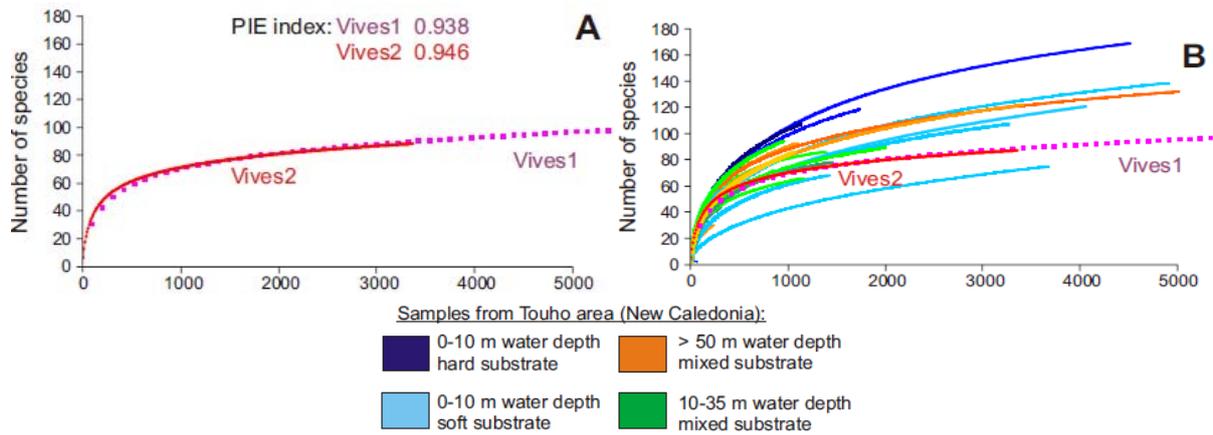
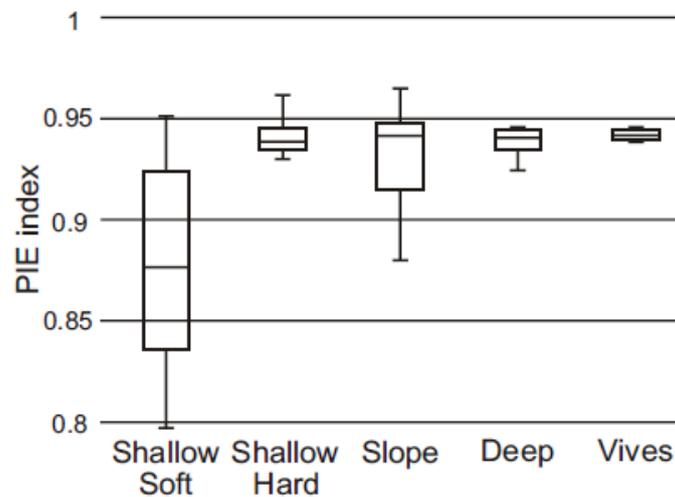


Figure 5.6 : Lower Miocene bivalves of the Vives quarry (Meilhan, SW France): A. *Anomia* sp., B. *Spondylus deshayesi*, C. *Plicatula mytilina*, D. *Microroripes dentatus*, E. *Cardita crassa*, F. *Chama gryphoides*, G. *Corbula carinata*, H. *Jouannetia semicaudata*, I. *Gastrochaena* (*Spengleria*) *neuvillei*. Scale bars are 2 cm.



**Figure 5.7 :** A) Rarefaction curves of the Miocene Vives quarry samples; B) Comparison of these rarefaction curves with curves of death assemblages from the Touho area (New Caledonia) showing that Vives curves relate to the curves of deep (i.e., slope environments down the reef) samples of Touho.



**Figure 5.8 :** Boxplot of the PIE indices of New Caledonian death shell assemblages from different modern environments and of the Lower Miocene assemblages from the Vives quarry (Meilhan, SW France). PIE indices of the Vives quarry assemblages are similar to deep and slope modern marine environments but also to shallow-water hard substrates.

#### 4.2. Taxonomic composition of the fossil vs Recent assemblages

The assemblages from the Vives quarry are distinguished by the occurrence of rare families, unknown from the Touho area: Condyllocardiidae, Erycinidae, Gastrochaenidae, Lasaeidae, Pleurodesmatidae, Sportellidae. The similarity between fossil and Recent assemblages relies on the most common families: Arcidae, Cardiidae, Chamidae, Corbulidae, Glycymerididae, Lucinidae, Plicatulidae, Spondylidae, Tellinidae and Veneridae; the other common families being rare in either the fossil or the Recent (Corbiculidae, Gryphaeidae, Isognomonidae, Malleidae, Myidae, Pectinidae, Petricolidae). The clustering of the Touho stations according to the composition of death shell assemblages segregates the fauna of three major depth-related environments: 0-10 m, 10-35 m and >50 m water depth. Combined with the data for the Recent, the Miocene samples of Meilhan group with the death shell assemblages of deep (> 50 m water depth), pass depositional environments (Fig. 5.9). PCA of the abundance matrix supports well the three depth-related clusters (Fig. 5.10). The group of shallow-water stations (0-10 m) is characterized by positive values on the first PC axis. It is supported by the co-occurrence of Cardiidae, Veneridae and Tellinidae, which is indicative of soft substrates. The two stations 1251 and 1252 segregate along the second PC axis from the

other shallow assemblages by the association of Pectinidae, Teredinidae and Tridacnidae, which represent exclusive coral-reef communities. The Arcidae and Mytilidae support the cluster of mid-depth stations (10-35 m) that mostly sample hard-substrate communities. The deep-water stations of Touho (>50 m) are well clustered on the PCA, all with low negative values in the first PC axis and a limited dispersion around the zero of the second PC axis. The mid position on the two PC axis suggests a mixing of soft- and hard-bottom communities.

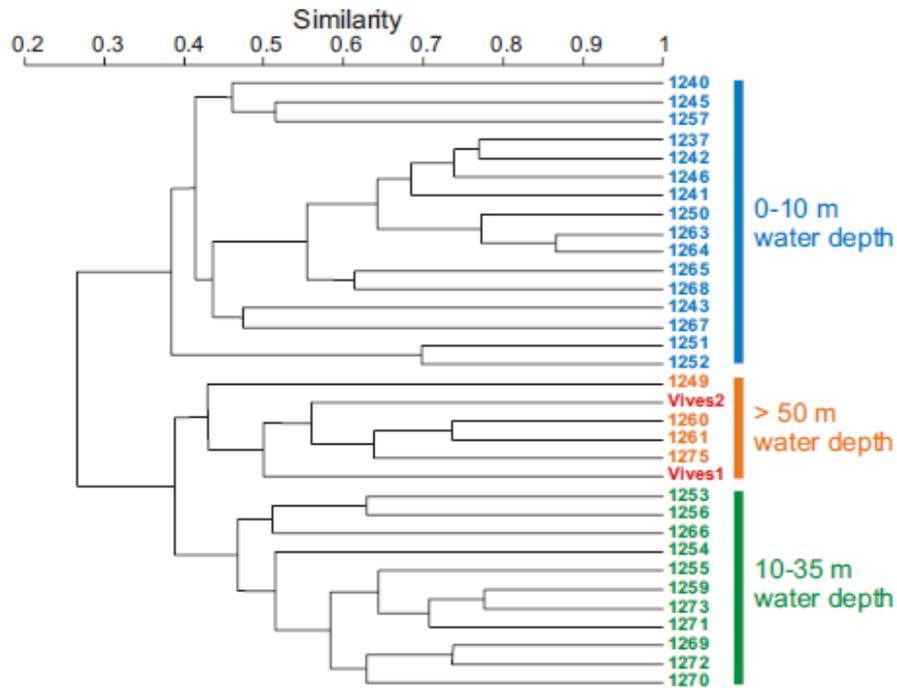


Figure 5.9 : Dendrogram of hierarchical cluster analysis (Bray-Curtis similarity) based on proportions of shell abundance of families. Three depth-related groups of samples are defined; the two Vives samples that have a similarity around 50 % are part of the >50 m water depth group.

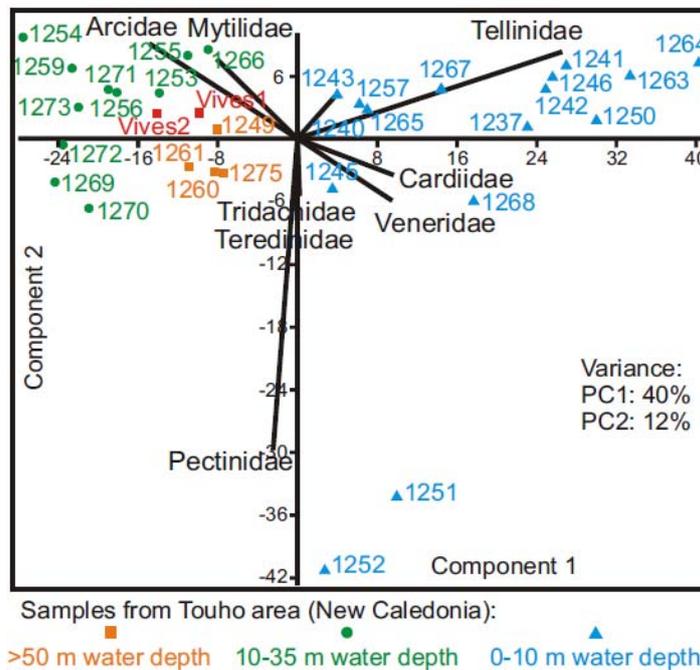


Figure 5.10 : Principal Component Analysis (PCA) scatter plot showing the three depth-related groups of samples (see also Fig. 9, cluster analysis). The percentage of variance explained by the component 1 and 2 are given.

### 4.3. Significance of the New Caledonian death shell assemblages in the deep-water settings

The average values of the live-dead index in the Touho samples increase with depth from tidal flats to the slope and pass (i.e. deep-water) settings (Tab. 5.3). This pattern implies an increasing preservation of the local bivalve species pool into the sediments toward deeper depositional environments. The dead-live indices show an opposite pattern with increasing average values toward shallower depths. Deep settings appear then to be characterized by the accumulation of numerous allochthonous taxa. In a given environment, the dead-live indices are significantly higher for common species than for the rare species (Tab. 5.3). The assemblages of common species show better preservation in sites they are found alive, while rare species tend to accumulate in the death shell assemblages without being proportionally related to live specimens. The deep settings of Touho area are associated with sand deposits derived from wash over the reef and the lagoon that include several taxa indicative of hard substrates and seagrass beds.

Environment (depth in meters)	Live-dead index		Dead-live index	
	Average	<i>Standard deviation</i>	Average	<i>Standard deviation</i>
Intertidal flats (0 m)	48%	24%	52%	16%
Reef flat (0-2 m)	61%	26%	46%	18%
Slope (10-35 m)	78%	16%	43%	12%
Deep (>50 m)	78%	22%	33%	18%

**Tableau 5.3 : Live-dead and dead-live indices of the modern shell assemblages from Touho, New Caledonia (DOITTEAU 2012). Live-dead index displays increasing values toward deeper settings, while dead-live index shows increasing values toward shallower water depths.**

## 5. Discussion

Both calcitic and aragonitic bivalve shells from the Vives quarry (Lower Miocene, Meilhan, SW France) show an exceptional preservation both as individual shell structures (Figs. 5.5 and 5.6) and communities (species richness). This very high preservation is interpreted as indicative of limited shell loss by destructive processes (i.e. fragmentation, dissolution). Thus, these Miocene fossil assemblages represent potentially unbiased samples for comparing community structures and deposition with Recent faunas.

The sample Vives 1 combines coral fragments and coral-reef related species (e.g. *Coralliophaga*, *Gastrochaena* spp., *Jouannetia*, *Lithophaga*) together with a bivalve assemblage related to widespread soft sediments with abundant infaunal shells of Corbulids (*Lentidium tournoueri* and *Corbula carinata*), Lucinids (*Microloripes dentatus*) and Glycymeridids (*Glycymeris cor*). *Lentidium tournoueri* is the most abundant bivalve species and do not ecologically fit with the presence of corals and coral-related fauna (attached epifauna, borers and nestlers). Other Miocene *Lentidium* communities have been interpreted to occur in upper subtidal, soft sediments and often associated to slightly brackish waters (GITTON et al. 1986). Slightly low-salinity indicators include the bivalves *Septifer* spp., *Mytilopsis* and *Anadara cardiiformis* and the gastropods *Granulolabium* (LOZOUET 2004). The resulting Vives 1 assemblage thus includes a mixture of at least two different bivalve

communities (i.e. *Lentidium* and coral-associated fauna). The mollusc fauna as a whole indicates a water depth range of 1 to 20 m.

The other sample collected in the unit 5 in 1991 (no quantitative data, Fig. 5.1) with little physical erosion evidence is interpreted as an *in situ* coral patch reef developed in a very shallow (a maximum of few meters water depth), protected environment (LOZOUET et al. 2001). Northward (i.e. offshore or distally), Vives 1 sample contains allochthonous accumulated materials (coral branches, coral-associated fauna and *Lentidium* community). The well-preserved sample Vives 1 is thus interpreted as a proximal debris flow of shallow-shelf sediments. Additional infaunal bivalves should have lived locally or being accumulated through time-averaging.

The bivalve assemblage of sample Vives 2 relates to the presence of hard bottoms with abundant cemented and byssally attached epifaunal shells of e.g. *Chama gryphoides*, *Anomia* sp., *Arca emiliae* and *Barbatia* (cf. SCHNEIDER et al. 2009), together with soft substrates (e.g. infaunal *Corbula carinata* and *Lentidium tournoueri*). In addition, the most abundant species *Cardita crassa* further points toward a very shallow marine setting (i.e. beach or extreme low tide; KEEN 1971). This interpretation corresponds with the tidal planar laminations observed in the outcrop. Sample Vives 2 is therefore interpreted as an upper shoreface/foreshore deposit, allochthonous materials (i.e. corals and coral-associated fauna) being occasionally imported by storm events. Water energy of nearshore settings would have then reworked sediments causing shell abrasion.

The bivalve assemblage and the presence of coral debris in Vives samples indicate shallow open-marine, peri-reefal environments (i.e. coral, hard-substrate and warm-water-related species). No indications of typical reefal zonation (neither lateral zonation such as forereef and backreef, nor vertical zonation) were found in the entire sequence but coral patch reefs in life position and proximally transported colonies (LOZOUET et al. 2001). “True” coral reefs were found in neither Oligocene nor Miocene sediments of Aquitaine (SW France) region; only an early-stage reefal system was observed of Rupelian Age (Early Oligocene; BOULANGER et al. 1970). The marine environment is then interpreted as a coral patch reef developed on a ramp (LOZOUET & MAESTRATI 1992). Such coral facies were described from the Badenian (Middle Miocene; patchy coral community *sensu* RIEGL & PILLER 2000; pâtés coralliens *sensu* SAINT MARTIN et al. 2007). Closely related to sample Vives 2 material, a bivalve assemblage that includes *Acar clathrata*, *Chlamys* sp., *Chama* cf. *gryphoides*, *Cardita* cf. *crassa*, *Codakia leonina* and *Lithophaga lithophaga* associated with coral patch reefs was described from Middle Miocene deposits of Romania (SAINT MARTIN et al. 2007).

Taxonomic comparison at the family level shows that the Miocene bivalve assemblages are similar to the modern New Caledonian, deep-shelf (>50 m water depth) faunas that are located in pass settings (Fig. 5.9). Similarities include higher abundances of the Corbulidae, Carditidae and Chamidae than shallower environments. The rarefaction curves of Meilhan samples compare well with the deep samples, as reflected in the cluster analysis, but also to shallower samples (10-35 m water depth) found on the reef slope (Fig. 5.7B). PIE values of Vives samples relate better to PIE values of deep and slope New Caledonian environments as well. The sedimentary data, however, prevent an interpretation of the Vives samples as slope or deep-water settings. The similarities of diversity structure of the Meilhan and New Caledonian assemblages appear to be strongly influenced by taphonomic processes beyond primary ecological signal.

Disintegration processes and selective loss affecting the shell assemblages are thought to be limited according to the exceptional preservation of the deposits. On the opposite, primary environment-specific assemblages were enriched by community mixing. Such habitat mixing commonly occurs in death shell assemblages by either time-averaging or transport (FÜRSICH & ABERHAN 1990, ZUSCHIN et al. 2005, TOMAŠOVÝCH & KIDWELL 2010). Time-

averaging surely plays a role in the averaging of the regional diversity, especially in a coral patch environment where both soft bottoms and corals have a patchy distribution. However, transport is a more likely explanation for the aggregation of well mixed and very well preserved communities. The major effect of transport in the shell accumulation processes is supported by sedimentological evidences on the outcrop, which shows short-term sedimentary processes (i.e. storm event and mass transport).

The diversity structures of the Meilhan bivalve fauna is therefore interpreted to have been strongly influenced by the environment of deposition and indicate a depositional environment affected by sediment redistribution processes. Sediment transport gathers materials from vast (and heterogeneous) environments and thus samples taxa with a high variety of ecologies. Strong hydrodynamic events (i.e. storm) are able to suspend and transport large amount of subtidal sediments and to deposit unsorted materials in beach environments. Mass transports (i.e. debris flow) accumulate sediments from distinct shelfal environments in deeper water depths. In addition to mixing during transport and deposition, the allochthonous materials are mixed with autochthonous shells by bioturbation and time-averaging.

The live-dead fidelity indices of New Caledonian bivalve fauna increase with depth due to an increasing preservation potential of the local communities (DOITTEAU 2012). In parallel, bivalve assemblages are enriched offshore the coast by accumulation of allochthonous shells through downslope transports. Proximal debris flows especially occur in slope and pass settings. On this basis, we interpret the similarity of the fossil assemblages with deep-shelf assemblages of the Touho fauna by the contemporary mixing of environment-specific communities. The even distribution of the common taxa within the assemblages may reflect the structure of the local communities as well as a post-mortem shell mixing that reduces taxa dominance due to ecological factors of living communities (cf. CUMMINS et al. 1986, ZUSCHIN et al. 2005).

The comparison of fossil and Recent death shell assemblages demonstrates the influence of taphonomic processes (i.e. sediment transport mixing shelly communities) on the diversity structure of the bivalve assemblages. The similarities of Lower Miocene assemblages with deep-water Recent death shells are not based on depth but on taphonomic processes. These sedimentary processes occurred in shallower waters in the Lower Miocene marine environment. Sediment transport events occurred over the shallow open shelf of Meilhan where a coral patch reef developed. In New Caledonia, large sediment transports take place in deeper waters (>10 m) offshore the protected lagoon and the reef barrier. Thus, similar taphonomic processes lead to similar community structures between Meilhan and Touho assemblages despite the difference of shelfal architecture (ramp vs rimmed shelf).

Sediment transport during large-scale events (i.e. storms and mass transports) appears to be able to average the regional pool of species in shell accumulations. Interestingly, such mixed materials appear valuable for diversity studies in sampling a broad range of taxa coming from different specific environments. In counterpart, mixed assemblages are less rich than the sum of sampling from every micro-habitats that limit local-scale diversity comparisons. Also, species richness and diversity depend on the intensity of the transport event (cf. ZUSCHIN et al. 2005). Nevertheless, mixed deposits represent diversity-enriched assemblages by transport and potentially better-preserved environment (i.e. marine, deep, with a soft-substrate component) as demonstrated in comparison of Recent live-dead bivalve communities (DOITTEAU 2012). Thus, well-preserved transported assemblages favour the sampling of regional-scale (i.e. shelf-scale) diversity with a minimum sampling effort.

## 6. Conclusion

The Vives quarry material increases the Aquitanian-Burdigalian mollusc collection of the Aquitaine region (SW France), especially for peri-reefal open marine settings.

The comparison of fossil assemblages with Recent analogues demonstrates that taxonomic richness and diversity structure can be well preserved in the fossil record. The results are complementary to classical taxonomic and ecological studies, and biodiversity measures can help paleoenvironmental reconstructions:

- 1- The samples from Meilhan provide Lower Miocene bivalve assemblage data that include several specific-environment faunas (beach, coral patch-reef and deeper-water environments).
- 2- Similar perturbations (i.e. spatial homogenization) on bivalve assemblage diversity by sedimentological mixing are observed for both Lower Miocene and modern death shell assemblages. These perturbations are recorded in the structure of fossil assemblages.
- 3- Diversity metrics can be measured in the deep time, whether taxa are still living or not, with the assumption that structure of the ecosystems is conservative despite changes of taxonomic association. The Vives quarry assemblages can be used for diversity comparison through geological times taking into account their taphonomically-influenced genesis (i.e. regional homogenization).

The approach requires further validation through additional comparisons between fossil and modern assemblages. Restricted to levels of exceptional preservation in our example, the approach should be tested with more classical paleontological samples, with a lower sampling effort and a lower quality of shell preservation.

## Acknowledgements

We are grateful to Mr A. Vives and the responsables and employees of the Vives quarry exploitation from “GAMA” (Gascogne Matériaux). We thank P. Bouchet (MNHN, Paris) for the material of the Montrouzier Expedition and Axel Arnoux (Université de Provence) for photographic support. Adam Tomašových and Martin Zuschin are acknowledged for very instructive reviews that greatly improved the manuscript.

## Reference

- BEHRENSMEYER, A. K. & KIDWELL, S. M. (1985): Taphonomy's contributions to paleobiology. – *Paleobiology*, **11**: 105-119.
- BEHRENSMEYER, A. K., KIDWELL, S. M. & GASTALDO, R. A. (2000): Taphonomy and paleobiology. – *The Paleontological Society*, **26**: 103-147.
- BOUCHET, P., LOZOUET, P., MAESTRATI, P. & HÉROS, V. (2002): Assessing the magnitude of species richness in tropical marine environments: exceptionally high numbers of molluscs at a New Caledonia site. – *Biological Journal of the Linnean Society*, **75**: 421-436.
- BOULANGER, D., DEBOURLE, A. & DELOFFRE, R. (1970): Le récif Oligocène du Tuc de Saumon (Aquitaine – France sud-ouest). – *Bulletin du Centre de Recherches, Pau (SNPA)*, **4**: 9-37.
- CAHUZAC, B. & CHAIX, C. (1993): Les faunes de coraux (Anthozoaires Scléactiniaires) de la façade atlantique française au Chattien et au Miocène. – *Ciências da Terra*, **12**: 57-69.
- CAHUZAC, B. & CHAIX, C. (1996): Structural and faunal evolution of Chattian-Miocene reefs and corals in Western France and Northeastern Atlantic Ocean. – In: FRANSSEN E.,

- ESTEBAN, M., WARD, B. & ROUCHY, J.-M. (Eds.): Models for Carbonate Stratigraphy from Miocene Reels Complexes of the Mediterranean regions, 1-24, Tulsa (SEPM).
- CAHUZAC, B. & TURPIN, L. (1999): Stratigraphie isotopique du Strontium dans le Miocene marin du Bassin d'Aquitaine (SW France). – *Revista de la Sociedad Geológica de España*, **12**: 37-56.
- CAHUZAC, B. & JANSSEN, A. W. (2010): Eocene to Miocene holoplanktonic Mollusca (Gastropoda) of the Aquitaine Basin, southwest France. – *Scripta Geologica*, **141**: 1-193.
- CAHUZAC, B., CLUZAUD, A., LESPORT, J. F. & RINGEADE, M. (1993): Etude de populations de *Glycymeris* (Bivalvia, Glycymerididae) du Miocène d'Aquitaine, Sud-Ouest de la France. – *Ciências da Terra*, **12**: 91-109.
- CAPDEVILLE, J.-P. (1990): Notice explicative. Carte géologique de la France au 1/50000. Feuille 951: Mont-de-Marsan. – 41 pp.; Orléans (Bureau de Recherche Géologique et Minière).
- COLWELL, R. K. (2009): EstimateS, Version 8.2: Statistical Estimation of Species Richness and Shared Species from Samples (Software and User's Guide). – <http://viceroy.eeb.uconn.edu/EstimateS>.
- COSSMANN, M. & PEYROT, A. (1909): Conchologie néogénique de l'Aquitaine. – *Actes de la Société Linnéenne de Bordeaux*, **63**: 89-100.
- COSSMANN, M. & PEYROT, A. (1924): Conchologie néogénique de l'Aquitaine (suite). – *Actes de la Société Linnéenne de Bordeaux*, **75**: 193-318.
- CUMMINS, H., POWELL, E. N., STANTON, R. J., Jr. & STAFF, G. (1986): Assessing transport by the covariance of species with comments on contagious and random distributions. – *Lethaia*, **19**: 1-22.
- DOITTEAU, G. (2012): De l'organisation du vivant aux assemblages fossiles: comparaison des communautés de bivalves modernes et anciennes. – PhD thesis, Université de Provence, France, 312 pp.
- DOLIN, L. (1998): Description de trois espèces nouvelles de Cypraeidae et de Triviidae (Mollusca: Gastropoda) du Miocène inférieur (Aquitainien) de Meilhan (Landes; France). – *Cossmanniana*, **5**: 103-108.
- DUCASSE, O. & BEKAERT, O. (1996): Ostracofaune et caractérisation des paléoenvironnements à la limite Oligocène-Miocène en Aquitaine. – *Geobios*, **29**: 319-329.
- FÜRSICH, F. T. & ABERHAN, M. (1990): Significance of time-averaging for palaeocommunity analysis. – *Lethaia*, **23**: 143-152.
- GITTON, L., LOZOUET, P. & MAESTRATI, P. (1986): Biostratigraphie et paléocologie des gisements types du Stampian de la région d'Etampes (Essonne). – *Géologie de la France*, **1**: 3-101
- HAMMER, Ø., HARPER, D. A. T. & RYAN, P. D. (2001): PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. – *Palaeontologia Electronica*, **4**: 9 pp.
- HULBERT, S. H. (1971): The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters. – *Ecology*, **52**: 577-585.
- KEEN, A. M. (1971): Sea shells of tropical west America: marine mollusks from Baja California to Peru. – 1064 pp.; Stanford (Stanford University Press).
- KIDWELL, S. M. & BOSENCE, D. W. J. (1991): Taphonomy and time-averaging of marine shelly faunas. – In : ALLISON, P.A. & BRIGGS, D.E.G. (Eds.): Taphonomy : releasing the data locked in the fossil record, 116-209; New York (Plenum Press).
- KIDWELL, S. M. (2001): Preservation of species abundance in marine death assemblages. – *Science*, **294**: 1091-1094.

- KIDWELL, S. M. (2002): Time-averaged molluscan death assemblages : Palimpsests of richness, snapshots of abundance. – *Geology*, **30**: 803-806.
- LOZOUET, P. (1998): Nouvelles espèces de gastéropodes (Mollusca: Gastropoda) de l'Oligocène et du Miocène inférieur de l'Aquitaine (Sud-Ouest de la France). – *Cossmanniana*, **5**(3-4): 61-102.
- LOZOUET, P. (2004): The European Tertiary Neritiliidae (Mollusca, Gastropoda, Neritopsina): indicators of tropical submarine cave environments and freshwater faunas. – *Zoological Journal of the Linnean Society*, **140**: 447-467.
- LOZOUET, P. (2011): Nouvelles espèces de gastéropodes (Mollusca: Gastropoda) de l'Oligocène et du Miocène inférieur de l'Aquitaine (Sud-Ouest de la France). Partie 4. – *Cossmanniana*, **13**: 49-58.
- LOZOUET, P. & MAESTRATI, P. (1992): Présence de boules coralliformes dans le Miocène inférieur du sud-ouest de la France. – *Cossmanniana*, **1**(2-4): 33-35
- LOZOUET, P. & RENARD, P. (1998): Les Coralliophilidae, Gastropoda de l'Oligocène et du Miocène inférieur d'Aquitaine (Sud-Ouest de la France): systématique et coraux hôtes. – *Geobios*, **31**: 171-184.
- LOZOUET, P., MAESTRATI, P., DOLIN, L. & FAVIA, R. (2001): Un site exceptionnel du Miocène Inférieur (Aquitainien): La "carrière de Vives" (Meilhan, Landes, France). – *Cossmanniana*, **8**: 47-67.
- LOZOUET, P., LESPORT, J.-F., FAVIA, R., RENARD, P. & ROCHER, P. (2002): Les bivalves de l'Aquitainien (Miocène inférieur) de Saucats "Larrey" (Gironde). I. - Pteriomorpha. – *Cossmanniana*, **9**: 1-47.
- MAESTRATI, P. & LOZOUET, P. (1995): Révision des genres de la Famille Trapeziidae (Mollusca, Bivalvia) du Cénozoïque. – *Geobios*, **28**: 185-197.
- MARTIN, R. E. (1999): *Taphonomy : A Process Approach*. – 508 pp.; Cambridge (Cambridge University Press).
- PARIZE, O., MULDER, T., CAHUZAC, B., FIET, N., LONDEIX, L. & RUBINO, J.-L. (2008): Sedimentology and sequence stratigraphy of Aquitanian and Burdigalian stratotypes in the Bordeaux area (southwestern France). – *Comptes Rendus Geoscience*, **340**: 390-399.
- POIGNANT, A. (1967): Oligo-Miocène d'Aquitaine méridionale. – PhD thesis, 385 pp.; Paris (Faculté des Sciences).
- POIGNANT, A. (1997): Petits foraminifères benthiques et Microproblematica du Miocène Aquitain - Répartition biostratigraphique - remarques taxinomiques et biostratigraphiques. – *Revue de micropaléontologie*, **40**: 71-96.
- RIEGL, B. & PILLER, W. E. (2000): Biostromal Coral Facies – A Miocene example from the Leitha Limestone (Austria) and its actualistic interpretation. – *Palaios*, **15**: 399-413.
- SAINT-MARTIN, J.-P., MERLE, D., CORNEE, J. J., FILIPESCU, S., SAINT-MARTIN, S. & BUCUR, I. I. (2007): Les constructions coralliennes du Badénien (Miocène moyen) de la bordure occidentale de la dépression de Transylvanie (Roumanie). – *Comptes Rendus Palevol*, **6**: 37-46.
- SCHETTINO, A. & TURCO, E. (2011): Tectonic history of the western Tethys since the Late Triassic. – *Geological Society of America Bulletin*, **123**: 89-105.
- SCHNEIDER, S., BERNING, B., BITNER, M.A., CARRIOL, R.-P., JÄGER, M., KRIWET, J., KROH, A. and WERNER, W. (2009): A parautochthonous shallow marine fauna from the Late Burdigalian (early Ottnangian) of Gurlarn (Lower Bavaria, SE Germany): Macrofaunal inventory and paleoecology. – *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, **254**: 63-103.
- TODD, J. A. (2001): Molluscan life habits databases. – Neogene marine biota of tropical America, <http://porites.uiowa.edu/database/mollusc/mollusclifestyles.htm>.

- TOMAŠOVÝCH, A. & KIDWELL, S. (2010): Predicting the effects of increasing temporal scale on species composition, diversity, and rank-abundance distributions – *Paleobiology*, **36**: 672-695.
- VALDÈS, A. & LOZOUET, P. (2000): Opisthobranch molluscs from the Tertiary of the Aquitaine Basin (Southwestern France), with description of seven new species and a new genus. – *Palaeontology*, **43**: 457-479.
- ZUSCHIN, M. & OLIVER, P. G. (2003a): Bivalves and bivalve habitats in the northern Red Sea. The Northern Bay of Safaga (Red Sea, Egypt): an actiopalaentological approach. – VI. Bivalvia, 304 pp.; Wien (Naturhistorisches Museum).
- ZUSCHIN, M. & OLIVER, P. G. (2003b): Fidelity of molluscan life and death assemblages on sublittoral hard substrata around granitic islands of the Seychelles. – *Lethaia*, **36**: 133-149.
- ZUSCHIN, M., HOHENEGGER, J. & STEININGER, F. F. (2000): A comparison of living and dead molluscs on coral reef associated hard substrata in the northern Red Sea: implications for the fossil record. – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **159**: 167-190.
- ZUSCHIN, M., HARZHAUSER, M. & MANDIC, O. (2005): Influence of size-sorting on diversity estimates from tempestitic shell beds in the Middle Miocene of Austria. – *Palaios*, **20**: 142-158.



# CONCLUSIONS

## I. ECHANTILLONNAGE DE LA BIODIVERSITE : ADAPTER LES STRATEGIES

L'investigation des collections de l'expédition Montrouzier a permis de montrer que sur les 457 espèces de bivalves identifiées dans le lagon de Touho, 35 % ne sont connues que par des individus collectés morts. Plusieurs facteurs peuvent expliquer cette biodiversité plus élevée d'espèces mortes :

- **Le biais d'échantillonnage** : la probabilité d'échantillonner une espèce dépend de sa fréquence. Une grande majorité des espèces uniquement enregistrées dans les assemblages de coquilles mortes sont des espèces rares plus difficiles à échantillonner que les espèces communes, sauf dans les assemblages morts qui représentent plusieurs années d'accumulation d'espèces, augmentant ainsi les chances d'enregistrer et d'échantillonner des espèces rares. L'effet rareté peut donc à lui seul expliquer la présence d'un nombre substantiel d'espèces uniquement enregistrées dans les assemblages morts.
- **Le transport** : les chances de récolter une espèce dépendent également de sa distribution spatiale. La plupart des espèces présentes uniquement dans les assemblages de coquilles mortes, sont des espèces allochtones, vivant quelque part dans les environs, le plus souvent dans des micro-environnements rarement échantillonnés, et transportées post-mortem.
- **Le temps** : une partie des espèces uniquement récoltées mortes peuvent être des espèces diachroniques ayant vécues dans des temps plus reculés et ayant disparues localement aujourd'hui. Les assemblages morts peuvent représenter plusieurs dizaines ou centaines d'années d'histoire des écosystèmes, venant enrichir les assemblages de coquilles.

L'analyse de la structure des assemblages vivants et morts à Touho montre que la majorité des espèces présentes uniquement dans les assemblages de coquilles sont des espèces rares. La détermination entre espèces allochtones ou espèces diachroniques passe par une étude taphonomique et écologique minutieuse et des datations de coquilles.

L'analyse de la structure de la biodiversité échantillonnée permet aussi de discuter des effectifs d'échantillons nécessaires à la caractérisation de la biodiversité locale ou régionale. Les tailles d'échantillons nécessaires à la description de la biodiversité d'un site, sont fortement influencées par les conditions environnementales et par le type de faune (vivante ou morte). Les assemblages de coquilles mortes nécessitent souvent un effort d'échantillonnage accru par rapport aux communautés biologiques, jusqu'à plusieurs centaines de coquilles par gisement, il est même parfois recommandé de doubler la taille des échantillons pour les assemblages de coquilles mortes dans certains environnements (environnement de vase, saumâtre, agité...). Les paramètres comme la nature du substrat, l'hydrodynamisme ou la bathymétrie du milieu sont des paramètres très importants déterminant l'effort d'échantillonnage nécessaire pour obtenir une estimation correcte de la biodiversité. Cette étude montre que les échantillons récoltés dans les travaux récents en paléoécologie sont fréquemment d'une taille bien inférieure à la taille souhaitable pour une estimation de la richesse spécifique. Il est donc recommandé de bien réfléchir avant d'échantillonner sur 1) le type de traitement envisagé, l'estimation de la richesse taxonomique impliquant des efforts importants de collecte ; 2) sur quel type de faunes, communautés biologiques et/ou

assemblages de coquilles mortes ; et 3) dans quel type d'environnement. C'est seulement en prenant en compte ces trois aspects, qu'un échantillonnage optimal sera possible.

## II. INFLUENCE DES PARAMETRES ENVIRONNEMENTAUX SUR LA DISTRIBUTION DE LA BIODIVERSTE

Les espèces vivantes de bivalves sont adaptées à leurs environnements, aussi leur distribution n'est pas due au hasard mais aux conditions environnementales. L'analyse de la composition taxonomique de la faune vivante démontre que la profondeur, la salinité et surtout la nature du substrat sont des paramètres déterminants pour la constitution des communautés vivantes. De même que la composition taxonomique, la richesse spécifique est fortement influencée par les paramètres environnementaux, notamment la nature du substrat, l'hydrodynamisme, le pH ou encore la salinité de l'eau. Ainsi, les substrats de vase montrent une richesse spécifique vivante significativement inférieure à la biodiversité vivante des environnements dépourvus de vase, alors que les environnements coralliens présentent une richesse des communautés vivantes plus élevée. De plus, dans les substrats meubles, le nombre d'espèces vivantes tend à augmenter avec la taille des fractions granulométriques. Les environnements de mangroves, dont le pH est inférieur aux conditions marines normales, ainsi que les environnements saumâtres montrent un nombre d'espèces vivantes statistiquement plus faible que les autres environnements. Enfin, les environnements à hydrodynamisme fort sont associés à des niveaux de diversités élevés. Le paramètre de la bathymétrie ne montre pas de rôle significatif sur la richesse spécifique des communautés vivantes.

Les analyses des assemblages d'espèces mortes montrent aussi l'influence des paramètres environnementaux sur la formation et la richesse spécifique des assemblages de coquilles mortes. La comparaison des compositions taxonomiques de la faune morte indique la constitution des assemblages morts dépend de la nature du substrat, de la bathymétrie et de l'hydrodynamisme du milieu. La richesse spécifique de ces assemblages est influencée par d'autres paramètres parmi lesquels se retrouve la nature du substrat et la bathymétrie mais aussi le pH et la salinité de l'eau. Les substrats meubles et fins ont alors une richesse d'espèces mortes statistiquement inférieure à la biodiversité morte des substrats indurés ou mixtes. Il apparaît également une corrélation entre le nombre d'espèces mortes et la granulométrie du sédiment, les substrats de sable grossier ayant une richesse spécifique plus importante. Il existe également une corrélation positive entre la richesse spécifique des assemblages de coquilles mortes et la bathymétrie, les environnements intertidaux se caractérisant par une richesse spécifique statistiquement plus faible. Les environnements de mangroves et les environnements saumâtres montrent toujours une diversité morte significativement plus faible que les autres environnements. Le paramètre de l'hydrodynamisme ne montre pas d'influence significative sur la richesse spécifique des assemblages de coquilles mortes.

Les niveaux de richesse des assemblages d'espèces vivantes et mortes varient suivant des motifs assez similaires dans l'espace, mais l'enrichissement des assemblages de coquilles mortes et les éventuelles perturbations taphonomiques sont susceptibles d'affecter la représentativité des assemblages de coquilles mortes par rapport aux communautés vivantes. [Olszewski et Kidwell \(2007\)](#) interprètent la qualité de préservation de la biodiversité dans les assemblages de coquilles mortes par comparaison de la forme des courbes de raréfaction, de la richesse spécifique ( $\Delta S$ ) et de l'évenness ( $\Delta PIE$ ) des assemblages vivants et morts. Cette approche est très bonne pour étudier la préservation de la richesse spécifique d'un

environnement ou encore la préservation de la structure des populations dans les assemblages de coquilles mortes, mais pour identifier d'éventuels mélanges de faunes entre des environnements distincts et quantifier l'accumulation d'espèces allochtones, il est nécessaire d'évaluer aussi la préservation de la composition taxonomique au travers d'indices comme les indices de fidélité (Kidwell and Bosence 1991). Les analyses de la faune de Touho montrent que seul l'étude conjointe de  $\Delta S$ , de  $\Delta PIE$  et des indices de fidélité permettent une évaluation et une étude complète de la préservation de la biodiversité vivante dans les assemblages de coquilles mortes. Cette démarche permet d'évaluer le risque d'erreur des reconstitutions paléoenvironnementales à partir d'assemblages de fossiles.

La confrontation des deux indices de fidélité dans un même diagramme met en avant la grande variabilité entre les différents sites d'échantillonnage de la préservation des communautés vivantes et de l'accumulation d'espèces allochtones ou diachrones dans les assemblages de coquilles mortes. Les 36 stations de prélèvement faites à Touho se répartissent dans les quatre cas théoriques de préservation définis par ces indices. La préservation varie depuis le remplacement de la majorité des espèces vivantes, à la préservation de plus de 90 % des espèces vivantes sans pollution majeure par des espèces exogènes. Cette grande hétérogénéité de la préservation indique des sites où la biodiversité des communautés mortes n'est plus la biodiversité des communautés vivantes en place ce qui est un inconvénient majeur pour les études paléoenvironnementales.

Les associations de coquilles vivantes permettent une caractérisation des environnements par les méthodes classiquement utilisées en paléoécologie. Malgré l'importance des perturbations taphonomiques et l'amplitude de leurs variations, l'information environnementale est généralement conservée dans les assemblages de coquilles mortes, exception faites d'environnements très particuliers comme les mangroves ou les environnements saumâtres. Cependant, malgré ce fort remaniement des associations d'espèces, il est probable que les différences entre environnements de dépôts soient maintenues car les assemblages de coquilles mortes sont souvent influencés par des paramètres environnementaux similaires à ceux contrôlant la distribution des communautés vivantes. Aussi, l'interprétation des environnements fossiles sur les seules connaissances de l'écologie des espèces serait plus risquée qu'une approche fondée sur l'analyse complète de la structure des assemblages. Néanmoins, il est impératif de connaître précisément les facteurs responsables de ces perturbations et comment ils agissent sur la préservation des communautés vivantes et sur la formation des assemblages de coquilles mortes.

### **III. INFLUENCE DES ENVIRONNEMENTS ET DES ORGANISMES : COMMENT LES COMMUNAUTES VIVANTES SE PRESERVENT DANS LES ASSEMBLAGES DE COQUILLES MORTES ?**

A l'échelle d'un site, la préservation des biocénoses dépend en grande partie des paramètres environnementaux, comme la nature du substrat, la bathymétrie, l'hydrodynamisme, la salinité ou encore le pH de l'eau. Par exemple, la préservation de la biodiversité vivante dans les assemblages de coquilles mortes est meilleure dans les environnements profonds que les environnements littoraux, parallèlement l'accumulation d'espèces allochtones ou diachrones croît entre les environnements littoraux et les environnements profonds. Ces deux tendances illustrent parfaitement le transport des coquilles résultant des courants littoraux qui entraînent les coquilles vers les zones de sédimentation profondes. Ainsi, la fidélité et la représentativité des assemblages de coquilles mortes varient en fonction des environnements. Les environnements avec une faible préservation seront plus difficiles à reconnaître dans les assemblages de fossiles. Par exemple,

les environnements à fonds indurés, les environnements saumâtres et les mangroves montrent une préservation des communautés vivantes plus faible que les autres types d'environnements. Pour l'exemple précédent, la difficulté dans les environnements profonds réside dans la différenciation des éléments autochtones, allochtones et diachrones dans les assemblages de coquilles mortes.

Les caractéristiques biologiques et écologiques des organismes (mode de vie, structure de la population ou minéralogie des coquilles) influencent également la préservation des biocénoses en faisant varier la probabilité de préservation entre les espèces. Parmi les paramètres testés, la structure de la population (espèces communes ou espèces rares) est le paramètre le plus influent sur la préservation de la biodiversité, suivi de la nature minéralogique des coquilles (espèces en calcite ou espèces en aragonite) et enfin du mode de vie des organismes (espèces endobenthiques ou espèces épibenthiques). Les espèces communes des assemblages de coquilles mortes sont beaucoup plus représentatives des communautés vivantes que les espèces rares. La bonne préservation des associations d'espèces communes dans les assemblages de coquilles mortes, couplée à un nombre très faible d'espèces allochtones ou diachrones accumulées, en font d'excellentes sources d'informations pour les estimations de la biodiversité locale ou l'interprétation des environnements. A l'inverse, les espèces rares des communautés vivantes sont moins bien enregistrées dans les assemblages de coquilles mortes qui sont souvent pollués par un nombre important d'espèces rares exogènes. Ce résultat est réconfortant car les espèces communes ont statistiquement le plus de chance d'être échantillonnées dans les assemblages fossiles. L'analyse de la minéralogie des coquilles démontre une préservation généralement meilleure des espèces en aragonite que des espèces en calcite, sauf dans des environnements particuliers comme les environnements à salinité faible ou variable ou les environnements à pH acide, ce qui est assez inquiétant puisque dans des conditions de fossilisation normales les coquilles calcitiques sont les seules coquilles qui persistent. Cependant, l'analyse des données de Touho montre qu'en moyenne plus de la moitié de la biodiversité des communautés vivantes est préservée dans les assemblages de coquilles mortes. Enfin, la préservation des espèces selon leur écologie varie en fonction de l'environnement, les espèces endobenthiques se préservant sensiblement mieux dans des environnements à substrat meuble et calmes, alors que les espèces épibenthiques se préservent mieux dans des environnements agités et à substrat grossier ou induré.

L'analyse de la faune des bivalves de Touho démontre l'impact très important des environnements et de l'écologie des organismes sur la préservation de la biodiversité dans les assemblages morts. L'identification de ces paramètres et de leurs effets est une étape essentielle pour améliorer notre compréhension des mécanismes de distribution de la biodiversité et de sa préservation dans les archives sédimentaires. Malgré des perturbations majeures, les assemblages des coquilles mortes restent, dans la plupart des cas, des indicateurs performants des conditions environnementales et paléoenvironnementales.

#### **IV. ANALYSE D'UNE FAUNE FOSSILE**

L'analyse des bivalves fossiles de la carrière Vives (Saint-Martin-d'Oney, Landes) montre que les assemblages de coquilles fossiles sont hétérogènes et mélangent des taxons aux modes de vies très différents, qui ne sont d'ailleurs pas forcément compatibles avec l'environnement de dépôt qui les a préservés. La comparaison de la composition des assemblages avec ceux du lagon de Touho suggère que les assemblages de la carrière Vives ont été déposés dans un environnement soumis à une accumulation importante d'espèces allochtones, sous l'effet du transport. Ils échantillonnent ainsi une importante part de la

biodiversité vivant dans un périmètre de plusieurs centaines de mètres. La biodiversité échantillonnée n'est représentative ni d'un milieu, ni de la biodiversité locale mais offre l'avantage d'accéder à moindre effort à une image de la biodiversité régionale.



# REMERCIEMENTS

Je remercie l'équipe du laboratoire de Malacologie du MNHN pour son accueil, en particulier au directeur du laboratoire P. Bouchet, pour le prêt du matériel à la base de ce travail sur la faune actuelle et à P. Lozouet pour son aide au cours de mes séjours au Muséum et pour le prêt des coquilles de la faune prélevée à Meilhan. Je remercie aussi R. Von Cosel et P. Maestrati pour leur aide très précieuse pour rassembler les informations environnementales et écologiques nécessaires à cette étude.

Je remercie toutes les personnes du laboratoire GSRC de l'Université Saint Charles. Ces nombreuses années en leur compagnie furent riche en émotion et m'ont permis d'apprendre beaucoup de choses. Je remercie tout particulièrement mes directeurs de thèses J. Reijmer et L. Villier (même si tu n'es pas enregistré comme tel pour l'administration) pour leur aide, leurs conseils et surtout leur patience, ainsi que A. Ribaud-Laurenti dont l'implication dans ce travail fut précieuse et fructueuse. Je remercie aussi E. Edinger, dont le passage au laboratoire fut court mais très instructif. Je remercie Axel pour son temps à m'aider à scanner cette grande carte IGN avec un tout petit scanner et aussi pour le scan des diapositives et ces photos des spécimens.

Je remercie tous mes petits camarades : Arnaud F., Alex, Pierro, Franck, Arthur, Micka, Rémy, Arnaud G., Christophe, Aurélie... et bien sûr sans oublier mon collègue de bureau Cédric (qui est de loin celui qui a le plus souffert de ma présence dans le bureau), pour les grandes parties de rigolade et surtout les cafés/cookies !!!! Merci à Julien Michel pour ses conseils et son temps. Je dis également un grand merci à tous mes amis pour n'en citer que cela Abel Prieur, Ambre, Marika, les autres se reconnaîtront. Leur présence et leur gentillesse ont été pour moi un grand réconfort par moment.

Enfin je remercie ma famille en commençant par mes parents pour toute l'aide et le soutien qu'ils m'ont donnés non seulement au cours de la thèse mais aussi tout au long de mes études et de ma vie. Je remercie mes frères Franck et Yannick et ma belle-sœur Chanthan pour leur présence lorsque j'en avais besoin, sans oublier les bonnes recettes de ma belle-sœur comme les nems par exemple (Hein Cédric ! Hein Ambre !). Je remercie aussi tous les autres membres de ma famille, en particulier mes tantes Lucette et Henriette pour leur soutien, leur aide logistique et leur accueil chaleureux et mon oncle Jean-Guy pour ses conseils et son intérêt pour mon travail.

**MERCI A TOUS**

# BIBLIOGRAPHIE

ABERHAN M. and BAUMILLER T.K., 2003, *Selective extinction among Early Jurassic bivalves: a consequence of anoxia*, *Geology*, **31**(12), p.1077-1080.

ADJEROUD M., 1997, *Factors influencing spatial patterns on coral reefs around Moorea, French Polynesia*, *Marine ecology progress series*, **159**, p.105-119.

AIGNER T., 1985, *Storm depositional systems: Dynamic stratigraphy in modern and ancient shallow marine sequences*, *Lecture Notes in Earth Sciences*, 3, Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo, Springer-Verlag, pp.174.

ALDEA C., OLABARRIA C. and TRONCOSO J.S., 2008, *Bathymetric zonation and diversity gradient of gasteropods and bivalves in West Antarctica from the South Shetland Island to the Bellingshausen Sea*, *Deep-Sea Research*, **1**(55), p.350-368.

ALEXANDER R.R., 1981, *Predation scars preserved in Chesterian brachiopods: probable culprits and evolutionary consequences for the articulates*, *Journal of Paleontology*, **55**, p.192-203.

ALEXANDER R.R., 1989, *Influence of valve geometry, ornamentation, and microstructure on fractures in Late Ordovician brachiopods*, *Lethaia*, **22**, p.133-147.

ALEXANDER R.R., 1990, *Mechanical strength of shells of selected extant articulate brachiopods: implications for Paleozoic morphologic trends*, *Historical Biology*, **3**, p.169-188.

ALEXANDERSSON E.T., 1976, *Actual and anticipated petrographic effects of carbonate undersaturation in shallow seawater*, *Nature*, **262**, p.653-657.

ALEXANDERSSON E.T., 1979, *Marine maceration of skeletal carbonates in the Skaggeak, North Sea*, *Sedimentology*, **26**, p.845-852.

ALLEN J.R.L., 1984, *Experiments on the settling, overturning and entrainment of bivalve shells and related models*, *Sedimentology*, **31**, p.227-250.

ALLER J.Y., 1995, *Molluscan death assemblages on the Amazon Shelf: implication for physical and biological controls on benthic populations*, *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **118**, p.181-212.

ALLER R.C., 1982, *Carbonate dissolution in nearshore terrigenous muds: the role of physical and biological reworking*, *Journal of Geology*, **90**, p.98-154.

ALLER R.C. and DODGE R.E., 1974, *Animal-sediment relations in a tropical lagoon, Discovery Bay, Jamaica*, *Journal of Marine Research*, **32**, p.209-232.

ALLISON P.A., 1986, *Soft-bodied animals in the fossil record: The role of decay in fragmentation during transport*, *Geology*, **14**, p.979-981.

ALLISON P.A., 1988, *The role of anoxia in the decay and mineralization of proteimaceous macrofossils*, *Paleobiology*, **14**, p.139-154.

ALLISON P.A. and BRIGGS D.E.G., 1991, *Taphonomy: releasing th data locked in the fossil record*, *Topics in Geobiology*, **9**, Plenum Press, New York, pp.560.

ALLMON R.A., 1985, « *Butterflied* » *bivalves as paleoenvironmental indicators*, *Geological Society of America Abstracts with Programs*, **17**, p.512.

ALROY J., ABERHAN M., BOTTJER D.J., FOOTE M., FURSICH F.T., HARRIES P.J., HENDY A.J.W., HOLLAND S.M., IVANY L.C., KIESSLING W., KOSNIK M.A., MARSHALL C.R., McGOWAN A.J., MILLER A.I., OLSZEWSKI T.D., PATZKOWSKY M.E., PETERS S.E., VILLIER L, WAGNER P.J., BONUSO N., BORKOW P.S., BRENNEIS B., CLAPHAM M.E., FALL L.M., FERGUSON C.A., HANSON V.L., KRUG A.Z., LAYOU K.M., LECKEY E.H., NURNBERG S., POWERS C.M., SESSA J.A., SIMPSON C., TOMASOVYCH A. and VISAGGI C.C., 2008, *Phanerozoic Trends in the Global Diversity of Marine Invertebrates*, *Science*, **321**, p.97-100.

ANDERSON L.I., 1997, *The xiphosuran Liomesaspis from the Montceau-les-Mines Konservat-Lagerstätte, Massif Central, France*, *Neues Jahrbuch f'r Geologie und Palaöntologie Abhandlungen*, **204**, p.415-436.

ANDERSON L.C. and MacBRIDE R.A., 1996, *Taphonomic and paleoenvironmental evidence of Holocene shell-bed genesis and history on the northeastern Gulf of Mexico shelf*, *Palaios*, **11**, p.532-549.

ASLIN C.J., 1968, *Echinoid preservation in the upper Estuarine Limestone of Bilsworth, Northamptonshire*, *Geological Magazin*, **105**, p.506-518.

AUGUSTIN D., RICHARD G. and SALVAT B., 1999, *Long-term variation in mollusk assemblages on a coral reef, Moorea, French Polynesia*, *Coral Reefs*, **18**, p.293-296.

AUSICH W.I. and BAUMILLER T.K., 1993, *Taphonomic method for determining muscular articulations in fossil crinoids*, *Palaios*, **8**, p.477-484.

BADER R.G., 1954, *The role of organic matter in determining the distribution of pelecypods in marine sediments*, *Journal of Marine Research*, **13**, p.32-47.

BARRY J.P. and DAYTON P.K., 1991, *Physical heterogeneity and the organization of marine communities*, In KOLASA J. and PICKETT T.A. (eds.), *Ecological heterogeneity*, Springer, Berlin Heidelberg New York, p.270-320.

BATHURST R.G.C., 1975, *Carbonate Sediments and Their Diagenesis*, 2nd ed. *Developments in Sedimentology*, **12**, Elsevier, Amsterdam, pp.658.

BAUMILLER T.K. and AUSICH W.I., 1992, *The broken-stick model as a null hypothesis for crinoid stalk taphonomy and as a guide to the distribution of connective tissue in fossils*, *Paleobiology*, **18**, p.288-298.

BEAL B.F., PARKER M.R. and VENCILE K.W., 2001, *Seasonal effects of interspecific density and predator exclusion along a shore-level gradient on survival and growth of juveniles of the soft-shell clam, Mya arenaria*, L. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, **264**, p.133-169.

BEHRENSMEYER A.K., FÜRSICH F.T., GASTALDO R.A., KIDWELL S.M., KOSNIK M.A., KOWALEWSKI M., PLOTNICK R.E., ROGERS R.R. and ALROY J., 2005, *Are the most durable shelly taxa also the most common in the marine fossil record?*, Paleobiology, **31(4)**, p.607-623.

BEHRENSMEYER A.K. and KIDWELL S.M., 1985, *Taphonomy's contributions to paleobiology*, Paleobiology, **11(1)**, p.105-119

BEHRENSMEYER A.K., KIDWELL S.M. and GASTALDO R.A., 2000, *Taphonomy and paleobiology*, The Paleontological Society, p.103-147.

BERGER W.H., 1979, *Preservation of foraminifera*, In LIPPS J.H., BERGER W.H., BUZAS M.A., DOUGLAS R.G. and ROSS C.A., (eds.), *Foraminiferal Ecology and Paleoecology*, S.E.P.M. Short Course No. **6**. S.E.P.M.; Tulsa, Okla., p.105-155.

BERNASCONI M.P. and STANLEY D.J., 1994, *Molluscan biofacies and their environmental implications, Nile Delta Lagoons, Egypt*, Journal of coastal research, **10(2)**, p.440-465.

BERTHOIS L., 1964, *Recherches sur les modalités d'usure des débris organogènes calcaires*, Bulletin de la Société Géologique de France, **7, 6**, p.461-466.

BEST M.M.R., 1996, *Actualistic bivalve taphonomy in carbonate and siliciclastic tropical marine shelf environments of the San Blas Archipelago, Caribbean Panama*, Geological Society of America Abstracts with Programs, **28**, p.364.

BEST M.M.R., 1998a, *Distribution and nature of siliciclastic and carbonate sediments on the tropical American shelves: significance for carbonate burial*, Geological Association of Canada Annual Meeting Abstracts, **23**, p.17.

BEST M.M.R., 1998b, *Taxonomic and taphonomic rarefaction: a metric for assessing sampling and divergence of taphonomic signature*, Canadian Paleontology Conference Program and Abstracts, **8**, p.8.

BEST M.M.R., 2008, *Contrast in preservation of bivalve death assemblages in siliciclastic and carbonate tropical shelf settings*, Palaios, **23**, p.796-809.

BEST M.M.R., BURNIAUX P. and PANDOLFI J.M., 2004, *Experimental bivalve taphonomy in reefs of Madang Lagoon, Papua New Guinea*, In BEST M.M.R. and CARON J.B., (eds.), Canadian Paleontology Conference Proceedings No. **2**, Geological Association of Canada Publications, p.8-12.

BEST M.M.R., KIDWELL S.M., KU T.C.W. and WALTER L.M., 1999, *Bivalve taphonomy and porewater geochemistry in tropical carbonate and siliciclastic marine environments:*

*implications for the preservation of carbonate*, Geological Association of Canada Annual Meeting Abstracts, **24**.

BEST M.M.R. and KIDWELL S.M., 2000a, *Bivalve taphonomy on tropical mixed siliciclastic-carbonate settings. I. Environmental variation in shell condition*, Paleobiology, **26(1)**, p.80-102.

BEST M.M.R. and KIDWELL S.M., 2000b, *Bivalve taphonomy in tropical mixed siliciclastic-carbonate settings. II. Effect of bivalve life habits and shell types*, Paleobiology, **26(1)**, p.103-115.

BHATTACHARYYA A. and FRIEDMAN G.M., 1979, *Experimental compaction of ooids and lime mud and its implication during burial*, Journal of Sedimentary Petrology, **49**, p.1279-1286.

BIELER R., CARTER G. and COAN E.V., 2010, *Classification of Bivalve Families*, In BOUCHET P. and ROCROI J.-P., *Nomenclator of Bivalve Families*, Malacologia, **52(2)**, p.1-184.

BIRKELAND C.E., 1977, *The importance of biomass accumulation in early successional stages of benthic communities to the survival of coral recruits*, Proceedings, Third International Coral Reef Symposium, Miami, **1**, p.15-21.

BIRKELAND C.E., 1989, *Geographic comparisons of coral-reef processes*, Proceedings of the Sixth Coral Reef Symposium, **1**, p.211-220.

BLANCHET H., De MONTAUDOUIN X., CHARDY P. and BACHELET G., 2005, *Structuring factors and recent changes in subtidal macrozoobenthic communities of a coastal lagoon, Arcachon Bay (France)*, Estuarine, Coastal and Shelf Science, **64**, p.561-576.

BLOOM S.A., SIMON J.L. and HUNTER V.D., 1972, *Animal-sediment relations and community analysis of a Florida estuary*, Marine Biology., **13**, p.43-56.

BLUNDON J.A. and VERMEIJ G.J., 1983, *Effect of shell repair on shell strength in the gastropod *Littorina irrotata**, Marine Biology, **76**, p.41-45.

BOESCH D.F., 1972, *Species diversity of marine macrobenthos in the Virginia area*, Chesapeake Science, **13**, p.206-211.

BOSELLINI A. and HARDIE L.A., 1973, *Depositional theme of a marginal marine evaporite*, Sedimentology, **20**, p.5-27.

BOUCHET P., 1994, *Atelier Biodiversité récifale Expédition Montrouzier : Touho-Koumac, Nouvelle-Calédonie 23 août-5 novembre 1993*, Rapports de Missions Sciences de la mer Biologie marine, **24**, pp.63.

BOUCHET P., LOZOUET P., MAESTRATI P. and HEROS V., 2002, *Assessing the magnitude of species richness in tropical marine environments: exceptionally high numbers of molluscs at a New Caledonia site*, Biological Journal of the Linnean Society, **75**, p.421-436.

BOUCHET P., LOZOUET P. and ALEXANDER S., 2009, *An inordinate fondness for turrids*, Deep-Sea Research II, **56**, p.1724-1731.

BOUCOT A.J., 1953, *Life and death assemblages among fossils*, American Journal of Science, **251**, p.25-40.

BOUCOT A.J., 1981, *Principles of Benthic Marine Paleocology*, Academic Press Inc., New York, pp.463.

BOYD D.W. and NEWELL N.D., 1972, *Taphonomy and diagenesis of a Permian fossil assemblage from Wyoming*, Journal of Paleontology, **46(1)**, p.1-14.

BRACHERT T.C., BETZLER C., BRAGA J.C. and MARTIN J.M., 1998, *Microtaphofacies of a warm-temperate carbonate ramp (Uppermost Tortonian/Lower Messinian, southern Spain)*, Palaios, **13**, p.459-475.

BRACHERT T.C. and DULLO W.C., 2000, *Shallow burial diagenesis of skeletal carbonates: selective loss of aragonite shell material (Miocene to Recent, Queensland Plateau and Queensland Trough, NE Australia)-implications for shallow cool-water carbonates*, Sedimentary Geology, **136**, p.169-187.

BRADSHAW C. and SCOFFIN T.P., 2001, *Differential preservation of gravel-sized bioclasts in alpheid- versus callianassid-bioturbated muddy reefal sediments*, Palaios, **16**, p.185-191.

BRANDT D.S., 1989, *Taphonomic grades as a classification for fossiliferous assemblages and implications for paleocology*, Palaios, **4**, p.303-309.

BRENCHLEY P.J. and HARPER D.A.T., 1998, *Palaeoecology. Ecosystems, Environments and Evolution*, Chapman & Hall, London.

BRETT C.E., 1985, *Pelmatozoan echinoderms on Silurian bioherms, in western New York and Ontario*, Journal of Paleontology, **59**, p.820-838.

BRETT C.E. and BAIRD G.C., 1986, *Comparative Taphonomy: A Key to Paleoenvironmental Interpretation Based on Fossil Preservation*, Palaios, **1**, p.207-227.

BRETT C.E., SPEYER S.E. and BAIRD G.C., 1986, *Storm-generated sedimentary units: tempestite proximity and event stratification in the Middle Devonian Hamilton Group of New York*, In BRETT C.E., ed., *Dynamic Stratigraphy and depositional environments of the Hamilton Group (Middle Devonian) in New York State*, Pt. 1, N.Y. State Mus. Bull., pp.457.

BREWER P.A. and LEWIN J., 1993, *In-transport modification of alluvial sediment: field evidence and laboratory experiment*, In MARZO M. and PUIGDEFABREGAS C., (eds.), *Alluvial Sedimentation*, SEPM Spec. Publ., **17**, p.23-35.

BRIGGS D.E.G., 1990, *Flattening*, In: BRIGGS D.E.G. and CROWTHER P.R., (eds.), *Palaeobiology*, Blackwell, Oxford, p.244-247.

BRIGGS D.E.G. and KEAR A.J., 1993, *Fossilization of soft tissue in the laboratory*, Science, **259**, p.1439-1442.

BROADHURST F.M., 1964, *Some aspects of the palaeoecology of non-marine faunas and rates of sedimentation in the Lancashire Coal Measures*, American Journal of Science, **262**, 858-869.

BROMLEY R.G., 1970, *Borings as trace fossils and Entobia cretacea Portlock, as an example*, In CRIMES T.P. and HARPER J.C., (eds.), *Trace Fossils*, Geological Journal, Special Issue., **3**, p.49-90.

BROMLEY R.G., 1978, *Bioerosion of Bermuda reefs*, Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, **23**, p.169-197.

BROWN A.C., WINBERG R.P. and HARRIS S.A., 1991, *Ecology of shores of mixed rock and sand in False Bay*, Transactions of the Royal Society of South Africa, **47**, p.563-573.

BUCHANAN J.B., 1963, *The bottom fauna communities and their sediment relationships off the coast of North-umberland*, Oikos, **14**, p.154-175.

BURNHAM K.P. and OVERTON W.S., 1978, *Estimation of the size of a closed population when capture probabilities vary among animals*, Biometrika, **65**, p.623-633.

BURNHAM K.P. and OVERTON W.S., 1979, *Robust estimation of population size when capture probabilities vary among animals*, Ecology, **60**, p.927-936.

BUSH A.M. and BAMBACH R.K., 2004, *Did alpha diversity increase during the Phanerozoic? Lifting the veils of taphonomic, latitudinal, and environmental biases*, Journal of Geology, **112**, p.625-642.

CADEE G.C., 1968, *Molluscan biocoenoses and thanatocoenoses in the Ria de Arosa, Galicia, Spain*, Zoologische Verhandelingen, **95**, p.1-121.

CADEE G.C., 1982, *Low juvenile mortality in fossil brachiopods, some comments*, Interne Verslagen Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee, **3**, p.1-29.

CADEE G.C., 1989, *Size-selective transport of shells by birds and its palaeoecological implications*, Palaeontology, **32(2)**, p.429-437.

CADEE G.C., 1991, *The history of taphonomy*, In DONOVAN S.K., (ed.), *The processes of fossilization*, Columbia University Press, New York, p.3-21.

CADEE G.C., 1994, *Eider, shelduck, and other predators, the main producers of shell fragments in the Wadden Sea: Palaeoecological implications*, Palaeontology, **371**, p.181-202.

CADEE G.C., 1999, *Shell damage and shell repair in the Antarctic limpet Nacella concinna from King George Island*, Journal of Sea Research, **41**, p.149-161.

CALDER D.R., 1976, *The zonation of hydroids along salinity gradients in south Carolina estuarine*, In MACKIE G.O. (ed.), *Coelenterate behavior and ecology*, Plenum Press, New York, p.165-174.

CANFIELD D.C. and RAISWELL R., 1991, *Carbonate precipitation and dissolution: Its relevance to fossil preservation*, In ALLISON P.A. and BRIGGS D.E.G., (eds.), *Taphonomy: Releasing the Data Locked in the fossil Record: Topics in Geobiology*, **9**, Plenum Press, New York, p.411-453.

CAREY A.G., SCOTT Jr.P.H. and WALTERS K.R., 1984, *Distributional ecology of shallow southwestern Beaufort Sea (Arctic Ocean) bivalve Mollusca*, Ecology-Progress series, **17**, p.125-134.

CARRIKER M.R., 1967, *Ecology of estuarine benthic invertebrates: A perspective*, In LAUFF G.H. (ed.), *Estuaries*, Am. Assoc. Pet. Geol. Publ., **85**, p.442-487.

CARSON G.A., 1991, *Silicification of fossils*, In ALLISON P.A. and BRIGGS D.E.G., (eds;), *Taphonomy: Releasing the Data Locked in the Fossil Record: Topics in Geobiology*, **9**, Plenum Press, New York, p.455-499.

CARTER R.M., 1968, *On the biology and palaeontology of some predators of bivalved mollusca*, Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, **4**, p.29-65.

CARTER J.G., 1980, *Environmental and biological controls of bivalve shell mineralogy and microstructure*, In, RHOADS D.C. and LUTZ R.A., (eds.), *Skeletal Growth of Aquatic Organisms*, Plenum, New York, p.69-113.

CATE A.S. and EVANS I., 1994, *Taphonomic significance of the biomechanical fragmentation of live molluscan shell material by a bottom-feeding fish (Pogonias cromis) in Texas coastal bays*, Palaios, **9**, p.254-274.

CHAVE K.E., 1960, *Carbonate skeletons to limestones: Problems*, Transaction of the New York Academy of Sciences, serie II, **23**, p.14-24.

CHAVE K.E., 1964, *Skeletal durability and preservation*, In IMBRIE J. and NEWELLS N., (eds.), *Approaches to paleoecology*, New York, John Wiley, p.377-387.

CHAVE K.E., 1967, *Skeletal durability and préservation*, In IMBRIE J. and NEWELL N.D. (eds.), *Approaches to Paleobiology*, John Wiley and Sons, New York, p.377-387.

CHAVE K.E., DEFFEYES K.S., GARRELS R.M., THOMPSON M.E. and WEYL P.K., 1962, *Observations on the solubility of skeletal carbonates in aqueous solutions*, Science, **137**, p.33-34.

CHAVE K.E. and SCHMALZ R.F., 1966, *Carbonate-seawater interactions*, Geochimica et Cosmochimica Acta, **30**, p.1037-1048.

CHAZOTTES V., LeCAMPION-ALSUMARD T. and PEYROT-CLAUSADE M., 1995, *Bioerosion rates on coral reefs: Interactions between macroborers, microborers, and grazers*

(Moorea, French Polynesia), *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **113**, p.189-198.

CHECA A., 1993, *Non-predatory shell damage in Recent deep-endobenthic bivalves from Spain*, *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **100**, p.309-331.

CHERNS L., 1983, *The Hemse-Eke boundary; facies relationships in the Ludlow Series of Gotland, Sweden*, *Sveriges Geologiska Undersökning, ser. C*, **800**, p.1-45.

CHERNS L., WHEELEY J.R. and WRIGHT V.P., 2008, *Taphonomic windows and molluscan preservation*, *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **270**, p.220-229.

CHERNS L. and WRIGHT V.P., 2000, *Missing molluscs as evidence of large-scale, early skeletal aragonite dissolution in a Silurian sea*, *Geology*, **28(9)**, p.791-794.

CHERNS L. and WRIGHT V.P., 2009, *Quantifying the impacts of early diagenetic aragonite dissolution on the fossil record*, *Palaios*, **24**, p.756-771.

CHERNS L. and WRIGHT V.P., 2011, *Skeletal mineralogy and biodiversity of marine invertebrates: size matters more than seawater chemistry*, Geological Society, London, Special Publications, **358**, p.9-17.

CHEVILLON C., 1997, *Sédimentologie descriptive et cartographie des fonds meubles du lagon de la côte Est de Nouvelle-Calédonie*, In RICHER DE FORGES B. (ed.), *Les fonds meubles des lagons de Nouvelle-Calédonie (Sédimentologie, Benthos)*, Etudes & Thèses, **3**, ORSTOM, p.7-33.

CHRISTIE N.D., 1976, *A numerical analysis of the distribution of a shallow sublittoral sand macrofauna along a transect at Lamberts Bay, South Africa*, *Transactions of the Royal Society of South Africa*, **42**, p.149-172.

CHRISTMAS J.F., MacGINTY M.R., RANDLE D.A., SMITH G.F. and JORDAN S.J., 1997, *Oyster shell disarticulation in three Chesapeake Bay tributaries*, *Journal of Shellfish Research*, **16**, p.115-123.

CLARK II G.R., 1999, *Organic matrix taphonomy in some molluscan shell microstructures*, *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **149**, p.305-312.

CLARKE A. and LIDGARD S., 2000, *Spatial patterns of diversity in the sea: bryozan species richness in the North Atlantic*, *Journal of Animal Ecology*, **69**, p.799-814.

CLARKE K.R. and WARWICK R.M., 1994, *Changes in Marine communities: An approach to statistical Analysis and Interpretation*, Plymouth Marine Laboratory, Plymouth, pp.144.

CLIFTON H.E., 1986, *Interpretation of paleoenergy levels from sediment deposited on ancient wave-dominated shelves*, In KNIGHT J., (ed.), *Shelf sands and sandstones*, Canadian Society of Petroleum Geologists Memoir II.

COLWELL R.K., 2006, *EstimateS: Statistical Estimation of Species Ricness and Shared Species from Samples*, Version 8.0, <http://viceroy.eeb.uconn.edu/EstimateS>

COLWELL R.K., MAO C.X. and CHANG J., 2004, *Interpolating, extratolating, and comparing incidence-based species accumulation curves*, *Ecology*, **85**, p.2717-2727.

CONNELL J.H., 1978, *Diversity in a tropical rain forests and coral reefs*, *Science*, **199**, p.1302-1310.

COOPER R.A., MAXWELL P.A., CRAMPTON J.S., BEU A.G., JONES C.M. and MARSHALL B.A., 2006, *Completeness of the fossil record: Estimating losses due to small body size*, *Geology*, **34**, p.241-244.

COPE J.C.W., 2000, *A new look at early bivalve phylogeny*, In HARPER E.M., TAYLOR P.D. and CRAME J.A., (eds.), *The evolutionary Biology of the Bivalvia*, The Geological Society, London, Special Publications, **177**, p.81-95.

CRAIG G.Y. and HALLAM A., 1963, *Size-frequency and growthring analysis of *Mytilus edulis* and *Cardium edule*, and their palaeoecological significance*, *Palaeontology*, **6**, p731-750.

CRAIG G.Y. and JONES N.S., 1966, *Marine benthos, substrate and paleoecology*, *Palaeontology*, **9**, p.30-38.

CRAME J.A., 2000a, *The nature and origin of taxonomic diversity gradients in marine bivalves*, In HARPER E.M., TAYLOR J.D. and CRAME J.A., (eds.), *The evolutionary biology of the Bivalvia*, Geological Society, London Special Publications, **177**, p.347-360.

CRAME J.A., 2000b, *Evolution of taxonomic diversity gradients in the marine realm: evidence from the composition of Recent bivalve faunas*, *Paleobiology*, **26(2)**, p.188-214.

CREUTZBERG F., WAPENAAR P., DUINEVELD G. and LOPEZ N., 1984, *Distribution and density of benthic fauna in the southern North Sea in relation to bottom characteristics and hydrographic conditions*, *Journal du Conseil International pour l'exploitation de la Mer*, **183**, p.101-110.

CUMMINS H., POWELL E.N., NEWTON R.J., STANTON R.J.Jr. and STAFF G.M., 1986a, *Assessing transportation by covariance of species with comments on contagious and random distributions*, *Lethaia*, **19**, p.1-22.

CUMMINS H., POWELL E.N., STANTON R.J.Jr. and STAFF G.M., 1986b, *The rate of taphonomic loss in moddern benthic habitats: How much of the potentially preservable community is preserved?*, *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **52**, p.291-320.

CURREY J.D., 1964, *Three analogies to explain the mechanical properties of bone*, *Biorheology*, **2**, p.1-10.

CURREY J.D., 1988, *Shell form and strength*, In TRUEMAN E.R. and CLARKE M.R., (eds.), *The Mollusca. Form and Function*, **11**, Academic Press, New York, p.183-210.

CURREY J.D., 1990, *Biomechanics of mineralized skeletons*, In, CARTER J.G., (ed.), *Skeletal Biomineralization: Patterns, Processes and Evolutionary Trends*, **1**, Van Nostrand-Reinhold, New York, p.11-25.

CURREY J.D. and KOHN A.J., 1976, *Fatigue fracture in the crossed-lamellar structure of *Conus* shells*, *Journal of Materials Science*, **11**, p.1615-1623.

CURREY J.D. and TAYLOR J.D., 1974, *The mechanical behaviour of some molluscan hard tissues*, *Journal of Zoology*, **173**, p.395-406.

CUTLER A.H. and FLESSA K.W., 1995, *Bioerosion, dissolution and precipitation as taphonomic agents at high and low latitudes*, *Senckenbergiana Maritima*, **25**, p.115-121.

DAHL E., 1953, *Some aspects of the ecology and zonation of the fauna on sandy beaches*, *Oikos*, **4**, p.1-27.

DAVIES D.J., POWELL E.N. and STANTON R.J.Jr., 1989a, *Relative rates of shell dissolution and net sediment accumulation – a commentary: can shell beds form by the gradual accumulation of biogenic debris on the sea floor?*, *Lethaia*, **22**, p.207-212.

DAVIES D.J., POWELL E.N. and STANTON R.J.Jr., 1989b, *Taphonomic signature as a function of environmental process: shells and shell beds in a hurricane-influenced inlet on the Texas coast*, *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **72**, p.317-356.

DAY J.H., FIELD J.G. and MONTGOMERY M.P., 1971, *The use of numerical methods to determine the distribution of the benthic fauna across the continental shelf of North Carolina*, *Journal of Animal Ecology*, **40**, p.93-125.

DENT S.R., 1995, *A taphofacies model of the recent South Florida continental shelf: a new perspective for a classic, exposed carbonate environment*, Ph.D. dissertation. University of Cincinnati, Cincinnati, Ohio.

DEXTER D.M., 1992, *Sandy beach community structure: the role of exposure and latitude*, *Journal of Biogeography*, **19**, p.59-66.

DEY S., 2003, *Incipient motion of bivalve shells on sand beds under flowing water*, *Journal of Engineering Mechanics - ASCE*, **129**, p.232-240.

DODD J.R. and STANTON R.J.Jr., 1981, *Paleoecology, Concepts and Applications*. Wiley Interscience, New York. pp.559.

DOHERTY P.J., 1979, *A demographic study of a subtidal population of the New Zealand articulate brachiopod *Terebratella inconspicua**, *Marine Biology*, **52**, p.331-342.

DRISCOLL E.G., 1967a, *Attached epifauna-substrate relations*, *Limnology and Oceanography*, **12**, p.633-641.

DRISCOLL E.G., 1967b, *Experimental field study of the shell abrasion*, *Journal of Sedimentary Petrology*, **37**, p.1117-1123.

DRISCOLL E.G., 1970, *Selective bivalve destruction in marin environments, a field study*, Journal of Sedimentary Petrology, **40**, p.898-905.

DRISCOLL E.G. and WELTIN T.P., 1973, *Sedimentary parameters as factor in abrasive shell reduction*, Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, **13**, p.275-288.

DULLO W.C., 1983, *Frühdiagenese im miozänen Leitha-Kalk der Paratethys von Österreich: Ein Beispiel für Faunenverschiebungen durch Diageneseunterschiede*, Facies, **8**, p.1-199.

DULLO W.C., 1988, *Paläontologie, Fazies und Diagenese der Pleistozänen Riffterrassen an der nördlichen Ostküste des Roten Meres (Saudi Arabien)*, Unpublished Habilitationsschrift, University of Erlangen, pp.199.

DUNSON W.A. and TRAVIS J., 1991, *The role of abiotic factors in community organization*, American Naturalist, **138**, p.1067-1091.

EDINGER E.N. and RISK M.J., 1997, *Sponge borehole size as a relative measure of bioerosion and paleoproductivity*, Lethaia, **29**, p.275-286.

EFREMOV J.A., 1940, *Taphonomy : New branch of Paleontology*, Pan-American Geologist, **74(2)**, p.81-93.

EJDUNG G. and ELMGREN R., 2001, *Predation by the benthic isopod Saduria entomon on two Baltic Sea deposit-feeders, the amphipod Monoporeia affinis and the bivalve Macoma balthica*, Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, **266**, p.165-179.

ELLINGSEN K. and GRAY J.S., 2002, *Spatial patterns of bentic diversity: is there a latitudinal gradient along the Norwegian continental shelf?*, Journal of Animal Ecology, **71**, p.373-389.

ESCOURT I.N., 1968, *A note on the fauna of a ripple-marked sandy sediment in Western Cook Strait, New Zeland*, New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research, **2**, p.654-658.

FAGER E.W., 1968, *A sand-bottom epifaunal community of invertebrates in shallow water*, Limnology and Oceanography, **13**, p.448-464.

FAGERSTROM J.A., 1964, *Fossil communities in paleoecology: their recognition and significance*, Geological Society of America Bulletin, **75**, p.1197-1216.

FEIGE A. and FÜRSICH F.T., 1991, *Taphonomy of the Recent molluscs of Bahia la Choya (Gulf of California, Sonora, Mexico)*, Zitteliana, **18**, p.89-113.

FIELD J.G., 1971, *A numerical analysis of changes in the soft-bottom fauna along a transect across False Bay, South Africa*, Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, **7**, p.215-253.

FISHER I.S.J. and HUDSON J.D., 1985, *Pyrite geochemistry and fossil preservation in shales*, In WHITTINGTON H.B. and MORRIS S.C., (eds.), *Extraordinary Fossil Biotas: Their Ecological and Evolutionary Significance*, Philosophical Transactions of the Royal Society, London B, **311**, p.167-169.

FLESSA K.W. and BROWN T.J., 1983, *Selective solution of macroinvertebrate calcareous hard parts: a laboratory study*, *Lethaia*, **16**, p.193-205.

FLESSA K.W., CUTLER A.H. and MELDAHL K.H., 1993, *Time and taphonomy: quantitative estimates of time-averaging and stratigraphic disorder in a shallow marine habitat*, *Paleobiology*, **19(2)**, p.266-286.

FLESSA K.W. and KOWALEWSKI M., 1994, *Shell survival and time-averaging in nearshore and shelf environments : estimates from the radiocarbon literature*, *Lethaia*, **27**, p.153-165.

FLESSA K.W. and SEPKOSKI J.J.Jr., 1978, *On the relationship between Phanerozoic diversity and changes in habitable area*, *Paleobiology*, **4**, p.359-366.

FREIWALD A., 1998, *Microbial maceration and carbonate dissolution on cold-temperate shelves*, *Historical Biology*, **13**, p.27-35.

FREY R.W. and HOWARD J.D., 1986, *Taphonomic characteristics of offshore mollusk shells, Sapelo Island, Georgia*, *Tulane Studies in Geology and Paleontology*, **19**, p.51-61.

FRUTH L.S., ORME G.R. and DONATH F.A., 1966, *Experimental compaction effects in carbonate sediments*, *Journal of Sedimentary Petrology*, **36**, p.747-754.

FÜRSICH F.T., 1975, *Trace fossil as environmental indicators in the Corallian of England and normandy*, *Lethaia*, **8**, 151-172.

FÜRSICH F.T., 1995, *Shell concentrations*, *Eclogae Geologicae Helvetiae*, **88(3)**, p.643-655.

FÜRSICH F.T. and ABERHAN M., 1990, *Significance of time-averaging for paleocommunity analysis*, *Lethaia*, **23**, p.143-152.

FÜRSICH F.T., BERNDT R., SCHEUER T. and GAHR M., 2001, *Comparative ecological analysis of Toarcian (Lower Jurassic) benthic faunas from southern France and east-central Spain*, *Lethaia*, **34**, p.169-199.

FÜRSICH F.T. and FLESSA K.W., 1987, *Taphonomy of tidal flat molluscs in the northern Gulf of California: Paleoenvironmental analysis despite the perils of preservation*, *Palaios*, **2**, p.543-559.

FÜRSICH F.T. and PANDEY D.K., 1999, *Genesis and environmental significance of Upper cretaceous shell concentrations from the Cauvery Basin, southern India*, *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **145**, p.119-139.

FÜRSICH F.T. and PANDEY D.K., 2003, *Sequence stratigraphic significance of sedimentary cycles and shell concentrations in the Upper Jurassic-Lower Cretaceous of Kachchh, western India*, *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **193**, p.285-309.

FÜRSICH F.T. and OSCHMANN W., 1993, *Shell beds as tools in basin analysis: The Jurassic of Kachchh, western India*, *Journal of the Geological Society, London*, **150**, p.169-185.

FÜTTERER E., 1976, *Rezente Schille: Transport und Einregelung tierischer Hartteile im Strömungskanal*, *Zentralblatt für Geologie und Paläontologie*, **2**, p.267-271.

FÜTTERER E., 1978, *Studien über die Einregelung, Anlagerung und Einbettung biogener Hartteile im Strömungskanal*, *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **156**, p.87-131.

GAHN F.J. and BAUMILLER T.K., 2004, *A Bootstrap Analysis for Comparative Taphonomy Applied to Early Mississippian (Kinderhookian) Crinoids from the Wasonville Cycle of Iowa*, *Palaios*, **19**, p.17-38.

GLOVER C.P. and KIDWELL S.M., 1993, *Influence of organic matrix on the post-mortem destruction of molluscan shells*, *Journal of Geology*, **101**, p.729-747.

GOLUBIC S., PERKINS R.D. and LUKAS K.J., 1975, *Boring micro-organisms and microborings in carbonate substrates*, In FREY R.W., ed., *The study of Trace Fossils*, New York, Heidelberg, Berlin, Springer-Verlag, p.203-209.

GOSLINER T.M., BEHRENS D.W. and WILLIAMS G.C., 1996, *Coral reef animals of the Indo-Pacific*, Sea Challengers, Monterey.

GOTELLI N.J. and GRAVES G.R., 1996, *Null models in ecology*, Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.

GRAF D.L. and GOLDSMITH J.R., 1955, *Dolomite-magnesian calcite relations at elevated temperatures and CO<sub>2</sub> pressures*, *Geochimica et Cosmochimica. Acta*, **7**, p.109-128.

GRAWE-BAUMEISTER J., SCHWEIGERT G. and DIETL G., 2000, *Echiniden aus dem Nusplinger Plattenkalk (Ober-Kimmeridgium, Südwestdeutschland)*, *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Geologie und Paläontologie Serie B*, **286**, p.1-39.

GRAY J.S., 1974, *Animal-Sediment relationships*, *Oceanography and Marine Biology, An Annual Review*, **12**, p.223-262.

GREEN M.A., ALLER R.C. and ALLER J.Y., 1993, *Carbonate dissolution and temporal abundances of Foraminifera in Long Island Sound sediments*, *Limnology and Oceanography*, **38(2)**, p.331-345.

GREEN M.A., ALLER R.C. and ALLER J.Y., 1996, *Benthic biogeochemical changes associated with calcite undersaturation in Long Island Sound sediments*, In GREEN M.A., ALLER R.C. and ALLER J.Y., *Geology of Long Island and metropolitan New York*, Department of Earth and Space Sciences, SUNY Stony Brook, Stony Brook, N.Y.

GUNTER G., 1947, *Paleoecological import of certain relationships of marine animals to salinity*, Journal of Paleontology, **21**, p.77-79.

GYGI R.A., 1975, *Sparisoma viride (Bonnaterre), the Stoplight Parrotfish, a major sediment producer on coral reefs of Bermuda*, Eclogae Geologicae Helvetiae., **68**, p.327-359.

HADFIELD M.G., 1976, *Molluscs associated with living tropical corals*, Micronesica, **12**, p.133-148.

HALLAM A., 1961, *Brachiopod life assemblages from the marlstone Rock-bed of Leicestershire*, Palaeontology, **4**, p.653-659.

HALLAM A., 1967, *The interpretation of size-frequency distributions in molluscan death assemblages*, Palaeontology, **10(1)**, p.25-42.

HALLAM A., 1972, *Models involving population dynamics*. In T.J.M. SCHOPS, (ed.), *Models in paleobiology*, Freeman, Cooper & co, San Fransisco, p.62-80.

HALLAM A., 1978, *How rare is phyletic gradualism and what is its evolutionary significance ? Evidence from Jurassic bivalves*, Paleobiology, **4**, p.16-25.

HAMMER Ø., HARPER D.A.T. and RYAN P.D., 2006, *PAST – PALaeontological Statistics*, version 1.42, <http://folk.uio.no/ohammer/past/>

HARE P.E. and ABELSON P.H., 1964, *Proteins in mollusk shells*, Year Book of the Carnegie Institution of Washington, **63**, p.267-270.

HARKER R.I. and TUTTLE D.F., 1955, *Studies of the system CaO-MgO-CO<sub>2</sub>*, American Journal of Science, **253**, p.274-282.

HARPER E.M., 1998, *The fossil record of bivalve molluscs*, In DONOVAN S.K. and PAUL C.R.C., (eds.), *The Adequacy of the Fossil Record*, John Wiley & Sons, Chichester, UK, p.243-267.

HECHT F., 1933, *Der Verbleib der organischer substanz der Tiere bei meerischer Einbettung*, Senckenbergiana, **31**, p.165-249.

HECK K.L., VAN BELLE G. and SIMBERLOFF D., 1975, *Explicit calculation of the rarefaction diversity measurement and the determination of sufficient sample size*, Ecology, **56**, p.1459-1461.

HECKER R.T., OSSIPOVA A.I. and BELSKAYA T.N., 1963, *Fergana Gulf of Paleogene sea of Central Asia, its history, sediments, fauna, and flora, their environment and evolution*, American Association of Petroleum Geologists Bulletin, **47**, p.617-631.

HEDGPETH J.W., 1957a, *Classification of marine environments*, In HEDGPETH J.W. (ed.), *Treatise on marine ecology and paleoecology*, Ecology, The Geological Society of America Memoir, **67(1)**, p.17-27.

HEDGPETH J.W., 1957b, *Marine biogeography*, In HEDGPETH J.W. (ed.), *Treatise on marine ecology and paleoecology*, Ecology, The Geological Society of America Memoir, **67(1)**, p.359-382.

HELTSHE J. and FORRESTER N.E., 1983, *Estimating species richness using jackknife procedure*, Biometric, **39**, p.1-11.

HENDERSON C.M. and STYAN W.B., 1982, *Description and ecology of Recent endolithic biota from the Gulf Islands and banks in the Strait of Juan de Fuca, British Columbia*, Canadian Journal of Earth Sciences, **19**, p.1382-1394.

HENDY A.J.W., 2009, *The influence of lithification on Cenozoic marine biodiversity trends*, Paleobiology, **35(1)**, p.51-62.

HIGHSMITH R.C., 1980, *Geographic patterns of coral bioerosion: A productivity hypothesis*, Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, **46**, p.177-196.

HOFFMAN A., 1976, *Mortality patterns of some bivalves from the Badenian (Miocene) Korytnica Clays, Poland*, Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte, p.337-349.

HOFFMAN A., 1979, *Community paleoecology as an epiphenomenal science*, Paleobiology, **5**, p.357-379.

HOLLAND S.M., 2003, *Analytic Rarefaction*, Version 1.3, [strata.uga.edu/software/anRareReadme.html](http://strata.uga.edu/software/anRareReadme.html)

HOLDAWAY H.K. and CLAYTON C.J., 1982, *Preservation of shell microstructure in silicified brachiopods from the Upper Cretaceous Wilmington Sands of Devon*, Geological Magazine, **119**, p.371-382.

HOWELL K.L., BILLET D.S.M., TYLER P.A., 2002, *Depth-related distribution and abundance of seastars (Echinodermata: Asteroidea) in the Porcupine Seabight and Porcupine Abyssal Plain, N.E. Atlantic*, Deep-Sea Research I, **49**, p.1901-1920.

HUDSON J.D., 1963, *The recognition of salinity-controlled mollusc assemblages in the Great Estuarine Series (Middle Jurassic) of the inner Hebrides*, Palaeontology, **6**, p.318-326.

HUDSON J.D., 1967, *The elemental composition of the organic fraction, and the water content of some recent and fossil mollusc shells*, Geochimica et Cosmochimica Acta, **31**, p.2361-2378.

HUGGETT J.M., GALE A.S. and EVANS S., 2000, *Carbonate concretions from the London Clay (Ypresian, Eocene) of southern England and the exceptional preservation of wood-boring communities*, Journal of the Geological Society London, **157**, p.187-200.

HUGHES T.P., 1989, *Community structure and diversity of coral reefs: the role of history*, Ecology, **70**, p.275-279.

HURLBERT S.H., 1971, *The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters*, Ecology, **52**, p.577-586.

JAANUSSON V., 1961, *Discontinuity surfaces in limestones*, Bulletin of the Geological Institutions of the University of Uppsala, **40**, p.221-241.

JABLONSKI D., 1980, *Apparent versus real biotic effects of transgressions and regressions*, Paleobiology, **6(4)**, p.397-407.

JABLONSKI D., ROY K., VALENTINE J.W., PRICE R.M. and ANDERSON P.S., 2003, *The impact of the Pull of the Recent on the History of Marine Diversity*, Science, **300**, p.1133-1135.

JACKSON J.B.C., 1972, *The ecology of molluscs of Thalassia communities, Jamaica, West Indies. II. Molluscan population variability along an environmental stress gradient*, Marine Biology, **14(4)**, p.304-337.

JACKSON J.B.C., 1973, *The ecology of molluscs of Thalassia communities. I. Distribution, environmental physiology, and ecology of common shallow-water species*, Bulletin of Marine Science, **23(2)**, p.313-350.

JACKSON J.B.C., 1974, *Biogeographic consequences of eurytopy and stenotopy among marine bivalves and their evolutionary significance*, The American Naturalist, **108(962)**, p.541-560.

JACKSON J.B.C. and JOHNSON K.G., 2001, *Measuring past biodiversity*, Science, **293**, p.2401-2404.

JACKSON J.B.C., TODD J.A., FORTUNATO H. and JUNG P., 1999, *Diversity and assemblages of Neogene Caribbean Mollusca of lower Central America*, Bulletins of American Paleontology, **356**, p.193-230.

JARVINEN O., BABIN C., BAMBACH R.K., FLÜGEL E., FÜRSICH F.T., TUTUYMA D.J., NIKLAS K.J., PANCHEN A.L., SIMBERLOFF D., UNDERWOOD A.J. and WEIDICH K.F., 1986, *The neontologico-paleontological interface of community evolution: How do the pieces in the kaleidoscopic biosphere move?* In RAUP D.M. and JABLONSKI D., (eds.), *Patterns and processes in the history of life*, Dahlem Konferenzen, Life Sciences Research Report, **36**, Berlin, Springer, p.331-350.

JOHNSON R.G., 1960, *Models and methods for the analysis of the mode of formation of fossil assemblages*, Geological Society of America Bulletin, **71**, p.1075-1086.

JOHNSON R.G., 1964, *The community approach to paleoecology*, In IMBRIE J. and NEWELL N., (eds.), *Approaches to paleoecology*, New York, John Wiley, p.107-134.

JOHNSON R.G., 1965, *Pelecypod death assemblages in Tomales bay, California*, Journal of Paleontology, **39(1)**, p.80-85.

JAMIESON J.C., 1953, *Phase equilibrium in the system calcite-aragonite*, Journal of Chemical Physics, **21**, p.1385-1390.

JONES G.P., FERRELL D.J. and SALE P.F., 1990, *Spatial pattern in the abundance and structure of mollusc populations in the soft sediments of a coral reef lagoon*, Marine ecology progress series, **62**, p.109-120.

KARLSON R.H. and HURD L.E., 1993, *Disturbance, coral reef communities, and changing ecological paradigms*, Coral Reefs, **12**, p.117-125.

KAY E.A. and SWITZER M.F., 1974, *Molluscan distribution patterns in Fanning Island Lagoon and a comparison of the mollusks of the lagoon and the seaward reefs*, Pacific Science, **28(3)**, p.275-295.

KEIR R.S., 1980, *The dissolution kinetics of biogenic calcium carbonates in seawater*, Geochimica et Cosmochimica Acta, **44**, p.241-252.

KENNEDY W.J. and GARRISON R.E., 1975, *Morphology and genesis of nodular phosphates in the Cenomanian Glauconitic Marl of south-east England*, Lethaia, **8**, p.339-360.

KIDDER D.L. and ERWIN D.H., 2001, *Secular distribution of biogenic silica through the Phanerozoic: Comparison of Silica-replaced fossils and bedded cherts at the series level*, Journal of Geology, **109**, p.509-522.

KIDWELL S.M., 1991, *The stratigraphy of shell concentrations*, In ALLISON P.A. and BRIGGS D.E.G., (eds.), *Taphonomy: Releasing the data locked in the fossil record*, Plenum Press, p.211-290.

KIDWELL S.M., 1993, *Time-averaging and temporal resolution in Recent marine shelly faunas*, In KIDWELL S.M and BEHRENSMEYER A.K., (eds.), *Taphonomic Approaches to Time Resolution in Fossil Assemblages*, Pittsburgh: Paleontological Society Short Courses in Paleontology, **6**, p.9-33.

KIDWELL S.M., 1997, *Time-averaging in the marine Fossil record : overview of the strategies and uncertainties*, Geobios, **30 (7)**, p.977-995.

KIDWELL S.M., 1999, *High fidelity of species relative abundances in marine molluscan death assemblages*, Geological Society of America Abstracts with Programs, **31(7)**, p.419.

KIDWELL S.M., 2001a, *Preservation in different ecological settings*, In BRIGGS D.E.G., (ed.), *Palaeobiology II*: Blackwell Science, Oxford, p.297-303.

KIDWELL S.M., 2001b, *Preservation of species abundances in marine death assemblages*, Science, **294**, p.1091-1094.

KIDWELL S.M., 2001c, *Ecological fidelity of molluscan death assemblages*, In ALLER J.Y., WOODIN S.A. and ALLER R.C. (eds.), *Organism-Sediment Interactions*, Belle W. Baruch Library in Marine Science, University of South Carolina Press, Columbia, **21**, p.199-221.

KIDWELL S.M., 2002a, *Time-averaged molluscan death assemblages: Palimpsests of richness, snapshots of abundance*, Geology, **30(9)**, p.803-806.

KIDWELL S.M., 2002b, *Mesh-size effect on the ecological fidelity of death assemblages : a meta-analysis of molluscan live-dead studies*, *Geobios, Mémoire spécial*, **24**, p.107-119.

KIDWELL S.M., 2003, *Developing biologically realistic null models to evaluate bias in death assemblages*, *Geological Society of America Abstracts with Programs*, **35**, p.84.

KIDWELL S.M., 2005, *Shell composition has no net impact on large-scale evolutionary patterns in mollusks*, *Science*, **307**, p.914-917.

KIDWELL S.M., 2007, *Discordance between living and death assemblages as evidence for anthropogenic ecological change*, *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, **104(45)**, p.17701-17706.

KIDWELL S.M., 2008, *Ecological fidelity of open marine molluscan death assemblages: effect of post-mortem transportation, shelf health, and taphonomic inertia*, *Lethaia*, **41**, p.199-217.

KIDWELL S.M. and BAUMILLER T., 1990, *Experimental disintegration of regular echinoids: Roles of temperature, oxygen, and decay thresholds*, *Paleobiology*, **16**, p.247-271.

KIDWELL S.M., BEST M.M.R. and KAUFMAN D.S., 2005, *Taphonomic tradeoffs in tropical marine death assemblages: differential time-averaging, shell loss, and probable bias in siliciclastic versus carbonate facies*, *Geology*, **33**, p.729-732.

KIDWELL S.M. and BOSENCE D.W.J., 1991, *Taphonomy and time-averaging of marine shelly faunas*, In : P.A. ALLISON and D.E.G. BRIGGS (eds.) *Taphonomy : releasing the data locked in the fossil record*, New York : Plenum Press, p.116-209.

KIDWELL S.M. and BRENCHLEY P.J., 1994, *Patterns in bioclastic accumulation through the Phanerozoic: Change in input or in destruction*, *Geology*, **22**, p.1139-1143.

KIDWELL S.M. and BRENCHLEY P.J., 1996, *Evolution of the fossil record : thickness trends in marine skeletal accumulations and their implications*, In JABLONSKI D., ERWIN D.H. and LIPPS J.H., (eds.), *Evolutionary paleobiology*, University of Chicago Press, Chicago, p.290-336.

KIDWELL S.M. and FLESSA K.W., 1995, *The quality of the fossil record: Populations, species, and communities*, *Annual Review of Ecology and Systematics*, **26**, p.269-299.

KIDWELL M.S., FÜRSICH F.T. and AIGNER T., 1986, *Conceptual framework for analysis and classification of fossil concentrations*, *Palaios*, **1**, p.228-238.

KIDWELL S.M., ROTHFUS, T.A. and BEST M.M.R., 2001, *Sensitivity of Taphonomic signatures to sample size, sieve size, damage scoring system, and target taxa*, *Palaios*, **16**, p.26-52.

- KIENE W.E. and HUTCHINGS P.A., 1992, *Long-term bioerosion of experimental coral substrates from Lizard Island, Great Barrier Reef*, Proceedings of the Seventh International Coral Reef Symposium, Guam, **1**, p.397-403.
- KIENE W.E. and HUTCHINGS P.A., 1994, *Bioerosion experiments at Lizard Island, Great Barrier Reef*, Coral Reefs, **13**, p91-98.
- KINNE O., 1970a, *Temperature, animals, invertebrates*, In KINNE O., (ed.), *Marine ecology 1(1)*, Wiley-Interscience, John Wiley & Sons, Ltd. London, p.407-514.
- KINNE O., 1970b, *Marine ecology 1(1)*, Wiley-Interscience, John Wiley & Sons, Ltd., London, pp.681.
- KINNE O., 1971a, *Invertebrates*, In KINNE O., (ed.), *Marine ecology 1(2)*, Wiley-Interscience, John Wiley & Sons, Ltd. London, p.821-995.
- KINNE O., 1971b, *Marine ecology 1(2)*, Wiley-Interscience, John Wiley & Sons, Ltd. London, p.682-1244.
- KINNE O., 1972, *Marine ecology 1(3)*, Wiley-Interscience, John Wiley & Sons, Ltd. London, p.1245-1774.
- KINNE O., 1975, *Marine ecology 2(1, 2)*, Wiley-Interscience, John Wiley & Sons, Ltd. London, pp.992.
- KLÄHN H., 1932, *Der quantitative Verlauf der Aufarbeitung von Sanden, Geröllen und Schalen in wässrigem Medium*, Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, Beilage-Band, **67**, abt. B, p.313-412.
- KNIGHT A.P., 1988, *Ecological and sedimentological studies on china clay waste deposits in Mevagissey Bay, Cornwall*: Unpublished PhD thesis, University of London, Royal Holloway and New Bedford College, London, pp.455.
- KOCH C.F. and SOHL N.F., 1983, *Preservational effects in paleoecological studies : Cretaceous mollusc examples*, Paleobiology, **9(1)**, p.26-34.
- KOHN A.J. and LEVITEN P.J., 1976, *Effect of habitat complexity on population density and species richness in tropical intertidal predatory gastropod assemblages*, Oecologia, **25**, p.199-210.
- KORRINGA P., 1941, *Experiments and observations on swarming, pelagic life and setting in the European flat oyster *Ostrea edulis* L.*, Archives Néerlandaises de Zoologie, **5**, p.1-249.
- KOWALEWSKI M., 1990, *A hermeneutic analysis of the shell-drilling gastropod predation on mollusks in the Korytnica Clays (Middle Miocene, Holy Cross Mountains, Central Poland)*, Acta Geologica Polonica, **40**, p.183-213.
- KOWALEWSKI M., 1997, *The Reciprocal Taphonomic Model*, Lethaia, **30**, p.86-88.

KOWALEWSKI M., GOODFRIEND G.A. and FLESSA K.W., 1998, *High-resolution estimates of temporal mixing within shell beds: The evils and virtues of time-averaging*, *Paleobiology*, **24**, p.287-304.

KOWALEWSKI M., FLESSA K.W. and HALLMAN D.P., 1995, *Ternary Taphograms: Triangular Diagrams Applied to Taphonomic Analysis*, *Palaios*, **10**, p.478-483.

KOWALEWSKI M., CARROLL M., CASAZZA L., GUPTA N.S., HANNISDAL B., HENDY A., KRAUSE R.A.Jr., LaBARBERA M., LAZO D.G., MESSINA C., PUCHALSKI S., ROTHFUS T.A., SÄLGEBACK J., STEMPIEN J., TERRY R.C. and TOMASOVYCH A., 2003, *Quantitative fidelity of Brachiopod –Mollusk Assemblages from Modern Subtidal Environments of San Juan Islands, USA*, *Journal of Taphonomy*, **1(1)**, p.43-65.

KOWALEWSKI M., KIESSLING W., ABERHAN M., FÜRSICH F.T., SCARPONI D., BARBOUR WOOD S.L. and HOFFMEISTER A.P., 2006, *Ecological, Taxonomic, and taphonomic components of the post-Palaeozoic increase in sample-level species diversity of marine benthos*, *Paleobiology*, **32**, p.533-561.

KRAJEWSKI K.P., 1984, *Early diagenetic phosphate cements in the Albian condensed glauconitic limestone of the Tatra Mountains, western Carpathians*, *Sedimentology*, **31**, p.443-470.

KRANZ P.M., 1974a, *The anastrophic burial of bivalves and its paleoecological significance*, *Journal of Geology*, **82**, p.237-265.

KRANZ P.M., 1974b, *Computer simulation of fossil assemblage formation under conditions of anastrophic burial*, *Journal of Paleontology*, **48**, p.800-808.

KRISTENSEN I., 1957, *Differences in density and growth in a cockle population in the Dutch Wadden Sea*, *Archives Néerlandaises de Zoologie*, **12**, p.351-453.

KRUSKAL J.B., 1964, *Multidimensional scaling by optimizing goodness of fit to nonmetric hypothesis*, *Psychometrika*, **294**, p.1-27.

KURTEN B., 1953, *On the variation in population dynamics of fossil and recent mammal populations*, *Acta Zool. Fennica*, **76**, p.1-122.

KURTEN B., 1964, *Population structure in paleontology*, In IMBRIE J. and NEWELL N.D. (eds) : *Approaches to paleoecology*, J. Wiley & Sons, New York p.91-106.

KVITEK R.G., OLIVER J.S., DeGANGE A.R. and ANDERSON B.S., 1992, *Changes in Alaskan soft-bottom prey communities along a gradient in sea otter predation*, *Ecology*, **73**, p.413-428.

LANDE R., 1996, *Statistics and partitionning of species diversity and similarity among multiple communities*, *Oikos*, **76**, p. 5-13.

LANG J.C. and CHORNESKY E.A., 1990, *Competition between scleractinian corals – a review of mechanisms and effects*, In DUBINSKY Z. (ed.) *Ecosystems of the world*, 25, Coral Reefs, Elsevier, Amsterdam, p.209-252.

LASKER H., 1978, *The measurement of taxonomic evolution: preservational consequences*, Paleobiology, **4**, p.135-149.

LAWRENCE D.R., 1968, *Taphonomy and information losses in fossil communities*, Geological society of America Bulletin, **79**, p.1315-1330.

LAWRENCE D.R., 1971, *The nature and structure of paleoecology*, Journal of Paleontology, **45**, p.593-607.

LEEDER M.R., 1999, *Sedimentology and Sedimentary basins: from turbulence to tectonics*, John Wiley & Sons, pp.592.

LESCINSKY H.L., EDINGER E.N. and RISK M.J., 2002, *Mollusc shell encrustation and bioerosion rates in a modern Epeiric sea: taphonomy experiments in the Java sea, Indonesia*, Palaios, **17**, p.171-191.

LESCINSKY H.L. and VERMEIJ G.J., 1995, *Estimating ancient productivity: Shell-encrusting organisms as a paleo bio-assay*, Geological Society of America, Abstracts with Program, **27**, p.A27.

LEVER J., 1958, *Quantitative beach research. I. The left-right phenomenon: sorting of lamibranch valves on sandy beaches*, Basteria, **22**, p.21-51.

LEVIN J., 1970, *A literature review of the effects of sand removal on a coral reef community*, Dept of Ocean Engineering, Univ. of Hawaii, Sea Grant Program, UNIHI-SEA-GRANT-TR-71-01-77pp.

LEVINGTON J.S. and BAMBACH R.K., 1970, *Some ecological aspects of bivalves mortality patterns*, American Journal of Science, **268**, p.97-112.

LIDDELL W.D., 1975, *Recent crinoid biostratigraphy*, Geological Society of America Abstracts with Programs, **5(7)**, p.69.

LIE U. and KISKER D.S., 1970, *Species composition and structure of the benthic infauna communities off the coast of Washington*, Journal of the Fisheries Research Board of Canada, **27**, p.2273-2285.

LOCKWOOD R. and CHASTANT L.R., 2006, *Quantifying taphonomic bias of compositional fidelity, species richness, and rank abundance, in molluscan death assemblages from the Upper Chesapeake bay*, Palaios, **21**, p.376-383.

LONGBOTTOM M.R., 1970, *The distribution of Arenicola marina (L.) with particular reference to the effects of particle size and organic matter of the sediments*, Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, **5**, p.138-157.

LOWENSTAM H.A., 1963, *Biological problems relating to the composition and diagenesis of sediments*, In DONNELLY T.W., (ed.), *The earth sciences* : Chicago, University of Chicago Press, p.137-195.

MacALESTER A.L. and RHOADS D.C., 1967, *Bivalves as bathymetric indicators*, Marine Geology, **5**, p.383-388.

MacARTHUR R.H. and WILSON E.O., 1967, *Theory of Island Biogeography*, Princeton: Princeton Univ. Press., pp.203.

MacCALL P.L., 1977, *Community patterns and adaptive strategies of the infaunal benthos of Long Island Sound*, Journal of Marine Research, **35**, p.221-266.

MacCALL P.L. and TEVESZ M.J.S., 1983, *Soft bottom succession and the fossil record*, In TEVESZ M.J.S. and MacCALL P.L., (eds.), *Biotic Interactions in Recent and Fossil Benthic Communities*, New York, London, Plenum Press, p.157-194.

MacCLANAHAN T.R., 1990, *Kenyan coral-reef associated gastropod assemblages: distribution and diversity pattern*, Coral Reefs, **9**, p.63-74.

MacDONALD K.B., 1976, *Paleocommunities: toward some confidence levels*, In SCOTT R.W. and WEST R.R., (eds.), *Structure and classification of Paleocommunities*: Stroudsburg, Pennsylvania, Dowden, Hutchinson and Ross, p.87-106.

MacLACHLAN A. and JARAMILLO E., 1995, *Zonation on sandy beaches*, Oceanography and Marine Biology: an Annual Review, **33**, p305-335.

MacLEAN R.F., 1967, *Erosion of burrows in beachrock by the tropical sea urchin, Echinometra lucunter*, Canadian Journal of Zoology, **45**, p.586-588.

MacQUAID C.D. and DOWER K.M., 1990, *Enhancement of habitat heterogeneity and species richness on rocky shore inundated by sand*, Oecologia, **84**, 142-144.

MAEDA H., MAPES R.H. and MAPES G., 2003, *Taphonomic features of a lower Permian beached cephalopod assemblage from central Texas*, Palaios, **18**, p.421-434.

MAIKLEM W.R., 1968, *Some hydraulic properties of bioclastic carbonate grains*, Sedimentology, **10**, p.101-109.

MARTILL D.M. and HUDSON J.D., 1991, *Fossil of the Oxford Clay, Field Guide to Fossils*, Palaeontological Association, London, **4**, pp.285.

MARTIN R.E., 1999, *Taphonomy: A Process Approach*, Cambridge University Press, pp.508.

MASTALLER M., 1978, *The marine molluscan assemblages of Port Sudan, Red Sea*, Zoologische Mededelingen, **53**, p.117-144.

MELDAHL K.H. and FLESSA K.W., 1990, *Taphonomic pathways and comparative biofacies and taphofacies in a Recent intertidal/shallow shelf environment*, Lethaia, **23**, p.43-60.

MELDAHL K.H., FLESSA K.W. and CUTLER A.H., 1997a, *Time-averaging and postmortem skeletal survival in benthic fossil assemblages: quantitative comparisons among Holocene environments*, *Paleobiology*, **23**, p.207-229.

MELDAHL K.H., YAJIMOVICH O.G., EMPEDOCLES C.D., GUSTAFSON C.S., HIDALGO M.M. and REARDON T.W., 1997b, *Holocene sediments and molluscan faunas of Bahia Concepcion: a modern analog to Neogene rift basins of the Gulf of California*, *Geological Society of America Special Paper*, **318**, p.39-56.

MENARD H.W. and BOUCOT A.J., 1951, *Experiments on the movement of shells by water*, *American Journal of Science*, **249**, p.131-151.

MEYER D.L., 1971, *Post-mortem disarticulation of crinoids and ophiuroids under natural conditions*, *Geological Society of America Abstracts with Programs*, **3**, p.645.

MEYER D.L. and MEYER K.B., 1986, *Biostratinomy of Recent crinoids (Echinodermata) at Lizard Island, Great Barrier Reef, Australia*, *Palaios*, **1**, p.294-302.

MEYER D.L., TOBIN R.C., PRYOR W.A., HARRISON W.B., OSGOOD R.G., HINTERLONG G.D., KRUMPOLZ B.J. and MAHAN T.K., 1981, *Stratigraphy, sedimentology, and paleoecology of the Cincinnati series (Upper Ordovician) in the vicinity of Cincinnati, Ohio*, In ROBERTS T.G., (ed.), *Stratigraphy, Sedimentology*, Geological Society of America, Cincinnati Field Trip Guidebook, **1**, p.31-72.

MOORE H.B., 1958, *Marine Ecology*, J. Wiley & Sons, New York, pp.493.

MOORE R.C., 1969, *Treatise on Invertebrate Paleontology: Mollusca 6, Bivalvia*, The Geological Society of America Inc and the University of Kansas, pp.489.

MORTON B., 1983, *Coral-associated bivalves of the Indo-Pacific*, In RUSSEL-HUNTER W.D., (ed.), *The Mollusca, Ecology*, **6**, Academic, New York, p.139-224.

MÜLLER A.H., 1979, *Fossilization (Taphonomy)*, In MOORE R.C., ROBISON R.A. and TEICHERT C., (eds.), *Treatise on Invertebrate Paleontology: Part A. Introduction*, The Geological Society of America and The University of Kansas, Boulder, CO, p.A2-A78.

MURPHY G.I., 1968, *Pattern in life history and the environment*, *American Naturalist*, **102**, p.391-403.

NEI M. and ROYCHAUDHURY A.K., 1973, *Sampling variances of heterozygosity and genetic distance*, *Genetics*, **76**, p.379-390.

NELSON C.S., 1988, *An introductory perspective on non-tropical shelf carbonates*, *Sedimentary Geology*, **60**, p.2-12.

NELSON P.O., SOLLITT C.K., WILLIAMSON K.J. and HANCOCK D.R., 1981, *Coos Bay offshore disposal site investigation*, Interim Rpt. U.S. Army Corps Engineers, Contract No. DACW57-79-C0040.

NERAUDEAU D., 1991, *Lateral variation of size-frequency distribution in a fossil echinoid community and their palaeoecological significance*, *Lethaia*, **24**, p.299-309.

NEUMANN C.A., 1966, *Observations on coastal erosion in Bermuda and measurements of the boring rate of the sponge *Lampa**, *Limnology and Oceanography*, **11**, p.92-108.

NEWELL A.J. GOWER D.J., BENTON M.J. and TVERDOKHLEBOV V.P., 2007, *Bedload abrasion and the in situ fragmentation of bivalve shells*, *Sedimentology*, **54**, p.835-845.

NEWELL N.D., RIGBY J.K., FISCHER A.G., WHITEMAN A.J., HICKCOX J.E. and BRADLEY J.S., 1953, *The Permian reef complex of the Guadalupe Mountains region, Texas and New Mexico, A Study in Paleocology*, W.H. FREEMAN & Co., San Francisco, California, pp.236.

NYBAKKEN J.W., 1982, *Marin biology : An ecological approach*. Harper et Row New York, pp.446.

OJI T., OGAYA C. and SATO T., 2003, *Increase of shell-crushing predation recorded in fossil shell fragmentation*, *Paleobiology*, **29**, p.520-526.

OLABARRIA C., 2005, *Patterns of bathymetric zonation of bivalves in the Porcupine Seabight and adjacent Abyssal plain, NE Atlantic*, *Deep-Sea Research I*, **52**, p.15-31.

OLIVER J.S., SLATTERY P.N., HULBERG L.W. and NYBAKKEN J.W., 1980, *Relationship between wave disturbance and zonation of benthic invertebrate communities along a subtidal high-energy beach in Monterey Bay, California*, *Fishery Bulletin*, **78**, p.437-454.

OLIVERA A.M. and WOOD W.L., 1997, *Hydrodynamicsof bivalve shell entrainment and transport*, *Journal of Sedimentary Research*, **67**, p.514-526.

OLSZEWSKI T.D., 2004, *A unified mathematical framework for the measurement of richness and evenness within and among multiple communities*, *Oikos*, **104**, p.377-387.

OLSZEWSKI T.D. and KIDWELL S.M., 2007 *The preservational fidelity of evenness in molluscan death assemblages*, *Paleobiology*, **33(1)**, p.1-23.

OLSZEWSKI T.D. and PATZKOWSKY M.E., 2001, *Measuring recurrence of marine biotic gradients: a case study from the Pennsylvanian-Permian midcontinent*, *Palaios*, **16**, p.444-460.

OWENS J.P. and SOHL N.F., 1969, *Shelf and deltaic paleoenvironments in the Cretaceous-Tertiary formations of the New Jersey coastal plain*, In OWENS J.P. and SOHL N.F. (eds.), *Geology of selected areas in New Jersey and eastern Pennsylvania*, Geol. Soc. Am. Ann. Mtg. Guidebook, p.1-38.

OZANNE C.R. and HARRIES P.J., 2002, *Role of predation and parasitism in the extinction of the inoceramid bivalves: an evaluation*, *Lethaia*, **35**, p.1-19.

- PALMER A.R., 1983, *Relative cost of producing skeletal organic matrix versus calcification: evidence from marine gastropods*, *Marine Biology*, **75**, p.287-292.
- PANDIAN T.J., 1975, *Mechanisms of heterotrophy*, In KINNE O. (ed.), *Marine ecology*, 2(1), Wiley-Interscience, London, p.61-250.
- PANDOLFI J.M. and GREENSTEIN B.J., 1997, *Taphonomic alteration of reef corals: effects of reef environment and coral growth form. I. The Great Barrier Reef*, *Palaios*, **12**, p.27-42.
- PARI N., PEYROT-CLAUSADE M., LeCAMPION-ALSUMARD T., HUTCHINGS P.A., CHAZOTTES V., GOLUBIC S., LeCAMPION J. and FONTAINE M.F., 1998, *Bioerosion of experimental substrates on high islands and atoll lagoons (French Polynesia) after two years exposure*, *Marine Ecology Progress Series*, **166**, p.119-130.
- PARSONS K.M., 1993, *Taphonomic attributes of mollusks as predictors of environment of deposition in modern carbonate systems: northeastern Caribbean*, Ph.D. dissertation. University of Rochester, Rochester, N.Y.
- PARSONS-HUBBARD K.M., 2005, *Molluscan Taphofacies in recent carbonate Reef/Lagoon systems and their Application to sub-fossil samples from reef cores*, *Palaios*, **20**, p.175-191.
- PARSONS K.M. and BRETT C.E., 1991, *Taphonomic processes and biases in modern marine environments: an actualistic perspective on fossil assemblage preservation*, In DONOVAN S.K., (ed.), *The processes of fossilization*, Columbia University Press, New York, p.22-65.
- PARSONS-HUBBARD K.M., CALLENDER W.R., POWELL E.N., BRETT C.E., WALKER S.E., RAYMOND A.L. and STAFF G.M., 1999, *Rates of burial and disturbance of experimentally-deployed molluscs, implications for preservation potential*, *Palaios*, **14**, p.337-351.
- PARSONS K.M., POWELL E.N., BRETT C.E., WALKER S.E. and CALLENDER W.R., 1997, *Shelf and slope experimental taphonomy initiative (SSETI): Bahamas and Gulf of Mexico*, *Proceedings of the 8th International Coral Reef Symposium*, **2**, p.1807-1812.
- PEARCE T.H., 1971, *Short distance fluvial rounding of volcanic detritus*, *Journal of Sedimentary Petrology*, **41**, p.1069-1072.
- PEEL J.S., 1984, *Attempted predation and shell repair in Euomphalopterus (Gastropoda) from the Silurian of Gotland*, *Bulletin of the Geological Society of Denmark*, **32**, p.153-168.
- PERKINS R.D. and HALSEY S.D., 1971, *Geologic significance of microboring fungi and algae in Carolina shelf sediments*, *Journal of Sedimentary Petrology*, **41**, p.841-853.
- PERKINS R.D. and TSENTAS C.I., 1976, *Microbial infestations of carbonate substrates planted on the St. Croix shelf, West Indies*, *Geological Society of America Bulletin*, **87**, p.1615-1628.

- PERRIN C., BOSENCE D.W. and ROSEN B., 1995, *Quantitative approaches to palaeozonation and palaeobathymetry of corals and coralline algae in Cenozoic reefs*, In BOSENCE D.W. and ALLISON P.A., (eds.), *Marine palaeoenvironmental analysis from fossils*, Geological Society Special Publication, **83**, p.181-229.
- PETERSEN C.G.J., 1914, *Valuation of the sea. II. The animal communities of the sea-bottom and their importance for marine zoogeography*, Report of the Danish Biological Station to the Board of Agriculture, **21**, p.1-44.
- PETERSON C.H., 1976, *Relative abundances of living and dead molluscs in two Californian lagoons*, *Lethaia*, **9**, p.137-148.
- PETERSON C.H., 1977, *The paleoecological significance of undetected short-term temporal variability*, *Journal of Paleontology*, **51**, p.976-981.
- PETERSON C.H., 1985, *Pattern of lagoonal bivalve mortality and their paleontological significance*, *Paleobiology*, **11**, p.139-153.
- PIANKA E.R., 1970, *On "r" and "K" selection*, *American Naturalist*, **104**, p.592-597.
- PLOTNICK R.E., 1986, *Taphonomy of a modern shrimp: Implications for the arthropod fossil record*, *Palaios*, **1**, p.286-293.
- POWELL E.N. and STANTON R.J.Jr., 1985, *Estimating biomass and energy flow of molluscs in palaeocommunities*, *Palaeontology*, **28**, p.1-35.
- PRATT D.M. and CAMPBELL D.A., 1956, *Environmental factors affecting growth in Venus mercenaria*, *Limnology and Oceanography*, **2**, p.2-17.
- PURDY E.G., 1964, *Sediment as substrates*, In IMBRIE J. and NEWELL N., (eds.), *Approaches to Paleoecology*, John Wiley & Sons, New York, p.238-271.
- QUINN J.F. and DUNHAM A.E., 1983, *On hypothesis testing in ecology and evolution*, *American Naturalist*, **122**, p.602-617.
- RADTKE G., 1993, *The distribution of microborings in molluscan shells from Recent reef environments at Lee Stocking Island, Bahamas*, *Facies*, **29**, p.81-92.
- RAUP D.M., 1975, *Taxonomic diversity estimation using rarefaction*, *Paleobiology*, **1**, p.33-342.
- RAUP D.M., 1976, *Species diversity in the Phanerozoic: a tabulation*, *Paleobiology*, **2**, p.279-288.
- RAUP D.M. and CRICK R.E., 1979, *Measurement of faunal similarity in Paleontology*, *Journal of Paleontology*, **53**, p.1213-1227.
- REES E.I.S., NICHOLAIDOU A. and LASKARIDOU P., 1976, *The effects of storms on the dynamics of shallow water benthic associations*, In KEEGAN B.F., CEIDIGH P.O. and BOADEN P.J.S. (eds.), *Biology of benthic organisms*, Pergamon Press, Oxford, p.465-474.

RHOADS D.C., 1973, *The influence of deposit-feeding benthos on water turbidity and nutrient recycling*, American Journal of Science, **273**, p.1-22.

RHOADS D.C., 1975, *The paleoecological and environmental significance of trace fossils*, In FREY R.W., *The study of trace fossils*, Springer-Verlag, New York, p.147-160.

RHOADS D.C. and MORSE J.W., 1971, *Evolution and ecologic significance of oxygen deficient marine basins*, Lethaia, **4**, p.413-428.

RHOADS D.C. and YOUNG D.K., 1970, *The influence of deposits-feeding organisms on sediment stability and community trophic structure*, Journal of Marine Research, **28**, p.150-178.

RHOADS D.C. and YOUNG D.K., 1971, *Animal-sediment relations in Cap Cod Bay, Massachusetts. II. Reworking by Molpadia oolitica (Holothuroidea)*, Marine Biology, **11**, p.255-261.

RISK M.J. and MacGEACHY J.K., 1978, *Aspects of erosion of modern Caribbean reefs*, Revista de Biologia Tropical, **2**, p.85-105.

ROSENKRANZ D., 1971, *Zur Sedimentologie und Okologie von Echinodermen-Lagerstätten*, Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen, **138**, p.221-258.

ROY K., JABLONSKI D., VALENTINE J.W. and ROSENBERG G., 1998, *Marine latitudinal diversity gradients: tests of causal hypotheses*, Proceedings of the National Academy of Science, USA, **95**, p.3699-3702.

ROY K., JABLONSKI D. and VALENTINE J.W., 2000, *Dissecting latitudinal diversity gradients: functional groups and clades of marine bivalves*, Proceedings of the Royal Society London, B, **267**, p.293-299.

ROY K., MILLER D.J. and LaBARBERA M., 1994, *Taphonomic bias in analyses of drilling predation: Effects of gastropod drill holes on bivalve shell strength*, Palaios, **9**, p.413-421.

RUFINO M.M., GASPAR M.B., MAYNOU F. and MONTEIRO C.C., 2008, *Regional and temporal changes in bivalve diversity off the south coast of Portugal*, Estuarine, Coastal and Shelf Science, **80**, p.517-528.

RUHRMANN G., 1971, *Riff-nahe Sedimentation paläozoischer Krinoiden-Fragmente*, Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen, **138**, p.56-100.

SALVAT B., 1967, *Importance de la faune malacologique dans les atolls polynésiens*, Cahier du Pacifique, **11**, p.7-49.

SAMMARCO P.W. and RISK M.J., 1990, *Large-scale patterns in internal bioerosion of Porites: Cross continental shelf trends on the Great Barrier Reef*, Marine Ecology Progress Series, **59**, p.145-156.

SANDERS D., 2003, *Syndepositional dissolution of calcium carbonate in neritic carbonate environments: Geological recognition, processes, potential significance*, Journal of African Earth Sciences, **36**, p.99-134.

SCANLAND T.B., 1979, *The epibiota of Arca zebra and Arca imbricata: A community analysis*, The Veliger, **21**, p.475-485.

SHABICA S. and BOUCOT A.J., 1976, *The depths inhabited by Silurian brachiopod communities: Comment and reply*, Marine Geology, **4(132)**, p.187-191.

SCHAFFER W., 1972, *Ecology and palaeoecology of marine environments*, University of Chicago Press, Chicago, pp.607.

SCHAFFER W.M., 1974, *Optimal reproductive effort in fluctuating environments*, American Naturalist, **108**, p.783-790.

SCHELTEMA R.S., 1971, *Larval dispersal as a means of genetic exchange between geographically separated populations of shallow-water benthic marine gastropods*, Biological Bulletin, **140**, p.284-322.

SCHLAGER W. and JAMES N.P., 1978, *Low-magnesian calcite limestone forming at the deep-sea floor, Tongue of the Ocean, Bahamas*, Sedimentology, **25**, p.675-702.

SCHOENER T.W., SPILLER D.A. and LOSOS J.B., 2001, *Predators increase the risk of catastrophic extinction of prey populations*, Nature, **412**, p.183-186.

SCHOPF T.J.M., 1978, *Fossilization potential of an intertidal fauna, Friday Harbor, Washington*, Paleobiology, **4**, p.261-270.

SCHUMM S.A. and STEVENS M.A., 1973, *Abrasion in place: A mechanism for rounding and size reduction of coarse sediments in rivers*, Geology, **1**, p.37-40.

SCOFFIN T.P. and BRADSHAW C., 2000, *The taphonomic significance of endoliths in dead versus live coral skeletons*, Palaios, **15**, p.248-254.

SEILACHER A., 1971, *Preservational history of ceratite shells*, Palaeontology, **4**, p.16-21.

SEILACHER A., 1973, *Biostratinomy: the sedimentology of biologically* Sedimentology: Johns Hopkins University Press, p.159-177.

SEILACHER A., 1982, *General remarks about event deposits*, In EINSELE G. and SEILACHER A., (eds.), *Cyclic and Event Stratification*, New York, Heidelberg, Berlin, Springer-Verlag, p.161-174.

SEILACHER A., REIF W.E. and WESTPHAL F., 1985, *Sedimentological, ecological and temporal patterns of fossil Lagerstätten*, In WHITTINGTON H.B. and MORRIS S.C., (eds.), *Extraordinary Fossil Biotas: Their Ecological and Evolutionary Significance*, Philosophical Transactions of the Royal Society, London B, **311**, p.5-23.

SEPKOSKI J.J.Jr, 1976, *Species diversity in the Phanerozoic: species-area effects*, *Paleobiology*, **2**, p.298-303.

SEPKOSKI J.J.Jr., BAMBACH R.K., RAUP D.M. and VALENTINE J.W., 1981, *Phanerozoic marine diversity and the fossil record*, *Nature*, **293**, p.435-437.

SESSA J.A., PATZKOWSKY M.E. and BRALOWER T.J., 2009, *The impact of lithification on the diversity, size distribution, and recovery dynamics of marine invertebrate assemblages*, *Geology*, **37**, p.115-118.

SHEEHAN P.M., 1978, *The hinging mechanisms of brachiopods: taphonomic considerations*, *Journal of Paleontology*, **52**, p.748.

SHEEHAN P.M. and RAUP D.M., 1977, *Species diversity in the Phanerozoic: a reflection of labor by systematists? Or systematists follow the fossils*, *Paleobiology*, **3**, p.325-329.

SHEPPARD A.L.S., 1984, *The molluscan fauna of Chagos (Indian Ocean) and an analysis of its broad distribution patterns*, *Coral Reefs*, **3**, p.43-50.

SHINN E.A. and ROBBIN D.M., 1983, *Mechanical and chemical compaction in fine-grained shallow-water limestones*, *Journal of Sedimentary Petrology*, **53**, p.618-695.

SHINN E.A. , HALLEY R.B., HUDSON J.H. and LIDZ B.H., 1977, *Limestone compaction: an enigma*, *Geology*, **5**, p.21-24.

SIGNOR P.W., 1978, *Species richness in the Phanerozoic: an investigation of sampling effects*, *Paleobiology*, **4**, p.394-406.

SIMBERLOFF D.S., 1974, *Permo-Triassic extinctions: effects of area on biotic equilibrium*, *Journal of Geology*, **82**, p.267-274.

SIMPSON E.H., 1949, *Measurement of diversity*, *Nature*, **163**, p.688.

SMITH A.M. and NELSON C.S., 2003, *Effects of early sea-floor processes on the taphonomy of temperate shelf skeletal carbonate deposits*, *Earth-Science Reviews*, **63**, p.1-31.

SMITH C.L. and TYLER J.C., 1972, *Space resource sharing in a coral reef fish community*, In COLETTE B.B., EARLE S.A., (eds.), *Results of the Tektite program: ecology of coral reef fishes*, *Nat.Hist.Mus.Los Angeles County Sci.Bull.*, **14**, p.125-170.

SMITH E.P. and VAN BELLE G., 1984, *Nonparametric estimation of species richness*, *Biometrics*, **40**, p.119-129.

SMITH K.F. and BROWN J.H., 2002, *Patterns of diversity, depth range and body size among pelagic fishes along a gradient of depth*, *Global Ecology & Biogeography*, **11**, p.313-322.

SMYTH M.J., 1989, *Bioerosion of gastropod shells: with emphasis on effects of coralline algal cover and shell microstructure*, *Coral Reefs*, **8**, p.119-125.

SOUSA W.P., 1984, *The role of disturbance in natural communities*, Annual Review of Ecology and Systematics, **15**, p.353-391.

SOUTHWOOD T.R.E., 1976, *Bionomic strategies and population parameters*, In MAY R.M. (ed.), *Theoretical Ecology*, Blackwell Scientific Publications; Oxford, p.26-48.

SPEYER S.E. and BRETT C.E., 1985, *Clustered trilobite assemblages in the Middle Devonian Hamilton Group*, Lethaia, **18**, p.85-103.

SPEYER S.E. and BRETT C.E., 1986, *Trilobite taphonomy and Middle Devonian taphofacies*, Palaios, **1**, p.312.

SPEYER S.E. and BRETT C.E., 1988, *Taphofacies models for epeiric sea environments: Middle Paleozoic examples*, Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, **63**, p225-262.

STAFF G.M., STANTON R.J.Jr., POWELL E.N. and CUMMINS H., 1986, *Time averaging, taphonomy and their impact on paleocommunity reconstruction: Death assemblages in Texas bays*, Geological Society of America Bulletin, **97**, p.428-443.

STAFF G.M. and POWELL E.N., 1988, *The paleoecological significance of diversity: the effect of time averaging and differential preservation on macroinvertebrate species richness in death assemblages*, Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, **63**, p.73-89.

STAFF G.M. and POWELL E.N., 1990a, *Taphonomic signature and the imprint of taphonomic history: discriminating between taphofacies of the inner continental shelf and a microtidal inlet*, Paleontological Society Special Publication, **5**, p.370-390.

STAFF G.M. and POWELL E.N., 1990b, *Local variability of taphonomic attributes in a paraautochthonous assemblage: Can taphonomic signature distinguish a heterogeneous environment ?*, Journal of Paleontology, **64**, p.648-658.

STANTON R.J.Jr., 1976, *Relationship of fossil communities to original communities of living organisms*, In SCOTT R.W. and WEST R.R., (eds.), *Structure and classification of Paleocommunities: Stroudsburg, Pennsylvania*, Dowden, Hutchinson and Ross, pp.291.

STANTON R.J.Jr. and NELSON P.C., 1980, *Reconstruction of the trophic web in paleontology: community structure in the Stone City Formation (Middle Eocene, Texas)*, Journal of Paleontology, **54**, p.118-135.

STEARNS S.C., 1976, *Life history tactics: a review of the ideas*, Quarterly Review of Biology, **51**, p.3-47.

STEARNS S.C., 1977, *The evolution of life history traits: A Critique of the Theory and a Review of the Data*, Annual Review of Ecology and Systematics, **8**, p.145-171.

STEHLI F.G., MacALESTER A.L. and HELSLEY C.E., 1967, *Taxonomic diversity of Recent bivalves and some implications for geology*, Geological Society of America Bulletin, **78**, p.455-466.

- SWINCHATT J.P., 1969, *Algal boring: a possible depth indicator in carbonate rocks and sediments*, Geological Society of America Bulletin, **80**, p.1391-1396.
- TAKEMURA Y. and OKUTANI R., 1955, *Notes on animals attached to the shells of the silverlip pearl oyster, Pinctada maxima (Jameson) collected from the "Zast" fishing ground of the Arafura Sea*, Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries, **21**, p.92-101.
- TAYLOR J.D. and GLOVER E.A., 2004, *Diversity and distribution of subtidal benthic molluscs from the Dampier Archipelago, Western Australia; results of the 1999 dredge survey (DA2/99)*, Records of the Western Australian Museum Supplement, **66**, p.247-291.
- TAYLOR J.D. and LAYMAN M., 1972, *The mechanical properties of bivalve (Mollusca) shell structures*, Palaeontology, **15(1)**, p.73-87.
- TAYLOR J.D. and REID D.G., 1984, *The abundance and trophic classification of molluscs upon coral reefs in the Sundanese Red Sea*, Journal of Natural History, **18**, p.175-209.
- THORSON G., 1950, *Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates*, Biological Reviews, **25**, p.1-45.
- THORSON G., 1961, *Length of pelagic life in marine bottom invertebrates as related to larval transport by ocean currents*, In SEARS M., (ed.), *Oceanography*, Am. Assoc. Adv. Sci. Publ., 67, Washington, D.C., p.455-474.
- THORSON G., 1966, *Some factors influencing the recruitment and establishment of marine benthic communities*, Netherlands Journal of Sea Research, **3**, p.267-293.
- TIPPER J.C., 1979, *Rarefaction and rarefication – the use and abuse of a methode in paleontology*, Paleobiology, **5**, p.423-434.
- TOMASOVYCH A. and KIDWELL S.M., 2009, *Preservation of spatial and environmental gradients by death assemblages*, Paleobiology, **35(1)**, p.119-145.
- TOMASOVYCH A. and SCHLOGL J., 2008, *Analyzing variations in cephalopod abundances in shell concentrations: The combined effects of production and density-dependent cementation rates*, Palaios, **23**, p.648-666.
- TUDHOPE A.W. and RISK M.J., 1985, *Rate of dissolution of carbonate sediments by microboring organisms, Davies Reef, Australia*, Journal of Sedimentary Petrology, **55**, p.440-447.
- VALENTINE J.W., 1989, *How good was the fossil Record? Clues from the California Pleistocene*, Paleobiology, **15(2)**, p.83-94.
- VALENTINE J.W., JABLONSKI D., KIDWELL S.M. and ROY K., 2006, *Assessing the fidelity of the fossil record by using marine bivalves*, Proceedings of the National Academy of Sciences USA, **103**, p.6599-6604.

Van HOEY G., DEGRAER S. and VINCX M., 2004, *Macrobenthic community structure of soft-bottom sediments at the Belgian Continental Shelf*, *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **59**, p.599-613.

VELBEL D.B., 1985, *Ichnologic, taphonomic, and sedimentologic clues to the deposition of Cincinnati shales (Upper Ordovician), Ohio, U.S.A.*, In CURRAN H.A., (ed.), *Biogenic Structures: Their use in Interpreting Depositional Environments*, Soc. Econ. Paleontologists Mineralogists spec. Publ., **35**, p.299-301.

VERMEIJ G.J., 1983, *Shell-breaking predation through time*, In TEVESZ J.S. and McCALL P., (eds.), *Biotic interactions in Recent and Fossil Benthic Communities*, Plenum, New York, p.649-669.

VERMEIJ G.J. and HERBERT G.S., 2004, *Measuring relative abundance in fossil and living assemblages*, *Paleobiology*, **30(1)**, p.1-4.

VIDET B., 2003, *Dynamique des paleoenvironnements à huîtres du Cretacé supérieur nord-aquitain (SO France) et du Mio-Pliocène Andalou (SE Espagne) : biodiversité, analyse séquentielle, biogéochimie*. Thèse de l'Université de Rennes 1, pp.304.

VOHRA F.C., 1971, *Zonation on a tropical sandy shore*, *Journal of Animal Ecology*, **40**, p.679-708.

WAINWRIGHT S.A., 1969, *Stress and design in bivalved mollusc shell*, *Nature*, **224**, p.777-779.

WALKER K.R. and BAMBACH R.K., 1971, *The significance of fossil assemblages from fine-grained sediments time-averaged communities*, *Geological Society of America, Abstract with Programs*, **3**, p.783-784.

WALKER K.R. and DIEHL W.W., 1985, *The role of marine cementation in the preservation of lower Paleozoic assemblages*, In WHITTINGTON H.B. and MORRIS S.C., (eds.), *Extraordinary Fossil Biotas: Their Ecological and Evolutionary Significance*, Phil. Trans. Roy., Soc., London B, **311**, p.143-153.

WALKER S.E., 1989, *Hermit crabs as taphonomic agents*, *Palaios*, **4**, p.439-452.

WALKER S.E. and GOODSTEIN S.T., 1999, *Experimental field taphonomy: Taphonomic tiering of molluscs and foraminifera above and below the sediment water interface*, *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **149**, p.227-244.

WALKER S.E., PARSONS-HUBBARD K., POWELL E.N. and BRETT C.E., 1998, *Bioerosion or bioaccumulation? Shelf slope trends for epi- and endobionts on experimentally deployed gastropod shells*, *Historical Biology*, **13**, p.61-72.

WALLER T.R., 1969, *The evolution of the *Argopecten gibbus* stock (Mollusca: Bivalvia), with emphasis on the Tertiary and Quaternary species of eastern North America*, *Paleontological Society Memoir*, **3**, pp.125.

WALTER L.M., BISCHOFF S.A., PATTERSON W.P. and LYONS T.W., 1993, *Dissolution and recrystallization in modern shelf carbonates: Evidence from pore water and solid phase chemistry*, Royal Society of London Philosophical Transactions, ser.A, **344**, p.27-36.

WALTER L.M. and BURTON E.A., 1990, *Dissolution of recent platform carbonate sediments in marine pore fluids*, American Journal of Science, **290**, p.601-643.

WANLESS H.R., BURTON E.A. and DRAVIS J., 1981, *Hydrodynamics of carbonate fecal pellets*, Journal of Sedimentary Petrology, **51**, p.27-36.

WARME J.L., 1975, *Borings as trace fossils and the processes of marine bioerosion*, In FREY R.W., (ed.), *The study of Trace Fossils*, New York, Heidelberg, Berlin, Springer-Verlag, p.181-227.

WARME J.E., EKDALE A.A., EKDALE S.F. and PETERSON C.H., 1971, *Raw material of fossil record*, In SCOTT R.W. and WEST R.R., (eds.), *Structure and classification of Paleocommunities*: Stroudsburg, Pennsylvania, Dowden, Hutchinson and Ross, p.143-170.

WILKIE I.C., 1984, *Variable tensility in echinoderm collagenous tissue: a review*, Marine Behaviour and Physiology, **11**, p1-34.

WILSON M.V.H., 1988, *Taphonomic processes : information loss and information gain*, Geoscience Canada, **15**, p.131-148.

WRIGHT V.P., CHERNS L. and HODGES P., 2003, *Missing molluscs: Field testing taphonomic loss in the Mesozoic through early large-scale aragonite dissolution*, Geology, **31**, p.211-214.

YEO R.K. and RISK M.J., 1981, *The sedimentology, stratigraphy and preservation of intertidal deposits in the Minas Basin system, Bay of Fundy*, Journal of Sedimentary Petrology, **51**, p.245-260.

YOUNG H.R. and NELSON C.S., 1988, *Endolithic biodegradation of cool-water skeletal carbonates on Scott shelf, northwestern Vancouver Island, Canada*, Sedimentary Geology, **60**, p.251-267.

ZAKHAROV V.A., 1966a, *Bespozvonochnie, prizhiznenno zakhoronennie v valanzhinskikh peskakh khatanskoi vpadini*, In GEKKER R.F., (ed.), *Organism i Sreda v Geologicheskoy proshlom*, Akad. Nauk. Otdel Biologii, p.31-54.

ZAKHAROV V.A., 1966b, *Pozdneorskie i Rannemelovoe Dvustvorchatie mollooski severa Sibiri i Ustoviya ikh sushhestvovaniya (Otryad Anisomyaria)*, Izdatel, Nauka, pp.189.

ZATON M., VILLIER L. and SALAMON M.A., 2007, *Signs of predation in the middle Jurassic of south-central Poland: evidence from echinoderm taphonomy*, Lethaia, **40**, p.139-151.

ZUSCHIN M., HARZHAUSER M. and SAUERMOSE K., 2006, *Patchiness of local species richness and its implication for large-scale diversity patterns: an example from the middle Miocene of the Paratethys*, Lethaia, **39**, p.65-78.

ZUSCHIN M., HOHENEGGER J. and STEININGER F.F., 2000, *A comparison of living and dead molluscs on coral reef associated hard substrata in the northern Red Sea: implications for the fossil record*, *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **159**, p.167-190.

ZUSCHIN M., HOHENEGGER J. and STEININGER F.F., 2001, *Molluscan assemblages on coral reefs and associated hard substrata in the northern Red Sea*, *Coral Reefs*, **20**, p.107-116.

ZUSCHIN M. and OLIVER P.G., 2003a, *Bivalves and bivalve habitats in the northern Red Sea. The Northern Bay of Safaga (Red Sea, Egypt): an actiopalaentological approach. VI. Bivalvia*, Naturhistorisches Museum, Wien, pp.304.

ZUSCHIN M. and OLIVER P.G., 2003b, *Fidelity of molluscan life and death assemblages on sublittoral hard substrata around granitic islands of the Seychelles*, *Lethaia*, **36**, p.133-149.

ZUSCHIN M. and OLIVER P.G., 2005, *Diversity patterns of bivalves in a coral dominated shallow-water bay in the northern Red Sea: high species richness on a local scale*, *Marine Biology Research*, **1**, p.396-410.

ZUSCHIN M. and PILLER W.E., 1997, *Bivalve distribution on coral carpets in the Northern Bay of Safaga (Red Sea, Egypt) and its relation to environmental parameters*, *Facies*, **37**, p.183-194.

ZUSCHIN M. and STACHOWITSCH M., 2007, *The distribution of molluscan assemblages and their postmortem fate on coral reefs in the Gulf of Aqaba (northern Red Sea)*, *Marine Biology*, **151**, p.2217-2230.

ZUSCHIN M., STACHOWITSCH M. and STANTON R.J.Jr., 2003, *Patterns and processes of shell fragmentation in modern and ancient marine environments*, *Earth-Science Reviews*, **63**, p.33-82.

ZUSCHIN M. and STANTON R.J.Jr., 2001, *Experimental measurement of shell strength and its taphonomic interpretation*, *Palaios*, **16**, p.161-170.

# FIGURES ET TABLEAUX

## CHAPITRE 1

Figure 1.1 : Schématisation de la formation de Taphocénoses préservées dans les registres fossiles. Cette formation est liée à l'intervention de nombreux processus taphonomiques.

Figure 1.2 : Conséquences de l'interaction entre productivité planctonique et taux de sédimentation sur les patterns de bioencroûtement et de bioérosion (Lescinsky et al. 2002).

Figure 1.3 : A) Procédure pour décrire les concentrations de restes squelettiques avec des termes standardisés pour les principales caractéristiques et leur traduction en termes de paramètres environnementaux. B) Terminologie pour décrire l'orientation des pièces squelettiques et les biofabriques. C) Terminologie pour décrire la géométrie 2D et 3D des concentrations de restes squelettiques (modifiée d'après Kidwell et al. 1986).

Figure 1.4 : A gauche) Diagramme triangulaire permettant une classification génétique des concentrations de restes squelettiques selon trois processus : biogénique, sédimentologique et diagénétique. A droite) Distribution des différents types de concentrations de pièces squelettiques le long d'un transect *onshore-offshore* sur une plate-forme terrigène (modifiée d'après Kidwell et al. 1986).

Figure 1.5 : Différents types de concentrations de coquilles pour les mers épicontinentales (1-9), leurs processus de formation (A-F) et leur distribution le long d'un transect *onshore-offshore* (modifiée d'après Fürsich 1995, redessinée d'après Fürsich and Oschmann 1993).

Figure 1.6 : Modèle de Johnson pour la formation des assemblages de fossiles en fonction du transport et du temps de résidence à l'interface eau/sédiment (Martin 1999, redessinée d'après Kidwell 1993 et Johnson 1960).

## CHAPITRE 2

Figure 2.1 : Cartes de localisation du site d'étude et des stations de prélèvements (modifiées à partir de la carte IGN au 1/60 000)

Figure 2.2 : Méthodes de prélèvements mises en place pour la récolte des organismes dans le lagon de Touho en fonction de la nature du substrat et de la profondeur du fond : A) la récolte à vue, B) le dragage manuel, C) la récolte de blocs rocheux pour le brossage de leur surface, D) le dragage automatique, E) la récolte durant les plongées et F) le système d'aspiration pour le prélèvement des organismes microscopiques (Bouchet 1994, Bouchet et al. 2002).

Figure 2.3 : A) Abondance des différentes familles identifiées, B) Nombre d'espèces identifiées pour chacune des familles échantillonnées dans le lagon de Touho.

Figure 2.4 : Abondance des espèces échantillonnées dans le lagon de Touho. La limite entre espèces communes et espèces rares (trait rouge) est fixée à 10 coquilles.

Figure 2.5 : Clé dichotomique permettant de déterminer l'appartenance aux communautés biologiques ou aux assemblages de coquilles mortes d'un spécimen. Détermination sur 3 niveaux : 1) Présence ou non de matière organique ; 2) Présence ou non d'usure ou encroûtement interne ; 3) Présence ou non de ligament. Barres d'échelle = 1 cm.

Figure 2.6 : Distribution des espèces et des coquilles prélevées dans le lagon de Touho en fonction du mode de vie des organismes (en haut) et de la nature minéralogique des coquilles (en bas).

Figure 2.7 : Différente construction de courbes de rarefaction en fonction du type de données. Courbe en pointillée construite par ré-échantillonnage des individus et calculée en utilisant l'équation d'Hurlbert (1971). Courbe en trait plein construite par ré-échantillonnage des échantillons et calculée en utilisant l'équation 5 de Colwell et al. (2004) (figure 5 de Colwell et al. 2004).

- Figure 2.8 :** Courbes de raréfactions construites avec le logiciel Estimate'S pour 50 ré-échantillonnages aléatoires (Colwell 2006). En bleu foncé, la courbe Sobs (Mao Tau) calculée par l'équation de Colwell et al. (2004) ; en bleu clair, la courbe calculée par la méthode « Bootstrap Mean » ; en rose, la courbe calculée par l'estimateur Jackknife 1 et en jaune, la courbe calculée par l'estimateur Jackknife 2.
- Figure 2.9 :** Courbe de raréfaction d'une station construite par le logiciel Rarefact (Holland 2003) avec l'équation de Hurlbert (1971) et l'estimateur de variance de Heck (Heck et al. 1975) pour l'intervalle de confiance à 95 %.
- Figure 2.10 :** Equation et interprétation de l'indice PIE à partir du nombre de coquilles (N), d'espèces (S) et de la proportion de chaque espèce de l'échantillon (p).
- Figure 2.11 :** Pente de la première partie de la courbe de raréfaction directement corrélée à l'indice PIE et dont les différences permettent une estimation qualitative de la structuration de la population.
- Figure 2.12 :** Méthode de standardisation de la biodiversité des 36 stations utilisant une taille d'échantillon standard à 100 coquilles.
- Figure 2.13 :** Dendrogramme calculé avec l'indice de similarité de Raup-Crick (1979) partir du tableau d'occurrence (présence/absence) des espèces vivantes. Les cadres de couleurs indiquent des exemples de groupes de stations de composition taxonomique proche.
- Figure 2.14 :** Cas théoriques de perturbation des propriétés de la biodiversité au passage vivant-mort. Les intitulés décrivent l'action d'un seul processus qui peut avoir pour conséquence les résultats décrits. Les communautés vivantes reflètent ici la biodiversité d'un habitat entier pas d'un site local. Courbe en trait plein : assemblage de coquilles mortes ; courbe en pointillée : assemblage de coquilles vivantes (figure 5 d'Olszewski and Kidwell, 2007).
- Figure 2.15 :** Equations et interprétations des indices de fidélité Vivant/Mort et Mort/Vivant. N<sub>s</sub> : espèces uniquement enregistrées vivantes, N<sub>d</sub> : espèces uniquement enregistrées mortes, N<sub>s</sub> : espèces enregistrées à la fois à l'état vivant et mort dans l'échantillon.
- Figure 2.16 :** Représentation 2D des indices de fidélités décrivant la préservation des communautés initiales et l'accumulation d'espèces allochtones dans les assemblages de coquilles mortes et définissant quatre domaines de préservation : en rouge, le domaine de remplacement de la biodiversité vivante ; en orange, le domaine de faible préservation et accumulation ; en jaune, le domaine de forte préservation et accumulation ; en vert, le domaine de forte préservation et faible accumulation.
- Figure 2.17 :** Diagramme ternaire. Chaque pôle représente un grade taphonomique particulier. La position d'un échantillon dans le diagramme est déterminée par la proportion de spécimens en condition « good », « fair » ou « poor ». Les histogrammes dans chaque champ du diagramme illustrent les variations des grades taphonomiques dans un échantillon au sein d'un champ (figure 1 de Kowalewski et al. 1995).
- Tableau 2.1 :** Numérotation et description succincte des 36 stations de prélèvement, suivant les données de terrain.
- Tableau 2.2 :** Nombre et pourcentage de stations en fonction de chaque variable environnementale décrivant les paramètres environnementaux : A) de la nature du substrat, du pH, de la salinité et de l'hydrodynamisme et B) de la bathymétrie.
- Tableau 2.3 :** Nombre de coquilles récoltées et d'espèces décrites par station de prélèvement.
- Tableau 2.4 :** Nombre d'espèces et de coquilles dans les différentes familles de bivalves. Les familles sont présentées suivant la classification de Bieler, Carter et Coan (2010).
- Tableau 2.5 :** Architecture des matrices d'occurrence d'espèces de chaque station. D : droite ; G : gauche ; V : vivant ; M : mort.

## **CHAPITRE 3**

- Figure 3.1 :** Courbes de raréfaction et estimations de la biodiversité globale du lagon Touho. La courbe bleu foncé décrit la biodiversité échantillonnée ( $S_{obs}$ ), les trois autres courbes correspondent aux estimateurs de la diversité réelle.
- Figure 3.2 :** Courbes de raréfaction et estimations de la biodiversité basée uniquement sur les coquilles enregistrées vivantes au moment de la récolte. La courbe bleu foncé décrit la biodiversité échantillonnée ( $S_{obs}$ ), les trois autres courbes correspondent aux estimateurs de la diversité vivante réelle.
- Figure 3.3 :** Courbes de raréfaction et estimations de la biodiversité basées uniquement sur les coquilles enregistrées mortes au moment de la récolte. La courbe bleu foncé décrit la biodiversité échantillonnée ( $S_{obs}$ ), les trois autres courbes correspondent aux estimateurs de la diversité morte réelle.
- Figure 3.4 :** Distinction des espèces échantillonnées selon leur état au moment de la récolte : en bleu les espèces enregistrées uniquement à l'état vivant ; en rouge les espèces enregistrées uniquement à l'état mort ; et en orange les espèces enregistrées à l'état vivant et à l'état mort dans le lagon.
- Figure 3.5 :** Test de l'effet rareté sur la biodiversité échantillonnée et sur les estimations de la biodiversité réelle de la faune vivante pour quatre limites entre espèces communes et espèces rares, les courbes correspondant aux espèces communes : A) Limite à 1 % des coquilles ; B) Limite à 10 coquilles ; C) Limite à 5 % des coquilles ; et D) Limite à 10 % des coquilles.
- Figure 3.6 :** Test de l'effet rareté sur la biodiversité échantillonnée et sur les estimations de la biodiversité réelle de la faune morte pour quatre limites entre espèces communes et espèces rares, les courbes correspondant aux espèces communes : A) Limite à 1 % des coquilles ; B) Limite à 10 coquilles ; C) Limite à 5 % des coquilles ; et D) Limite à 10 % des coquilles.
- Figure 3.7 :** Comparaisons des biodiversités entre espèces communes mortes et espèces communes vivantes pour l'échantillon global et les échantillons définis par les quatre limites : en violette la limite à plus de 10 coquilles ; en orange la limite à plus de 1 % des coquilles de la station ; en verte la limite à plus de 5 % des coquilles de la station ; et en rouge la limite à plus de 10 % des coquilles de la station.
- Figure 3.8 :** Détermination de la taille optimale des échantillons pour les estimations de biodiversité à partir des courbes de raréfaction des espèces vivantes et mortes. Deux limites sont définies en fonction de l'étude envisagée : une incertitude inférieure à 5 % sur l'estimation de la richesse taxonomique observée ; et le maximum de variance sur l'estimation du nombre d'espèces pour l'étude de la structure de la population.
- Figure 3.9 :** Tableaux et comparaisons graphiques de la biodiversité moyenne de la faune vivante et de la faune morte en fonction des variables environnementales et les catégories bathymétriques.
- Figure 3.10 :** Estimations des tailles optimales des échantillons nécessaires à l'estimation de la richesse taxonomique et de la structure de la biodiversité de la faune vivante et de la faune morte en fonction de trois paramètres : A) la nature du substrat ; B) l'hydrodynamisme ; C) la bathymétrie.
- Figure 3.11 :** Interprétation du dendrogramme de l'analyse Cluster des espèces vivantes et des stations de plus de 12 espèces, calculée avec l'indice Bray-Curtis se basant sur les données d'abondance des espèces.
- Figure 3.12 :** Analyses des communautés vivantes des stations de plus de 12 espèces, calculées avec l'indice de similarité Raup-Crick se basant sur les données d'occurrence des espèces, et leurs interprétations A) du dendrogramme de l'analyse Cluster ; B) environnementales de l'analyse NMDS et C) bathymétriques de l'analyse NMDS.
- Figure 3.13 :** Interprétations des analyses des espèces vivantes pour les stations de plus de 12 espèces + les mangroves A) dendrogramme de l'analyse Cluster calculé avec l'indice de similarité Raup-Crick et B) distribution 2D des stations de l'analyse NMDS calculée avec l'indice de similarité Raup-Crick.

**Figure 3.14 :** Comparaisons des biodiversités moyennes des communautés vivantes en fonction A) des trois environnements définis par l'analyse Cluster ; B) de la nature du substrat ; C) de la bathymétrie ; D) de l'hydrodynamisme et E) du pH et de la salinité de l'eau. En gris foncé, les stations codées « présentes » pour la variable et en gris clair, les stations codées « absentes » pour la variable. Les résultats significatifs sont signalés par un astérisque.

**Figure 3.15 :** Interprétations A) du dendrogramme de l'analyse Cluster des assemblages de coquilles mortes et des stations de plus de 12 espèces, calculé avec l'indice de similarité Raup-Crick se basant sur les données d'occurrence des taxons ; B) environnementales de l'analyse NMDS des espèces mortes, analyse faite selon la même méthode que l'analyse Cluster et C) bathymétriques de l'analyse NMDS des espèces mortes

**Figure 3.16 :** Comparaison des dendrogrammes interprétés selon la nature du substrat des analyses Cluster des communautés vivantes et des assemblages de coquilles mortes.

**Figure 3.17 :** Comparaison des analyses NMDS interprétées selon la nature du substrat des communautés vivantes et des assemblages de coquilles mortes.

**Figure 3.18 :** Comparaisons des biodiversités moyennes des assemblages de coquilles mortes en fonction A) des trois environnements définis par l'analyse Cluster ; B) de la nature du substrat ; C) de la bathymétrie ; D) de l'hydrodynamisme ; E) du pH et de la salinité de l'eau. En gris foncé, les stations codées « présentes » pour la variable et en gris clair, les stations codées « absentes » pour la variable. Les résultats significatifs des comparaisons statistiques des biodiversités mortes sont signalés par un astérisque.

**Figure 3.19 :** Comparaison des courbes de raréfaction de la faune vivante (en bleu) et de la faune morte (en rouge) des 36 stations.

**Figure 3.20 :** Répartition des 36 stations entre les quatre domaines de préservation définis par les indices de fidélité Vivant/Mort en abscisse et Mort/Vivant en ordonnée.

**Figure 3.21 :** Schéma récapitulatif des trois indices permettant d'étudier la préservation des communautés vivantes dans les assemblages de coquilles mortes. La combinaison de la différence du nombre d'espèces ( $\Delta S$ ), de la différence de structure des populations ( $\Delta PIE$ ) et des indices de fidélité ( $IDF V/M$  et  $IDF M/V$ ), permet de définir des assemblages morts avec des préservations différentielles. Le cadre rouge est le domaine de l'exportation des espèces autochtones. Le cadre vert correspond à deux domaines ; un domaine de bonne préservation et un domaine de remplacement de la faune autochtone. Le cadre violet est le domaine de l'accumulation d'espèces allochtones. (Modifié à partir d'Olszewski and Kidwell 2007).

**Tableau 3.1 :** Nombre de coquilles total, minimum, maximum, moyen et écart-type en fonction de l'état des espèces au moment de la récolte : en orange les espèces présentes à l'état vivant et mort ; en bleu les espèces présentes uniquement à l'état vivant ; et en rouge les espèces présentes uniquement à l'état mort dans l'échantillon.

**Tableau 3.2 :** A) Nombres et pourcentages d'espèces (S) endobiontes et épibiontes pour les faunes vivantes, mortes et totales ; B) nombres et pourcentages de coquilles (N) d'espèces endobiontes et épibiontes pour les faunes vivantes, mortes et totales.

**Tableau 3.3 :** A) Nombres et pourcentages d'espèces (S) aragonitiques et calcitiques pour les faunes vivantes, mortes et totales ; B) nombres et pourcentages de coquilles (N) d'espèces aragonitiques et calcitiques pour les faunes vivantes, mortes et totales.

**Tableau 3.4 :** Tailles moyennes d'échantillon pour étudier pertinemment la richesse taxonomique et la structure de la biodiversité pour la faune vivante et la faune morte en fonction des conditions écologiques. Ces conditions écologiques étant définies par les 12 variables environnementales et les 4 catégories bathymétriques.

**Tableau 3.5 :** Comparaison de la biodiversité vivante récoltée (S) et de la biodiversité vivante standardisée (Ssd) pour une taille d'échantillon de 100 coquilles pour chaque station.

**Tableau 3.6 :** Tableau de comparaison des biodiversités moyennes standardisées et des écart-type des stations présentes ou absentes (désignées dans le tableau par le terme « autre ») pour une variable pour les communautés vivantes en fonction des variables environnementales, des

catégories bathymétriques et des environnements définis par l'analyse Cluster. Les résultats significatifs sont en gris.

**Tableau 3.7 :** Comparaison de la biodiversité morte récoltée (S) et de la biodiversité morte standardisée (Ssd) pour une taille d'échantillon de 100 coquilles pour chaque station.

**Tableau 3.8 :** Tableau de comparaison des biodiversités moyennes standardisées et des écart-type des stations présentes ou absentes (désignées dans le tableau par le terme « autre ») pour une variable pour les assemblages de coquilles mortes en fonction des variables environnementales, des catégories bathymétriques et des environnements définis par l'analyse Cluster.

**Tableau 3.9 :** Comparaisons et différences des biodiversités moyennes vivantes et mortes en fonction des variables environnementales et des catégories bathymétriques. Les résultats significatifs des tests statistiques sont en gris. En rose, les variables montrant une accumulation d'espèces allochtones ou diachrones dans les assemblages de coquilles mortes et en vert, les variables indiquant une disparition des espèces des communautés vivantes, par destruction ou transport.

**Tableau 3.10 :** Différence de richesse taxonomique entre les assemblages de coquilles mortes et les communautés vivantes des stations ( $\Delta S = S \text{ mort} - S \text{ vivant}$ ). En gris, les stations dont la différence absolue de biodiversité est supérieure à 10 espèces.

**Tableau 3.11 :** Différence de structure de population entre les assemblages de coquilles mortes et les communautés vivantes des stations ( $\Delta \text{PIE} = \text{PIE mort} - \text{PIE vivant}$ ). En gris, les stations dont la différence absolue d'évenness est supérieure ou égale à 0,10.

**Tableau 3.12 :** Indices de fidélité permettant d'évaluer la préservation de la composition taxonomique des communautés biologiques initiales dans les assemblages de coquilles mortes des stations. IDF V/M : indice de fidélité Vivant/Mort calculant le pourcentage d'espèces vivantes présentes aussi dans les assemblages de coquilles mortes. IDF M/V : indice de fidélité Mort/Vivant calculant le pourcentage d'espèces mortes aussi présentes dans les communautés vivantes.

## **CHAPITRE 4**

**Figure 4.1 :** Répartition de la biodiversité échantillonnée dans le lagon selon l'état des espèces au moment de leur récolte ; en bleu les espèces présentes uniquement dans les communautés biologiques ; en rouge les espèces présentes uniquement dans les assemblages morts ; et en orange les espèces présentes à la fois dans les communautés vivantes et dans les assemblages morts. Valeurs des indices de fidélité Vivant/Mort (IDF V/M) et Mort/Vivant (IDF M/V) à l'échelle du lagon.

**Figure 4.2 :** Répartition des faunes rare et commune selon l'état des espèces au moment de leur récolte : en bleu les espèces uniquement présentes dans les communautés biologiques ; en rouge les espèces uniquement présentes dans les assemblages de coquilles mortes ; et en orange les espèces présentes à la fois dans les assemblages vivants et morts. Valeurs des indices de fidélité Vivant/Mort (IDF V/M) et Mort/Vivant (IDF M/V) calculés pour les faunes rare et commune à l'échelle du lagon.

**Figure 4.3 :** Répartition des faunes épibionte et endobionte selon l'état des espèces au moment de leur récolte : en bleu les espèces uniquement présentes dans les communautés biologiques ; en rouge les espèces uniquement présentes dans les assemblages de coquilles mortes ; et en orange les espèces présentes à la fois dans les communautés vivantes et les assemblages morts. Valeurs des indices de fidélité Vivant/Mort (IDF V/M) et Mort/Vivant (IDF M/V) calculés pour les faunes endobionte et épibionte à l'échelle du lagon.

**Figure 4.4 :** Répartition des faunes calcitique et aragonitique selon l'état des espèces au moment de leur récolte : en bleu les espèces uniquement présentes dans les communautés vivantes ; en rouge les espèces uniquement présentes dans les assemblages morts ; et en orange les espèces présentes à la fois dans les assemblages vivant et mort. Valeurs des indices de fidélité Vivant/Mort (IDF V/M) et Mort/Vivant (IDF M/V) calculés pour les faunes calcitique et aragonitique à l'échelle du lagon.

- Figure 4.5 :** Distribution des 36 stations entre les quatre domaines de préservation définis par les indices de fidélité Vivant/Mort (en abscisse) et Mort/Vivant (en ordonnée) : en rouge le remplacement de la biodiversité vivante ; en orange la faible préservation et accumulation d'espèces ; en jaune la forte préservation et d'accumulation des espèces ; et en vert la forte préservation et faible accumulation des espèces.
- Figure 4.6 :** Interprétation de la répartition des stations dans l'espace 2D défini par les indices Vivant/Mort (abscisse) et Mort/Vivant (ordonnées) par la projection des groupes de stations de l'analyse Cluster décrivant la nature du substrat : en jaune, le substrat induré ; en rouge, le substrat mixte ; et en vert, le substrat meuble et fin.
- Figure 4.7 :** Projection, dans l'espace 2D défini par l'indice Vivant/Mort (abscisse) et l'indice Mort/Vivant (ordonnée), des moyennes et écart-types des trois natures de substrats : en jaune, le substrat induré ; en rouge, le substrat mixte ; et en vert, le substrat meuble et fin.
- Figure 4.8 :** Projection, dans l'espace 2D défini par l'indice Vivant/Mort (abscisse) et l'indice Mort/Vivant (ordonnée), des moyennes et écart-types des variables environnementales décrivant les paramètres de la nature du substrat, du pH et de la salinité des eaux. Le paramètre du pH est décrit par la variable « mangrove » et le paramètre de la salinité par la variable « environnement saumâtre ».
- Figure 4.9 :** Interprétation de la répartition des stations dans l'espace 2D défini par l'indice Vivant/Mort (abscisse) et l'indice Mort/Vivant (ordonnée) et projection des moyennes et écart-types pour les catégories bathymétriques : en turquoise, la zone intertidale ; en bleu clair, la zone de platier ; en bleu, la zone de la pente ; et en bleu foncé, la zone profonde.
- Figure 4.10 :** Projection, dans l'espace 2D défini par les indices Vivant/Mort (abscisse) et Mort/Vivant (ordonnée), des moyennes et écart-types des variables environnementales décrivant le paramètre de l'hydrodynamisme : en jaune, les environnements de faible énergie ; en orange, de moyenne énergie ; et en rouge, les environnements de forte énergie.
- Figure 4.11 :** A) Comparaison des moyennes des indices de fidélité en fonction des trois environnements définis par l'analyse Cluster des communautés vivantes. A gauche l'indice Vivant/Mort et à droite l'indice Mort/Vivant. B) Tableau des moyennes et écart-types des indices de fidélité et des valeurs de p des comparaisons statistiques des stations présentes ou absentes de ces trois environnements. Les résultats significatifs sont signalés par un astérisque sur la figure et en gris dans le tableau.
- Figure 4.12 :** A) Comparaison des moyennes des indices de fidélité en fonction des variables environnementales décrivant la nature du substrat. A gauche l'indice Vivant/Mort et à droite l'indice Mort/Vivant. B) Tableau des moyennes et écart-types des indices de fidélité et des valeurs de p des comparaisons statistiques des stations présentes ou absentes de ces variables environnementales. Les résultats significatifs sont signalés par un astérisque sur la figure et en gris dans le tableau.
- Figure 4.13 :** A) Comparaison des moyennes des indices de fidélité en fonction de la bathymétrie. A gauche l'indice Vivant/Mort et à droite l'indice Mort/Vivant. B) Tableau des moyennes et écart-types des indices de fidélité et des valeurs de p des comparaisons statistiques des stations présentes ou absentes de ces catégories bathymétriques. Les résultats significatifs sont signalés par un astérisque sur la figure et en gris dans le tableau.
- Figure 4.14 :** A) Comparaison des moyennes des indices de fidélité en fonction de l'hydrodynamisme. A gauche l'indice Vivant/Mort et à droite l'indice Mort/Vivant. B) Tableau des moyennes et écart-types des indices de fidélité et des valeurs de p des comparaisons statistiques des stations présentes ou absentes des variables hydrodynamiques. Les résultats significatifs sont signalés par un astérisque sur la figure et en gris dans le tableau.
- Figure 4.15 :** A) Comparaison des moyennes des indices de fidélité en fonction du pH et de la salinité de l'eau. A gauche l'indice Vivant/Mort et à droite l'indice Mort/Vivant. B) Tableau des moyennes et écart-types des indices de fidélité et des valeurs de p des comparaisons statistiques des stations présentes ou absentes des mangroves ou des environnements saumâtres. Les résultats significatifs sont signalés par un astérisque sur la figure et en gris dans le tableau.
- Figure 4.16 :** Distribution, sur la carte de localisation des stations d'échantillonnage, des indices de fidélité Vivant/Mort (à gauche) et Mort/Vivant (à droite). Ces indices sont divisés en quatre classes :

en rouge, les valeurs inférieures à 25 % ; en orange, les valeurs entre 25 % inclus et 50 % ; en jaune, les valeurs entre 50 % inclus et 75 % ; et en vert les valeurs supérieures ou égales à 75 %.

**Figure 4.17 :** A) Distribution des stations dans l'espace 2D défini par les indices de fidélité Vivant/Mort (en abscisse) et Mort/Vivant (en ordonnée) et illustrant l'hétérogénéité de la préservation de la biodiversité pour la faune endobionte (en bleu), pour la faune épibionte (en rouge) et pour la faune totale (en noir). B) Comparaison des moyennes des indices entre ces faunes définies par le mode de vie des organismes.

**Figure 4.18 :** A) Comparaison des moyennes des indices de fidélité en fonction des trois environnements définis par l'analyse Cluster des communautés vivantes pour la faune endobionte (cadre bleu) et la faune épibionte (cadre rouge). A gauche l'indice Vivant/Mort et à droite l'indice Mort/Vivant. B) Tableau des moyennes et écart-types des indices de fidélité et des valeurs de p des comparaisons statistiques des stations présentes ou absentes de ces environnements. Les résultats significatifs sont signalés par un astérisque sur la figure et en gris dans le tableau.

**Figure 4.19 :** A) Comparaison des moyennes des indices de fidélité en fonction des variables environnementales décrivant le paramètre de la nature du substrat pour la faune endobionte (cadre bleu) et la faune épibionte (cadre rouge). A gauche l'indice Vivant/Mort et à droite l'indice Mort/Vivant. B) Tableau des moyennes et écart-types des indices et des valeurs de p des comparaisons statistiques des stations présentes ou absentes de ces variables environnementales. Les résultats significatifs sont signalés par un astérisque sur la figure et en gris dans le tableau.

**Figure 4.20 :** A) Comparaison des moyennes des indices de fidélité en fonction de la bathymétrie pour la faune endobionte (cadre bleu) et la faune épibionte (cadre rouge). A gauche l'indice Vivant/Mort et à droite l'indice Mort/Vivant. B) Tableau des moyennes et écart-types des indices et des valeurs de p des comparaisons statistiques des stations présentes ou absentes des catégories bathymétriques. Les résultats significatifs sont signalés par un astérisque sur la figure et en gris dans le tableau.

**Figure 4.21 :** A) Comparaison des moyennes des indices de fidélité en fonction de l'hydrodynamisme du milieu pour la faune endobionte (cadre bleu) et la faune épibionte (cadre rouge). A gauche l'indice Vivant/Mort et à droite l'indice Mort/Vivant. B) Tableau des moyennes et écart-types de ces indices et des valeurs de p des comparaisons statistiques des stations présentes ou absentes des variables hydrodynamiques. Les résultats significatifs sont signalés par un astérisque sur la figure et en gris dans le tableau.

**Figure 4.22 :** A) Comparaison des moyennes des indices de fidélité en fonction des paramètres du pH et de salinité de l'eau pour la faune endobionte (cadre bleu) et la faune épibionte (cadre rouge). A gauche l'indice Vivant/Mort et à droite l'indice Mort/Vivant. B) Tableau des moyennes et écart-types de ces indices et des valeurs de p des comparaisons statistiques des stations présentes et absentes des variables environnementales décrivant ces deux paramètres. Les cases en rouge correspondent à des cas où les tests sont inapplicables. Les résultats significatifs sont signalés par un astérisque sur la figure et en gris dans le tableau.

**Figure 4.23 :** A) Distribution spatiale des stations dans l'espace 2D défini par les indices de fidélité Vivant/Mort (en abscisse) et Mort/Vivant (en ordonnée) et illustrant l'hétérogénéité de la préservation de la biodiversité pour la faune rare (en bleu), la faune commune (en rouge) et la faune totale (en noir). B) Comparaison des moyennes et écart-types des indices de fidélité entre ces faunes testant l'influence de la structure de la population sur la préservation des communautés vivantes.

**Figure 4.24 :** A) Comparaison des moyennes des indices de fidélité en fonction des trois environnements définis par l'analyse Cluster des communautés vivantes pour la faune commune (cadre rouge) et la faune rare (cadre bleu). A gauche, l'indice Vivant/Mort et à droite, l'indice Mort/Vivant. B) Tableau des moyennes et écart-types de ces indices et des valeurs de p des comparaisons statistiques des stations présentes ou absentes de ces environnements. Les résultats significatifs sont signalés par un astérisque sur la figure et en gris dans le tableau.

**Figure 4.25 :** A) Comparaison des moyennes des indices de fidélité en fonction des variables décrivant le paramètre de la nature du substrat pour la faune commune (cadre rouge) et la faune rare (cadre bleu). A gauche l'indice Vivant/Mort et à droite l'indice Mort/Vivant. B) Tableau des moyennes et écart-types des indices et des valeurs de p des comparaisons statistiques des

stations présentes ou absentes de ces variables. Les résultats significatifs sont signalés par un astérisque sur la figure et en gris dans le tableau.

**Figure 4.26 :** A) Comparaison des moyennes des indices de fidélité en fonction de la bathymétrie pour la faune commune (cadre rouge) et la faune rare (cadre bleu). A gauche l'indice Vivant/Mort et à droite l'indice Mort/Vivant. B) Tableau des moyennes et écart-types de ces indices et des valeurs de p des comparaisons statistiques des stations présentes ou absentes des catégories bathymétriques. Les résultats significatifs sont signalés par un astérisque sur la figure et en gris dans le tableau.

**Figure 4.27 :** A) Comparaison des moyennes des indices de fidélité en fonction de l'hydrodynamisme du milieu pour la faune commune (cadre rouge) et la faune rare (cadre bleu). A gauche l'indice Vivant/Mort et à droite l'indice Mort/Vivant. B) Tableau des moyennes et écart-types de ces indices et des valeurs de p des comparaisons statistiques des stations présentes ou absentes des variables hydrodynamiques. Les résultats significatifs sont signalés par un astérisque sur la figure et en gris dans le tableau.

**Figure 4.28 :** A) Comparaison des moyennes des indices de fidélité en fonction de la salinité et du pH de l'eau pour la faune commune (cadre rouge) et la faune rare (cadre bleu). A gauche l'indice Vivant/Mort et à droite l'indice Mort/Vivant. B) Tableau des moyennes et écart-types de ces indices et des valeurs de p des comparaisons statistiques des stations présentes ou absentes des variables environnementales décrivant ces deux paramètres. Les résultats significatifs sont signalés par un astérisque sur la figure et en gris dans le tableau.

**Figure 4.29 :** A) Distribution spatiale des stations dans l'espace 2D défini par les indices de fidélité Vivant/Mort (en abscisse) et Mort/Vivant (en ordonnée) et illustrant l'hétérogénéité de la préservation de la biodiversité pour la faune en aragonite (en rouge), la faune en calcite (en bleu) et la faune totale (en noir). B) Comparaison des moyennes et écart-types des indices de fidélité entre ces trois faunes, testant l'influence de la nature minéralogique des coquilles sur la préservation des biocénoses.

**Figure 4.30 :** A) Comparaison des moyennes des indices de fidélité en fonction des trois environnements définis par l'analyse Cluster des communautés vivantes pour la faune en aragonite (cadre rouge) et la faune en calcite (cadre bleu). A gauche l'indice Vivant/Mort et à droite l'indice Mort/Vivant. B) Tableau des moyennes et écart-types de ces indices et des valeurs de p des comparaisons statistiques des stations présentes ou absentes dans ces environnements. Les résultats significatifs sont signalés par un astérisque sur la figure et en gris dans le tableau.

**Figure 4.31 :** A) Comparaison des moyennes des indices de fidélité en fonction des variables décrivant le paramètre de la nature du substrat pour la faune en aragonite (cadre rouge) et la faune en calcite (cadre bleu). A gauche l'indice Vivant/Mort et à droite l'indice Mort/Vivant. B) Tableau des moyennes et écart-types de ces indices et des valeurs de p des comparaisons statistiques des stations présentes ou absentes de ces variables. Les résultats significatifs sont signalés par un astérisque sur la figure et en gris dans le tableau.

**Figure 4.32 :** A) Comparaison des moyennes des indices de fidélité en fonction de la bathymétrie pour la faune en aragonite (cadre rouge) et la faune en calcite (cadre bleu). A gauche l'indice Vivant/Mort et à droite l'indice Mort/Vivant. B) Tableau des moyennes et écart-types de ces indices et des valeurs de p des comparaisons statistiques des stations présentes ou absentes des classes bathymétriques. Les résultats significatifs sont signalés par un astérisque sur la figure et en gris dans le tableau.

**Figure 4.33 :** A) Comparaison des moyennes des indices de fidélité en fonction de l'hydrodynamisme du milieu pour la faune en aragonite (cadre rouge) et la faune en calcite (cadre bleu). A gauche l'indice Vivant/Mort et à droite l'indice Mort/Vivant. B) Tableau des moyennes et écart-types de ces indices et des valeurs de p des comparaisons statistiques des stations présentes ou absentes des variables hydrodynamiques. Les résultats significatifs sont signalés par un astérisque sur la figure et en gris dans le tableau.

**Figure 4.34 :** A) Comparaison des moyennes des indices de fidélité en fonction des paramètres du pH et de salinité de l'eau pour la faune en calcite (cadre bleu) et la faune en aragonite (cadre rouge). A gauche l'indice Vivant/Mort et à droite l'indice Mort/Vivant. B) Tableau des moyennes et écart-types de ces indices et des valeurs de p des comparaisons statistiques des stations présentes et absentes des variables environnementales décrivant ces deux paramètres. Les

cases en rouge correspondent à des cas où les tests sont inapplicables. Les résultats significatifs sont signalés par un astérisque sur la figure et en gris dans le tableau.

**Figure 4.35 :** Comparaison des moyennes des indices de fidélité entre l'ensemble des données (en noir) et les paramètres environnementaux décrivant la nature du substrat (les ronds), la salinité et le pH de l'eau (les carrés), l'hydrodynamisme (les triangles) et la bathymétrie (les étoiles).

**Figure 4.36 :** Comparaison des moyennes des indices de fidélité entre l'ensemble des données (en noir) et les facteurs liés à la minéralogie des coquilles (en orange), à l'abondance des espèces (en bleu), et à l'écologie des espèces (en vert).

**Tableau 4.1 :** Tableau résumant par station le nombre d'espèces uniquement présentes dans les communautés vivantes (V), d'espèces uniquement présentes dans les assemblages morts (M), et d'espèces présentes dans les assemblages vivants et morts (V/M), le nombre total d'espèces et les indices de fidélité Vivant/Mort et Mort/Vivant pour la faune endobionte (à gauche) et la faune épibionte (à droite).

**Tableau 4.2 :** Tableau résumant les résultats significatifs des analyses statistiques des indices de fidélité en fonction de paramètres environnementaux pour les faunes endobionte, épibionte et totale, et leurs interprétations. (-) Préservation ou accumulation plus faible dans ces environnements ; (+) préservation ou accumulation plus importante dans ces environnements.

**Tableau 4.3 :** Type de faunes à prendre en compte pour faire les reconstitutions paléoenvironnementales les plus fiables en fonction de l'environnement étudié. En orange, les environnements à risque pour ces études à cause de leur plus faible préservation des communautés locales, quel que soit le type de faunes.

**Tableau 4.4 :** Tableau résumant par station le nombre d'espèces uniquement présentes dans les communautés vivantes (V), d'espèces uniquement présentes dans les assemblages morts (M), et d'espèces présentes dans les assemblages vivants et morts (V/M), le nombre total d'espèces et les indices de fidélité Vivant/Mort et Mort/Vivant pour la faune commune (à gauche) et la faune rare (à droite).

**Tableau 4.5 :** Tableau résumant les résultats significatifs des analyses statistiques des indices de fidélité en fonction de paramètres environnementaux pour les faunes commune, rare et totale, et leurs interprétations. (-) Préservation ou accumulation plus faible dans ces environnements ; (+) préservation ou accumulation plus importante dans ces environnements.

**Tableau 4.6 :** Type de faunes à prendre en compte pour faire les reconstitutions paléoenvironnementales les plus fiables en fonction de l'environnement étudié. En orange, les environnements à risque pour ces études à cause de leur plus faible préservation des communautés locales, quel que soit le type de faunes.

**Tableau 4.7 :** Tableau résumant par station le nombre d'espèces uniquement présentes dans les communautés vivantes (V), d'espèces uniquement présentes dans les assemblages morts (M), et d'espèces présentes dans les assemblages vivants et morts (V/M), le nombre total d'espèces et les indices de fidélité Vivant/Mort et Mort/Vivant pour la faune d'espèces en aragonite (à gauche) et la faune d'espèces en calcite (à droite).

**Tableau 4.8 :** Tableau résumant les résultats significatifs des analyses statistiques des indices de fidélité en fonction de paramètres environnementaux pour les faunes en aragonite, en calcite et totale, et leurs interprétations. (-) Préservation ou accumulation plus faible dans ces environnements ; (+) préservation ou accumulation plus importante dans ces environnements.

**Tableau 4.9 :** Type de faunes à prendre en compte pour faire les reconstitutions paléoenvironnementales les plus fiables en fonction de l'environnement étudié. En orange, les environnements à risque pour ces études à cause de leur plus faible préservation des communautés locales, quel que soit le type de faunes.

## **CHAPITRE 5**

**Figure 5.1 :** Study area and sample location in the Vives quarry. Note that the 1991 sample location is now drowned.

**Figure 5.2 :** Logs of the Vives quarry from south (left) to north (right). Logs are named after the year of sampling. Sediments mostly consist of sand with beds rich in mollusc shells, corals and sandstone pebbles. U: unit, C: clay, S: silt, fS: fine sand, cS: coarse sand, G: gravel.

**Figure 5.3 :** Schematic palaeogeography of the Aquitaine Basin during the Lower Miocene (Aquitanian-Burdigalian, modified from CAHUZAC & JANSSEN 2010). The locations of the Vives quarry and the historical Aquitanian stratotype of Saucats are shown.

**Figure 5.4 :** Proportions of the most abundant (>1 % of sample shell abundance) bivalve species of sample Vives 1 (A) and Vives 2 (B).

**Figure 5.5 :** Lower Miocene bivalves of the Vives quarry (Meilhan, SW France): A. *Anadara aquitanica*, B. *Anadara cardiiformis*, C. *Anadara cf. daneyi*, D. *Arca emiliae*, E. *Barbatia praenominata*, F. *Barbatia degrangei*, G. *Acar clathrata*, H. *Glycymeris cor*, I. *Striarca miocaenica*. Scale bars are 2 cm.

**Figure 5.6 :** Lower Miocene bivalves of the Vives quarry (Meilhan, SW France): A. *Anomia sp.*, B. *Spondylus deshayesi*, C. *Plicatula mytilina*, D. *Microroripes dentatus*, E. *Cardita crassa*, F. *Chama gryphoides*, G. *Corbula carinata*, H. *Jouannetia semicaudata*, I. *Gastrochaena (Spengleria) neuvillei*. Scale bars are 2 cm.

**Figure 5.7 :** A) Rarefaction curves of the Miocene Vives quarry samples; B) Comparison of these rarefaction curves with curves of death assemblages from the Touho area (New Caledonia) showing that Vives curves relate to the curves of deep (i.e., slope environments down the reef) samples of Touho.

**Figure 5.8 :** Boxplot of the PIE indices of New Caledonian death shell assemblages from different modern environments and of the Lower Miocene assemblages from the Vives quarry (Meilhan, SW France). PIE indices of the Vives quarry assemblages are similar to deep and slope modern marine environments but also to shallow-water hard substrates.

**Figure 5.9 :** Dendrogram of hierarchical cluster analysis (Bray-Curtis similarity) based on proportions of shell abundance of families. Three depth-related groups of samples are defined; the two Vives samples that have a similarity around 50 % are part of the >50 m water depth group.

**Figure 5.10 :** Principal Component Analysis (PCA) scatter plot showing the three depth-related groups of samples (see also Fig. 9, cluster analysis). The percentage of variance explained by the component 1 and 2 are given.

**Tableau 5.1 :** Taxonomic lists and abundances of the Lower Miocene bivalve assemblages of the Vives quarry (Meilhan, SW France).

**Tableau 5.2 :** Main properties of the two studied bivalve samples. Proportions of dominant taxa and life habits (after TODD 2001) are calculated from the number of shells. Diversity estimate PIE (Probability of Interspecies Encounter) index is given. Sp.: species; Gen: genus; Fam: families; I: infauna; E: epifaunal; B-N: borers and nestlers related to hard substrates; M: actively mobile; S: sedentary and immobile; UN: unattached; F: fixed (i.e. byssally attached and cemented); Sus: suspension feeder, Dep: deposit feeder, Che: chemosymbiotic.

**Tableau 5.3 :** Live-dead and dead-live indices of the modern shell assemblages from Touho, New Caledonia (DOITTEAU 2012). Live-dead index displays increasing values toward deeper settings, while dead-live index shows increasing values toward shallower water depths.

