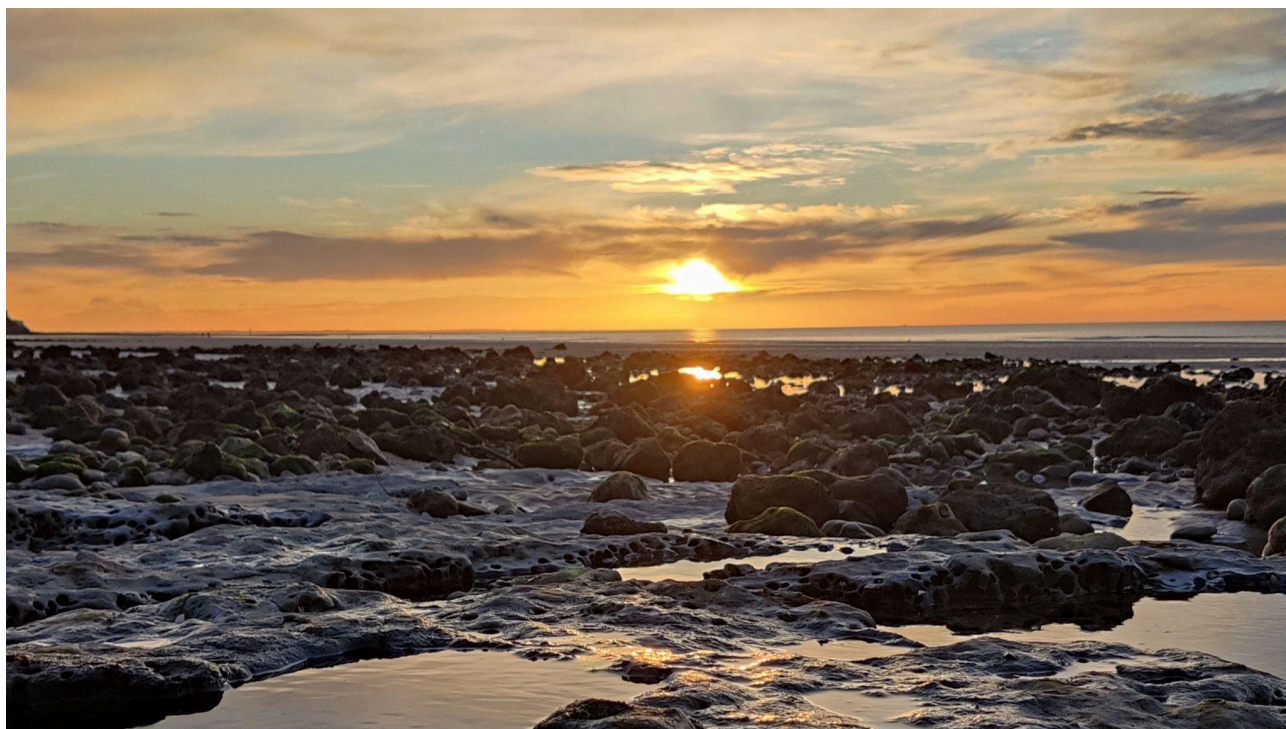


Mémoire de stage de Master 2 :

Étude de l'évolution de la diversité des bivalves des formations jurassiques des Falaises des Vaches Noires et d'une coupe des Marnes de Dives (Calvados, France).



Baptiste TANGUY

M2 Paléontologie, Paléoenvironnement et Patrimoine, Université de Rennes

Tuteurs : Laurent PICOT, Damien GENDRY

Année 2023-2024

Résumé

Les Falaises des Vaches Noires (Calvados, France) représentent un gisement français célèbre d'un point de vue paléontologique, que ce soit pour des vertébrés ou des invertébrés. Parmi les invertébrés, les bivalves sont un groupe qui y a été peu étudié. Ce sont des organismes benthiques, certains vivent dans le sédiment, d'autres à l'interface eau-sédiment ou encore au-dessus du sédiment, ce qui fait d'eux de potentiels indicateurs des environnements du passé. Le Jurassique des falaises a été étudié de manière globale en rassemblant des données sur les différentes espèces présentes dans chaque formation, et une classification de tous les bivalves mentionnés a été réalisée afin de pouvoir étudier l'évolution des faunes au travers des statistiques. On observe une bonne diversité dans toutes les formations, sauf dans les Argiles à *Lopha gregarea* où elle est bien plus faible. L'étude des formations au travers de la bibliographie et du terrain, en y associant la sédimentologie, a permis de définir des environnements passés. Ce travail permet une comparaison avec les formations du Dorset en Angleterre, et de définir suivant les niveaux des similitudes dans les faunes et des différences au niveau de la bathymétrie. L'évolution des faunes a été étudiée de manière plus précise au travers d'une coupe dressée dans les Marnes de Dives. Les variations des bivalves observés ont permis de définir trois associations, mais aussi de supposer des variations du taux de sédimentation dans les différents niveaux et des épisodes d'hypoxie.

Abstract

The cliffs of the Vaches Noires (Calvados, France) are a famous french deposit from a paleontological perspective, both for vertebrates and invertebrates. Among invertebrates, bivalves are a group that has been little studied. These are benthic organisms : some live within the sediment, others at the water-sediment interface, or above the sediment making them potential indicators of past environments. The Jurassic of the cliffs has been studied by gathering data on the various species present in each formation. A classification of all mentioned bivalves has been made to study the evolution of faunas through statistics. The diversity is good in all formations, except in the Argiles à *Lopha gregarea* where it is much lower. The study of formations through bibliography and fieldwork, combined with sedimentology, has allowed the definition of past environments. This work enables a comparison with the Dorset's formations in England, and defines according to the levels similarities in faunas and differences in bathymetry. The evolution of the bivalve fauna has been studied more precisely through a section drawn in the Marnes de Dives. The variations of the observed fauna has allowed the definition of three associations, but also allowed to suggest variations in the sedimentation rates at different levels as well as hypoxia events.

Table des Matières

I - Introduction.....	1
II - Matériel et Méthodes.....	1
III - Géologie.....	3
a. Contexte géologique.....	3
b. Contexte paléogéographique.....	4
c. Les formations.....	4
IV - Résultats.....	7
a. Etude générale des formations.....	7
b. La coupe des Marnes de Dives.....	9
V - Discussion.....	11
a. Interprétations paléoenvironnementales générales des couches jurassiques des Vaches Noires.....	11
1. Evolution des faunes.....	11
2. La coupe des Marnes de Dives.....	14
b. Comparaison avec les formations du Dorset, Angleterre.....	18
VI - Conclusion.....	19
Remerciements.....	19
Bibliographie.....	20
Annexes.....	

I - Introduction

Le site des Falaises des Vaches Noires en Normandie constitue un paysage de badlands à l'aspect ruiforme unique sur le littoral français (Roulland *et al.*, 2019). Ces falaises, qui s'étendent entre Houlgate et Villers-sur-Mer sur près de 5 km, offrent une coupe naturelle des plateaux du Pays d'Auge (Dugué, 1989). Elles sont majoritairement composées de formations marno-argileuses callovo-oxfordiennes (-162 à -158 Ma) dans lesquelles on retrouve des bancs calcaires, surmontées d'une série sablo-crayeuse cénomaniennne (-100,5 à -93,9 Ma) que l'on retrouve plus en arrière dans la falaise, au-dessus des couches jurassiques. Ces formations fournissent une faune très riche et diversifiée, pour les invertébrés comme pour les vertébrés : on y trouve de nombreux bivalves, brachiopodes, échinodermes, céphalopodes et des restes de vertébrés (poisson, pliosaure, plésiosaure, ichthyosaure, crocodile marin, dinosaure) (Bardet, 2013 ; Buffetaut, 2013 ; Vullo, 2013 ; Le Mort *et al.*, 2022 ; Monvoisin *et al.*, 2022 ; Hua *et al.*, 2024).

En Angleterre, de nombreuses études sur les faunes benthiques du 'Corallian' et de 'l'Oxford Clay' ont été réalisées, permettant d'avoir un inventaire détaillé des organismes qui y vivaient au cours du Callovien et de l'Oxfordien (Duff, 1975, 1978 ; Martill & Hudson, 1991). Depuis cet inventaire, il a été possible de décrire différentes associations de faune benthique par formation (Fürsich, 1976a ; 1976b ; 1977). En plus de s'intéresser aux associations des faunes anglaises, Fürsich a inclus dans son travail des faunes provenant de Normandie, y compris des Vaches Noires, mais cela ne concerne que certaines formations de l'Oxfordien (Fürsich, 1976b ; 1977). L'objectif de ce travail est de rendre compte de manière générale de la diversité des bivalves présents dans les formations jurassiques des Falaises des Vaches Noires, de travailler sur l'évolution de la diversité au fil des formations et d'étudier de manière plus précise la diversité des bivalves sur une coupe levée dans les Marnes de Dives afin de pouvoir reconstituer le paléoenvironnement.

II - Matériel et Méthodes

Pour étudier l'évolution des faunes de bivalves du Jurassique des Vaches Noires, une liste reprenant tous les bivalves présents dans chaque formation a été réalisée au travers de la bibliographie (Riout *et al.*, 1989), depuis les fossiles présents dans les collections du Paléospace et depuis les observations sur le terrain. Les Marnes de Dives sont les seules couches accessibles sur l'estran, mais elles affleurent de manière variable au fil de l'ensablement. Les autres formations se trouvent plus haut dans la falaise et ne sont pas accessibles, sauf sous la forme de blocs éboulés ; une demande a été faite auprès d'amateurs éclairés si une liste des bivalves présents dans chaque formation avait été réalisée. C'est ainsi qu'Alain Devillers a accepté de fournir une liste faite par Jean François Lhomme et lui-même recensant les différentes espèces de bivalves qu'ils ont pu retrouver dans les différentes formations des Falaises des Vaches Noires (Annexe 1). Une classification de tous les bivalves répertoriés a été faite, allant de la Classe « Bivalvia » jusqu'à l'espèce (Annexe 2). La classification a été réalisée en prenant appui sur le site 'World Register of Marine Species' et construite sur Inkscape. Dans cette liste, on ne trouve que des informations de présence-absence des espèces dans les formations, mais pas d'information sur la représentation des espèces. Pour étudier l'évolution des faunes, il a

fallu trouver une méthode permettant de caractériser les variations de diversité qui ne nécessite pas de connaître le nombre d'individus par espèce. C'est notamment ce sur quoi se sont penchés Clarke et Warwick dans les années 90, aboutissant à de nouveaux indices de diversité que sont la diversité taxonomique et la distinction taxonomique $\Delta+$, qui va être utilisée pour étudier les formations et dont la formule est (Warwick & Clarke, 1995 ; Clarke & Warwick, 1998) :

$$\Delta+ = [\sum_{i < j} \omega_{ij}] / [s(s-1)/2].$$

Calculer cet indice demande de connaître la classification des espèces recensées, et ensuite à compter le nombre de pas entre chaque espèce de la formation. Dans le cas de cette étude, on décompte huit niveaux taxonomiques : espèce, genre, famille, superfamille, ordre, infraclasse, sous-classe et classe. On suppose que la distance entre chaque niveau phylogénétique est la même ; la plus grande distance entre deux espèces étant de sept, l'indice varie donc entre 1 et 7. Il est aussi possible d'attribuer un pourcentage à chaque pas afin d'obtenir un indice variant entre 0 et 1 ; dans le cas de l'étude, chaque pas serait alors égal à environ 0,14. Une fois le nombre de pas entre chaque espèce calculé ($\sum_{i < j} \omega_{ij}$), on compte le nombre de paires dans la formation ($s(s-1)/2$) afin de calculer l'indice de distinction taxonomique, nous donnant le pas moyen de la formation. Seul, cet indice n'apporte pas grand chose mais en le calculant pour chacune des formations jurassiques des Vaches Noires, il livre des informations quant à l'évolution des faunes. Plus l'indice mesuré est proche de 1, plus les espèces présentes sont proches phylogénétiquement et il est donc plus probable que l'environnement dans lequel ces espèces vivaient était contraint. A l'inverse, plus l'indice se rapproche de 7, plus les espèces présentes sont diversifiées phylogénétiquement et il est donc plus probable que l'environnement était très diversifié, avec des niches écologiques variées.

Travailler avec cet indice permet théoriquement de pallier en partie le problème du biais de collecte. Si on étudie les formations en s'appuyant sur le nombre d'individus par espèces, il y aura un biais de collecte important. Or, on se concentre ici sur la simple présence des espèces dans les formations, sans se soucier de leur représentativité, même si la connaître permettrait d'étayer les interprétations paléoenvironnementales. Le désavantage de cet indice est qu'il est entièrement dépendant de la classification utilisée pour le calculer, classification qui est actuellement en révision. L'utilisation de l'indice de distinction taxonomique permet tout de même d'amoindrir le biais de collecte, même s'il joue tout de même un rôle important notamment pour les Marnes de Dives, les seuls niveaux échantillonnables depuis l'estran.

Au sein de la coupe jurassique, les Marnes de Dives ont pu être étudiées de manière précise. Une coupe du platier côté Houlgate a pu être établie dans cette formation affleurant sur l'estran au cours de plusieurs sessions sur le terrain. Près de 130 m d'estran ont été fouillés d'ouest en est, permettant d'obtenir une coupe d'une puissance de 15,8 m dans les Marnes de Dives dont les 13 premiers ont été échantillonnés. Au fil des niveaux, les bivalves observés ont été identifiés sur le terrain et échantillonnés pour être dégagés afin de confirmer l'identification. Cependant, certains fossiles sont des moules internes, empêchant donc l'identification jusqu'à l'espèce ; les bivalves ne pouvant pas être identifiés jusqu'à l'espèce ont été nommés en tant que '*Genre* sp.'. Le nombre d'espèces dans chaque niveau ainsi que le nombre d'individus par espèce ayant été relevé, il est possible d'étudier l'évolution de la biodiversité des bivalves dans la coupe depuis un

indice de biodiversité comme l'indice de Simpson. Celui-ci prend à la fois en compte le nombre d'espèces identifiées dans l'environnement, mais aussi la représentation des espèces et est formulé :

$$\lambda = \sum n(n-1)/N(N-1).$$

Cet indice 'λ' a été calculé pour chaque niveau afin d'en suivre l'évolution. Son calcul permet d'obtenir une valeur oscillant entre 0 et 1, et traduit la probabilité que l'on tombe sur la même espèce lorsque l'on pioche deux individus aléatoirement. Plus la valeur obtenue est élevée, plus la probabilité de tomber sur la même espèce est haute, et la diversité faible. Au contraire, la diversité est grande lorsque cet indice est proche de 0 (Heip *et al.*, 1998).

III - Géologie

a. Contexte géologique

En Normandie, on observe le contact de deux unités géologiques : le Massif armoricain, présent dans la partie occidentale, avec ses terrains précambriens à paléozoïques déformés par les orogénèses icartienne (Paléoprotérozoïque) et varisque (Dévonien-Permien), et le Bassin anglo-parisien avec ses terrains jurassiques et crétacés dans la partie orientale (Dugué *et al.*, 2016). Le site des Vaches Noires se situe dans le Pays d'Auge (Figure 1), un plateau à l'Est de Caen situé entre les fleuves de la Dives et de la Touques, fait de collines à pentes argileuses et calcaires callovo-oxfordiennes couronnées par de la craie à silex du Cénomanién (Rioullet *et al.*, 1989).

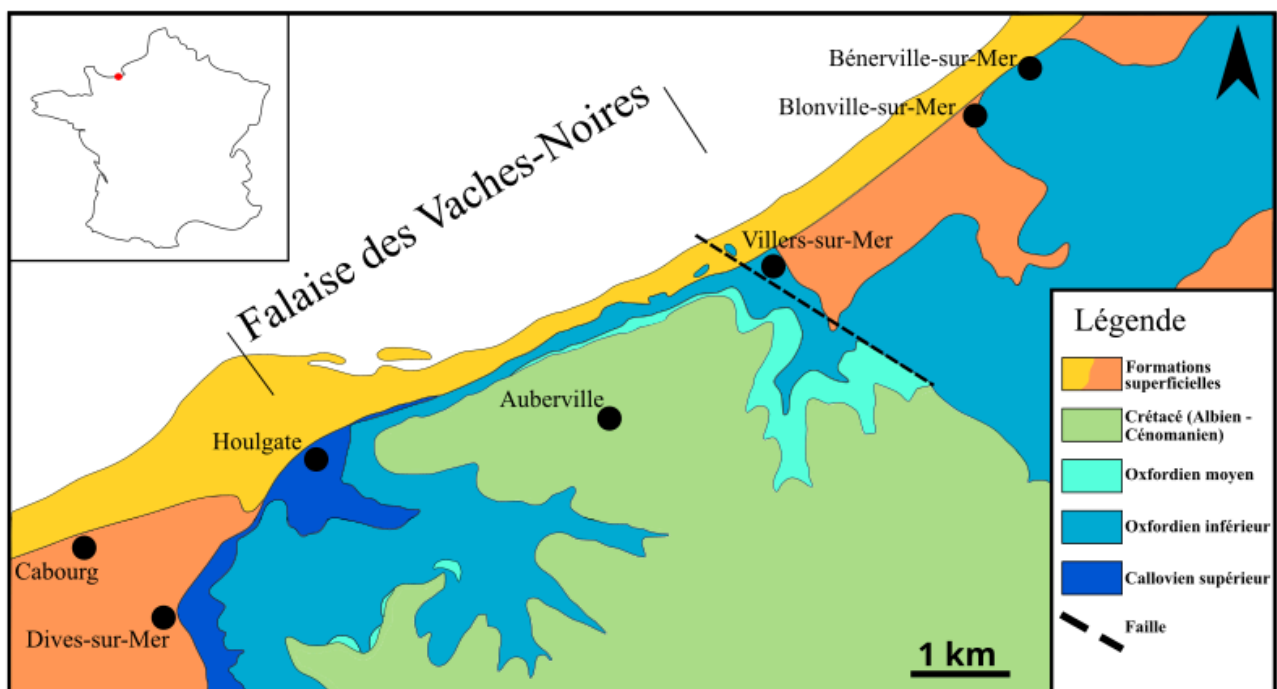


Figure 1 : carte géologique simplifiée de la région des Falaises des Vaches Noires et du Pays d'Auge au 1/50 000° (modifiée d'après Lebrun & Courville, 2013).

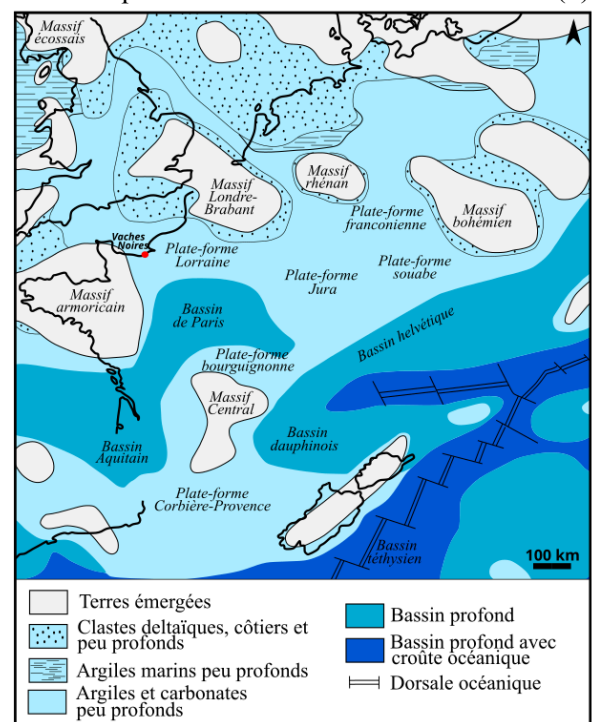
Cet aspect de badlands est lié à des facteurs de déclenchements très actifs (précipitations, ruissellement, déversement et élévation de la nappe phréatique) qui rabotent régulièrement les falaises et qui provoquent de nombreuses coulées de marnes, recouvrant par exemple du côté d'Houlgate une partie des couches

calloviennes (Roulland *et al.*, 2019). Ces coulées, au cours de leur formation, entraînent avec elles des fragments de falaises provenant des formations inaccessibles, et les déposent sur l'estran. La partie jurassique des falaises s'étend sur près de 70 m d'épaisseur, du Callovien supérieur jusqu'à l'Oxfordien moyen (≈ -162 à -158 Ma). D'un point de vue tectonique, les Falaises des Vaches Noires sont recoupées par une faille à l'aplomb de la rue principale de Villers-sur-Mer, au niveau de l'ancien casino. Celle-ci relève le compartiment oriental et met en contact anormal le Cénomanién avec le Callovien (Lebrun & Courville, 2013). En plus de cette faille principale, on retrouve dans les falaises des failles normales, comme dans le Callovien supérieur. On note une discordance importante de près de 58 Ma entre les derniers dépôts jurassiques et les premiers dépôts crétacés : en se penchant sur le début de la série crétacée, on remarque que la limite supérieure de la série jurassique coïncide avec une surface d'érosion infra-crétacée, correspondant donc à une période d'émersion (Lebrun & Courville, 2013). De la fin de l'Oxfordien jusqu'au retour de la mer au cours de l'Albien, voire dès l'Aptien supérieur dans les dépressions locales, cette zone géographique se serait donc retrouvée au-dessus des eaux (Rioult *et al.*, 1989).

b. Contexte paléogéographique

Au Callovo-oxfordien, l'Europe était composée d'un archipel d'îles, comme le Massif armoricain et une partie de l'Angleterre, entourées de mers épicontinentales peu profondes, sous des latitudes tropicales, autour de $26 - 27^\circ\text{N}$ (Figure 2). Dans les falaises et dans la région, on observe une évolution des types de dépôts enregistrés, faisant ressortir trois épisodes sédimentaires caractéristiques de la série callovo-oxfordienne: (1) un comblement rapide avec le nivellement des bordures armoricaines et cornubiennes avec un épisode terrigène entre le Bathonien terminal et l'Oxfordien inférieur, (2) la transition entre l'Oxfordien inférieur et moyen d'une sédimentation de dépôts terrigènes à carbonatés, (3) le développement rapide d'une plate-forme carbonatée à l'Oxfordien moyen (Dugué, 1991). Ces trois épisodes sédimentaires ont pris place au cours d'un épisode de transgression marine qui a duré jusqu'à l'Oxfordien inférieur suivi d'une régression marine qui amènera à une émersion à la fin de l'Oxfordien (Lebrun & Courville, 2013).

Figure 2 : carte paléogéographique de l'Europe de l'Ouest (Oxfordien) (modifiée d'après Strasser *et al.*, 2012).



c. Les formations

Hébert (1860) divise le Jurassique des Falaises des Vaches Noires en 33 niveaux distincts encore utilisés aujourd'hui. Ces 33 niveaux peuvent être intégrés dans sept formations, allant du Callovien supérieur à l'Oxfordien moyen (Figure 3). Du plus ancien au plus récent, on retrouve les formations des Marnes de

Dives, Marnes de Villers, Oolithe ferrugineuse de Villers, Argiles à *Lopha gregarea*, Calcaire d'Auberville, Calcaire Oolithique de Trouville et Coral-Rag.

Les Marnes de Dives correspondent au pied des Falaises des Vaches Noires, et sont les seules couches datant du Callovien supérieur. Dans la coupe d'Hébert, elles comprennent les niveaux H1 à H5 (Figure 3). Ces marnes, puissantes de 15 à 20 m, sont une formation meuble d'argiles bioclastiques chargées en pyrite et en débris de bois avec quelques passées sableuses et plusieurs bancs calcaires, généralement silteux ou argileux (Riout *et al.*, 1989 ; Lebrun & Courville, 2013). Les Marnes de Dives correspondent à deux zones à ammonite : la Zone à *Athleta* et la Zone à *Lamberti*. Dans la région des Vaches Noires, la Zone à *Athleta* est attribuée aux Couches du Mauvais-Pas, qui sont ensablées depuis la fin du XIX^e siècle à l'embouchure de la Dives, à Houlgate et à Villers (Riout *et al.*, 1989 ; Lebrun & Courville, 2013). On note une discontinuité sédimentaire au sommet du niveau H3, marquant une reprise de la subsidence et une augmentation des apports en terrigènes fins (Lebrun & Courville, 2013). Au niveau sédimentaire, on retrouve des minéraux argileux qui sont surtout de l'illite et de la kaolinite avec des interstratifiés irréguliers (Dugué, 1989 ; Riout *et al.*, 1989). Le taux de sédimentation est relativement faible, puisqu'on estime qu'il s'est déposé près de 20 m de sédiment sur deux zones à ammonites (Dugué, 1989).

Les Marnes de Villers, puissantes de 25 à 27 m, sont de nature semblable aux Marnes de Dives et correspondent aux niveaux H6 à H14 d'Hébert (Figure 3). Ces deux formations ne sont différenciables que par leur contenu paléontologique ainsi que par des nodules pyriteux ou limoneux, jaunes à brun-rouge, caractéristiques des Marnes de Villers (Dugué, 1989 ; Riout *et al.*, 1989 ; Dugué *et al.*, 2016). Ces marnes de l'Oxfordien inférieur sont composées d'argiles grises massives, pyriteuses et bioturbées, recoupées par plusieurs minces bancs calcaires (H9, H11 et H13) et des cordons de nodules calcaires à figures de bioturbation (dans H8 et H14). La sédimentation témoigne d'un épisode terrigène lié à l'érosion du Massif armoricain (Lebrun & Courville, 2013). On distingue dans les 25 m de marne trois séquences argileuses évoluant vers des calcaires biomicritiques : une séquence basale d'argiles grises à noires, pyriteuses, de 8 à 9 m, une séquence médiane d'argiles brunâtres à rosées de 8 à 10 m, et une séquence supérieure d'argiles grises alternant avec de petits bancs ou cordons de nodules calcaires aplatis de 8 à 10 m (Riout *et al.*, 1989). Le cortège minéralogique reste semblable à celui des Marnes de Dives, principalement de l'illite et de la kaolinite associés à des interstratifiés irréguliers (Dugué, 1989). Ces dépôts argileux ne correspondent qu'à la Zone à *Mariae* : ils représentent un épisode à fort taux de sédimentation et de subsidence, comblant les irrégularités de la plate-forme externe (Riout *et al.*, 1989).

L'Oolithe ferrugineuse de Villers, facilement reconnaissable dans les falaises grisâtres, est une formation marron-clair d'un peu plus de 2 m d'épaisseur composée d'une alternance de bancs marneux et de calcaires argileux bioclastiques et bioturbées remplis d'oolithes ferrugineuses (Dugué *et al.*, 2016). Elle correspond au niveau H15 d'Hébert (Figure 3). Les oolithes, dont la densité se raréfie vers la partie supérieure, flottent dans une matrice boueuse avec divers bioclastes (Riout *et al.*, 1989). On y distingue trois unités : un membre basal de 50 cm se terminant par un banc repère de calcaire massif mal stratifié, un membre moyen de 40 cm se terminant par un banc repère calcaire mieux stratifié dont la surface est localement encroûtée par des

bivalves, et un membre supérieur de 1,1 m caractérisé par des galets intraformationnels centimétriques (Dugué, 1989). La surface-limite supérieure des bancs de l'Oolithe ferrugineuse de Villers est bosselée, ondulée et très localement encroûtée par des huîtres et des bivalves byssifères, formant un horizon plus friable, très vulnérable aux remobilisations ultérieures (Dugué, 1989). Le cortège minéralogique argileux est semblable à celui des Marnes de Villers, tandis que la fraction détritique insoluble et grossière reste faible (Dugué, 1989). Cette formation contraste avec les Marnes de Villers de par le ralentissement important du taux de sédimentation, aboutissant à la formation d'un niveau condensé (Riout *et al.*, 1989). Les deux mètres de sédiments correspondent au tiers inférieur de la Zone à Cordatum (Dugué, 1989 ; Dugué *et al.*, 1998).

Les Argiles à Lophogregaria représentent la dernière formation de l'Oxfordien inférieur et correspondent au niveau H16 d'Hébert (Figure 3 ; Dugué *et al.*, 2016). Puissant de 5 à 6 m, ces argiles sont composées de 5 à 6 alternances marno-calcaires, argileuses à la base, contenant de petits biostromes décimétriques à huîtres (20-40 cm) s'étendant peu latéralement (10 m au maximum) (Dugué *et al.*, 1998 ; Dugué *et al.*, 2016). D'une coupe à l'autre, le nombre de bancs calcaires lumachelliques et leur épaisseur relative varie (Dugué *et al.*, 2016). Ces dépôts correspondent à des décharges détritiques, d'abord silto-quartzeuses puis ferrugineuses, qui augmentent de la base au sommet (Riout *et al.*, 1989). Les alternances marno-calcaires à *Actinostreon gregarium* Sowerby, 1816 attestent d'une reprise de l'érosion des terres émergées armoricaines et d'apports détritiques plus grossiers, avec une sédimentation terrigène qui s'accélère (Dugué, 1989 ; Dugué *et al.*, 2016). Cette formation compose les 2/3 supérieurs de la Zone à Cordatum (Dugué *et al.*, 2016).

Le Calcaire d'Auberville est une unité marno-calcaire à la fois gréseuse et ferrugineuse d'un peu plus de 10 m d'épaisseur, formée de bancs plus ou moins carbonatés enregistrant le passage progressif d'un régime terrigène à un régime carbonaté de plate-forme correspondant au début de l'Oxfordien moyen (niveaux H17 à H21 d'Hébert) (Figure 3 ; Dugué *et al.*, 1998 ; Dugué *et al.*, 2016). Il est possible d'y distinguer trois membres : un premier membre marno-calcaire de 6 m, comportant des alternances décimétriques marno-gréso-carbonatées lumachelliques contenant des grains ferrugineux. Un membre marneux médian de 1,5 à 3 m, et un membre marno-calcaire supérieur de 1,5 m caractérisé par des alternances de marnes et de bancs calcaires argilo-gréseux lumachelliques (Dugué *et al.*, 2016). Cette formation est riche en décharges détritiques grossières, siliceuses et en oolites ferrugineuses différentes de celles de l'Oolithe ferrugineuse de Villers car dépourvues de loges de foraminifères fixés (Riout *et al.*, 1989). La sédimentation semble être régulièrement interrompue par de brusques ralentissements du taux de sédimentation (encroûtement, bioturbation) et par des épisodes de remaniements et d'érosion (galets intraformationnels) (Dugué, 1989). Ces 10 m d'épaisseur correspondent à la moitié inférieure de la Zone à Densiplicatum.

Le Calcaire Oolithique de Trouville est une formation de 7 m d'épaisseur constituée de calcaires oolithiques jaunâtre, boueux, massifs, entrecoupés d'épisodes de bioturbation et correspond aux niveaux H22 à H33 d'Hébert (Figure 3 ; Riout *et al.*, 1989 ; Dugué *et al.*, 2016). Cette formation commence par des couches fossilifères, contenant encore quelques oolites ferrugineuses, et forme une corniche au sommet des Falaises des Vaches Noires. Seuls les premiers mètres de la formation sont visibles dans la falaise, le reste est caché par des éboulis crétacés (Riout *et al.*, 1989 ; Lebrun & Courville, 2013). De gros blocs éboulés, parfois épais

de 2 à 3 m, permettent tout de même l'étude de cette formation. On observe la mise en place du régime carbonaté oolithique qui intervient à la suite de la raréfaction des apports terrigènes fins et grossiers (Dugué *et al.*, 2016). C'est un faciès péri-récifal où les bivalves, abondants dans la partie inférieure, sont remplacés par des gastéropodes et des oursins (Lebrun & Courville, 2013). La proportion d'apports terrigènes diminue et on observe sur une transversale SW-NE reliant Villers-sur-Mer à Trouville-Hennequeville avec des variations latérales d'épaisseur, de faciès et de cortège argileux. Cela permet de distinguer une plate-forme carbonatée protégée, plus côtière du côté de Villers, d'un milieu subtidal plus ouvert sur le large vers Trouville-Hennequeville (Dugué *et al.*, 1998). Ces 7 m d'épaisseur correspondent à la seconde moitié de la Zone à Densiplicatum.

La dernière formation est un faciès récifal de l'Oxfordien moyen appelé Coral-Rag : cette formation est très difficile à observer directement aux Vaches Noires car elle est cachée sous la corniche crayeuse du Cénomanien. On retrouve tout de même des blocs accumulés sur l'estran, surtout du côté de Villers-sur-Mer (Dugué, 1989 ; Lebrun & Courville, 2013). Le Coral-Rag, qui fait partie de la Zone à Tenuiserratum, varie en épaisseur en diminuant vers l'ouest : faisant seulement 20 à 40 cm d'épaisseur au Chaos d'Auberville, on trouve sur la plage de Villers des blocs de 2 à 2,5 m. Il semble qu'il y ait eu une condensation vers l'ouest de ces faciès biodétritiques en s'éloignant de la principale source de bioclastes que constituait le complexe récifal situé au Mont Canisy (Dugué, 1989). Débutant au-dessus d'un arrêt de sédimentation interrompant le dépôt du Calcaire Oolithique de Trouville, cette formation est représentée par des calcaires bioclastiques lumachelliques, à débris de polypiers, de mollusques et d'échinodermes le tout dans un faciès grossier, à litage oblique (Riout *et al.*, 1989 ; Lebrun & Courville, 2013). Le Coral-Rag est la dernière formation jurassique des falaises, on ne retrouve pas l'Oxfordien supérieur dans les Falaises des Vaches Noires, bien qu'il soit présent dans la région comme à Trouville-sur-Mer, à seulement quelques kilomètres à l'Est.

IV - Résultats

a. Etude générale des formations

Les faunes de bivalves présentes dans les différentes formations jurassiques des Vaches Noires ont été étudiées au travers de l'indice de distinction taxonomique. Cet indice a été calculé pour les sept formations présentes aux Falaises des Vaches Noires, nous permettant d'observer l'évolution de la diversité des bivalves (Figure 3.a). Dans les Marnes de Dives, on obtient un indice de 5,17 pour 46 espèces recensées. Cet indice reste à peu près stable dans les Marnes de Villers et l'Oolithe ferrugineuse de Villers, respectivement à 4,98 pour 21 espèces et 5,2 pour 25 espèces. Dans les Argiles à *Lophagregaria*, on observe une chute brutale de l'indice Δ^+ , qui tombe à 3,2 pour 6 espèces. Suite à cela, la diversité augmente à nouveau : on obtient un indice de 4,96 pour le Calcaire d'Auberville (13 espèces), 4,89 pour le Calcaire oolithe de Trouville (14 espèces) et finalement 5,2 pour le Coral-Rag (5 espèces). Pour calculer cet indice, il faut connaître les différentes espèces présentes dans les formations, ce qui nous permet de regarder la proportion d'espèces de bivalves épibiontes et endobiontes (Annexe 3). Ce rapport oscille entre 40 % de bivalves épibiontes dans le

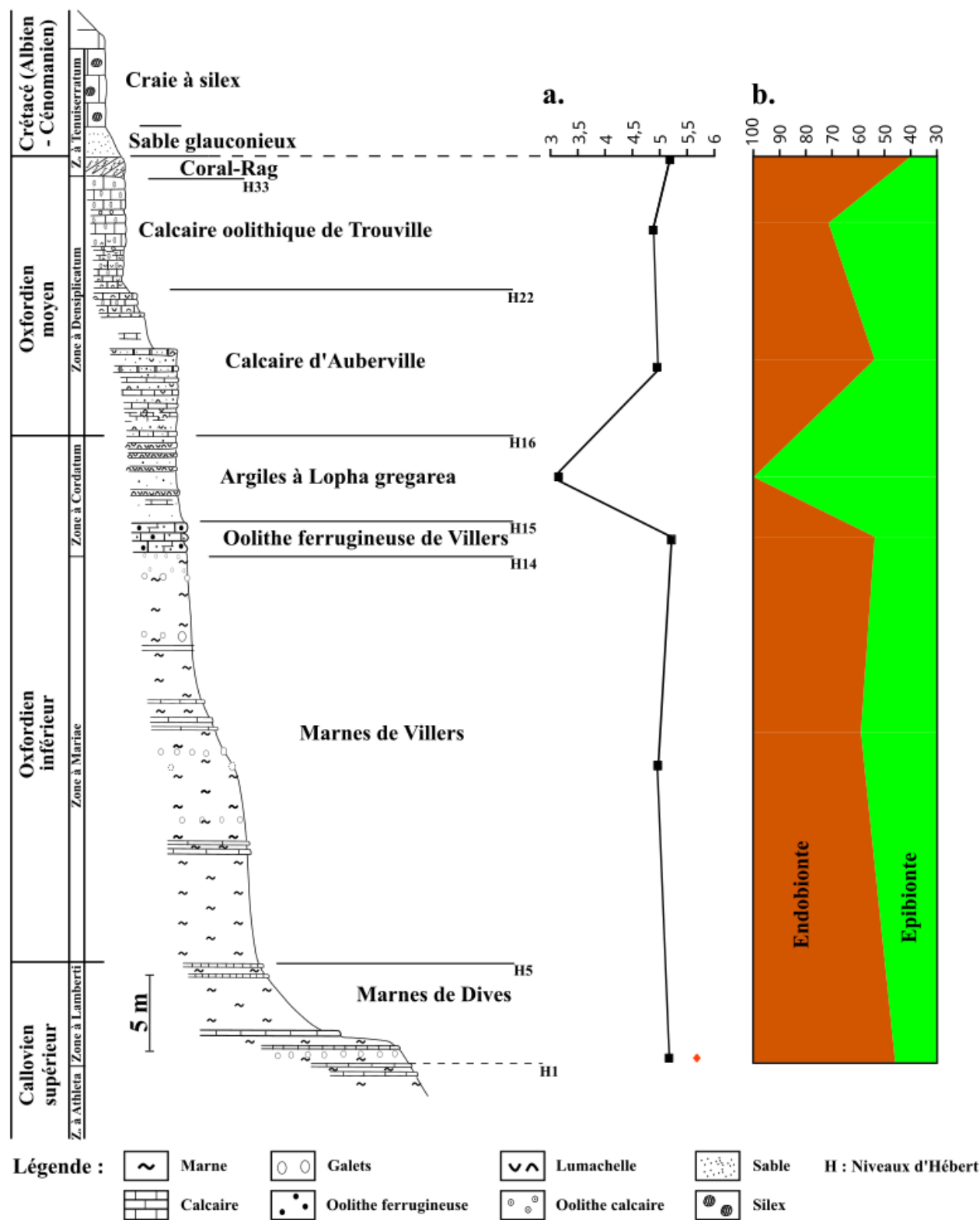


Figure 3 : coupe simplifiée des Falaises des Vaches Noires (a. Évolution de l'indice de diversité taxonomique $\Delta+$; b. Évolution de la proportion de bivalves épibiontes et endobiontes (en %)) (modifiée d'après Lebrun & Courville, 2013).

Coral-Rag et 71 % dans le Calcaire Oolithique de Trouville (Figure 3.b). La seule différence dans la coupe est au niveau des Argiles à *Lophagregarea*, où l'on ne retrouve que des bivalves épibiontes (*Actinostreon* Bayle, 1878, *Chlamys* Röding, 1798, *Deltoideum* Rollier, 1917 et *Nanogyra* Beurlen, 1958). Aucun bivalve endobionte n'a été recensé dans cette formation, et la présence de *Chlamys* et *Deltoideum* dans ces anciens

récifs à huître ne semble être qu'occasionnelle ; le peu de *Chlamys* observés dans les plaques effondrées des Argiles à *Lopha gregarea* ne semblent n'être représentés que par des valves isolées.

b. La coupe des Marnes de Dives

Du côté d'Houlgate, il est possible d'observer les Marnes de Dives affleurer sur plusieurs mètres d'épaisseur où plusieurs successions de couches sont visibles. Les couches jurassiques présentes dans l'affleurement ont un léger pendage vers l'Est, un peu plus de 5 m/km, ce qui fait que l'on retrouve les différentes couches sur l'estran où il est simple d'échantillonner (Hébert, 1860 ; Raspail, 1901). Une faille normale, que l'on retrouve sur l'estran, traverse le pan de falaise, augmentant localement le pendage des couches. La coupe des Marnes de Dives a été dressée avec l'aide de Damien Gendry le 08/05/2024 en prenant appui sur la coupe de Chloé Godallier (Godallier, 2022). Godallier (2022) avait attribué le haut de sa coupe au toit du niveau H2 grâce à un marqueur biostratigraphique trouvé dans un banc de nodules calcaires rosâtres à crustacés, *Quenstedtoceras henrici* Douvillé, 1912, attribuant donc le platier étudié à la sous-zone à Lamberti (Dugué, 1989 ; Godallier, 2022). Dans la coupe de Dugué (1989), on retrouve un doublon calcaire caractérisant le toit du niveau H2, en-dessous duquel on trouve le banc de nodules calcaires rosâtres à crustacés. Ce doublon semble correspondre au toit de la coupe réalisée (Figure 4). Si les Couches du Mauvais Pas correspondent bien aux niveaux H1 et inférieurs d'Hébert et qu'elles sont bel et bien absentes aux Vaches Noires, alors les premières couches observables des Marnes de Dives correspondraient au niveau H2. En considérant la coupe de Dugué comme étant correcte, la coupe dressée dans les Marnes de Dives correspondrait alors, de bas en haut, au niveau H2 d'Hébert.

Sur la coupe, les 13 premiers mètres ont été étudiés et huit niveaux y ont été définis. Dans ces huit niveaux, les bivalves échantillonnés ont été identifiés et le nombre d'individus par espèce a été relevé (Tableau 1 ; Annexe 4). Il semble y avoir un changement majeur de la faune vis à vis des bivalves fossiles. Globalement, *Chlamys (Radulopecten) fibrosa* Sowerby, 1816 domine sur les six premiers niveaux, représentant 56,3 % de la faune. Cependant, on peut noter la dominance de *Gryphaea (Bilobissa) dilatata* Sowerby, 1815 dans le niveau 2 (43,5%) et de *Praeexogyra subrugulosa* Morris & Lycett, 1853 dans le niveau 4 (59,4%). On trouve également dans les six premiers niveaux des bivalves endobiontes comme la famille des Nuculidae Gray, 1824 avec *Palaeonucula calliope* d'Orbigny, 1859 et *Nuculoma pollux* d'Orbigny, 1850, ainsi que *Mesosaccella morrissi* Deshayes, 1853 qui appartient à la famille des Malletiidae Adams & Adams, 1858. On observe dans le premier niveau de très rares *Modiolus* Lamarck, 1801 et *Grammatodon* Meek & Hayden, 1860, sous la forme de moules internes. Les *Grammatodon* récoltés font près de 40 mm de long, mais ne sont que des moules internes ; on peut seulement supposer que ces bivalves soient des *G. clathratus* Leckenby, 1859 ou des *G. keyserlingii* d'Orbigny, 1850, les seules espèces de l'Oxford Clay pouvant correspondre au vu de leur taille (Martill & Hudson, 1991). On note également l'apparition de *Nicaniella (Trautscholdia) carinata* Phillips, 1829 dans le niveau 6.

Dans le septième niveau, on constate une diminution importante de la diversité des bivalves, les seules espèces observées sont *C. fibrosa* et *G. dilatata*, représentant respectivement 30,2 % et 69,8 % de la faune.

Tableau 1 : espèces recensées dans la coupe des Marnes de Dives et leur représentation en pourcentage.

Espèces	Niveaux								Moyenne
	1	2	3	4	5	6	7	8	
<i>Chlamys (Radulopecten) fibrosa</i>	48,4	33,9	78,3	14,5	82,9	91,3	30,2	4,4	48,0
<i>Gervillia siliqua</i>	-	-	-	-	-	-	-	6,7	6,7
<i>Gryphaea (Bilobissa) dilatata</i>	27,7	43,5	7,8	13,0	2,4	2,2	69,8	53,3	27,5
<i>Grammatodon</i> sp.	0,6	-	-	-	-	-	-	2,2	1,4
<i>Isognomon promytiloides</i>	-	-	-	-	-	-	-	15,6	15,6
<i>Modiolus bipartitus</i>	0,6	1,6	-	-	-	-	-	-	1,1
<i>Myophorella clavellata</i>	-	-	-	-	-	-	-	4,4	4,4
<i>Myophorella</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	4,4	4,4
<i>Nanogyra nana</i>	0,6	-	-	-	-	-	-	2,2	1,4
<i>Nicaniella (Trautscholdia) carinata</i>	-	-	-	5,8	2,4	-	-	-	4,1
<i>Nuculoma pollux</i>	-	1,6	-	-	-	-	-	-	1,6
<i>Palaeonucula calliope</i>	-	1,6	0,8	2,9	-	-	-	2,2	1,9
<i>Mesosaccella morrisoni</i>	2,5	1,6	0,8	-	7,3	2,2	-	-	2,9
<i>Nuculoma</i> sp. / indéterminé	5,7	3,2	1,6	4,3	2,4	4,3	-	-	3,6
<i>Praexogyra subrugulosa</i>	13,8	12,9	10,9	59,4	2,4	-	-	-	19,9
<i>Pinna</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	2,2	2,2
<i>Plicatula</i> cf. <i>fistulosa</i>	-	-	-	-	-	-	-	2,2	2,2
N (nombre d'individus)	159	62	129	69	41	46	43	45	594

Dans le dernier niveau, on observe un changement dans les bivalves récoltés. On a pour la première fois l'apparition des genres *Isognomon* Lightfoot, 1786 avec *I. promytiloides* Arkell, 1933, *Myophorella* Bayle, 1878, avec *M. clavellata* Parkinson, 1811 ainsi que *Gervillia* Waagen, 1907 avec *G. siliqua* Deslongchamps, 1824. *I. promytiloides* et *G. siliqua* sont des bivalves épibiontes, tandis que *Myophorella* est un bivalve semi-endobionte. Ces trois bivalves représentent à eux seuls un quart de la faune de ce niveau (15,6 % pour *I. promytiloides*, 4,4 % pour *M. clavellata* et 6,7 % pour *G. siliqua*). On trouve également des *Plicatula* Lamarck, 1801 dans ce niveau d'argiles marrons (Figure 4) ; deux espèces sont mentionnées, *P. tubifera* Lamarck, 1819 et *P. fistulosa* Morris & Lycett, 1853. L'espèce de Lamarck n'est ni figurée, ni décrite et sa provenance n'est pas mentionnée. *P. fistulosa* est, elle, décrite dans l'Oxford Clay comme étant des bivalves ne dépassant pas les 32 mm de long et possédant près 15 rangées radiales avec six épines (Martill & Hudson, 1991). Cependant, l'individu récolté fait presque 40 mm de long et n'est pas suffisamment bien conservé pour pouvoir compter le nombre de rangées radiales (Duff, 1978). Se rapprochant tout de même de l'espèce de Morris & Lycett, on la nommera *Plicatula* aff. *fistulosa*. Dans les blocs tombés sur l'estran provenant de ce niveau, on peut y observer des bivalves endobiontes comme *Grammatodon* sp. et quelques nœuds comme *P. calliope*, ainsi que des bivalves épibiontes comme *Pinna* sp. (Bengtson *et al.*, 2014 ; Duff, 1975). Ce huitième niveau est largement dominé par *G. dilatata* qui représente 53,3 % de la faune, tandis que *C. fibrosa*, qui était présent en abondance dans les autres niveaux, se raréfie, ne représentant plus que 4,4 % de la faune. Sur les huit niveaux, on observe la présence sporadique de *Nanogyra nana* Sowerby, 1822, une huître encroûtante de petite taille que l'on trouve la majorité du temps fixée sur d'autres organismes. Cependant, cette dernière n'a été observée que sous forme libre (non fixée à un substrat).

V - Discussion

a. Interprétations paléoenvironnementales générales des couches jurassiques des Vaches Noires

1. Evolution des faunes

La succession des formations jurassiques permet de mettre en évidence des variations de faune pouvant témoigner de changements environnementaux. Dans les Marnes de Dives, on observe une bonne diversité avec un indice de 5,18. Parmi les bivalves épibiontes, on trouve de nombreuses espèces qui vivaient fixées au substrat par un byssus comme *Chlamys*, *Isognomon* ou encore *Gervillella* (Duff, 1978 ; Lazo, 2003 ; Fürsich *et al.*, 2009). On a également des bivalves, *Gryphaea* (morphe arrondi) en particulier, qui vivaient de manière libre, reposant sur le substrat, indiquant un hydrodynamisme faible (Duff, 1978). Toujours chez les bivalves épibiontes, on trouve des *Plicatula* qui comme *Nanogyra* vivaient en se fixant sur des substrats durs ou en s'encroûtant sur les coquilles d'autres organismes comme *Isognomon* (Duff, 1978). On trouve des Trigoniida Lamarck, 1819 (*Myophorella* et *Trigonia* Brugière, 1789), des bivalves qui étaient d'abord pensés comme vivant avec le bord antérieur affleurant au niveau de l'interface eau-sédiment ou se trouvant juste en-dessous, utilisant leur pied pour creuser (Duff, 1978). Cependant, des études plus récentes supposent que ces organismes vivaient le bord antérieur dans le sédiment et le bord postérieur au-dessus de l'interface eau-sédiment, créant un courant inhalant pour respirer et se nourrir, on les considère donc comme semi-endobiontes (Villamil *et al.*, 1998). On trouve comme organismes endobiontes le genre *Mesosaccella* qui possédait des siphons, et *Nuculoma* et *Palaeonucula* qui étaient des bivalves dépourvus de siphons se déplaçant dans les premiers centimètres de sédiment en créant des courants d'eau pour se nourrir ; ces trois genres sont les seuls bivalves dépositores (Duff, 1978 ; Morton, 1987). On retrouve aussi *Nicaniella* Chavan, 1945 qui se comportait de la même manière que *Nuculoma* mais qui est suspensivore (Duff, 1978). Les modes de vie variés des bivalves endobiontes portent à croire que les premiers centimètres de sédiment devaient à la fois être meubles, mais aussi oxygénés. On trouve également des fousseurs profonds représentés par *Pholadomya* Sowerby, 1823 et *Pleuromya* Meek, 1873 : ces bivalves pouvaient vivre à plus de 50 cm de profondeur dans le sédiment, et étaient pourvus de longs siphons leur permettant de respirer et d'avoir accès à la matière organique se déposant sur le fond (Duff, 1978 ; Sztajner, 2020). La présence d'*Oxytoma* Meek et Hayden, 1865, un bivalve épibionte, est aussi mentionnée : ces organismes vivaient en se fixant sur des algues fixées au substrat ou à la dérive, il est donc possible qu'ils proviennent de zones plus proches des côtes et qu'ils aient été amenés par les courants (Duff, 1978). Dugué (1989) décrit la faune benthique comme étant dominée, pour les bivalves épibiontes, par *Gryphaea* et *Isognomon*, et pour les bivalves semi-endobiontes par les trigonies (Annexe 5.1.a). Les Marnes de Dives correspondaient à une vasière ouverte au large, à la fois sous influence marine et continentale. L'hydrodynamisme était suffisamment faible pour qu'il ne décante que des particules fines, mais suffisant pour permettre l'apport en nutriment, l'oxygénation des eaux de fond et du sédiment (Dugué, 1989 ; Rioult *et al.*, 1989). La présence de pyrite dans plusieurs niveaux des Marnes de Dives informe quant à elle de plusieurs épisodes d'hypoxie dans les premiers centimètres de sédiments (Hudson, 1982).

Les Marnes de Villers sont également bien diversifiées avec un indice de 4,98. La portion d'espèces épibiontes est plus importante, avec des espèces vivant librement (*Gryphaea*, *Limatula* Wood, 1839) et d'autres se fixant au substrat à l'aide de leur byssus (*Ctenostreon* Eichwald, 1862, *Gervillella*, *Modiolus*) (Duff, 1978 ; Pugaczewska, 1986). En organismes semi-épibiontes, on retrouve *Myophorella* et *Trigonia* (Pugaczewska, 1986 ; Villamil *et al.*, 1998). Dans le sédiment, on retrouve les genres *Pholadomya* et *Pleuromya*, attestant de nouveau d'un sédiment meuble en profondeur (Duff, 1978). Dugué (1989) décrit les Marnes de Villers comme étant moins diversifiées que les Marnes de Dives, chose qui n'est pas traduite par l'indice de distinction taxonomique ; la différence est de 0,2. Il décrit la formation comme étant dominée par des *Gryphaea* associées à *Isognomon* et *Modiolus*, tandis que l'endofaune superficielle est elle plus rare ; elle semble même absente. On dénombre en effet moins d'espèces que dans les Marnes de Dives, et proportionnellement moins de bivalves endobiontes (54 % dans les Marnes de Dives contre 41 % dans les Marnes de Villers) (Figure 3.b). On remarque l'absence de bivalves comme *Nuculoma* qui se déplaçaient dans les premiers centimètres de sédiment, ce qui peut laisser penser à une hypoxie : les Marnes de Villers correspondent à la formation avec le plus fort taux de sédimentation (27 m pour une seule zone à ammonite), l'hydrodynamisme devait y être faible pour permettre un tel dépôt. L'hydrodynamisme permet de renouveler l'oxygène dans le sédiment, mais cela n'aurait pas eu lieu dans les Marnes de Villers. Cette vasière aurait été un milieu très peu dynamique, très calme, ne permettant qu'aux organismes endobiontes pourvus de siphons et aux bivalves semi-endobiontes de s'y installer. Une autre hypothèse est qu'un trop fort taux de sédimentation aurait provoqué un encrassement de la région ventrale des organismes endobiontes dépourvus de siphons, les empêchant de se nourrir et respirer (Villamil *et al.*, 1998). Dugué (1989) explique que le dépôt rapide des fines et de matière organique aurait favorisé la précipitation de sulfures de fer, enrayant le développement d'une endofaune profonde, ce qui ne semble pas être le cas au vu de la présence de *Pleuromya* et *Pholadomya*. Cette faune, dominée par des gryphées, vivait dans une vasière toujours ouverte au large subissant encore une double influence marine-continentale (Annexe 5.1.b ; Dugué, 1989 ; Rioult *et al.*, 1989).

La faune est toujours diversifiée dans l'Oolithe ferrugineuse de Villers, l'indice de distinction taxonomique est de 5,2. On retrouve des genres déjà observés dans les formations précédentes ainsi que l'apparition de quatre autres genres. Parmi les bivalves épibiontes, on observe le genre *Camptonectes* Meek, 1864, des organismes pourvus d'un byssus (Johnson, 1984 ; Packer, 2020). On retrouve des bivalves endobiontes pourvus de siphons comme *Panopea* Menard, 1807, *Anisocardia* Munier-Chalmas, 1863 et *Ceratomya* Sandberger, 1864. Hormis *Gryphaea* et *Limatula* qui reposaient sur le substrat, les autres organismes épibiontes étaient tous fixés, soit accrochés au substrat (sur le fond ou des organismes) ou fixés par un byssus. On trouve une faune semi-endobionte toujours représentée par *Myophorella* et *Trigonia*, mais aussi par *Ceratomyopsis* Cosmann, 1915. L'environnement correspondrait toujours à une vasière ouverte au large dominé par *Gryphaea*, *Nanogyra*, *Actinostreon* Bayle, 1878, *Modiolus* et *Isognomon* ; vers la base de la formation, *Pholadomya* et *Pleuromya* domineraient également (Annexe 5.1.c ; Fürsich, 1976b ; Dugué, 1989). Les oolites ferrugineuses que l'on y retrouve ne sont pas de vrais oolites comme dans le Calcaire oolithique de Trouville mais plutôt des ooïdes ferrugineuses qui se sont formées sous l'interface

eau-sédiment. Ces ooïdes se façonnent depuis la précipitation du fer dissout dans l'eau autour d'un corps, ici un foraminifère, dans des environnements allant de l'infra-littoral inférieur jusqu'au circo-littoral (Collin, 2000). Cette vasière se trouvait donc dans un milieu très calme.

Dans les Argiles à *Lophagregaria*, on observe une chute importante de la diversité, avec un indice de 3,2. On ne retrouve dans cette formation que des bivalves épibiontes répartis en quatre genres : *Actinostreon*, *Chlamys*, *Deltoideum* et *Nanogyra*. On trouve dans cette formation des biostromes à huître encore en position de vie, présentant une faune composée à 95 % par *Actinostreon* et *Nanogyra*, des bivalves encroûtants ; ces biostromes correspondent à une biocénose (Annexe 5.2.a ; Dugué, 1989). Les autres bivalves, comme *Chlamys*, ne sont représentés que par une seule valve et leur présence n'est qu'occasionnelle (Fürsich, 1977 ; Dugué, 1989). La présence de biostromes à huître ne justifie pas la disparition de la plupart des bivalves, épibiontes comme endobiontes. Pour la disparition de *Gryphaea*, une hypothèse serait que les *Actinostreon* possédant une commissure dentelée auraient été mieux adaptés à des épisodes de décharges importantes de sédiment grossier (Dugué, 1989). Pour ce qui est de l'absence de bivalves endobiontes, il est possible que les colonies d'*Actinostreon* auraient mieux résisté aux événements d'envasement qu'une endofaune car la dernière génération d'*Actinostreon*, formant le haut du biostrome, aurait formé un relief au milieu de la vasière permettant aux larves de s'y fixer (Dugué, 1989). Au vu de la faible concentration d'ammonites présentes dans cette formation, cette vasière à huître apparaît mieux protégée des influences du large que les vasières précédentes (Dugué, 1989).

Dans le Calcaire d'Auberville, on note un rebond de la diversité avec un indice de 4,96. On observe à nouveau la présence, en plus de *Chlamys*, de *Gryphaea* et *Isognomon*, tandis que la faune semi-endobionte est représentée par *Myophorella* et *Trigonia*. On note la réapparition de *Nicaniella*, qui se comportait comme les nucules. Le taux de sédimentation est correct, les 10 m correspondent à une demi-zone à ammonite. Plusieurs épisodes de ralentissement de sédimentation sont recensés, ayant permis le développement d'épibiontes libres et d'une endofaune de fousseurs superficiels (*Nicaniella*) (Dugué, 1989). L'absence de fousseurs profonds comme *Pholadomya* peut être liée à un biais d'échantillonnage, leur absence interroge. Les gryphées observées dans le Calcaire d'Auberville s'aplatissent, ce qui peut témoigner d'un sédiment moins meuble sur lequel les formes bombées n'auraient pas pu prendre appui, mais aussi témoigner d'une adaptation aux changements du milieu, comme une augmentation de l'hydrodynamisme, les forçant à s'aplatir (Annexe 5.2.b ; Dugué, 1989). L'environnement correspondrait toujours à une vasière, où la colonne d'eau se serait amoindrie et où l'hydrodynamisme aurait gagné en intensité (Dugué, 1989).

Dans le Calcaire Oolithique de Trouville, la diversité reste élevée avec un indice taxonomique de 4,89. Cette formation prend place dans un contexte de plate-forme carbonatée, dans un milieu marin subtidal de haute énergie pouvant justifier la disparition d'organismes épibiontes libres comme *Gryphaea* (Fürsich, 1976b ; Dugué, 1989). Parmi les bivalves épibiontes, on ne trouve que, à l'exception de *Nanogyra*, des organismes se fixant au substrat avec un byssus (*Camptochlamys* Arkell, 1930, *Camptonectes*, *Chlamys*, *Lithophaga* Röding, 1798). Les organismes semi-endobiontes sont toujours représentés par des Trigoniida, ici *Trigonia*. Certaines des couches sont bioturbées, attestant d'un ralentissement de la sédimentation ayant permis le

développement de fousseurs comme les *Thalassinoides* Ehrenberg, 1944 ainsi que *Prorokia* Böhm, 1883, un bivalve avec le même mode de vie que *Nicaniella* (Pugaczewka, 1986). On trouve aussi des endobiontes profonds représentés par *Pleuromya*. Cet environnement de plate-forme carbonatée était protégé des influences du large et ressemblait sûrement à des dunes sous-marines (Fürsich, 1976b). La faune était dominée par les bivalves épibiontes qui étaient munis de byssus, fixés au substrat, ce qui peut témoigner d'un hydrodynamisme suffisamment important pour n'y observer aucune forme libre (Annexe 5.2.c ; Fürsich, 1976b ; Dugué, 1989). De plus, entre la base et le sommet de cette formation, on note un changement de sédimentation, passant d'une boue faiblement indurée à des bioclastes de bivalves, polypiers, échinodermes et gastéropodes où les oolithes ne sont plus l'élément dominant. Cette transition témoignerait d'une diminution de la tranche d'eau et d'une augmentation de l'hydrodynamisme, cohérente dans un contexte de régression marine (Dugué, 1989).

Dans le Coral-Rag, on observe un indice taxonomique de 5,2. Comme dit plus tôt, il est ardu de travailler sur la diversité de cette formation car elle n'a été que très peu étudiée, seuls cinq genres y sont mentionnés : on trouve comme bivalve épibionte *Actinostreon*, *Gryphaea* et *Lithophaga*, comme semi-endobionte *Cucullaea* Lamarck, 1801 et comme bivalve endobionte *Cavilucina* Fischer, 1887, un bivalve formant un tube de mucus pour se nourrir (Allen, 1958 ; Angseesing, 2013). D'après Dugué (1989), le Coral-Rag présent à Villers-sur-Mer correspondrait à un domaine interne. Cette zone aurait pu être protégée des influences du large par le récif corallien du Mont-Canisy, cassant les courants, et aurait alors permis le développement d'une faune typique de milieu plus calme comme le montre la présence de bivalves libres comme *Gryphaea*. Le Coral-Rag observé à Villers correspond à une accumulation "pêle-mêle" de coquilles, imposant une mise en place quasi-instantanée rappelant des tempestites (Annexe 5.3 ; Dugué, 1989). Cette idée de zone interne est appuyée par les variations de composition du cortège minéralogique argileux, les éléments les plus lourds (chlorite et illite) étant les plus concentrés au niveau des Vaches Noires, tandis que les plus légers (kaolinite et smectite) sont retrouvés en plus grande concentration en domaine externe, au niveau de Trouville (Dugué, 1989).

Le Jurassique des Falaises des Vaches Noires présente donc de manière générale l'évolution d'environnements de vasières éloignées des côtes ayant pris place au cours d'une phase de transgression marine jusqu'aux Argiles à *Lophagregaria*, à des environnements de plus en plus proximaux où l'hydrodynamisme a gagné petit à petit en intensité. Avec l'amorçement de l'épisode de régression marine au Calcaire d'Auberville, on observe l'aplatissement des *Gryphaea*, seuls organismes épibiontes libres encore présents, et avec le Calcaire oolithique de Trouville la disparition totale de ces organismes. On note à partir de cette formation l'apparition d'oolithes calcaires qui attestent à leur tour d'une diminution de la tranche d'eau mais aussi d'un réchauffement de l'environnement (Richter, 1983).

2. La coupe des Marnes de Dives

Dans la coupe des Marnes de Dives, on peut distinguer trois associations : les six premiers niveaux montrent une bonne diversité avec un indice de Simpson de 0,38 (Figure 4.a), et sont dominés par *C. fibrosa*,

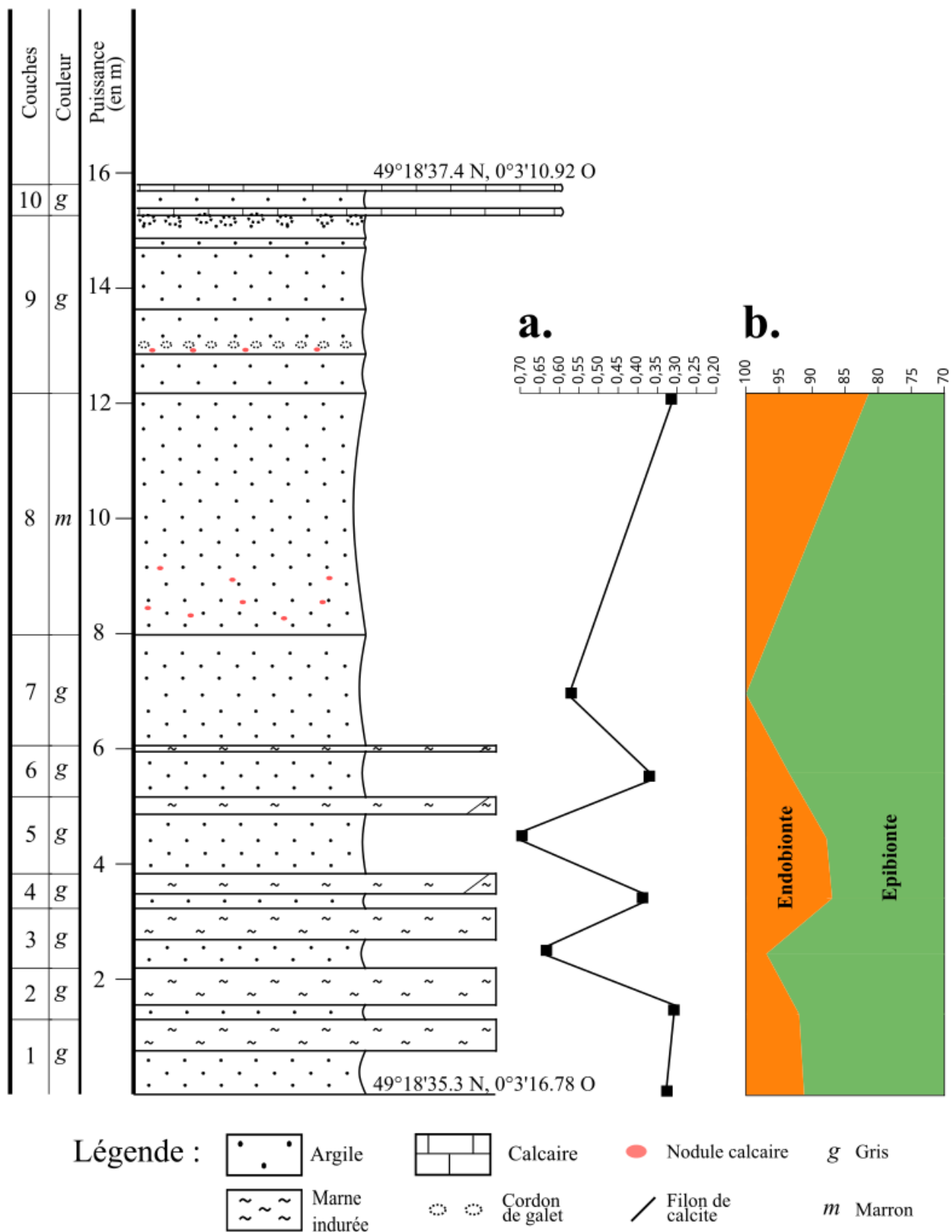


Figure 4 : coupe stratigraphique des Marnes de Dives (côte Houlgate) (a. Indice de Simpson ; b. Diagramme de proportion épibionte - endobionte (en %)).

G. dilatata et *P. subrugulosa*, trois bivalves épibiontes représentant 94,2 % de la faune (Table 1 ; Figure 5.a). Le premier vivait en se fixant au substrat par un byssus, le second était libre et le troisième était cimenté au substrat (Duff, 1978 ; Koppka, 2015). On observe d'autres organismes épibiontes comme *Modiolus*, tout de

même assez rare (0,6 %), qui se fixait au substrat par un byssus, ainsi que de très rares *Nanogyra*. Pour ce qui est des bivalves endobiontes, on retrouve les genres *Nuculoma* (4 %), *Palaeonucula* (0,8 %), *Grammatodon* (0,2 %) et *Nicaniella* (1 %) qui se déplaçaient dans les premiers centimètres de sédiment, et *Mesosaccella* (2 %) qui possédait des siphons (Duff, 1978). Pour ce qui est des premiers centimètres de sédiment, ceux-ci devaient être suffisamment meubles et oxygénés pour permettre aux organismes comme *Nuculoma* de s'y déplacer. Au vu de l'importante dominance des bivalves épibiontes, il devait y avoir un apport conséquent en matière organique et en nutriment, mais aussi un hydrodynamisme suffisant pour renouveler l'oxygène dans les premiers centimètres de sédiments.

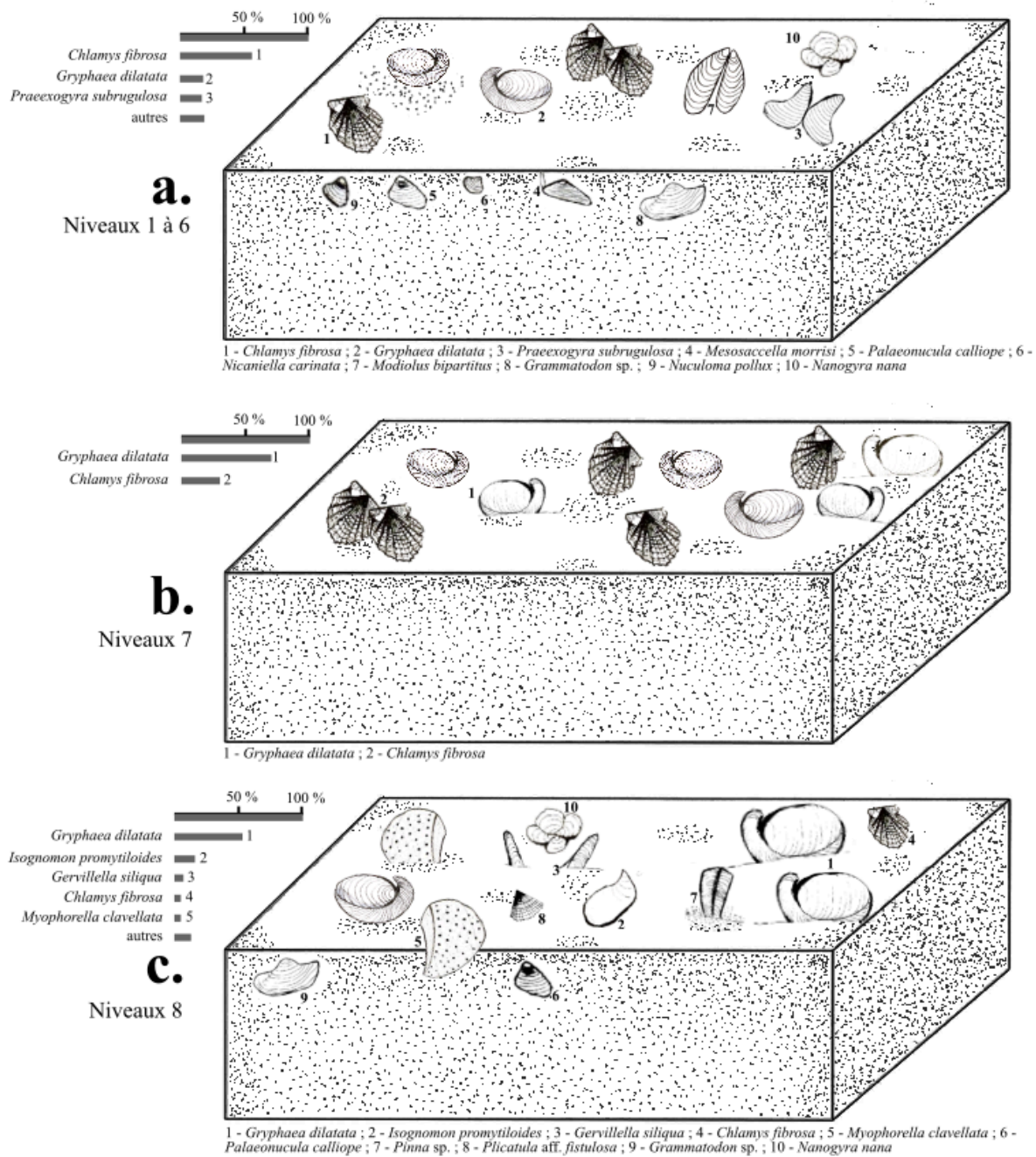


Figure 5 : blocs diagrammes des associations de bivalves observées en fonction des niveaux de la coupe des Marnes de Dives (a. niveaux 1 à 6 ; b. niveau 7 ; c. niveau 8).

Le septième niveau n'est caractérisé que par la présence de deux bivalves épibiontes : *C. fibrosa* (30,2 %) et *G. dilatata* (69,8 %) (Figure 5.b). Malgré le fait que l'on ne trouve que deux espèces, on a tout de même un indice de Simpson moyen (0,57) (Figure 4.a). Il est possible que la faible quantité d'espèces soit liée à un épisode d'hydrodynamisme faible qui aurait permis une décantation importante d'argile et donc un taux de sédimentation important. Ce faible hydrodynamisme n'aurait pas permis de renouveler l'oxygène dans le sédiment, ce qui aurait entraîné une hypoxie sévère voire une anoxie du sédiment.

Dans le huitième niveau, on observe l'apparition des genres *Myophorella* (8,8 %), *Gervillella* (6,7 %), *Isognomon* (15,6 %), *Plicatula* (2,2 %) et *Pinna* (2,2 %) (Figure 5.c). *Grammatodon* (2,2 %) et *Palaeonucula* (2,2 %) sont des endobiontes fouisseurs, et *Myophorella* un semi-endobionte. Les autres sont des bivalves épibiontes : certains sont encroûtants comme *Plicatula* tandis que *Gervillella*, *Isognomon* et *Pinna* se fixaient dans le sédiment à l'aide de leur byssus (Duff, 1978 ; Pugaczewska, 1986). La présence d'organismes comme *Palaeonucula* porte à croire que le sédiment était oxygéné en surface. L'indice de Simpson est faible (0,31), témoignant d'une bonne diversité (Figure 4.a). Ce niveau d'argiles marrons n'est pas homogène, mais *G. dilatata* semble être l'espèce dominante, représentant près de 53,3 % de la faune, tandis que *C. fibrosa* qui dominait sur la majeure partie de la coupe ne représente que 4,4 %. On note toujours une dominance importante des organismes épibiontes (86,7 %) (Figure 4.b).

En plus des bivalves, une autre composante observable sur le terrain est la présence de brachiopodes, représentés ici par les genres *Thurmannella* Leidhold, 1921 et *Aulacothyris* Douville, 1880. On observe *Thurmannella* dans les six premiers niveaux, aucun brachiopodes dans le septième et la présence d'*Aulacothyris* dans le dernier. Les individus de ces deux genres vivaient fixés au substrat, mais les *Thurmannella* (rhynchonellides) auraient été plus sensibles à une turbidité élevée et à un manque de substrat dur qu'*Aulacothyris* (terebratulides). La disparition des *Thurmannella* dans les derniers niveaux pourrait suggérer une augmentation de la turbidité ainsi que le passage à un substrat plus meuble, ou du moins une augmentation du taux de sédimentation empêchant leur ancrage (Lefort, 2011). L'apparition des genres *Myophorella* et *Pinna* dans ce dernier niveau pourrait être liée à cet ameublissement du sédiment dû à un apport en argile important, leur permettant de s'installer dans ce niveau d'argile marron. La rareté de *C. fibrosa* pourrait être expliquée par un taux de sédimentation plus important, rendant leur fixation plus compliquée. Aussi, l'évolution vers un substrat plus meuble pourrait expliquer la disparition des *Praexogyra* Charles, 1952 qui se cimentaient au substrat.

En plus de l'indice de Simpson, il est également possible de calculer l'indice de distinction taxonomique (Figure 3.a (rouge)), obtenant un indice de 5,73 pour 17 espèces recensées. Cette valeur est un peu plus élevée que celle obtenue grâce la bibliographie et les collections (5,18), mais elle en reste relativement proche, témoignant d'une bonne diversité. Par contre, la proportion de bivalves épibiontes et endobiontes est très différente : 70 % des espèces observées sur le terrain sont épibiontes contre 46 % dans la bibliographie et les collections du Paléospace (Figure 4.b).

D'un point de vue global, les bivalves dominants sont *C. fibrosa* (48 %), *G. dilatata* (27,8 %) et *P. subrugulosa* (12,4 %). En moyenne, 67 % des bivalves semblent être en position de vie, on a donc à faire à une biocénose. Cependant, cette proportion peut être biaisée par les individus de *C. fibrosa* (48 % des bivalves observés). On retrouve de nombreux pectinidés avec leurs deux valves, mais aussi une proportion significative d'individus représentés par une seule valve ou par des fragments de valves, il est donc possible qu'il y ait eu un transport local. Cette idée est appuyée par les amas de *G. dilatata* observés dans les niveaux un, deux et huit ou encore l'importante quantité de *P. subrugulosa* observée dans le niveau quatre. La faune étudiée était donc dominée par les bivalves épibiontes, les bivalves endobiontes sont quant à eux peu présents, du moins au travers de l'échantillonnage. Cette faune s'intègre dans l'environnement de vasière ouverte au large des Marnes de Dives où l'hydrodynamisme était faible, pouvant parfois provoquer des épisodes à forts taux de sédimentation et pouvant entraîner des épisodes d'hypoxies, comme dans le septième niveau.

b. Comparaison avec les formations du Dorset, Angleterre

Fürsich n'a étudié les formations des Falaises des Vaches Noires qu'à partir de l'Oolithe ferrugineuse de Villers (Annexe 6). La vasière de l'Oolithe ferrugineuse de Villers aurait pris place en zone subtidale, certainement entre l'infralittoral inférieur et le circalittoral (Fürsich, 1976b ; Collin, 2000). On retrouve le même environnement à la fin de l'Oxford clay au Dorset, une vasière ouverte au large où l'on retrouve des fousseurs profonds comme *Pleuromya*, des bivalves semi-endobiontes comme *Myophorella* et des organismes épibiontes comme *Gervillella*, *Isognomon*, *Camptonectes*, *Pinna*, *Chlamys* ou encore *Ostrea* Linnaeus, 1758 (Talbot, 1973). La formation des Vaches Noires présente donc un environnement et une faune semblable à ce que présente l'Oxford clay du Dorset.

La vasière des Argiles à *Lopha gregarea* aurait pris place dans un environnement proche de celle de l'Oolithe ferrugineuse de Villers, sur un plateau offshore dans la zone infralittorale (Fürsich, 1976b). Les alternances marno-calcaires caractérisant cette formation ne sont pas retrouvées dans le Nothe Grits, formation qui présente elle des alternances silto-sableuses fortement bioturbées qui auraient pris place en zone subtidale plus proche des côtes, toujours sous la limite d'action des vagues (Annexe 6 ; Talbot, 1973). On y retrouve des bivalves épibiontes comme *Gryphaea*, *Ostrea*, *Pinna* et *Chlamys* et des organismes endobiontes comme *Pleuromya* et *Goniomya* Agassiz, 1842 (Talbot, 1973). Dans ce rapport, les Argiles à *Lopha gregarea* ne sont représentés que par des biostromes à huîtres, mais Fürsich y identifie également l'association à huîtres / *Isognomon promytiloides* (Fürsich, 1976b). Il est possible que cette association soit présente dans les niveaux marneux entre les bancs présentant les biostromes mais ceux-ci ne sont pas retrouvés sur l'estran. En prenant en compte les deux associations de bivalves des Argiles à *Lopha gregarea*, on trouve quelques genres en communs comme *Gryphaea*, *Chlamys* et *Pleuromya*, mais aussi des genres absents des Vaches Noires comme *Goniomya*.

Le Calcaire d'Auberville présente toujours un environnement de vasière mais où la colonne d'eau s'amointrit, présentant un environnement subtidal offshore (Fürsich, 1976b). Dans sa coupe, Fürsich (1976)

ne mentionne pas cette formation : il passe directement des Argiles à *Lopha gregarea*, qui sur sa coupe ont une puissance de plus de 20 m, au Calcaire Oolithique de Trouville. Il a intégré le Calcaire d'Auberville dans la formation précédente, mais l'alternance marno-calcaire des Argiles à *Lopha gregarea* permet de séparer les deux unités (Annexe 6). Au Dorset, l'analogue est le *Trigonia Hudlestoni* Bed ; il correspond à une plate-forme offshore ouverte au large présentant une vasière où l'on retrouve les mêmes organismes que dans la fin de l'Oxford clay (voir ci-dessus).

Le Calcaire Oolithique de Trouville présente une faune ayant prospéré sur une plate-forme carbonatée. Les équivalents au Dorset sont le Nothe clay et le Bencliff Grits (Annexe 6 ; Fürsich, 1976b). Ces deux formations présentent des dépôts silteux ayant pris place en milieu subtidal, certainement en zone infralittorale, au cours du Nothe clay et en milieu intertidal voire estuarien à la fin du Bencliff Grits (Talbot, 1973). On y retrouve vers la base la même faune de bivalves que dans le Nothe Grits, et une association à *Diplocraterion* Torrel, 1870 tout au long du Bencliff Grits qui est également présente dans le Calcaire Oolithique de Trouville (Talbot, 1973 ; Fürsich, 1976b). Les environnements des Vaches Noires et du Dorset se trouvaient donc sous une colonne d'eau semblable, présentent des faunes similaires, mais les environnements du Dorset étaient plus proches des côtes.

Le Coral-Rag que l'on retrouve à Villers ne correspond qu'à une accumulation de débris provenant du récif corallien voisin qui se trouvait au niveau du Mont Canisy. Son équivalent au Dorset est l'Osmington Oolite Group qui présente des environnements similaires (Annexe 6 ; Fürsich, 1976b). Les deux formations présentent des environnements de barres intertidales et de lagons, donc dans des eaux très peu profondes proches des côtes, qui se trouvaient à proximité d'anciens récifs coralliens.

VI - Conclusion

Les bivalves présents dans les formations jurassiques des Vaches Noires sont l'objet d'études, mais ce rapport est le premier travail quantitatif s'intéressant aux variations des associations de faune depuis les travaux de Fürsich. Cette étude prend en compte les Marnes de Dives et de Villers qui avaient été ignorées par Fürsich, permettant d'étudier la base des Falaises des Vaches Noires et de caractériser des variations paléoenvironnementales à partir du Callovien supérieur. La diversité des bivalves semble stable au fil des formations, sauf dans les Argiles à *Lopha gregarea* où on note une chute drastique. De manière plus précise, on observe couche par couche l'évolution des faunes de bivalves dans une partie des Marnes de Dives où les relevés de faunes permettent de mettre en évidence des changements dans la sédimentation et l'hydrodynamisme. Ce travail permet une comparaison des formations locales avec celles du Dorset en Angleterre, permettant de mettre en lumière des différences et des similitudes pour les environnements passés et les bivalves observés. Des études visant à répertorier les différentes espèces des formations des Vaches Noires et leur représentation dans ces niveaux permettraient d'étudier l'évolution de la diversité de manière plus poussée qu'au travers d'une liste de présence-absence, et de discuter encore plus les associations définies par Fürsich.

Remerciements

Je tiens à remercier mes tuteurs Laurent Picot et Damien Gendry pour le temps qu'ils m'ont consacré, leurs conseils tout au long du stage et leurs accompagnements sur le terrain. Je remercie toute l'équipe du Paléospace pour la bonne humeur au sein du musée et leurs conseils tout au long du stage. Je remercie particulièrement mon collègue, colocataire et ami Lucas Gadiffet pour les bons moments passés ensemble et les cascades sur le terrain. Je remercie Alain Devillers pour la liste des bivalves présents dans chaque formation, ainsi que Barbara Hennebert, Emmanuel Jofes et Philippe Massot pour l'aide apportée sur le terrain.

Bibliographie

- Allen, J. A. (1958). On the basic form and adaptations to habitat in the Lucinacea (Eulamellibranchia). *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 241(684), p. 421-484.
- Angseesing, J. P. A. (2013). Middle Jurassic Bivalves - Burial depth in life versus disarticulation in death. *Proceedings of the Cotteswold Naturalists' Field Club* 46, p. 86-95.
- Bardet, N. (2013). Les ichthyosaures et les plésiosaures du Jurassique et du Crétacé des Falaises des Vaches Noires (Normandie, France). *Fossiles - Revue Française de Paléontologie, Hors-série* (4), p. 98-104.
- Bengtson, P., Ayoub-Hannaa, W. S., Fürsich, F. T., Heinze, M. (2014). Taxonomy and palaeoecology of *Pinna* (P.) *cretacea* (Schlotheim, 1813) from the Upper Cretaceous of the Sergipe Basin, Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 17(3), p. 289-306.
- Buffetaut, E. (2013). Deux siècles et demi de recherche scientifique aux Vaches Noires. *Fossiles - Revue Française de Paléontologie, Hors-série* (4), p. 5-12.
- Clarke, K. R., & Warwick, R. M. (1998). A taxonomic distinctness index and its statistical properties. *Journal of applied ecology*, 35(4), p. 523-531.
- Collin, P.-Y. (2000). Environments, geochemistry and processes of formation of condensed series at the Callovian-Oxfordian : from the Paris Basin to global considerations. PhD Thesis, Université de Bourgogne, Centre des Sciences de la Terre, Dijon, France, 288 pp.
- Duff, K. L. (1975). Palaeoecology of a bituminous shale : the Lower Oxford Clay of Central England. *Palaeontology*, 18(3), p. 443-482.
- Duff, K. L. (1978). Bivalvia from the English Lower Oxford Clay (Middle Jurassic). *Palaeontographical Society*, 137 pp.
- Dugué, O. (1989). Géodynamique d'une bordure de massifs anciens : la bordure occidentale du Bassin anglo-parisien au Callovo-Oxfordien (pulsations épirogéniques et cycles eustatiques). *Laboratoire de Géologie de Normandie Occidentale, Université de Caen*, 593 pp.
- Dugué, O. (1991). Comportement d'une bordure de massifs anciens et cortèges de minéraux argileux : l'exemple de la bordure occidentale du bassin Anglo-Parisien au Callovo-Oxfordien. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 81(3-4), p. 323-346.
- Dugué, O., Fily, G., & Rioult, M. (1998). Le Jurassique des côtes du Calvados : biostratigraphie, sédimentologie, paléoécologie, paléogéographie et stratigraphie séquentielle. *Bulletin trimestriel de la Société Géologique de Normandie et des Amis du Muséum du Havre*, 85(2), 136 pp.
- Dugué, O., Benabdellouahed, M., & Gérard, J. (2016). Le Jurassique de Normandie : falaises du Bessin et du pays d'Auge. *RST 2016*, 120 pp.
- Fürsich, F. T. (1976a). Fauna-substrate relationships in the Corallian of England and Normandy. *Lethaia*, 9(4), p. 343-356.
- Fürsich, F. T. (1976b). The use of macroinvertebrate associations in interpreting Corallian (Upper Jurassic) environments. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 20(3), p. 235-256.
- Fürsich, F. T. (1977). Corallian (Upper Jurassic) marine benthic associations from England and Normandy. *Palaeontology*, 20, p. 337-385.
- Fürsich, F. T., Werner, W., Schneider, S. (2009). Autochthonous to parautochthonous bivalve concentrations within transgressive marginal marine strata of the Upper Jurassic of Portugal. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*, 89, p. 161-190.
- Godallier C. (2022). Réalisation d'un guide d'aide à la reconnaissance de fossiles, appuyée par la révision d'une portion callovienne des falaises des Vaches Noires (Houlgate, Normandie). Mémoire Master 2 Université de Rennes, 20 pp.

- Hébert**, E. (1860). Du Terrain jurassique supérieur sur les Côtes de la Manche. *Bull. Soc. Géol. France*, 2(17), p. 300-316.
- Heip**, C. H., Herman, P. M., Soetaert, K. (1998). Indices of diversity and evenness. *Oceanis*, 24(4), p. 61-88.
- Hua**, S., Liston, J., Tabouelle, J. (2024). The Diet of *Metriorhynchus* (Thalattosuchia, Metriorhynchidae): Additional Discoveries and Paleoeological Implications. *Fossil Studies*, 2(1), p. 66-76.
- Hudson**, J. D. (1982). Pyrite in ammonite-bearing shales from the Jurassic of England and Germany. *Sedimentology*, 29(5), p. 639-667.
- Johnson**, A. L. (1984). The palaeobiology of the bivalve families Pectinidae and Propeamussiidae in the Jurassic of Europe. *Zitteliana*, 11, 235 pp.
- Koppka**, J. (2015). Revision of the Bivalvia from the Upper Jurassic Reuchenette Formation, Northwest Switzerland - Ostreoidea. *Zootaxa* 3927(1), 117 pp.
- Lazo**, D. G. (2003). Taxonomy, facies relationships and palaeobiology of bakevelliid bivalves from the Lower Cretaceous of west-central Argentina. *Cretaceous Research*, 24(6), p. 765-788.
- Lebrun**, P., & Courville, P. (2013). Le Jurassique des falaises des Vaches Noires. *Fossiles - Revue Française de Paléontologie, Hors-série* (4), p. 16-28.
- Lefort**, A. (2011). La limite Oxfordien-Kimméridgien (Jurassique Supérieur) : Stratigraphie et paléoenvironnements dans les domaines Téthysien (Est et Sud du Bassin de Paris, France) et Boréal (Île de Skye, Écosse). *Thèse de Doctorat, Université Henri Poincaré – Nancy I*, 307 pp.
- Le Mort**, J., Martin, J. E., Picot, L., Hua, S. (2022). First description of the most complete *Metriorhynchus* aff. *superciliosus* (Thalattosuchia) specimen from the Callovian of the Vaches-Noires cliffs (Normandy, France) and limitations in the classification of Metriorhynchidae. *Annales de Paléontologie*, 108(3), 20 pp.
- McCartney**, M. A. (2021). Structure, function and parallel evolution of the bivalve byssus, with insights from proteomes and the zebra mussel genome. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 376(1825), 20200155.
- Martill**, D. M., & Hudson, J. D. (1991). Fossils of the Oxford Clay, palaeontological association field guide to fossils. *London, UK: The Palaeontological Association*, 288 pp.
- Monvoisin** E., Allain R., Buffetaut E., Picot L. (2022). New data on the theropod diversity from the Middle to Late Jurassic of the Vaches Noires cliffs (Normandy France). *Geodiversitas*, 44(12), p. 385-415.
- Morton**, B. (1987). The functional morphology of *Neotrigonia margaritacea* (Bivalvia : Trigonicea), with a discussion of phylogenetic affinities. *Records of the Australian Museum*, 39(6), p. 339-354.
- Nicol**, D. (1952). Nomenclatural review of genera and subgenera of Chamidae. *Journal of the Washington Academy of Sciences*, 42(5), p. 154-156.
- Packer**, S. L. (2020). Geoduck aquaculture : a review of reproduction, farming and potential ecological impacts of *Panopea generosa* and other *Panopea* sp. *Current Topics in Molluscan Aquaculture*, 23, 83 pp.
- Pugaczewska**, H. (1986). Bivalvia of the Polish Middle Jurassic and remarks on their paleoecology. *Acta Palaeontologica Polonica*, 31(1-2), 77 pp.
- Raspail**, J. (1901). Contribution à l'étude de la falaise jurassique de Villers-sur-Mer. *La Feuille des Jeunes Naturalistes*, 4(365), p. 125-126.
- Richter**, D. K. (1983). Calcareous ooids: a synopsis. In *Coated grains* (pp. 71-99). *Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg*.
- Riout**, M., Coutard, J.-P., Quérière, P. de la, Halluin, M., Larssonneur, C., Pellerin, J. (1989). Notice de la carte de Caen. *Carte géologique de la France à 1/50000. Ed. B.R.G.M.*, 104 pp.
- Roulland**, T., Maquaire, O., Costa, S., Compain, V., Davidson, R., Medjkane, M. (2019). Dynamique des falaises des Vaches Noires : analyse diachronique historique et récente à l'aide de documents multi-sources (Normandie, France). *Géomorphologie : relief, processus, environnement*, 25(1), p. 37-55.
- Runnegar**, B. (1974). Evolutionary history of the bivalve subclass Anomalodesmata. *Journal of Paleontology*, p. 904-939.
- Strasser**, A., Védérine, S., Stienne, N. (2012). Rate and synchronicity of environmental changes on a shallow carbonate platform (Late Oxfordian, Swiss Jura Mountains). *Sedimentology*, 59, p. 185-211.
- Sztajner**, P. (2020). The mode of life in the genus *Pholadomya* as inferred from the fossil record. *Geosciences*, 10(10), 397 pp.
- Talbot**, M. R. (1973). Major sedimentary cycles in the Corallian Beds (Oxfordian) of southern England. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 14(4), 293-317 p.
- Villamil**, T., Kauffman, E. G., Leanza, H. A. (1998). Epibiont habitation patterns and their implications for life habits and orientation among trigoniid bivalves. *Lethaia*, 31(1), p. 43-56.
- Vullo**, R. (2013). Deux siècles et demi de recherche scientifique aux Vaches Noires. *Fossiles Revue Française de Paléontologie, Hors-série* (4), p. 85-89.
- Warwick**, R. M., & Clarke, K. R. (1995). New 'biodiversity' measures reveal a decrease in taxonomic distinctness with increasing stress. *Marine ecology progress series*, 129, p. 301-305.

Annexes :

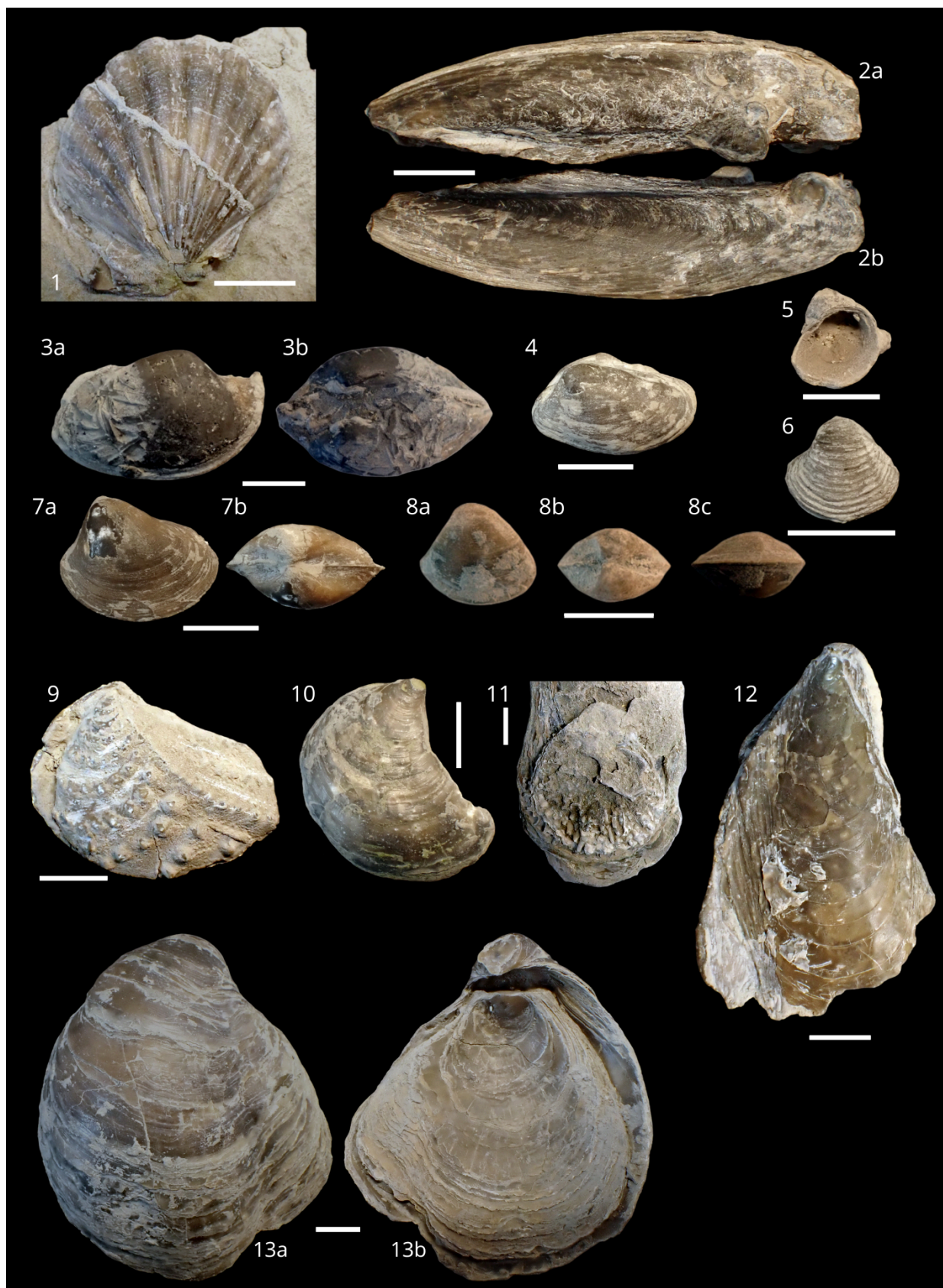
Marnes de Dives	Marnes de Villers	Oolithe ferrugineuse de Villers	Argiles à Lophagregarea
<i>Nicaniella carinata</i>	<i>Pleuromya alduini</i>	<i>Ceratomyopsis striata</i>	<i>Deltoideum delta</i>
<i>Opis</i> sp.	<i>Pholadomya paucicosta</i>	<i>Anisocardia tenera</i>	<i>Nanogyra nana</i>
<i>Thracia curtsensata</i>	<i>Pholadomya protei</i>	<i>Ceratomya</i> sp.	<i>Actinostreon gregareum</i>
<i>Thracia depressa</i>	<i>Myophorella</i> sp.	<i>Pleuromya alduini</i>	<i>Actinostreon marshii</i>
<i>Ceratomyopsis striata</i>	<i>Trigonia</i> sp.	<i>Panopea deshayesea</i>	<i>Actinostreon</i> sp.
<i>Gresslya peregrina</i>	<i>Trigonia villersensis</i>	<i>Pholadomya aequalis</i>	<i>Chlamys fibrosa</i>
<i>Pleuromya alduini</i>	<i>Modiolus bipartitus</i>	<i>Myophorella clavellata</i>	
<i>Pleuromya uniformis</i>	<i>Deltoideum delta</i>	<i>Myophorella major</i>	
<i>Pholadomya carinata</i>	<i>Gryphaea dilatata</i>	<i>Myophorella</i> sp.	
<i>Pholadomya socialis</i>	<i>Gryphaea</i> sp.	<i>Trigonia</i> sp.	
<i>Homomya inornata</i>	<i>Actinostreon erucum</i>	<i>Arcomylus pectinatus</i>	
<i>Myophorella clavellata</i>	<i>Actinostreon gregareum</i>	<i>Modiolus bipartitus</i>	
<i>Myophorella irregularis</i>	<i>Actinostreon</i> sp.	<i>Gryphaea dilatata</i>	
<i>Myophorella perlata</i>	<i>Pinna mitis</i>	<i>Gryphaea</i> sp.	
<i>Turbitrigonia incurva</i>	<i>Gervillella aviculoides</i>	<i>Nanogyra nana</i>	
<i>Trigonia elongata</i>	<i>Gervillella siliqua</i>	<i>Actinostreon gregareum</i>	
<i>Trigonia reticulata</i>	<i>Isognomon promytiloides</i>	<i>Actinostreon marshii</i>	
<i>Trigonia villersensis</i>	<i>Ctenostreon proboscideum</i>	<i>Actinostreon</i> sp.	
<i>Arcomylus pectinatus</i>	<i>Limatula corallina</i>	<i>Gervillella aviculoides</i>	
<i>Modiolus bipartitus</i>	<i>Limatula</i> sp.	<i>Gervillella siliqua</i>	
<i>Praeexogyra subrugulosa</i>	<i>Plicatula fistulosa</i>	<i>Isognomon promytiloides</i>	
<i>Gryphaea alimena</i>		<i>Limatula</i> sp.	
<i>Gryphaea dilatata</i>		<i>Camptonectes intertextus</i>	
<i>Gryphaea lituola</i>		<i>Camptonectes auritus</i>	
<i>Nanogyra nana</i>		<i>Chlamys fibrosa</i>	
<i>Actinostreon erucum</i>			
<i>Actinostreon genuflectum</i>			
<i>Actinostreon gregareum</i>			
<i>Actinostreon marshii</i>			
<i>Actinostreon solitaria</i>			
<i>Ostrea edulis</i>			
<i>Pinna</i> sp.			
<i>Gervillella siliqua</i>			
<i>Isognomon promytiloides</i>			
<i>Ctenostreon proboscideum</i>			
<i>Ctenostreon rugosum</i>			
<i>Oxytoma inaequivalvis</i>			
<i>Placunopsis socialis</i>			
<i>Chlamys fibrosa</i>			
<i>Plicatula fistulosa</i>			
<i>Arca galathea</i>			
<i>Grammatodon</i> sp.			
<i>Nuculoma castor</i>			
<i>Nuculoma longiuscula</i>			
<i>Nuculoma pollux</i>			
<i>Palaeonucula calliope</i>			
<i>Mesosaccella morrisi</i>			

Calcaire d'Auberville	Calcaire oolithique de Trouville	Coral-Rag
<i>Nicaniella carinata</i>	<i>Prorokia</i> sp.	<i>Cavilucina</i> sp.
<i>Myophorella clavellata</i>	<i>Pleuromya uniformis</i>	<i>Lithophaga</i> sp.
<i>Myophorella major</i>	<i>Trigonia</i> sp.	<i>Gryphaea</i> sp.
<i>Myophorella</i> sp.	<i>Lithophaga</i> sp.	<i>Actinostreon</i> sp.
<i>Trigonia reticulata</i>	<i>Nanogyra nana</i>	<i>Cucullaea</i> sp.
<i>Trigonia</i> sp.	<i>Limatula corallina</i>	
<i>Gryphaea dilatata</i>	<i>Camptochlamys clathrata</i>	
<i>Gryphaea</i> sp.	<i>Camptonectes auritus</i>	
<i>Nanogyra nana</i>	<i>Camptonectes intertextus</i>	
<i>Isognomon</i> sp.	<i>Chlamys fibrosa</i>	
<i>Chlamys splendens</i>	<i>Chlamys splendens</i>	

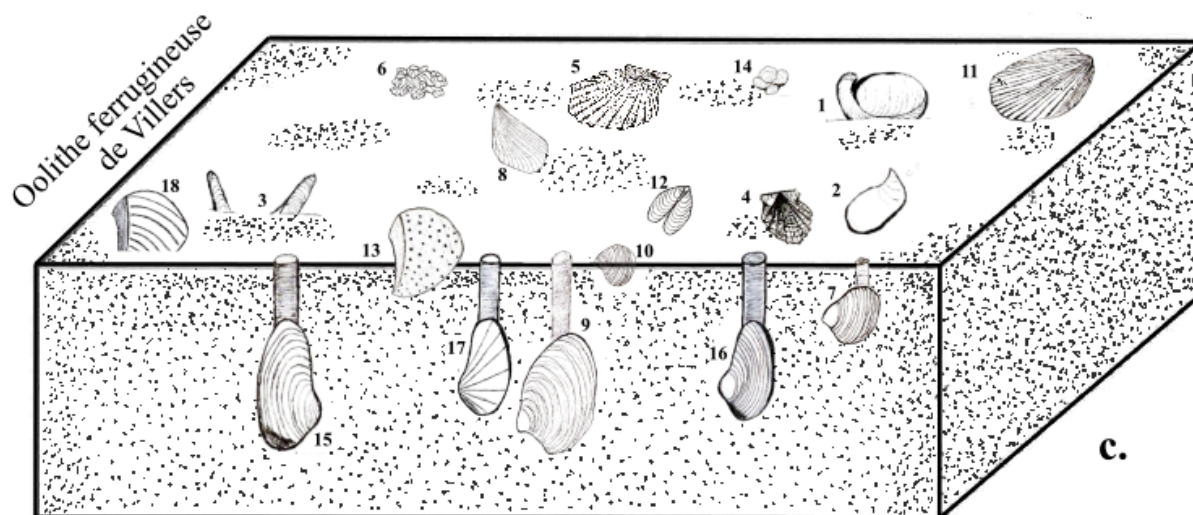
Annexe 1 : Tableau des bivalves présents dans chaque formations (d'après Rioult *et al.*, 1989, Jean-François Lhomme et les collections de Paléospace).

Genres et régime alimentaire	Épifaune				Semi-endobionte	Endofaune			
	Nageur	Libre ou cimenté	Attaché byssalement	Pendent*		Non-siphonné	Siphons courts	Siphons longs	Tube de mucus
Suspensivores									
<i>Nicaniella</i>						X			
<i>Opis</i>						X			
<i>Prorokia</i>						X			
<i>Thracia</i>								X	
<i>Ceratomyopsis</i>						X			
<i>Anisocardia</i>							X		
<i>Gresslya</i>								X	
<i>Ceratomya</i>								X	
<i>Pleuromya</i>								X	
<i>Cavilucina</i>									X
<i>Panopea</i>								X	
<i>Pholadomya</i>								X	
<i>Homomya</i>								X	
<i>Myophorella</i>					X				
<i>Turbitrignia</i>					X				
<i>Trigonia</i>					X				
<i>Arcomylus</i>			X						
<i>Modiolus</i>			X						
<i>Lithophaga</i>			X						
<i>Praeexogyra</i>		X							
<i>Deltoideum</i>		X							
<i>Gryphaea</i>		X							
<i>Nanogyra</i>		X							
<i>Actinostreon</i>		X							
<i>Ostrea</i>			X						
<i>Pinna</i>			X						
<i>Gervillella</i>			X						
<i>Isognomon</i>			X						
<i>Ctenostreon</i>			X						
<i>Limatula</i>	X		X						
<i>Oxytoma</i>			X	X					
<i>Placunopsis</i>			X						
<i>Camptochlamys</i>			X						
<i>Camptonectes</i>			X						
<i>Chlamys</i>			X						
<i>Plicatula</i>		X							
<i>Arca</i>			X						
<i>Cucullaea</i>					X				
<i>Grammatodon</i>						X			
Déposivores									
<i>Nuculoma</i>						X			
<i>Palaeonucula</i>						X			
<i>Mesosaccella</i>							X		

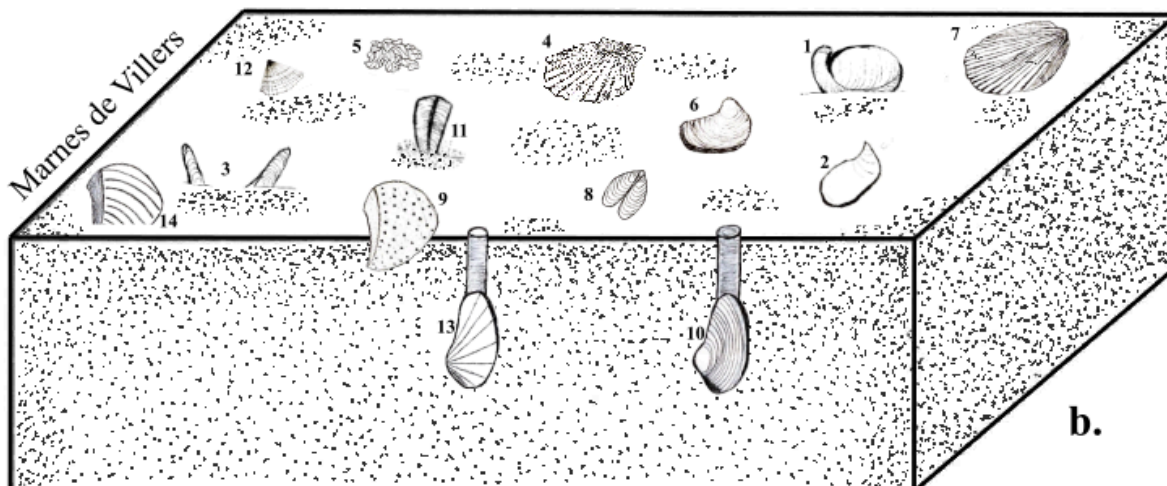
Annexe 3 : position de vie des bivalves rencontrés (modifié depuis Duff, 1978) (Nicol, 1952 ; Runnegar, 1974 ; Duff, 1978 ; Pugaczewska, 1998 ; Lazo, 2003 ; Fürsich, 2009 ; Angseesing, 2013 ; Packer, 2020 ; McCartney, 2021).



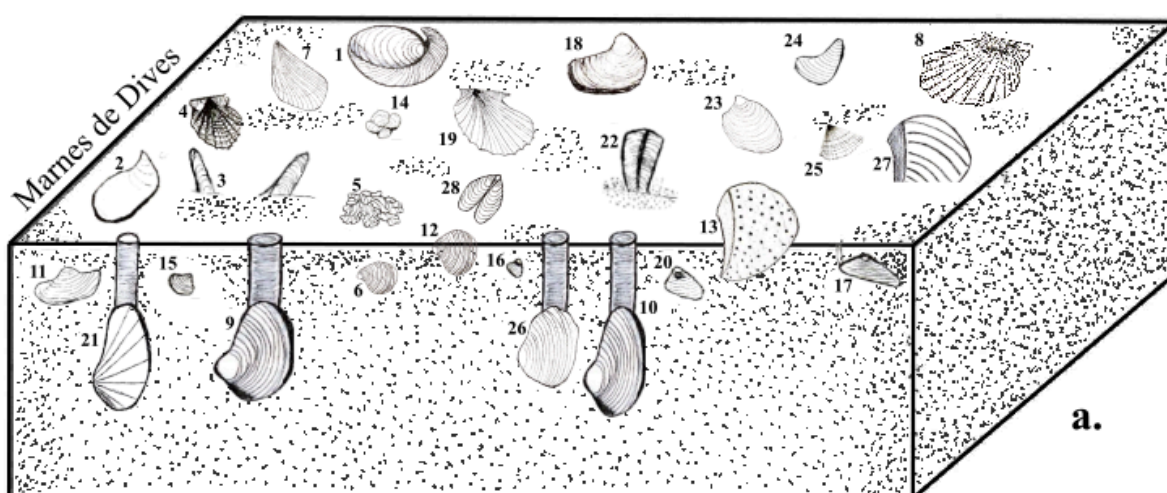
Annexe 4 : planche des bivalves récoltés pour cette étude sur le terrain des Marnes de Dives (Callovien supérieur) (échelle = 1 cm),
 1 - *Chlamys (Aequipecten) fibrosa* ; 2 - *Gervillella siliqua* (a - valve gauche, b - valve droite) ; 3 - *Grammatodon* sp. (a - valve droite,
 b - vue dorsale, c - vue frontale) ; 4 - *Mesosaccella morrissi* (valve gauche) ; 5 - *Nanogyra nana* (valve gauche) ; 6 - *Nicaniella*
(Trautscholdia) carinata ; 7 - *Palaeonucula calliope* (a - valve gauche, b - vue dorsale) ; 8 - *Nuculoma pollux* (a - valve gauche, b -
 vue dorsale, c - vue frontale) ; 9 - *Myophorella clavellata* (valve gauche) ; 10 - *Praeexogyra subrugulosa* ; 11 - *Plicatula* aff. *fistulosa*
 ; 12 - *Isognomon promytiloides* (valve gauche) ; 13 - *Gryphaea (Bilobissa) dilatata* (a - valve gauche, b - valve droite).



1 - *Gryphaea dilatata* ; 2 - *Isognomon promytiloides* ; 3 - *Gervillella siliqua* ou *G. aviculoides* ; 4 - *Chlamys fibrosa* ; 5 - *Camptonectes intertextus* ou *C. auritus* ; 6 - *Actinostreon gregareum* ou *A. erucum* ou *A. genuflectum* ou *A. marshi* ; 7 - *Anisocardia tenera* ; 8 - *Arcomytilus pectinatus* ; 9 - *Ceratomya* sp. ; 10 - *Ceratomyopsis striata* ; 11 - *Limatula* sp. ; 12 - *Modiolus bipartitus* ; 13 - *Myophorella clavellata* ou *M. major* ; 14 - *Nanogyra nana* ; 15 - *Panopea deshayesae* ; 16 - *Pholadomya aequalis* ; 17 - *Pleuromya alduini* ; 18 - *Trigonia* sp.

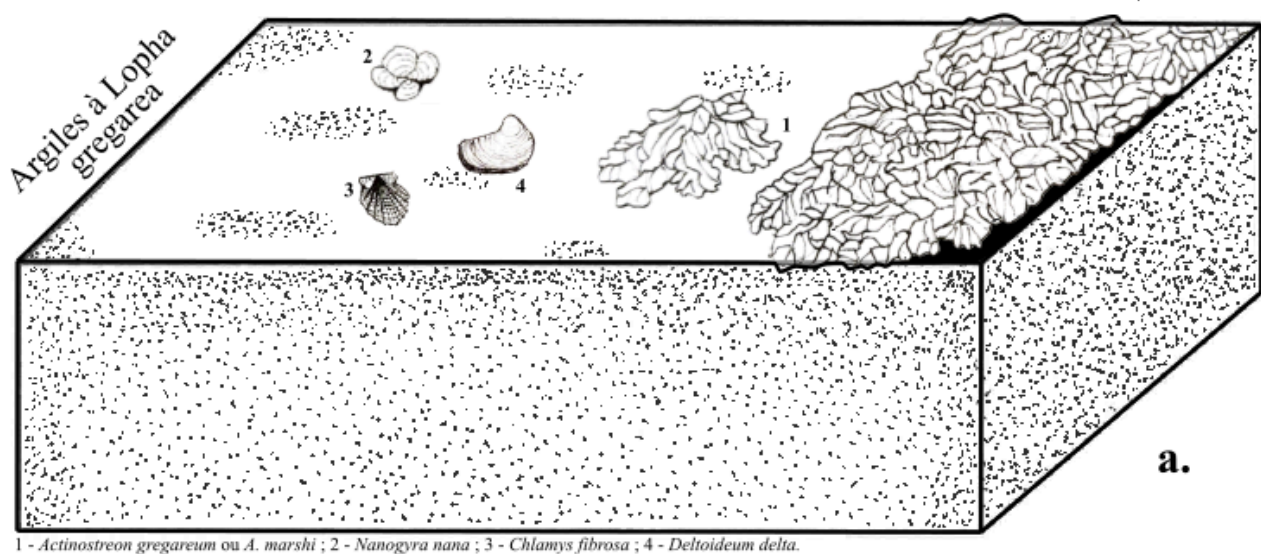
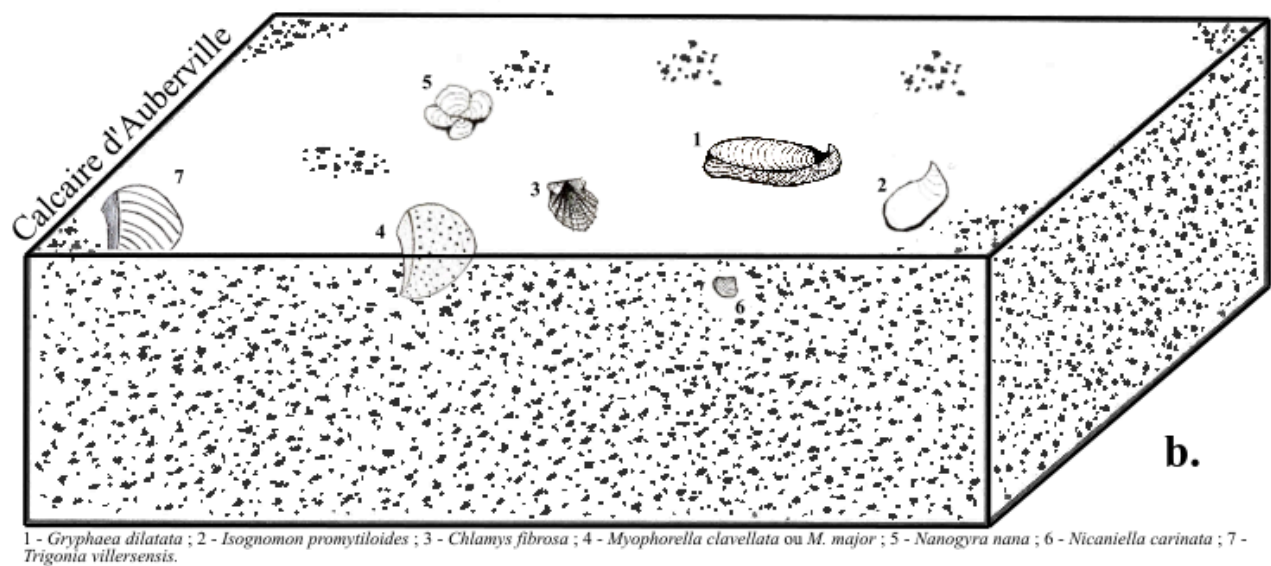
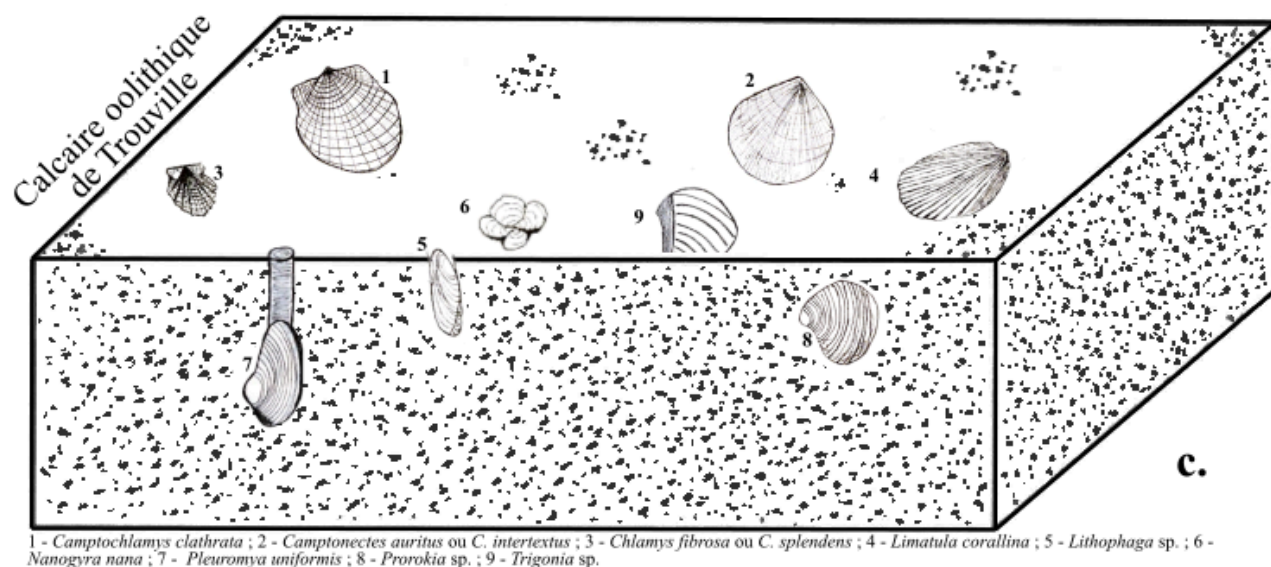


1 - *Gryphaea dilatata* ; 2 - *Isognomon promytiloides* ; 3 - *Gervillella siliqua* ou *G. aviculoides* ; 4 - *Ctenostreon proboscideum* ; 5 - *Actinostreon gregareum* ou *A. erucum* ou *A. genuflectum* ou *A. marshi* ; 6 - *Arca galathea* ou *Opis* sp. ; 7 - *Arcomytilus pectinatus* ; 8 - *Ctenostreon proboscideum* ou *C. rugosum* ; 9 - *Gresslya peregrina* ; 10 - *Pleuromya uniformis* ou *P. alduini* ou *Homomya inornata* ; 11 - *Grammatodon* sp. ; 12 - *Ceratomyopsis striata* ; 13 - *Myophorella clavellata* ou *M. irregularis* ou *M. perlata* ; 14 - *Nanogyra nana* ; 15 - *Nicaniella carinata* ; 16 - *Nuculoma pollux* ou *N. castor* ou *N. longiuscula* ; 17 - *Mesosaccella morrissi* ; 18 - *Ostrea edulis* ; 19 - *Oxytoma inaequivalvis* ; 20 - *Palaeonucula calliope* ; 21 - *Pholadomya carinata* ou *P. socialis* ; 22 - *Pinna* sp. ; 23 - *Placunopsis socialis* ; 24 - *Praeexogyra subrugulosa* ; 25 - *Plicatula* aff. *fistulosa* ; 26 - *Thracia curtensata* ou *T. depressa* ; 27 - *Trigonia elongata* ou *T. reticulata* ou *T. villersensis* ou *Turbitrigonia incurva* ; 28 - *Modiolus bipartitus*.

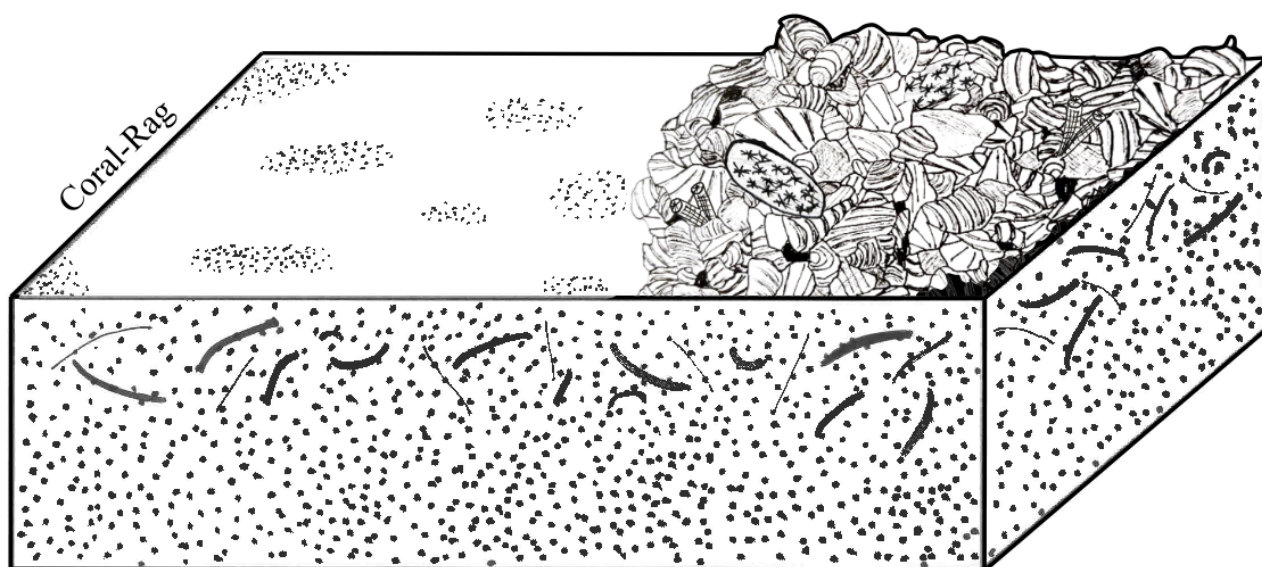


1 - *Gryphaea dilatata* ou *G. alimena* ou *G. lituola* ; 2 - *Isognomon promytiloides* ; 3 - *Gervillella siliqua* ; 4 - *Chlamys fibrosa* ; 5 - *Actinostreon gregareum* ou *A. erucum* ou *A. genuflectum* ou *A. marshi* ; 6 - *Arca galathea* ou *Opis* sp. ; 7 - *Arcomytilus pectinatus* ; 8 - *Ctenostreon proboscideum* ou *C. rugosum* ; 9 - *Gresslya peregrina* ; 10 - *Pleuromya uniformis* ou *P. alduini* ou *Homomya inornata* ; 11 - *Grammatodon* sp. ; 12 - *Ceratomyopsis striata* ; 13 - *Myophorella clavellata* ou *M. irregularis* ou *M. perlata* ; 14 - *Nanogyra nana* ; 15 - *Nicaniella carinata* ; 16 - *Nuculoma pollux* ou *N. castor* ou *N. longiuscula* ; 17 - *Mesosaccella morrissi* ; 18 - *Ostrea edulis* ; 19 - *Oxytoma inaequivalvis* ; 20 - *Palaeonucula calliope* ; 21 - *Pholadomya carinata* ou *P. socialis* ; 22 - *Pinna* sp. ; 23 - *Placunopsis socialis* ; 24 - *Praeexogyra subrugulosa* ; 25 - *Plicatula* aff. *fistulosa* ; 26 - *Thracia curtensata* ou *T. depressa* ; 27 - *Trigonia elongata* ou *T. reticulata* ou *T. villersensis* ou *Turbitrigonia incurva* ; 28 - *Modiolus bipartitus*.

Annexe 5.1 : blocs diagrammes des formations des Marnes de Dives (a), Marnes de Villers (b) et de l'Oolithe ferrugineuse de Villers (c).



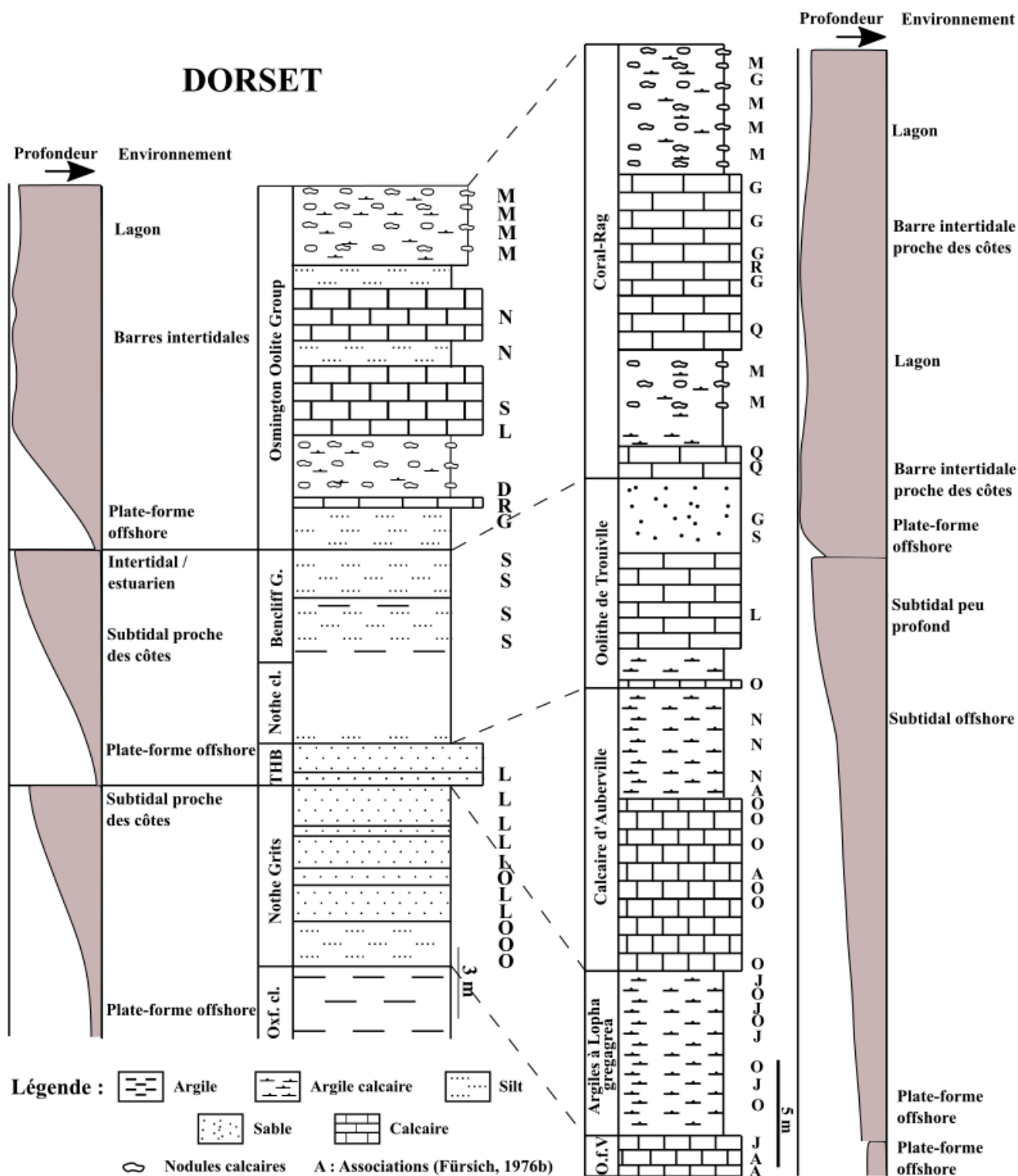
Annexe 5.2 : blocs diagrammes des formations des Argiles à Lophagregarea (a), du Calcaire d'Auberville (b) et du Calcaire oolithique de Trouville (c).



Débris coquilliers ; 1 - *Actinostreon* sp. ; 2 - *Cavilucina* sp. ; 3 - *Cucullaea* sp. ; 4 - *Gryphaea* sp. ; 5 - *Lithophaga* sp.

Annexe 5.3 : bloc diagramme de la formation du Coral-Rag.

NORMANDIE



Annexe 6 : coupes stratigraphiques simplifiée des formations callovo-oxfordiennes du Dorset, Angleterre et des Falaises des Vaches Noires avec les différentes associations de bivalves (modifiée d'après Fürsich, 1976b).