



**HAL**  
open science

# Aperçus d'un écosystème marin et de ses abords au Maastrichtien supérieur: le site nigérien d'In Daman et la mer épicontinentale du bassin des Iullemmeden

Marc Michaut

► **To cite this version:**

Marc Michaut. Aperçus d'un écosystème marin et de ses abords au Maastrichtien supérieur: le site nigérien d'In Daman et la mer épicontinentale du bassin des Iullemmeden. 2013. hal-00797424

**HAL Id: hal-00797424**

**<https://hal.science/hal-00797424v1>**

Preprint submitted on 6 Mar 2013

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

# Aperçus d'un écosystème marin et de ses abords au Maastrichtien supérieur : le site nigérien d'In Daman et la mer épicontinentale du bassin des lullemeden

Marc MICHAUT

Institut préparatoire aux études scientifiques et techniques, Université de Tunis, La Marsa, Tunisie

5 mars 2013

## **Abstract**

Many studies were performed for several decades about Nigerian maastrichtian sites and other fossiliferous sites of the same epoch in their vicinity, which allow us to reconstruct the marine epicontinental ecosystem and associated coastal ecosystems with a fair amount of accuracy. We begin with a detailed compilation of the results obtained about biotope and taphocenose. So we can try a temporal setting of the Farin-Doutchi sedimentary sequence, possibly in relation with the terminal Cretaceous eruptions of the Indian hot spot of Deccan. The ecological study in the literal sense is based on 183 species indexed from upper Maastrichtian of Niger, Nigeria and Mali. With such a number of species, we can reconstruct frequency diagrams of the ecosystem, which reveal the domination of Osteichthyes among marine macrofauna, to the detriment of Chondrichthyes and tetrapods. Trophic relations between present marine species, supplemented by some predation marks found on fossil material from In Daman, allow us to reconstruct food sequences of the marine Maastrichtian ecosystem. They are characterized by numerous trophic levels and a very great variety of ecologic behaviours, with rigorous structuring. The marine ecosystem is characterized by record productivity ; in this way, it resembles present lagoons or epicontinental ecosystems. As for the biotope, the difference is the absence of the tide, and for the biocenose, there is a much greater taxonomic diversity of big predators. Palynologic studies done by our predecessors allow us to imagine terrestrial life, with vegetable associations of a very modern aspect, dominated by angiospermales, almost looking like present tropical forest systems.

## Résumé

Les travaux effectués depuis plusieurs décennies sur les sites maastrichtiens du Niger et des pays voisins permettent d'effectuer une reconstruction assez précise de l'écosystème marin épicontinental et des écosystèmes côtiers associés. Nous commençons par une compilation détaillée des résultats obtenus sur le biotope et la taphocénose. Ceci nous permet de tenter un cadrage temporel de la séquence sédimentaire marine du Farin-Doutchi, éventuellement en relation avec un épisode éruptif du Deccan. L'étude écologique proprement dite est fondée sur 183 espèces recensées au Niger, au Nigéria et au Mali pour le Maastrichtien supérieur. Ce nombre important d'espèces autorise la construction de diagrammes de fréquences de l'écosystème, révélant une domination des ostéichthyens pour ce qui est des macroespèces marines, au détriment des chondrichthyens et des tétrapodes. Les rapports trophiques entre les espèces marines actuelles analogues, ainsi que quelques traces de prédatons relevées sur les fossiles, permettent de reconstruire les chaînes productives et alimentaires du Maastrichtien, caractérisées par un nombre élevé de niveaux trophiques, ainsi que par l'occupation de niches écologiques extrêmement variées, avec une structuration rigoureuse et une forte intrication. L'écosystème marin, de très forte productivité, ressemble à des systèmes de lagons ou de plateaux continentaux modernes, avec cependant un biotope différant par l'absence de marées, ainsi que par une bien plus grande diversité taxinomique des grands prédateurs. Les études palynologiques menées par nos prédécesseurs permettent d'imaginer, côté terre, des associations de plantes déjà dominées par les angiospermales, d'aspects très modernes et ressemblant aux systèmes forestiers tropicaux actuels.

## Sommaire

<b>1</b>	<b>Géographie, paléogéographie, géologie, minéralogie</b>	<b>3</b>
1.1	Le cadre géographique . . . . .	3
1.2	La géologie régionale et locale . . . . .	4
1.3	Paléogéographie . . . . .	5
1.4	Le climat régional au Crétacé . . . . .	8
1.5	Minéralogie . . . . .	11
1.6	Espèces soufrées et actions microbiennes . . . . .	16
<b>2</b>	<b>Eléments de la stratigraphie</b>	<b>18</b>
2.1	Généralités . . . . .	18
2.2	Lithologies particulières . . . . .	19
2.3	Interprétation des <i>bone beds</i> d'In Daman . . . . .	19
2.4	Fossilisation différentielle à In Daman . . . . .	29
2.5	Résumé historique . . . . .	34
<b>3</b>	<b>Reconstruction de l'écosystème</b>	<b>41</b>
3.1	Répertoire des espèces . . . . .	41
3.2	Répartitions des os et traces de prédation ou de charognage . . . . .	54
3.3	Les biotopes et écosystèmes locaux . . . . .	56
3.4	Ecologie générale des sites . . . . .	56
3.5	Reconstruction partielle des chaînes trophiques . . . . .	70

# 1 Géographie, paléogéographie, géologie, minéralogie



FIG. 1: Au village touareg d'In Daman en avril 2006. Réfection du toit d'une habitation pendant la saison sèche. A gauche, le préau. Les escarpements côté sud du site apparaissent en arrière-plan.

## 1.1 Le cadre géographique

L'étude écologique ne pourra commencer qu'après un examen très soigné des conditions géologiques et physiques au Maastrichtien supérieur, autrement dit du biotope. Nous serons amenés dans cette section à une reconstitution historique afin d'affiner l'origine possible des dépôts osseux du site d'In Daman et des autres sites de la même région. Les quatre sites du Maastrichtien supérieur mentionnés dans cet article sont mis en évidence sur la carte 2. Il s'agit d'In Daman, site principal, Kéhéhé, Ilatane et Mentess. On voit sur la carte le diverticule sud-ouest de l'état du Niger. Les formations étudiées se prolongent au nord-ouest à l'intérieur du Mali, et au sud dans le Nigéria. Quelques localités, ainsi que les routes les plus importantes, sont indiquées.

- In Daman, à 7 km à l'est de la ville de Kao, appartenant au département de Tahoua. Ses coordonnées sont 15° 24.9' nord, 5° 47.4' est pour le point central du site. C'est d'In Daman que provient l'essentiel du matériel étudié ici. Les fossiles de ce site furent étudiés par DE LAPPARENT qui découvrit le site, DIKOUMA pour les microfossiles et la flore, CAPPETTA pour les chondrichthyens et une partie des ostéichthyens, MICHAUT pour des ostéichthyens et des tétrapodes entre autres.
- Kéhéhé, près de la route Tahoua - Agadès, à 50 km au sud de Kao. Les coordonnées centrales de ce deuxième site sont 15° 02.0' nord, 5° 38.1' est.
- Ilatane, lieu-dit situé au sud-est de Mentess, 16° 29' nord, 4° 37' est.
- Mentess, lieu-dit mal localisable, 5 km à l'est de la frontière avec le Mali, à la même latitude qu'Agadès, précédemment étudié par ARAMBOURG, JOLEAUD, CAPPETTA.



FIG. 2: La carte ci-dessus est extraite de celle du MRE, Paris, avril 1982

Coordonnées approximatives 16° 59' nord, 4° 17' est.

Les sites d'In Daman et Kéhéhé sont situés au centre du bassin des lullemeden, ou Aulimadan, nom d'un peuple appartenant au groupe dit Touareg. La région correspond à l'extrême limite nord de l'agriculture sous pluie.

## 1.2 La géologie régionale et locale

Le bassin sédimentaire des lullemeden est délimité, au nord par les massifs composites de l'Adrar des Iforas, du Hoggar et de l'Aïr, surélevés par l'activité passée d'un point chaud, à l'est par le bassin tchadien, au sud par un bouclier archéo-protérozoïque du Nigéria, le plateau Bauchi, enfin à l'ouest par le plateau du Liptako-Gourma, formation appartenant au grand craton ouest-africain : voir la figure 3.

La photographie satellite 4a, en fausses couleurs, retravaillée d'après *Google Earth*, et la carte 4b d'après HANON [1984], BIRON [1987] représentent la même région, avec la ville de Kao à gauche et, sur la même horizontale, 7 km à l'est, le site d'In Daman. La carte géologique est ici à une échelle un peu réduite par rapport à la photographie. Formation de l'Alanbanya hachurée en verts, du Farin Doutchi en vert foncé, d'In Wagar en vert clair. Toutes les trois appartiennent au Maastrichtien supérieur. Paléocène en rouge, pour la formation de Garadoua, et en rose; formations plus récentes en orangé et tons de jaune. A In Daman, la formation du Farin Doutchi, en vert foncé, émerge de dépôts sableux très récents sur une aire de quelques dizaines d'hectares. La carte 5 représente, à la même échelle que la précédente, le site de Kéhéhé et son environnement. La largeur de l'image représente une quinzaine de km. La carte 8b reprend en la simplifiant la géologie des environs de Kao. Cette carte, adaptée de DIKOUMA, reprend les noms originaux des localités utilisés par ce dernier pour ses études, différant quelque peu des noms recueillis sur place par nous-mêmes.

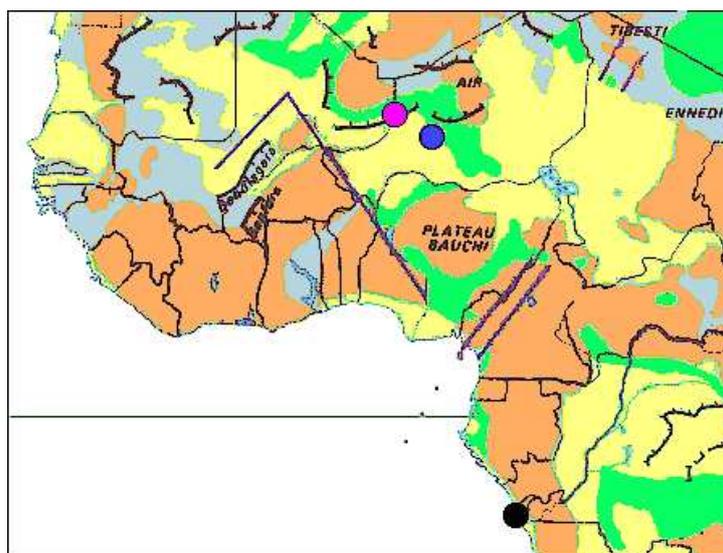


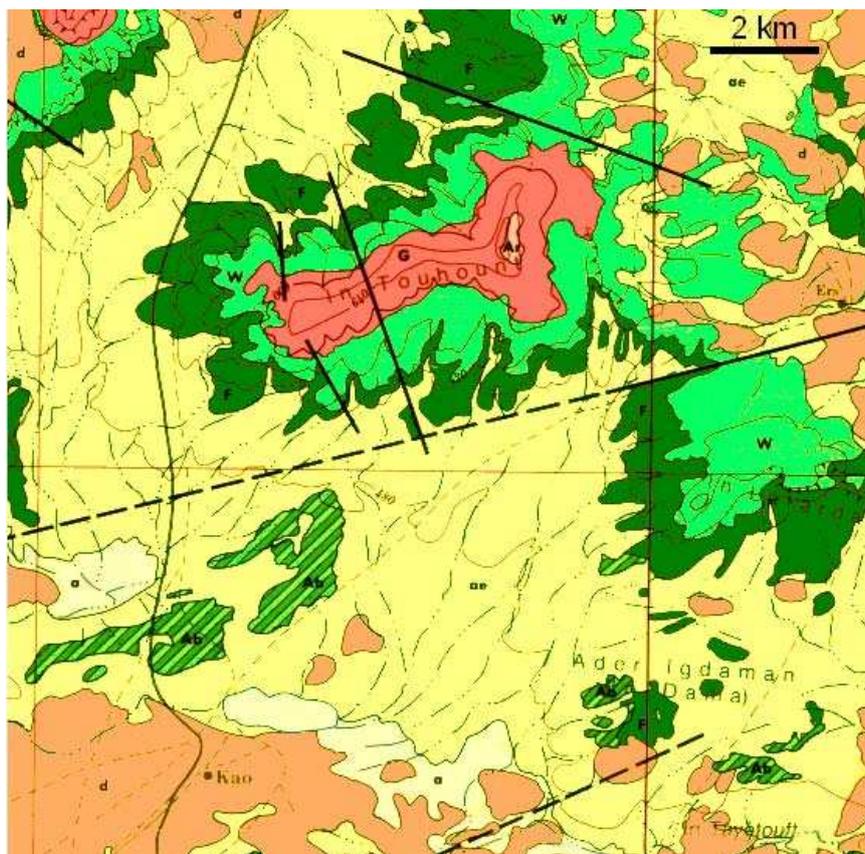
FIG. 3: Sur cette carte, adaptée de l'Atlas de l'Afrique, MDI [1977], les terrains archéens, protérozoïques ou ignés plus récents en brun ; les zones sédimentaires paléozoïques en bleu ; mésozoïques en vert ; cénozoïques et quaternaires en jaune indifférencié. Sont indiqués les sites maastrichtiens d'In Daman et Kéhéhé, confondus dans le point bleu, de Mentess et Ilatane, point mauve, de Cabinda, point noir.

### 1.3 Paléogéographie

La planche 1 page 9 montre le globe terrestre peu avant la fin du Crétacé. On remarquera la fragmentation complète de l'ancienne Pangée : les deux bassins nord et sud de l'océan Atlantique sont complètement ouverts. Toutefois l'océan Pacifique recouvre encore plus d'un hémisphère, les continents restant très ramassés. L'Inde a commencé sa course vers l'Eurasie, elle-même encore sous forme d'une accumulation d'arcs insulaires et de microcontinents. A 65 Ma ont lieu à l'ouest de l'Inde les éruptions cataclysmiques du Deccan, représenté en rouge sur ce globe. A la même époque se produit l'impact météoritique de Chicxulub, figuré par un disque blanc. Les lullemeden se trouvent équidistants de ces deux événements, et protégés des retombées directes de l'un comme de l'autre. Le Crétacé terminal de la région de Kao se caractérise, comme dans tout l'ouest africain, par une succession de transgressions marines. Les mers épicontinentales se déploient sur de vastes zones pénéplanées, à la faveur d'une subsidence locale relative et surtout d'un climat planétaire très chaud. Les calottes polaires sont quasiment inexistantes et le niveau des océans par conséquent est très élevé, en ordre de grandeur 150 à 200 m au-dessus de l'actuel, ce qui signifie en général, en l'absence de calottes polaires, l'existence de réserves d'eau douce dans des glaciers de montagnes tout au plus, par exemple en Antarctique. On peut imaginer dans la région de Kao un paysage ressemblant aux bordures de mers tropicales actuelles, avec mer, lagunes, fleuves et mangroves où sont réalisés des biotopes variés et, entre autres, divers degrés de salinité. La mise en évidence de pollen d'aspect très frais : DIKOUMA [1994], dans la plupart des strates d'In Daman démontrerait selon ce dernier auteur la proximité de la terre ferme, ou du moins de terrains marécageux. La présence de restes de grands dinosaures terrestres comme un cf. *Titanosaurus*, ainsi que de vertèbres d'hadrosaures, permet d'aboutir à la même conclusion. La région de Kao est profondément enclavée à l'intérieur du continent. Une communication marine permanente existe du côté nord avec la Téthys ; une seconde, au moins temporaire, existe du côté sud avec



(a) Vue satellite de la région de Kao. Les couleurs sont à peu près réalistes, sauf les portions très ferruginisées qui sont représentées en tons de bleu. Le lac temporaire de Kao, à gauche, en bleu lui aussi. La forme du site d'In Daman se reconnaît facilement sur la carte 4b également.



(b) Carte géologique des environs de Kao. Voir la figure 8b pour une version simplifiée.

FIG. 4: Terrains et Géologie de la région de Kao. Les deux cartes sont approximativement à la même échelle. Largeur de la vue en haut : 12.5 km ; largeur de la carte, en bas : 15.5 km.

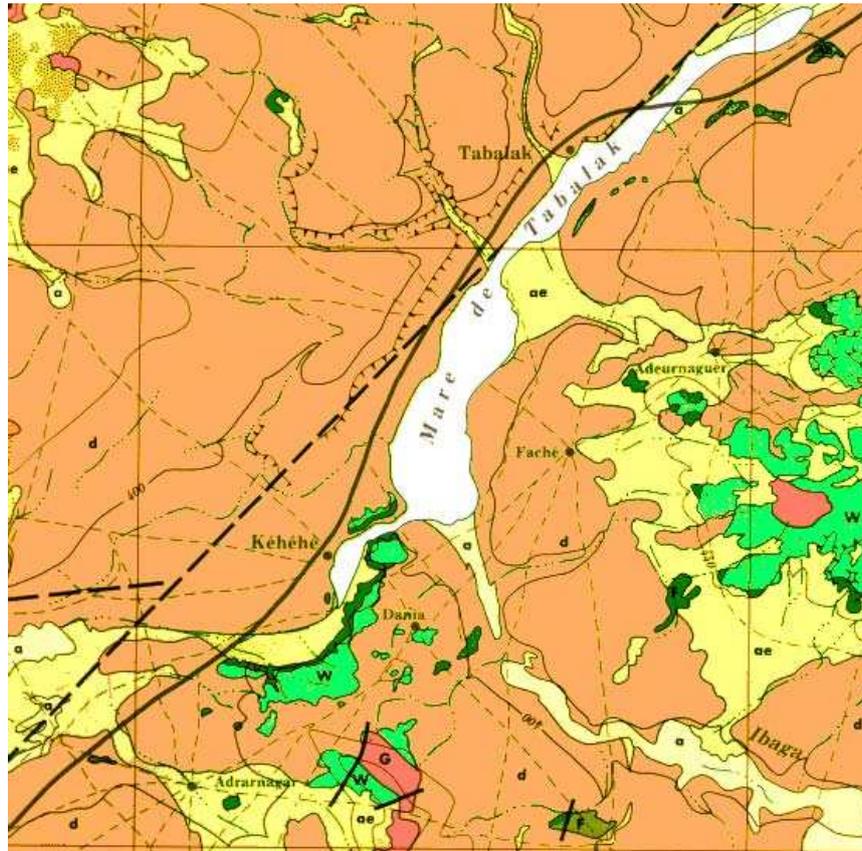


FIG. 5: Carte de la région de Kéhehé. Même légende que la précédente. L'affleurement dessiné en orangé appartient à la formation paléocène de Garadoua. Contrairement à celui d'In Daman, ce site ne laisse pas apparaître les niveaux inférieurs de la formation du Farin-Doutchi. Par contre, la formation d'In Wagar est présente par ses niveaux inférieurs. Une faille majeure, en pointillés et la route Tahoua - Agadès sont également représentées. Même échelle que la carte 4b, largeur 15.5 km.

l'océan Atlantique. La profondeur du bras de mer transcontinental peut être estimée à quelques dizaines de mètres, comme par exemple la Manche actuelle ou certains lagons tropicaux, tel celui de Maoré. L'amplitude des marées devait être très faible, de quelques centimètres à un ou deux décimètres tout au plus. Le terrain côtier était très peu incliné, avec une zone intertidale vaste, calme et probablement marécageuse, sans ravinement, avec végétation.

La reconstitution de PETERS montrée sur la figure 7 ne comporte pas de communication entre la mer intérieure et l'Atlantique. Nous lui préférons celle de KOGBE, même figure, récemment confortée par la découverte de sédiments marins au sud du Nigéria. Toutefois il n'est pas certain que la communication sud avec l'Atlantique existât en permanence.

La figure 8a reprend un détail de la carte 7, version KOGBE. Les sites d'In Daman et de Kéhehé apparaissent en bordure de la mer, dans une zone qui a laissé d'abondants dépôts de gypse, d'ailleurs exploités actuellement de manière artisanale pour alimenter une cimenterie, au détriment des fossiles. Le gypse apparaît comme évaporitique, bien que sa matière provienne, comme l'a montré DIKOUMA, d'apports continentaux et non de l'océan. DIKOUMA interprète toute la région bordière figurée sur cette carte comme une zone à lagunes et marécages séparés de la mer par des cordons littoraux. Nous préférons y voir une situation franchement marine, qui ne se différencie de la pleine mer que par une profondeur moindre : quelques mètres au

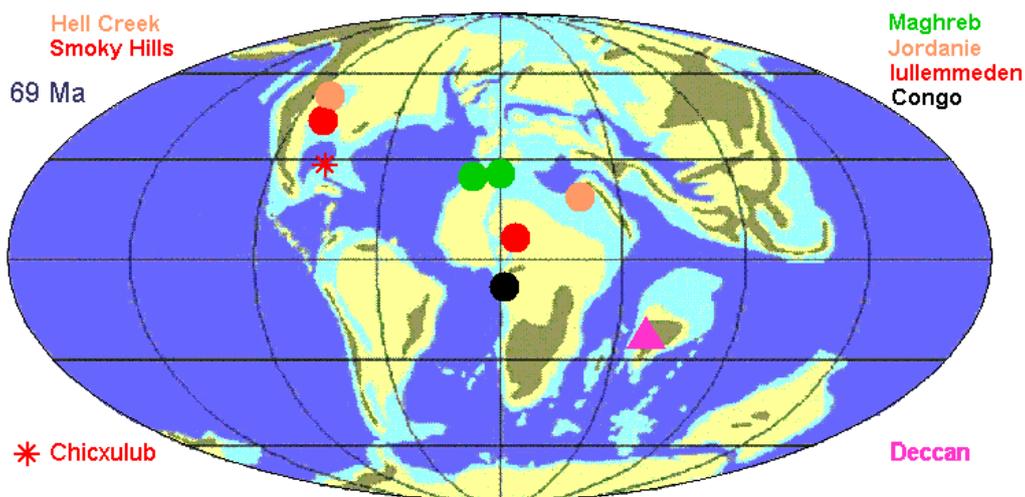


FIG. 6: Géographie terrestre au Crétacé. La carte est calée à 69 Ma. Les mers épicontinentales sont représentées en bleu pâle. Les cercles de couleur indiquent différentes localisations du Maastrichtien. Le triangle mauve situe l'éruption des trapps basaltiques du Deccan.

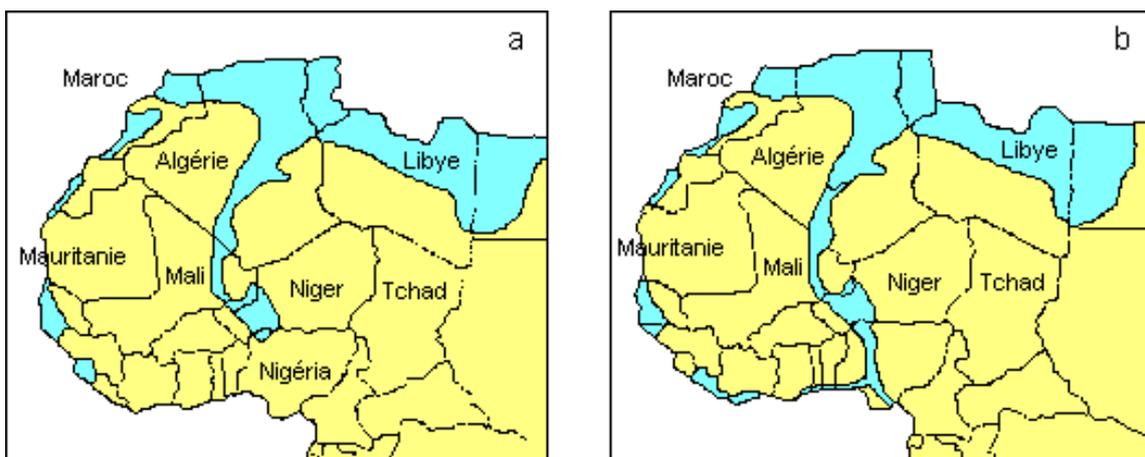
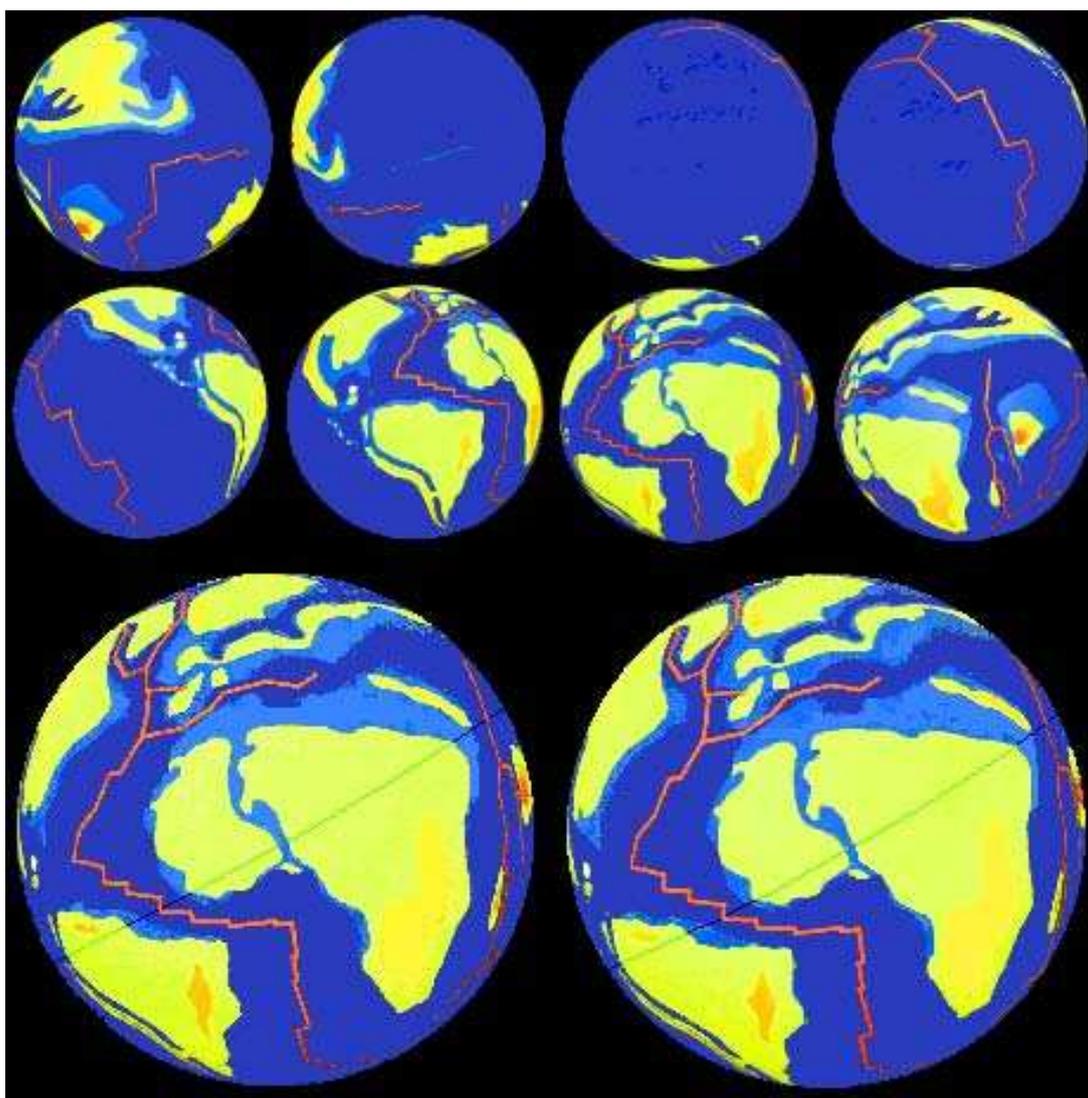


FIG. 7: Transgression maastrichtienne. (a) d'après PETTERS et (b) d'après KOGBE.

lieu de quelques dizaines de mètres. Ceci en accord avec le contenu fossile de la majorité des formations lithiques qui en proviennent : faune typiquement marine ; animaux de grandes tailles tels que les *Stratodus*, les mosasaures, un plésiosaure, etc., certains mesurant jusqu'à 10 m ou davantage, incapables de se mouvoir dans une lagune.

#### 1.4 Le climat régional au Crétacé

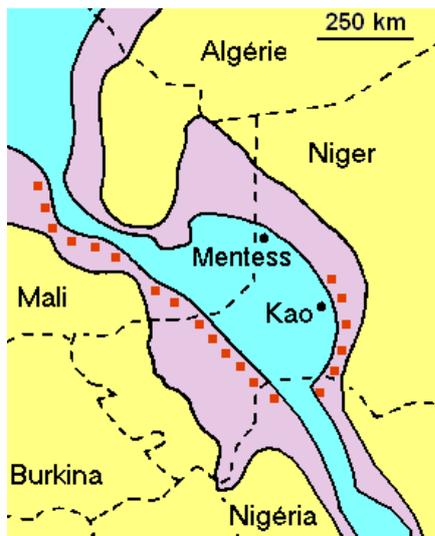
Une compilation de résultats globaux concernant le climat à la fin du Maastrichtien fournit les chiffres suivants. La température moyenne du globe vers 66 Ma était de 21 °C, contre 15 °C actuellement, avec des températures polaires de l'ordre de 13 °C en été, peut-être jusqu'à 10 °C en hiver. Les températures tropicales quant à elles étaient peu supérieures à celles de l'actuel. L'intensité solaire était presque identique à l'actuelle : 99.5%. Les températures élevées, surtout aux pôles, s'expliquent par l'effet de serre dû au dioxyde de carbone, présent à hauteur



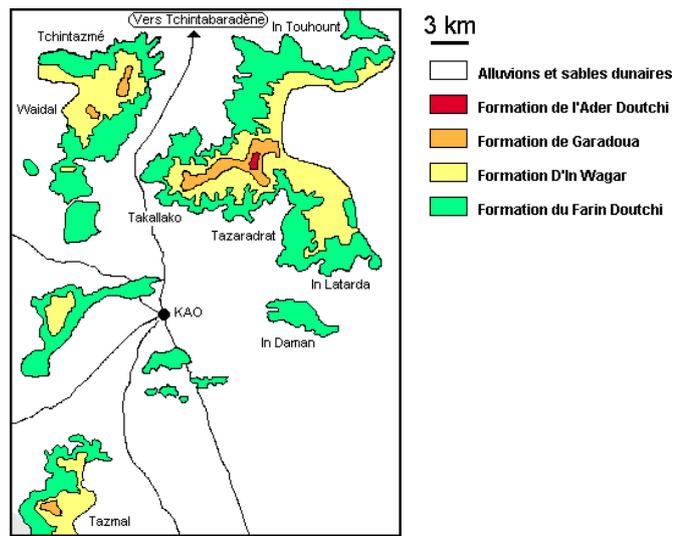
PL. 1: Globe terrestre au Crétacé terminal, vers 70 à 65 Ma. En haut, 8 vues équatoriales ; en bas, vue centrée sur les sites des Lullemeden.

de 800 ppm environ, soit trois fois sa concentration actuelle. Les modèles climatiques indiquent des vents de vitesses plus modérées qu'actuellement, en accord avec le moindre gradient de température entre l'équateur et les pôles, ainsi que des pluies plus importantes, peut-être 30% supplémentaires en moyenne sur le globe. Certaines reconstructions climatiques basées, non sur des simulations informatiques, mais sur l'observation d'évaporites, proposent des zones arides très étendues en latitude, de part et d'autre d'une étroite bande humide équatoriale ; c'est oublier que des évaporites se forment volontiers en climat chaud, même très humide, et c'est aussi en contradiction avec l'existence de fossiles de plantes manifestement adaptées à un climat hyperpluvial, dans les régions prétendument arides.

Sur la figure 9 nous avons très schématiquement indiqué comment se situe, lors des deux solstices, la ceinture des pluies équatoriales. La région étudiée, de Mentess à Kao, se trouve à des paléolatitudes comprises entre 5 et 10 degrés, dans une zone intertropicale à saisons relativement contrastées : environ 6 mois de saison des pluies avec précipitations régulières,



(a) Carte paléogéographique de la région de Kao au Maastrichtien supérieur, modifié d'après GREIGERT et d'après DIKOUMA. La mer profonde en bleu clair ; platiers et lagunes en bleu violacé. Les carrés orangés représentent des dépôts de gypse.



(b) Géologie très simplifiée de la région étudiée par DIKOUMA. Seules les formations maastrichtiennes et paléocènes ont été mises en évidence. Voir la figure 4b pour une version complète.

FIG. 8: Carte paléogéographique de la région de Kao, à gauche et géologie simplifiée au voisinage de la ville, à droite.

éventuellement orageuses, et environ 6 mois de saison dite sèche, avec des apports d'eau moins importants et sporadiques. Dans une région pénéplanée de très faible altitude, un tel climat ne demande pas d'effort d'adaptation particulier de la part de la végétation, l'apport hydrique en saison sèche étant assuré par la nappe phréatique, si ce n'est par un marécage pérenne. On imagine un couvert forestier assez dense et étagé, avec comme espèces de canopée des palmiers, des araucariacées, un *Ficus* au moins et peut-être des anacardiées et des combrétacées. Le climat était *a priori* très régulier, sans écart notable d'une année à l'autre, contrairement à ce qui se passe en climat tropical subdésertique. Les sites étudiés, enclavés au centre d'un continent, étaient à l'abri des phénomènes cycloniques violents. Les vents dominants étaient du type alizés, modérés en intensité, avec une orientation majoritaire vers le nord, apportant de l'air humide.

Que peut-on inférer concernant la circulation de l'eau à l'intérieur de la mer ? Les facteurs moteurs directs sont les différences de température, qui tendent à produire de la convection et ainsi, homogénéiser la colonne d'eau ; les différences de salinité ; l'action du vent en surface, qui crée à la fois de la houle et des courants de frottement ; l'écoulement des eaux provenant du bassin versant. En l'absence de données précises sur la forme du bassin, il est impossible de dire quels étaient les traits détaillés de la circulation. La présence de pluies abondantes au sud de la bande marine pendant l'hiver boréal, au nord pendant l'été boréal, crée par apports directs et indirects, ruissellement ou rivières, des zones hypohalines. Inversement, l'évaporation intense dans les zones ensoleillées, entraîne une sursalinité. On peut seulement imaginer sans plus de précision, qu'il existât une certaine circulation haline ou thermohaline à l'échelle du bassin. A titre de comparaison, l'eau de la Méditerranée, mer fermée elle aussi, se renouvelle en 100 ans environ ; la durée de renouvellement dans la petite mer des lullemedden devait être très inférieure à cette valeur. Une dizaine d'années semble une estimation plausible. L'étude des ichnofossiles nous conduit à imaginer une structure stratifiée de la colonne d'eau, avec

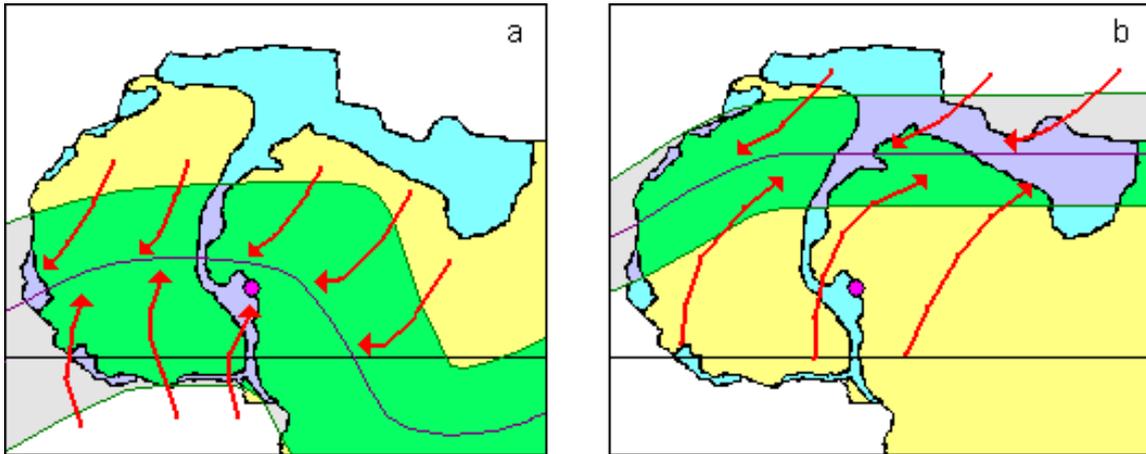


FIG. 9: Cartes climatiques au Maastrichtien. (a) : pendant l'été austral ; (b) : pendant l'été boréal. La zone de convergence intertropicale, ZCI, ou zone des moussons, est indiquée en vert, les flèches rouges montrent les directions des vents dominants. Le point mauve situe les localités étudiées : région de Kao et Mentess. Il s'agit d'une extrapolation à partir des cartes climatiques actuelles : Troposphère [a], Troposphère [b]. La ZCI est située beaucoup plus au nord qu'actuellement sur le continent africain, pour deux raisons : l'équateur au Crétacé était plus au nord qu'actuellement ; la latitude de la ZCI augmente vers le nord avec le réchauffement global du climat terrestre. Ces cartes s'accordent avec les reconstitutions paléoclimatiques de STÜBEN et al. [2003] et SELWOOD and VALDES [2006], par exemple.

un gradient de salinité orienté vers le bas. On aurait dans cette situation un courant d'eau superficielle peu salée en saison des pluies, vers l'extérieur de la ZCI, donc en direction des océans, ainsi qu'un courant profond d'eau sursalée issue de l'évaporation, toujours en direction des océans. De l'eau océanique de salinité normale pénétrerait alors dans la mer des lullemeden à profondeur intermédiaire, assurant son renouvellement. La durée du renouvellement est, exprimée en années, égale au rapport de la profondeur de la mer à l'épaisseur d'eau de pluie qui s'y accumule chaque année, diminuée de l'évaporation, cette dernière différence étant *a priori* positive dans le cas de la mer des lullemeden. On trouve ainsi un ordre de grandeur de 10 ans. La houle quant à elle, devait rester modérée. L'action de vents atteignant 50 km/h tout au plus, et seulement lors de rafales, agissant sur quelques dizaines de km, produit une amplitude de clapot qui n'atteint que rarement les 50 cm, soit 1 m crête à crête. On imagine un amortissement doux de ces vagues courtes, arrivant sur un littoral de très faible déclivité, plutôt qu'un déferlement. La végétation intertidale et subtidale, de type mangrove et herbier, pressentie par DIKOUMA et par nous-mêmes devait encore contribuer à l'atténuation progressive des vagues. Seuls des orages ou des tornades pouvaient créer des mouvements de surface plus brutaux, mais très localisés.

## 1.5 Minéralogie

### 1.5.1 Minéraux du site d'In Daman

Pour la compréhension de l'histoire passée du site, en particulier pour la reconstitution des événements ayant provoqué les accumulations de cadavres d'animaux, et aussi pour une bonne connaissance du biotope, nous devons nous intéresser, non seulement aux minéraux majoritaires des roches, mais aussi aux minéraux minoritaires et ultraminoritaires, qui sont souvent d'intéressants indicateurs. Les minéraux majoritaires sont la calcite, la dolomie, le

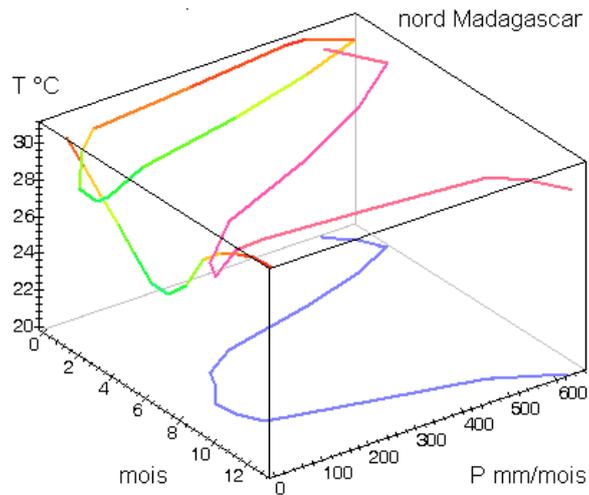


FIG. 10: Climatogramme du nord de Madagascar actuel, pris comme modèle du paléoclimat de la région de Kao et Mentess. Les mois de l'année repérés par les nombres de 0 à 12. Le mois n°0 ou n°12 est décembre ; le mois n° 6 est juin.  $P$  est la pluviosité mensuelle en mm. Courbe 3D en rose, et ses 3 projections. Températures de 25 °C en vert à 30 °C en rouge, pluviosité sur la courbe bleue.

quartz détritique et les phyllosilicates des argiles. Parmi ces derniers, on trouve par ordre décroissant en quantités, des smectites appelées aussi montmorillonites, comme la beidellite entre autres ; la kaolinite, l'illite et la palygorskite. DIKOUMA [1994] a calculé les proportions moyennes de ces 4 types d'argiles sur l'ensemble du site d'In Daman : respectivement 65 pour les smectites, puis 25 pour la kaolinite, 7 pour l'illite et enfin 3% pour le palygorskite. Ces proportions varient d'ailleurs notablement d'un niveau à l'autre.

Les minéraux minoritaires et ultraminoritaires sont des sulfates, des phosphates, des oxydes et des oxo-hydroxydes, des sulfures, la glauconie, le soufre et des hydrocarbures. Les monographies qui suivent sont une synthèse des conclusions de DIKOUMA et de nos observations et investigations personnelles.

### 1.5.2 Smectites et kaolinite

Ces deux minéraux argileux sont d'origine terrestre et se forment sous climat chaud, avec des saisons sèche et humide bien contrastées. Les smectites par macération sur des sols sub-horizontaux mal drainés, la kaolinite par lessivage de sols inclinés. On a ainsi une confirmation du paléoclimat intertropical à saisons alternées et, au vu de l'abondance des smectites, une idée du paysage, très plat et tectoniquement stable, que drainaient les fleuves afférents dans la mer épicontinentale. Les smectites sont capables d'accueillir entre leurs feuillets cristallins des molécules d'eau, ainsi que de petites molécules organiques. Elles ont en outre une action échangeuse de cations. Il est certain qu'elles jouaient un rôle important comme biotope de l'écosystème du sol marin.

### 1.5.3 Illite

DIKOUMA décrit un minéral faiblement représenté et non recristallisé, ce qui lui sert d'arguments pour affirmer l'absence de diagénèse. On a donc affaire dans les formations maastrichtiennes des lullemeden, à un matériel dans l'ensemble bien conservé depuis ses origines.

#### 1.5.4 Palygorskite

La palygorskite, ou attapulgite, est une argile magnésienne qui ne se présente que dans certains niveaux à dolomie. D'après DIKOUMA, elle se serait simplement formée *in situ* aux dépens des smectites, à la faveur d'une forte concentration en magnésium.

#### 1.5.5 Gypse

Il est omniprésent dans les niveaux marneux, argileux et ferrugineux du site. On le trouve en cristaux automorphes, voir la planche 2a, ou sous formes de cristaux aplatis en rosettes, ou bien fibreux, planche 2b, comme remplissage de couches horizontales d'épaisseurs centimétriques ou de fissures verticales d'épaisseurs centimétriques également, planche 3a, interprétées par certains auteurs comme des figures de dessiccation mais que nous préférons considérer comme des structures tardives liées aux déformations lors de l'enfouissement ou de l'affleurement des couches. Les fractures verticales sont disposées selon deux plans orthogonaux seulement, ce qui plaide bien pour une origine tectonique : des fissures de dessiccation ne sont jamais disposées de cette manière. D'autre part il n'est pas possible d'imaginer, après reconstitution des phases d'aggradation et de régression, comment les marnes ou les argilites marines auraient pu se trouver exondées. L'analyse isotopique du soufre et de l'oxygène de 8 échantillons de sulfates et de pyrite par DIKOUMA montre encore l'impossibilité d'une origine uniquement évaporitique du gypse de la formation du Farin-Doutchi à In Daman. Les  $\delta^{34}S$  de la pyrite et des sulfates sont suffisamment proches pour envisager que ces derniers proviennent en grande partie, sinon en totalité, de l'oxydation de sulfures dont le soufre était d'origine continentale. On peut se demander comment du soufre d'origine terrigène peut se retrouver dans le sédiment marin. La seule éventualité efficace est un apport sous forme solide, et non sous forme dissoute. Ce soufre était contenu dans des sulfures ou plutôt des sulfates insolubles, ou bien encore sous forme de soufre colloïdal d'origine métabolique. Remarquons encore que dans les cas d'évaporations massives, dans une sebkha ou une baie isolée par un cordon littoral, il se forme volontiers des couches de gypse massif, décimétriques à plurimétriques, accompagnées de niveaux plus minces de barytine. Ce n'est pas du tout ce que l'on peut voir dans les lullemeden. Des sols intertidaux ou subtidaux actuels montrent par contre une imprégnation diffuse en gypse, avec cristaux dispersés plus ou moins automorphes, souvent en rosettes. On peut enfin, toujours au sujet du gypse, se poser la question de sa recristallisation. Il est envisageable que le battement phréatique auquel ont été soumises les couches, a conduit à une recristallisation permanente, tant au Maastrichtien que plus tard. Le matériau date bien du Maastrichtien, mais sa forme a été profondément remaniée.

#### 1.5.6 Natrojarosite

Cet hydroxosulfate de fer III et de sodium est présent partout en imprégnation de fractures horizontales et verticales, en rognons, parfois en éléments figurés ou en moulages externes, dans les argilites grises. Voir planche 2f. Une origine précoce de la natrojarosite est possible, par oxydation bactérienne de sulfures dans un sol de type mangrove. De telles formations, de jarosite ou de natrojarosite, ont été observées dans différentes mangroves actuelles. La question se pose finalement, concernant tant la natrojarosite que le gypse, de la date de leur apparition par oxydation des sulfures formés dans un sol qui fut, à un moment donné, réducteur. Les niveaux du Farin-Doutchi sont alternativement réduits et oxydés ; un niveau donné est, soit réduit sur toute son étendue, avec argilites grises, soit oxydé sur toute son étendue avec

niveaux ferrugineux, marnes beiges. On n'observe nulle part un quelconque horizon d'oxydation traversant les différentes couches. On peut aussi considérer la rapidité de l'affleurement et du démantèlement des couches maastrichtiennes, ne laissant pas le temps à un processus oxydatif subactuel de se mettre en place. On conclut que les sulfates sont apparus pendant la sédimentation ou très peu de temps après, en tout cas au Maastrichtien.

#### 1.5.7 Bassanite

Sulfate de calcium hémihydraté, ou plâtre. Le gypse devient métastable lorsqu'il affleure dans les conditions climatiques actuelles et se déshydrate lentement. Les cristaux bassanitisés deviennent pulvérulents ou opaques : planche 2d. La bassanite se réhydrate avec augmentation de volume lors des épisodes pluvieux. Ce phénomène de déshydratations et de réhydratations successives, affectant les fissures remplies de gypse des éléments figurés, provoque une destruction rapide de ces derniers, sur des durées allant, selon nos observations, de 1 an pour les plus fragiles, à 5 ans au grand maximum pour les plus robustes. Ainsi les éluvions à la base du site ne contiennent-ils plus aucun fossile.

#### 1.5.8 Barytine

Le sulfate de baryum se rencontre en cristaux millimétriques : planche 2e, surtout dans le BBB. C'est un minéral d'accompagnement banal du gypse.

#### 1.5.9 Apatites

La principale est l'hydroxyapatite ; il existe également selon DIKOUMA de la carbonate-apatite. Ces différentes formes constituent une série continue et proviennent exclusivement de matériel détritique du vivant : planche 2j. Dans les BBB, il est certain que les cristaux d'origine des dents et autres os ont gardé leurs formes jusqu'à l'échelle micrométrique ; tout au plus y a-t-il eu diffusion et remplacements d'ions à l'intérieur d'une structure restée intacte par ailleurs. Mis à part les os et des coprolithes indubitables, tels des fèces spiralées de chondrichthyens, on trouve dans les BBB de petits cylindres d'apatite aux extrémités arrondies, parfois des sphères, dénommées *pellettoïdes* par DIKOUMA : planches 4a, 4b. Leur formation peut s'expliquer de deux façons : soit ce sont des coprolithes ; soit des microcristaux d'apatite se sont agglomérés sous l'effet d'une oscillation mécanique. On remarque le classement des diamètres de ces structures en catégories bien distinctes, ainsi que l'irrégularité de leurs longueurs. A la cassure, aucune structuration en couches concentriques n'apparaît. Enfin, la ressemblance de beaucoup d'entre elles avec des fèces d'ostéichthyens est frappante. Voir planche 4a et 4b. Nous opterons donc pour l'interprétation en tant que coprolithes de poissons prédateurs, au moins pour la majorité des pellettoïdes. La possibilité de rupture des fèces, suivie de la mise en forme de leurs fragments par roulage sur le fond sera l'explication privilégiée des pellettoïdes sphéroïdaux. Des études microanalytiques récentes de pellets phosphatés marins actuels confirment qu'ils dérivent bien de fèces de poissons carnivores consommateurs de proies à squelette phosphaté. En tout cas, la formation et / ou la préservation de telles structures, éminemment fragiles au départ, ne sont possibles qu'en milieu très calme, ce qui confirme, avec la quasi-absence de *ripple marks*, la tranquillité mécanique de la mer des lullemeden. Des *ripple marks* comme celles montrées en planche 4c page 30 sont tout à fait exceptionnelles, symétriques, de petite longueur d'onde et de faible amplitude, et témoignent d'un clapot régulier et très modéré.

#### 1.5.10 Crandallite

Il s'agit d'un hydroxyphosphate d'aluminium et de calcium. Ce minéral blanc, microcristallin, est rare dans le site d'In Daman, il se présente sous forme de granules centimétriques non figurés : planche 2k. Il résulte d'un lessivage de phosphates primaires, des apatites, sur le long terme. L'analyse détaillée de DIKOUMA montre que cette altération a eu lieu entre le Maastrichtien terminal et le Danien. Le processus exigerait, d'après une synthèse du même auteur, encore une fois un climat chaud à saisons sèche et humide bien contrastées. Les phosphates primaires ont été hydrolysés puis la crandallite est apparue *in situ*, mais après migration des ions sur quelque distance. Ainsi, aucune pseudomorphose n'a eu lieu ; on ne trouve aucun élément figuré dans les niveaux à crandallite.

#### 1.5.11 Hématite et goëthite

L'hématite, oxyde de fer III, et la goëthite, oxo-hydroxyde de fer III : planches 2g, 2h, forment l'essentiel des nombreux niveaux ferrugineux de la formation du Farin-Doutchi. On les trouve aussi en petite proportion dans les BBB et, sous forme de nodules épars, dans les niveaux argileux et marneux. Elles indiquent une oxydation complète des niveaux ou des locus concernés. Le fait que les couches ferrugineuses soient surmontées de couches réduites à sulfures et hydrocarbures indique un processus oxydatif survenu très tôt, dès le dépôt de la couche sédimentaire, avec interventions tour à tour de bactéries sulfatoréductrices, puis pour les couches oxydées, d'une oxydation des ions sulfures et fer II par le dioxygène, directe ou médiatisée par des microorganismes.

#### 1.5.12 Pyrolusite

Le dioxyde de manganèse forme des cristaux dendritiques caractéristiques dans les argilites sableuses du niveau A3 d'In Daman : planche 2i. C'est lui également qui imprègne les éléments figurés des *bone beds* noirs situés à proximité du même niveau : planches 3c, 4d. Il apparaît à la suite d'oxydation d'ions manganèse II, peut-être contenus initialement dans de l'hauérite  $MnS_2$ . La formation de pyrolusite dans les BBB noirs a été plus agressive pour les fossiles que l'imprégnation des BBB rouges par les oxydes de fer. Les premiers, bien que plus séduisants à première vue par leur intégrité macroscopique, ont perdu tous leurs détails submillimétriques.

#### 1.5.13 Pyrite

Invisible à l'œil nu, elle a été trouvée par DIKOUMA dans tous les niveaux réduits à argilites grises ainsi que dans les BBB ferrugineux. Elle indique dans tous les cas une oxydation nulle ou incomplète du niveau concerné.

#### 1.5.14 Glauconie

Ce mica vert contenant à la fois des ions  $Fe^{2+}$  et  $Fe^{3+}$  n'apparaît que rarement sous forme macroscopique. On le trouve en revêtements de certaines strates dans les argilites du niveau A7 et parfois, en association avec le gypse, dans les niveaux inférieurs : planche 2l. Elle indique un équilibre entre le fer II et le fer III, c'est-à-dire des conditions de formation modérément réductrices. Sa formation peut découler de l'action de bactéries sulfatoréductrices comme les désulfovibrionales.



FIG. 11: Cristaux cubo-octaédriques de pyrite, secondairement oxydée et pseudomorphosée en goëthite, provenant de Kéhéhé. De tels cristaux macroscopiques sont rares sur les sites.

#### 1.5.15 Soufre

Sur des fossiles fraîchement récoltés un peu en-dessous de la surface, sur le niveau A7, apparaissait du soufre pulvérulent jaune très pâle, identifiable à son odeur. Il est très probable que toutes les argiles grises en soient imprégnées. Il disparaît lors de l'affleurement, par lessivage et par sublimation.

#### 1.5.16 Hydrocarbures

Lors de fouilles dans le niveau A7, une forte odeur de pétrole se manifeste souvent. Les argiles grises sont imprégnées d'hydrocarbures et molécules dérivées, provenant de la décomposition de la matière organique du vivant maastrichtien.

### 1.6 Espèces soufrées et actions microbiennes

Nous avons évoqué à propos de la glauconie une action sulfatoréductrice de bactéries. Les désulfovibrionales étant strictement anaérobies, il est possible d'inférer que la pression partielle locale du dioxygène était très inférieure à 1 bar. Ceci se déduit aussi de l'existence du fer II dans le minéral. Il s'agit cependant d'un cas exceptionnel, comme est exceptionnelle la présence de glauconie. Plus généralement, on a affaire dans les niveaux du Farin-Doutchi à une oxydation des ions sulfure ou disulfure en soufre, puis à une oxydation de ce dernier en ions sulfate. Les responsables sont très probablement des bactéries vertes sulfureuses coloniales, qui forment des filaments ou un feutrage réticulé à l'intérieur du sédiment et sont capables de croître lentement, à la faveur de la très faible lumière qui y pénètre. Ces organismes, tels *Chlorobium*, *Pelodictyon*, *Prosthecochloris*, pour citer quelques genres définis dans l'actuel, disposent d'une bactériochlorophylle comme photorécepteur principal. Il s'agit là encore d'anaérobies strictes. On conclut que les niveaux à gypse primaire, au moment de la formation de ce dernier, étaient totalement anoxiques. Des archées sulfobiales ou thermoplasmiales sont capables aussi de réaliser les mêmes oxydations, mais leur présence est peu probable car elles sont en général acidophiles extrêmes et thermophiles.



(a) Cristal de gypse automorphe



(b) Gypse fibreux



(c) Gypse fibroradié dans une marne



(d) Gypse en partie bassanité



(e) Rosette de cristaux de barytine



(f) Natrojarosite microcristalline



(g) Hématite microcristalline



(h) Oxydes de fer et aluminium



(i) Pyrolusite dendritique



(j) Nodules d'hydroxyapatite



(k) Crandallite microcristalline



(l) Glauconie en imprégnation dans une marne

PL. 2: Minéraux du site d'In Daman. (2a) à (2f) : sulfates ; (2g) à (2i) : oxydes ; (2j) et (2k) : phosphates. Les nodules d'hydroxyapatite sont dans leur grande majorité des coprolithes, de tailles millimétrique à pluricentimétrique. Tous les minéraux montrés dans cette planche participent peu ou prou à la matière des éléments figurés positifs ou de moulages externes. Ni le quartz, ni la calcite n'ont été illustrés ici.

## 2 Éléments de la stratigraphie

### 2.1 Généralités

Nous nous en sommes tenus, en ce qui concerne la stratigraphie d'In Daman, à la nomenclature de DIKOUMA qui numérote les niveaux de A1 à A16. La figure 12 présente un ensemble de niveaux qui appartiennent tous à la formation maastrichtienne du Farin-Doutchi. C'est à HANON [1984] que l'on doit la définition des 3 membres F1, F2, F3. Le niveau A1 qui marque la transition progressive entre la formation de l'Alanbanya et celle du Farin-Doutchi, ne peut être attribué avec certitude à l'une ou à l'autre des formations. Les niveaux d'épaisseurs importantes sont de 3 types : sables ou argilites sableuses ; argilites grises ; marnes beiges. DIKOUMA interprète les premiers comme des dépôts de zone intertidale, à type par exemple de cordons littoraux. La présence de rigoles d'écoulement, de *flasers*, dans le niveau A3 entre autres, conforte cette interprétation. Le même auteur voit dans les argilites grises des dépôts infratidaux, en se fondant sur leur abondance en spores et pollens d'origine terrestre. On remarque cependant que ces argilites sont souvent très réduites, et contiennent en nombre des restes importants de grands animaux plurimétriques : tortues, mosasaures, *Stratodus*, etc. La présence de fragments de squelettes en connexion dans ces roches montre qu'elles représentent un milieu très nettement subtidal : un dépôt dans la zone de ressac aurait, en effet, inévitablement provoqué le démantèlement des squelettes. Ceci est incompatible avec une faible profondeur : nous estimons à une dizaine de mètres au moins l'épaisseur d'eau nécessaire. Les marnes beiges enfin sont vues par DIKOUMA comme des fonds marins à cachet littoral marqué, ce qui semble satisfaisant.

L'époque des dépôts est attribuable avec une quasi-certitude au Maastrichtien supérieur, c'est-à-dire à l'époque allant de 69.5 à 65 Ma, du moins selon le calage que nous avons choisi. A l'intérieur de cet intervalle existent d'après GREIGERT deux transgressions principales, nommées par ALZOUMA et par DIKOUMA *transgression du Maastrichtien supérieur* et *transgression du Maastrichtien terminal*. Les deux auteurs les répertorient respectivement sous les sigles T4 et T5, pour ALZOUMA, et T3 et T4, pour DIKOUMA. Voir la figure 16 page 38. DIKOUMA attribue d'autre part la formation du Farin-Doutchi au *Maastrichtien supérieur*, et le second membre de la formation d'In Wagar, au *Maastrichtien terminal*. Ceci signifierait un intervalle d'un million d'années au minimum entre les deux formations. Or celles-ci semblent en parfaite continuité sur des distances de plusieurs centaines de kilomètres, à tel point que les différents auteurs ont des difficultés à s'accorder sur leur délimitation. Si lacune il y a, elle ne peut être que de courte durée. Ainsi les deux formations devraient-elles relever toutes deux de la même transgression, soit l'avant-dernière, soit la dernière du Crétacé. Notons que les limites des deux transgressions proposées sur la carte de GREIGERT [1966] in ALZOUMA [1994] et DIKOUMA [1994] sont nécessairement erronées et minorent leurs extensions respectives. Ces limites ne peuvent être exploitées quant au rattachement de la formation du Farin-Doutchi à l'une ou à l'autre. L'examen très détaillé par DIKOUMA de la formation d'In Wagar semble montrer que celle-ci n'est autre que le prolongement de la formation du Farin-Doutchi, correspondant à une émergence de plus en plus poussée. Nous résumons ici les considérations développées par cet auteur. Dans la partie supérieure du Farin-Doutchi, la lumachelle à huîtres de Kao indique déjà clairement un épisode de faible profondeur, sans vertébrés de grande taille. La formation d'In Wagar quant à elle signifie dans sa partie inférieure, avec racines et bivalves, une mangrove ; dans sa partie supérieure, très rubéfiée, sans fossiles d'animaux marins mais avec de grands troncs minéralisés, des tannes ou des forêts d'arrière-mangrove. Ces types de milieux rendent bien compte des stratifications entrecroisées de la formation d'In Wagar, ainsi

que des légères érosions que celle-ci pratique dans le dernier niveau du Farin-Doutchi. Les microfossiles répertoriés par DIKOUMA dans la formation d'In Wagar existent aussi pour la plupart d'entre eux dans celle du Farin-Doutchi.

## 2.2 Lithologies particulières

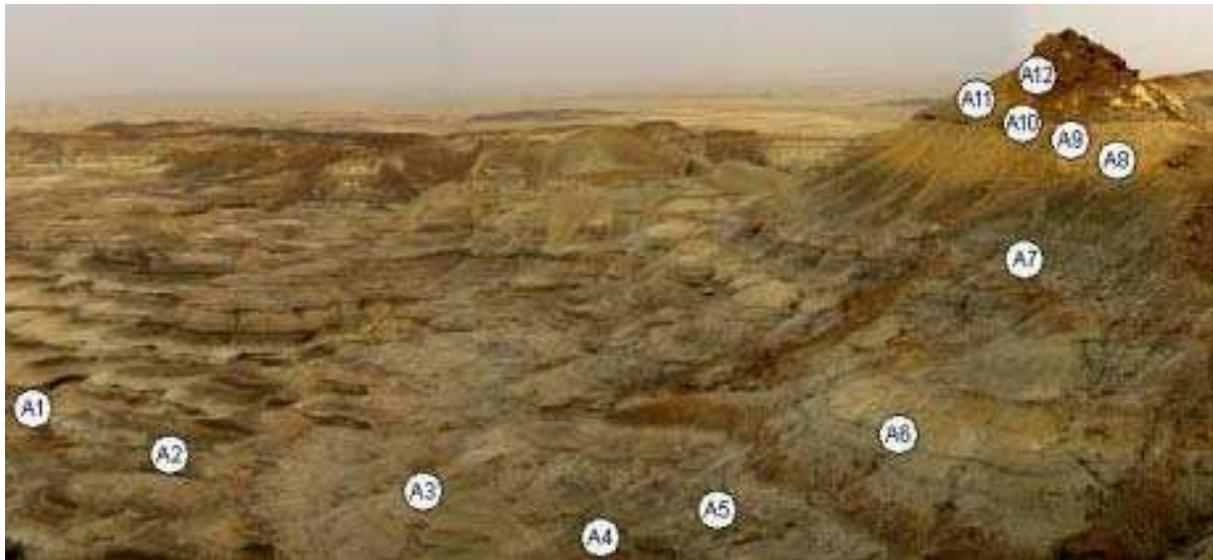
Les niveaux de schistes marneux ou argileux n'appellent pas de commentaire descriptif particulier. Leur aspect est banal et tout à fait ressemblant à d'autres gisements. Il en est de même pour les niveaux sableux ou argilo-sableux. Nous nous attacherons à interpréter quelques particularités significatives rencontrées sur certains niveaux, illustrées sur la planche 3 page 21. La photographie 3d montre un équivalent en coupe des structures observées en 3a sur une strate horizontale. Les schistes sont débités en pavés, ce qui est caractéristique d'une fracturation tectonique davantage que de fissures de dessiccation, représentées pour comparaison sur la figure 14, page 23.

Les photographies 3c et 3e illustrent l'aspect le plus fréquent d'un *bone bed* : une couche assez mince, imprégnée d'oxydes et indurée, contenant quelques os et coprolithes. Ce n'est qu'assez exceptionnellement, et localement, que ces couches sont épaissies en lentilles bourrées de fossiles. Enfin l'image 3b présente une ancienne dépression de zone intertidale ou supratidale, fortement imprégnée d'oxydes de fer et de manganèse. Ces structures reposent sur le niveau A1 essentiellement sableux. Elles ne contiennent pas d'éléments figurés macroscopiques. On retrouve des structures un peu ressemblantes, dans les niveaux supérieurs à argiles grises ; toutefois il s'agit dans ce dernier cas de terriers, d'ichnogenre *Phycosiphon*, et non de bordures indurées de marécages.

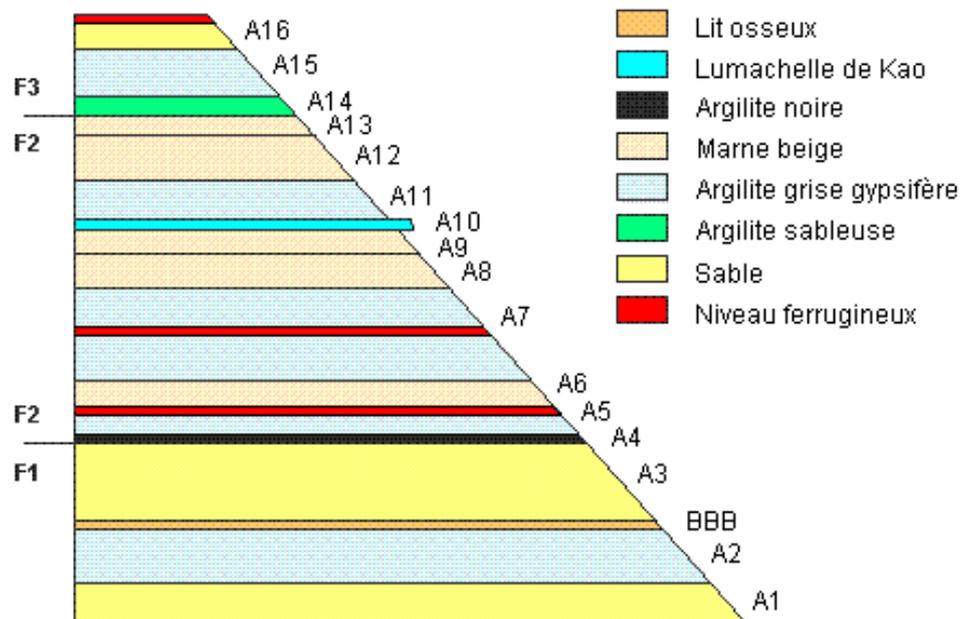
## 2.3 Interprétation des *bone beds* d'In Daman

L'explication des BB, abréviation de *bone beds*, est délicate. Il est nécessaire de rendre compte sans exception de tous les aspects de ces formations. Aucun fait constaté ne sera écarté et nous devons donner de chacun d'entre eux une explication plausible en utilisant un raisonnement hypothético-déductif.

On commence par définir clairement les différentes formations. Il existe à la transition entre les couches A2 et A3 deux niveaux de BB. *Primo*, un niveau inférieur qui se présente sous forme ferruginisée lorsque l'enfouissement des os a eu lieu en bordure de mer ou à proximité, que nous désignerons comme précédemment par BB rouge. *Secundo*, un prolongement sous-marin de ce niveau inférieur, de contenu très corrélé au précédent, qui sera nommé BB noir à cause de la pyrolusite qui le pseudomorphose. *Tertio*, un niveau supérieur situé au-dessus du BB rouge, mais qui s'est déposé sous l'eau, appelé BB mince. Ce dernier est à pyrolusite sur sa face inférieure et à oxydes de fer sur sa face supérieure. Le BB rouge est épais typiquement d'une à deux dizaines de cm au maximum, les BB noir et BB mince de quelques cm seulement. Le BB mince est assez souvent inclus entre deux plans horizontaux parfaitement nets. Son contenu est différent de ceux des BB noir et rouge. Nous avons observé en 2007 à In Daman une épaisseur de 25 cm d'argilite grise entre le BB noir et le BB mince. Remarquons qu'aucun des deux BB n'est continu. Chacun d'eux se décline sous forme de lentilles ou de bandes intercalées entre le sommet du niveau A2 et la base du niveau A3 ; il arrive fortuitement que les deux BB soient représentés sur une même coupe mais dans la plupart des cas il n'en apparaît qu'un seul, ou aucun. Sur la planche 3b, on peut voir un dépôt oxydé affleurant au sommet de A1, dépôt qui n'est pas un BB mais dont la forme peut donner une idée de celle des BB déposés ensuite au sommet de A2. DIKOUMA pour sa part décrit au mont In Touhount, au nord de Kao, deux



(a) Vue de la partie sud-ouest du site, montrant les différents niveaux. Les nombreux ressauts correspondent à des intercalations d'argilites sombres, plus résistantes, ou à de minces niveaux ferrugineux.

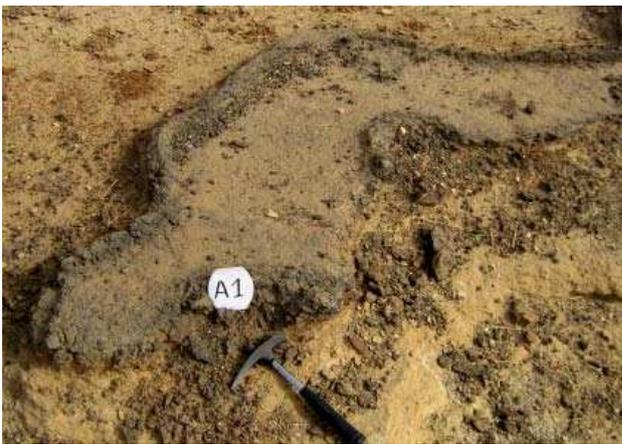


(b) Stratigraphie simplifiée, redessinée d'après DIKOUMA.

FIG. 12: Stratigraphie, vue de terrain et interprétation.



(a) Fractures verticales orthogonales, remplies de gypse, sur le niveau horizontal d'une marne.



(b) Bas-fond caparçonné, sommet de A1.



(c) BBB noir à pyrolusite au sommet de A2.



(d) Niveau A4 : marnes avec fractures verticales à natrojarosite.



(e) Niveau A6 : bone bed basal à oxydes de fer.

PL. 3: Quelques niveaux et formations structurales remarquables du site d'In Daman.

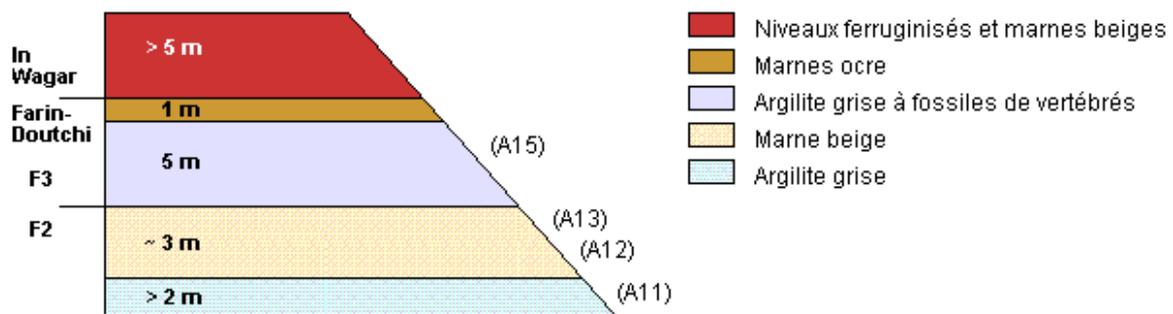


FIG. 13: Stratigraphie du site de Kéhéhé, extrémité sud-ouest. Entre parenthèses, les correspondances avec les niveaux d'In Daman présentés en figure 12b. Seule la partie supérieure extrême de la formation du Farin-Doutchi est présente, avec un passage continu vers la base de la formation d'In Wagar à travers des niveaux de plus en plus ferrugineux. Les niveaux supérieurs du Farin-Doutchi contiennent encore des restes de grandes tortues, de très grands mosasaures, de grands plésiosaures, de requins *Lamna*, ce qui indique une profondeur assez importante. La lumachelle de Kao est inapparente.

BB distants de 50 cm, le premier épais de 10 cm et le second de 2 à 3 cm. GREIGERT [1966] quant à lui a observé des épaisseurs de 10 à 80 cm. DIKOUMA cite un seul BB à In Latarda sud ; aucun BB à Tchintazmé. JONES [1948] mentionne, à Dukamaje, au Nigéria, un BB épais de 7 à 30 cm probablement équivalent à l'un des BB d'In Daman, tandis que KOGBE [1979] en a observé deux à Gilbedi, toujours au Nigéria. Ces deux localités, Dukamaje et Gilbedi sont situées dans la région de Sokoto, à plusieurs centaines de km d'In Daman ; les études citées portent sur la formation Dukamaje, qui n'est autre que le prolongement, au Nigéria, de la formation du Farin-Doutchi du Niger. Les phénomènes catastrophiques qui ont donné naissance aux BBB d'In Daman ne semblent donc pas seulement locaux, mais étendus à l'échelle d'une région, voire du continent ou davantage. Il convient de chercher comme explication à leur genèse autre chose que l'assèchement ou l'empoisonnement d'une petite lagune ou d'une baie. D'ailleurs aucune donnée lithologique n'indique, au moment du dépôt des BB, une variation significative du niveau marin. L'aggradation constatable à In Daman entre le BB rouge et le BB mince provient de la subsidence régulière du site qui, à cet endroit et à ce moment précis, n'a pas été entièrement compensée par de nouveaux dépôts. Après le BB mince, c'est d'ailleurs, dans le cas d'In Daman, le phénomène inverse qui a lieu le long du niveau A3 qui se termine par une quasi-émersion. Notons avant d'engager la discussion, qu'il existe dans le BB mince quelques rares os de *Stratodus* : planche 4a, dont on peut supposer qu'ils se sont entièrement développés entre les deux catastrophes. Ceci indique un délai de 10 ans, en ordre de grandeur et au minimum, entre ces deux épisodes. On en déduit une vitesse de sédimentation inférieure ou égale à 2.5 cm par an. Une borne inférieure est fournie d'autre part, par le fait que les os des BBB ont dû être enfouis assez rapidement, faute de quoi ils eussent été détruits par les actions mécaniques, chimiques et de charognage. Des observations personnelles sur des os de siluriformes, crânes, vertèbres et actinotriches, abandonnés sur des plages tropicales et soumis aux vagues et aux marées nous amènent à estimer le temps de survie avant enfouissement d'os de la taille des restes de *Stratodus* et assez fortement minéralisés, à une dizaine d'années ; peut-être jusqu'à une vingtaine d'années dans le contexte plus calme d'In Daman. Pour des os épais de 2 cm, il en résulte une vitesse minimale de dépôt de 1 mm par an. La vitesse de subsidence est légèrement plus grande que la vitesse de dépôt ; son ordre de grandeur serait ainsi de l'ordre de 0.1 à 2.5 cm par an. On déduit encore, en supposant la vitesse de dépôt constante, la durée



FIG. 14: Exemple actuel de fentes de dessiccation, observées sur une plage argileuse de Kourou, où le marnage atteint et dépasse 3 m, avec 2 marées par jour. Ces structures ne peuvent exister qu'en présence d'argiles, et de marées. Les strates argileuses étant omniprésentes dans la séquence du Farin-Doutchi, l'absence totale de fractures de dessiccation indique selon toute vraisemblance une absence de mouvement de marée.

de l'épisode du Farin-Doutchi, épais de 25 m à In Daman : 1000 ans au minimum, plus de 25000 ans au maximum. La borne supérieure est en effet à son tour une valeur minimale ; les dépôts d'autres niveaux que celui sur lequel le calcul est basé ont pu être notablement plus lents, et d'autre part il existe probablement des lacunes. Ces dernières considérations sont confortées par les comparaisons entre les séquences d'In Daman et d'In Latarda, distant de quelques kilomètres : certains niveaux d'In Latarda n'existent pas à In Daman. A In Daman même, les séquences diffèrent selon l'emplacement. L'analyse conduit aussi à considérer que des œufs de *Stratodus* eussent survécu, en compagnie de ceux de *Ministratodus*, lors de la première catastrophe à l'origine des BB. Toutes les espèces représentées dans les BBB ont d'ailleurs survécu : on les retrouve, sans exception, dans les niveaux supérieurs du site. Examinons les événements biologiques ayant conduit à la formation des BB épais et du BB mince. Ils sont différents pour ces deux structures. Les BB rouges sont bourrés de restes de *Stratodus* peu altérés, planche 5b, très majoritaires en volume. Les BB noirs contiennent de grandes quantités d'os de la même espèce *Stratodus indamanensis* ainsi que des coprolithes qui lui sont attribuables, également en grandes quantités, voir planche 3c. BB rouge et BB noir recèlent également en quantités importantes et peu altérés, des vertèbres et dents de chondrichthyens, planche 5a accompagnés de coprolithes spiralés caractéristiques. Dans le BB mince, seule l'espèce *Ministratodus kehehensis* est fortement représentée, accompagnée de coprolithes nombreux qui peuvent sans difficulté lui être attribués, photographiés sur la planche 4c. De nombreuses autres espèces d'ostéichthyens, de tétrapodes, sont décelables

dans les deux lits osseux, mais sont sous-représentées en volume et en qualité : leurs restes sont très abîmés, fracturés ou ont été davantage roulés, ou rongés, pour ce qui concerne le BB rouge. On conclut que dans les deux cas, BB épais et BB mince, les différentes espèces n'ont pas disparu simultanément. *Stratodus* et les chondrichthyens ont résisté plus longtemps lors de la première catastrophe et ont joué le rôle de prédateurs et / ou de charognards en dernier ressort. Cette fonction a été dévolue à *Ministratodus* dans le cas du second évènement mortifère. On remarquera encore qu'à la base du niveau A6 existe un BB mal conservé car fortement ferruginisé et gypsifié, et qu'un niveau de phosphorite pouvant atteindre 50 cm d'épaisseur est signalé par DIKOUMA à Tazaradrat à la base d'un niveau postérieur au niveau A6 d'In Daman. Des phénomènes analogues au phénomène basal du Farin-Doutchi se manifestent ainsi en d'autres niveaux de la formation, mais avec un bien moindre niveau de conservation. La durée séparant deux épisodes catastrophiques est, pour les niveaux de base proches, comprise entre 10 et 250 ans comme déjà évalué, et entre la base et le niveau A6, comprise entre 250 et 5000 ans, cette dernière borne supérieure étant, comme déjà expliqué, en réalité un minorant de la borne supérieure de la fourchette. On peut encore estimer de la même façon, comme compris entre 400 et 10000 ans la durée séparant le niveau A6 d'In Daman du niveau de phosphorite de Tazaradrat.

On sait maintenant qu'on a affaire à un phénomène récurrent, à intervalles très irréguliers qui s'échelonnent entre quelques années et quelques milliers d'années, d'extension au moins régionale, au plus planétaire, qui ne fait pas disparaître les formes de survie, œufs ou autres, des espèces, qui tue vraisemblablement toutes les formes actives mais pas instantanément, certaines survivant assez longtemps pour manger entièrement les cadavres des premières victimes. Examinons les différentes causes possibles en commençant par les causes autochtones.

1. Empoisonnement par  $H_2S$  ou  $PH_3$  produits par des bactéries réductrices dans un sol sous-marin anoxique. N'explique pas l'extension régionale du phénomène ni la mortalité différée de certaines espèces.
2. Prolifération destructrice de dioxygène, d'algues bleues par exemple. Mêmes inconvénients que l'item précédent.
3. Prolifération de micro-organismes toxiques. L'extension régionale n'est pas expliquée une fois encore.
4. Hypersalinité. Il est difficile d'imaginer comment elle peut apparaître à grande échelle dans une mer recevant des apports d'eau douce importants et réguliers. Une évaporation massive serait nécessaire, avec baisse du niveau ; rien de tel ne peut être mis en évidence.
5. Hyposalinité. On envisage cette fois un apport d'eau douce excessif : fortes précipitations. Il est difficile d'expliquer comment des espèces déjà nécessairement euryhalines auraient pu toutes périr.
6. Hyperthermie. On ne peut expliquer comment elle apparaîtrait à grande échelle sous un climat équatorial par essence très stable.
7. Hypothermie. Aucune cause autochtone ne peut être invoquée. Une baisse de la température de plusieurs degrés peut entraîner la mort d'espèces sténothermes conformément à ce qui est observé.
8. Séisme avec éventuellement tsunami. Des séismes peuvent avoir lieu en zone stable et ils sont alors particulièrement violents. La disparition différée des espèces n'est pas expliquée, l'extension régionale non plus.

Voyons ensuite les causes allochtones.

1. Chute de météorite. Devrait se produire plusieurs fois à intervalles de temps rapprochés, c'est peu envisageable *a priori* et aucune trace isotopique d'un tel phénomène n'a été trouvée dans les sédiments de l'époque.
2. Eruption volcanique importante. Peut rendre compte de la mort étagée des espèces. Le phénomène est bien susceptible également de se reproduire.

On est conduit finalement à privilégier deux explications, pour le moment chacune incomplète : un refroidissement drastique et / ou un phénomène volcanique. Aucun dépôt de volcanites n'étant détectable sur les sites, il faut envisager une éruption lointaine et cataclysmique, dont la région aurait subi les effets indirects. On pense bien sûr aux trapps du Deccan, qui ont surgi pour l'essentiel entre 65.5 et 64.4 Ma, avec aussi un premier épisode vers 67.35 Ma, dates fixées en calant la limite  $K_T$  à 65 Ma. Voir à ce sujet la figure 16 page 38. L'analyse détaillée par DIKOUMA de la microfaune et des pollens de la formation du Farin-Doutchi le conduit à rapporter celle-ci au Maastrichtien supérieur. Ce résultat semble très solide, on peut donc être sûr que nos dépôts se positionnent dans l'intervalle compris entre 69.5 et 65 Ma. En chiffre brut, la probabilité pour que les BBB puissent être dus à une éruption majeure du Deccan, survenue entre 65.5 et 65.0 Ma est égale à  $0.5/4.5 = 11.1\%$ . Les BBB d'In Daman se seraient alors formés entre 65.5 et 65 Ma. On a donc un candidat mais d'autres éruptions ont peut-être eu lieu dans le même Maastrichtien supérieur. Toujours est-il que les éruptions indiennes furent suffisamment puissantes pour déranger gravement le climat de la planète entière ; d'autres candidats, ayant eu lieu entre 69.5 et 65.5 Ma peuvent être envisagés : on connaît un premier épisode au Deccan, à 67.35 Ma. Ainsi la probabilité précédente doit-elle plutôt être ramenée à 50% pour l'intervalle de 65.5 à 65 Ma, et 50% pour la date de 67.35 Ma, au sens des probabilités bayésiennes, dépendant de nos connaissances et de notre ignorance actuelles. Si l'on retient l'hypothèse d'éruptions basaltiques, l'effet essentiel à grande distance est l'envoi dans la troposphère et la stratosphère, de grandes quantités de gaz soufrés :  $H_2S$ ,  $SO_2$ , et leur produit d'oxydation ultime  $H_2SO_4$ . Il peut s'y ajouter en cas d'explosions phréato-magmatiques par exemple, une masse importante de poussière solide. Les effets des gaz soufrés sont connus ; ce sont, *primo* l'empoisonnement de l'atmosphère et *secundo* l'injection dans la stratosphère de gouttelettes d'acide sulfurique diffusant la lumière solaire incidente et produisant ainsi, par effet parasol, un refroidissement pendant quelques mois à quelques années. Les baisses de températures évaluées après une éruption basaltique majeure sont de l'ordre de la dizaine de degrés, donc suffisantes pour anéantir une faune tropicale sténotherme. La présence éventuelle de poussières dans la stratosphère provoque également un effet réfrigérant. Les effets annexes, mal connus, sont l'amincissement ou la destruction de la couche d'ozone par  $SO_2$  ; un réchauffement à long terme provenant du dioxyde de carbone dégagé par le volcan lui-même et par les incendies induits. Ces deux effets se manifesteraient, quant à eux, à l'échelle de plusieurs décennies ou plusieurs siècles.

En définitive, les deux explications que nous avons retenues pour tenir le cahier des charges se combinent assez significativement en une seule : les hécatombes proviendraient essentiellement d'un refroidissement de plusieurs degrés, découlant lui-même d'un effet parasol, à la suite d'éruptions volcaniques considérables. Ces éruptions pourraient bien être celles du Deccan. Ce scénario a encore le mérite d'expliquer correctement la survie des œufs, chaque épisode froid n'étant que d'assez courte durée. Résiste-t-il à un examen physique plus approfondi ? Autrement dit, un délai de quelques mois est-il suffisant pour que se refroidisse une mer épicontinentale de quelques dizaines de mètres de profondeur ? La réponse est positive, car la convection thermique affecte *a priori* la totalité de la colonne d'eau peu profonde ; grâce

à la convection, celle-ci peut se retrouver en équilibre thermique avec l'atmosphère devenue plus froide au bout de quelques dizaines de jours seulement, alors que la conduction thermique opérant seule demanderait des années. Une éruption très forte peut produire un refroidissement atmosphérique d'une dizaine de degrés ou davantage, et un résultat identique pour l'eau d'une mer peu épaisse. Il n'en est pas de même pour l'océan profond, qui a pu, en plus des oeufs ou à leur place, servir de refuge aux espèces marines. La mer des lullemeden recevant, *via* les rivières, beaucoup d'eau de pluie et cette dernière dissolvant les gaz soufrés atmosphériques, il est possible en outre qu'elle eût été plus ou moins empoisonnée ou acidifiée, accroissant ainsi le stress des organismes. Une évaluation de la quantité de dioxyde de soufre déversée dans l'atmosphère montre que la concentration en  $\text{SO}_2$ , supposé également réparti sur tout le globe, ne pouvait dépasser 0.1 ppm, ce qui ne constitue pas une proportion létale. La concentration pouvait cependant être beaucoup plus importante localement, et alors fortement délétère. Sur les sites que nous étudions, qui sont éloignés du Deccan, ceci pouvait avoir lieu de manière épisodique. Ainsi, une hécatombe due à un empoisonnement de l'atmosphère, puis des eaux, n'est pas à exclure. Le gaz  $\text{SO}_2$  est assez moyennement soluble dans l'eau ; une contamination des eaux de pluie après une forte éruption est envisageable, avec cette fois des concentrations plus importantes, atteignant en ordre de grandeur dans l'eau 100 à 1000 ppm, assorties d'un  $pH$  pouvant descendre jusqu'à 3 voire 2, même à grande distance des foyers éruptifs. Après ruissellement et dilution dans l'eau de mer, la concentration redevient toutefois moins nocive. Précisons les choses avec le diagramme  $pH$ -métrique de la figure 18, obtenu sur de l'eau du lagon de Maoré. L'acide  $\text{H}_2\text{SO}_3$ , avec un premier  $pK_a$  de 1.89, et un second de 7.26, est équivalent à un monoacide fort dans le domaine de  $pH$  voisin de 7. Le diagramme réalisé avec un acide fort et une base forte montre la fragilité du potentiel hydrogène de l'eau de mer, qui est dominé par les ions  $\text{HCO}_3^-$ . L'eau de mer ne devient un tampon un peu efficace que vers un  $pH$  de 6.1, avec un pouvoir tampon  $\tau \approx 10^{-3} \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ . Dans son état natif, son pouvoir tampon vaut

$$\tau_0 = \frac{dX}{dpH} \approx 5 \cdot 10^{-4} \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}, \quad (1)$$

ce qui est très faible. Ainsi, avec seulement  $20 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$  de dioxyde de soufre, le  $pH$  diminue jusqu'à 7.5 ce qui provoque un bouleversement des écosystèmes : forte létalité avec disparition d'espèces et appauvrissement de la diversité. Une évaluation montre que cette concentration massique aurait pu être atteinte après une éruption lointaine ayant libéré au moins 50 millions de tonnes de  $\text{SO}_2$ , à mettre en regard des 100, 1000, ou jusqu'à 100,000 milliards de tonnes de roche dégagés par une éruption basaltique majeure. Cette quantité de  $5 \cdot 10^7 \text{ t}$  de  $\text{SO}_2$  est tout à fait réalisable. Un accroissement progressif de l'acidité de l'eau, étalé sur quelques semaines ou quelques mois pendant et après une forte éruption, pourrait rendre compte des aspects observés sur le terrain nigérien. Cependant, il cadre assez mal avec la survie des œufs ; l'hypothèse d'un épisode froid est peut-être meilleure à cet égard, mais il faut se rappeler que la survie peut être réalisée aussi par l'existence d'un refuge océanique. Remarquons encore qu'en présence d'un sédiment riche en carbonate de calcium, la mer des lullemeden est capable d'absorber de grandes quantités de  $\text{SO}_2$  sans que son  $pH$  descende en-dessous de 7, spécialement si le  $\text{CaCO}_3$  se trouve sous forme divisée et s'il est fréquemment mis en suspension. Mais un  $pH$  de 7 est déjà létal pour la plupart des espèces.

On doit vérifier que les intervalles évalués entre deux éruptions nuisibles envers le vivant restent plausibles. Les 3 intervalles de 10, 150, 400 ans, valeurs minimales, et de 250, 3750, 10000 ans, valeurs maximales, ont pour moyennes respectivement 220 et 5500 ans, cette

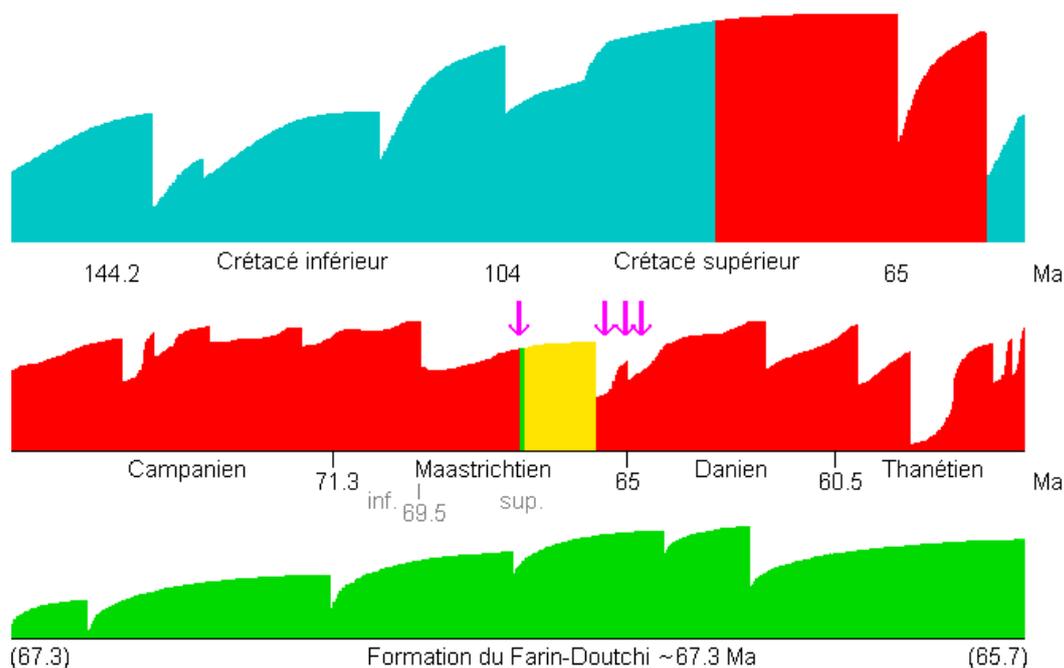


FIG. 15: Biseaux d'aggradation à 3 échelles de temps. Graphe supérieur : premier ordre, autour du Crétacé. Graphe du milieu : second ordre, fin du Crétacé supérieur et Paléocène = {Danien ; Thanétien}, d'après HAQ et al. [1987]. L'épisode du Farin-Doutchi est représenté, soit par la bande jaune selon DIKOUMA au cours de l'avant-dernière transgression du Crétacé, soit par la bande verte selon nous-mêmes. Les flèches mauves indiquent les épisodes majeurs d'éruptions au Deccan. Les dates approchées selon DIKOUMA entre parenthèses, avec une durée de l'ordre de 1.6 Ma ; la date de 67.3 Ma selon nous-mêmes, avec une durée totale inférieure à  $2.5 \times 10^4$  années,  $10^5$  années au grand maximum si l'on suppose l'existence de lacunes. Le graphe inférieur correspond au site d'In Latarda, voisin d'In Daman, étudié par DIKOUMA [1994] : voir les figures 4, page 6 et 8b, page 10. Les biseaux d'aggradation à In Daman ne seraient pas tout à fait les mêmes.

dernière valeur pouvant être plus grande en cas de lacunes. La durée totale de l'éruption majeure des plateaux du Deccan fut comprise entre 0.6 et 1.4 Ma et le volume total de lave est généralement estimé entre  $2 \cdot 10^6$  et  $3 \cdot 10^6$  km<sup>3</sup>. On déduirait des intervalles calculés un volume moyen de lave éjecté compris entre 300 et 20,000 km<sup>3</sup> ou plus, pour un épisode éruptif de la séquence éruptive majeure. Pour des épisodes d'une séquence mineure, par exemple celle qui a eu lieu vers 67.35 Ma, un volume moyen compris entre 30 et 2000 km<sup>3</sup> ou plus. De telles éruptions individuelles sont très inégales en volume : dès 10 km<sup>3</sup>, il y a hécatombe locale et perturbations climatiques globales ; on sait aussi que certaines éruptions individuelles peuvent atteindre et dépasser les 10<sup>4</sup> km<sup>3</sup>, ainsi qu'en témoignent au Deccan des coulées géantes de plusieurs dizaines de mètres d'épaisseur. Les chiffres estimés sont finalement en accord avec ce qu'on connaît des phénomènes volcaniques de grande ampleur.

On peut se poser encore une question. Les sulfates de la formation du Farin-Doutchi étant d'origine surtout continentale, le soufre dégagé par les éruptions peut-il en constituer une part significative ? Une rapide évaluation montre que non. En ordre de grandeur, 0.05% du soufre au grand maximum peut provenir des phénomènes volcaniques du Deccan ou d'ailleurs.

On constate dans l'histoire récente de la terre l'existence d'une éruption de caldeira, avec éjection d'un volume de roche de l'ordre de 1000 km<sup>3</sup>, tous les 100,000 ans environ. Ces éruptions, bien que de courtes durées et cataclysmiques à l'échelle d'un continent entier, ne

laissent pas de traces notables sur la biosphère planétaire. Il faut en conclure que l'hypothèse volcanique de l'origine des BB nécessite une éjection en un laps de temps très court de plusieurs dizaines de milliers de km<sup>3</sup> de roche, au minimum. Seul le point chaud du Deccan pouvait, à l'époque, fournir une telle prestation. L'épisode éruptif daté à 67.35 Ma a, par exemple, dégagé  $2 \cdot 10^5$  km<sup>3</sup> de lave basaltique : COURTILLOT [1993].

D'autres éruptions basaltiques du Crétacé sont documentées comme coïncidant avec des épisodes anoxiques panocéaniques : éruptions du plateau sous-marin des Caraïbes vers 93 Ma et du plateau, également sous-marin, d'Ontong-Java il y a 120 Ma. Les sédiments de ces époques sont très réduits, de couleurs sombres et des disparitions d'espèces marines sont constatées. On peut envisager un empoisonnement des eaux par les gaz éruptifs, ainsi qu'une eutrophisation consommatrice d'oxygène, provoquée par l'apport d'oligo-éléments dont la faible concentration limite en temps ordinaire les proliférations bactériennes. Les gaz réducteurs tels que H<sub>2</sub>S détruisent également le dioxygène. Des épisodes de schistes sombres encadrent la limite KT dans certaines mers ouvertes, par exemple en Tunisie. Que peut-il en être de la région d'In Daman ? Son enclavement dans l'intérieur du continent africain la rendait *a priori* insensible à ce type d'influence directe. Les explications que nous avons précédemment avancées, impliquant les éruptions du Deccan, nous paraissent préférables.

La discussion au sujet des *bone beds* n'est pas tout à fait terminée. Une caractéristique de certains BB minces n'a pas été exploitée : il s'agit de l'accumulation de coprolithes attribuables à *Ministratodus*. Les illustrations de la planche 4 : 4a, 4b et 4c, sont démonstratives à cet égard. Dans l'intervalle sédimentaire de 25 cm qui sépare le BB rouge du BB mince existent de tels coprolithes épars, déposés au cours d'une durée que nous avons estimée comprise entre 10 et 250 ans. Or le BB mince, épais de 2 ou 3 cm, contient à lui seul beaucoup plus de coprolithes que l'intervalle précédent. On avance plusieurs hypothèses :

1. Les *Ministratodus* se sont concentrés là, en zone subtidale où l'épaisseur d'eau était faible, avant de mourir en masse. Ce qui signifie qu'eux-mêmes, ou leurs proies, qui étaient des ostéichthyens étant donné les fèces phosphatées, ou les deux, recherchaient des eaux plus chaudes ou plus oxygénées.
2. La sédimentation a brutalement cessé et seuls les coprolithes ont continué de se déposer. Ceci implique une modification soudaine du régime des pluies : pas nécessairement moindres en quantité, mais moins violentes.
3. Un processus qui resterait à préciser, qui détruisait la majorité des coprolithes, a cessé de fonctionner.

Les trois explications peuvent bien sûr se combiner. Elles sont toutes compatibles sans contorsion avec le scénario d'éruption volcanique, ce qui est satisfaisant. L'item 3, peu étayé, semble moins solide que les deux autres. Nous choisirons comme plus plausible le numéro 1, la transition climatique envisagée par le numéro 2 nous paraissant exagérément improbable en zone équatoriale.

Terminons avec la discussion du charognage des cadavres déposés sur le rivage ou en eau peu profonde. Aucune trace directe n'apparaît : pas de gros nécrophage venu du continent. Cependant, on constate la disparition quasi totale des dents de *Stratodus indamanensis*. Les quelques-unes qui ont subsisté sont très bien conservées, de même que les dents de chondrichthyens, beaucoup plus nombreuses dans la taphocénose. On peut inférer que des animaux recherchant une supplémentation en calcium et / ou phosphore ont prélevé les dents de *Stratodus*. Ils n'ont pas pu en revanche, extraire celles des requins-scies, qui sont profondément enracinées et en général plus grosses aussi que celles de *Stratodus*. Nous avons personnellement

observé, en France en 2003, le prélèvement complet de la dentition d'un *Siluris glanis* échoué, par des corbeaux en l'espace de 24 heures. Au Crétacé, le littoral était fréquenté davantage par des ptérosaures, les oiseaux restant plutôt à couvert dans les zones boisées. Si l'on admet le même rapport de taille entre les dents prélevées et le charognard que dans le cas silure / corbeau, on déduit une hauteur de 75 cm environ pour des ptérosaures. La recherche de calcium de leur part se conçoit bien s'ils pondaient des œufs à coquille dure. Des charognards plus grands auraient prélevé aussi les dents de requins-scies et auraient encore soulevé et dispersé les os de *Stratodus* davantage que ce qui est observé. La taille de 75 cm doit être considérée plutôt comme un maximum. Suivant encore ce scénario, on infère que le phénomène qui a déclenché l'hécatombe marine a peu affecté les tétrapodes volants, ce qui réduit la probabilité de l'empoisonnement atmosphérique et conforte celle du refroidissement, auquel sont moins sensibles les animaux endothermes ou semi-endothermes.

## 2.4 Fossilisation différentielle à In Daman

### 2.4.1 Dimensions du matériel disponible dans les différents niveaux

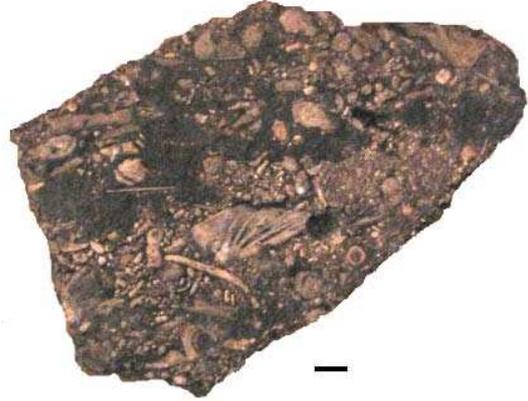
Sur les échelles de la figure 17a : en rouge, les échelles de longueurs très bien préservées sur les éléments figurés ; en jaune, préservation partielle ou aléatoire ; en bleu, pas de préservation. On voit que les niveaux de base et les niveaux supérieurs sont complémentaires. Les premiers fournissent des informations de détail sur des os ou des fragments d'os isolés, les seconds procurent des ensembles en connexion plus complets mais grossiers aux petites échelles.

### 2.4.2 Vertèbres de *Stratodus indamanensis*

L'abondance de ces éléments dans les lits osseux de base en fait un matériel de choix pour l'étude de la qualité de la préservation en fonction de la solidité de l'os et peut-être aussi d'autres facteurs liés à sa taille et à son épaisseur. 5 types de vertèbres sont distingués : *V1*, première vertèbre, à apophyse crâniale extrêmement solide, mais dont le demi-cône caudal est relativement fragile ; *PT*, vertèbres prétroncales, très robustes ; *T*, vertèbres troncales ; enfin *PC* et *C*, précaudales et caudales, fines et fragiles. Les deux derniers types sont confondus dans la statistique développée ici. Sur la figure 17b, en rouge : pourcentage de centres vertébraux intégralement préservés ; en jaune, centres vertébraux légèrement abîmés et encore mesurables ; en vert, cassés et non mesurables ; en bleu, cassés et non typables, c'est-à-dire qu'on ne peut déterminer à quelle catégorie ils appartiennent ; en bleu foncé, disparus. Il est clair que, pour une même espèce, des éléments voisins du squelette se conservent très différemment. Le matériel des BB rouges a, probablement, été roulé par des vagues de force modérée, pendant des périodes suffisamment longues pour abîmer tout élément un peu fragile. Nous avons vérifié que les éléments cassés le sont déjà, le plus souvent, dans la roche-mère : peu de fractures nouvelles sont intervenues depuis leur sortie de cette dernière. Dans certains lits à éléments noirs, pseudomorphosés en minéraux à ions Mn IV, les petits éléments fragiles sont beaucoup plus fréquents et moins cassés. Il s'agit probablement de dépôts au fond de cuvettes anoxiques relativement profondes, abritées de la houle, où les os se sont imprégnés d'ions Mn II, Mn III, Fe II. Ces formations ont été ultérieurement oxydées, d'où la pseudomorphose qui a, par ailleurs, fait disparaître tout détail plus petit que 0.2 mm.



(a) Seconde strate du BBB, avec des os de *Stratodus*.



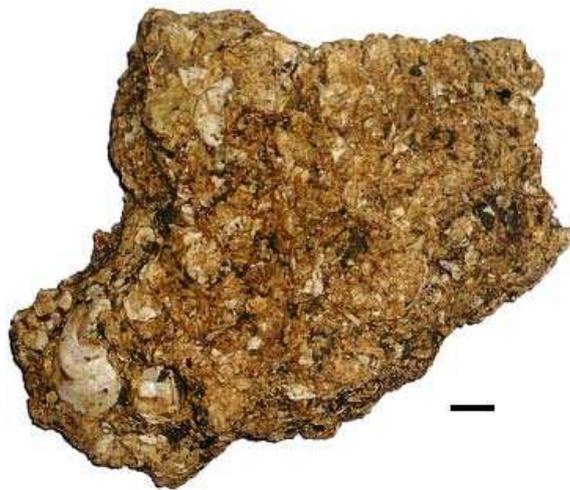
(b) Seconde strate du BBB, os de poissons et coprolithes.



(c) Seconde strate du BBB, dentaires de *Ministratodus*.



(d) BBB noir avec *ripple marks*.



(e) Lumachelle de Kao : accumulation de fragments de coquilles d'huîtres d'une seule espèce, *Crassostrea sp.*

PL. 4: Echantillons des *bone beds* des niveaux inférieurs, transition A2–A3, du site d'In Daman et lumachelle, dite de Kao, du niveau supérieur A10. Les traits de jauge mesurent tous 1 cm.



(a) Le BBB rouge *in situ*, avec ici des vertèbres de Chondrichthyens et de *Stratodus*.



(b) Un fragment de BBB rouge, en éluvion sur le site. Vertèbres de *Stratodus* et épine de requin.

PL. 5: *Bone beds* d'In Daman, photographiés en place. Les BBB rouges de la strate inférieure sont toujours bourrés d'os de poissons. Les plus petits éléments, des dents de poissons essentiellement, n'apparaissent qu'après désagrégation.

### 2.4.3 Différences de tailles des restes, entre les niveaux de base et les niveaux supérieurs

L'histogramme 17c montre les répartitions des largeurs  $a$  des premières vertèbres  $V1$ , de *Stratodus indamanensis* MICHAUT [2002], points rouges, ainsi que des largeurs  $K$  des condyles occipitaux du même poisson. Ces deux histogrammes devraient coïncider, puisque les deux os mesurés s'emboîtent l'un dans l'autre. Or les vertèbres  $V1$  mesurées ici proviennent des lits osseux de base BBB, tandis que les neurocrânes mesurés ont tous été découverts dans les niveaux supérieurs  $A5$ ,  $A6$ ,  $A7$ . Ce graphe corrobore numériquement une observation générale concernant les restes de *Stratodus* : les os provenant des niveaux supérieurs sont, statistiquement, plus gros que les os issus des lits de base. Les fossiles des niveaux supérieurs sont volontiers gypsifiés dans d'assez larges proportions, ce qui provoque des boursouflures superficielles. Les mesures prises en compte ont été effectuées avec tout le soin nécessaire pour éliminer tout biais provenant de ce fait. Il a été vérifié, entre autres, que des vertèbres formant des morceaux de colonnes vertébrales en connexion, découvertes dans les niveaux supérieurs, présentent bien les mêmes proportions que des vertèbres isolées provenant des BBB rouges ou des BBB noirs. Les crânes ou fragments de crânes provenant des BB rouges et des niveaux supérieurs ont également été comparés.

Il est légitime de se demander si cet écart de tailles entre les fossiles de différents niveaux ne concernerait pas aussi d'autres espèces. Les restes de *Stratodus* sont très abondants, à la fois dans les BBB et dans les niveaux  $A5$ ,  $A6$  et  $A7$ . Ce n'est cependant guère le cas pour la plupart des autres espèces. Quelques indications sont toutefois fournies par les fragments proximaux des côtes du sauropsidé *Kaosaurus spiniferus* MICHAUT [2002]. Ces petites pièces d'allure très particulière sont présentes à la fois dans les BBB : une quarantaine de pièces isolées récoltées, dont 22 sont mesurables avec assez de fiabilité, et dans les niveaux supérieurs : une vingtaine, faisant souvent partie d'ensembles en connexion, appartenant à 5 squelettes différents. A la statistique a été rajoutée une sixième pièce, isolée, provenant de l'un de ces niveaux. Les conventions de couleurs du graphe sont les mêmes que sur le précédent. Si les répartitions des valeurs de  $b$  étaient identiques pour les BBB et les niveaux supérieurs, la probabilité d'avoir effectué un tel ensemble de ramassages serait inférieure à quelques  $10^{-4}$ . Ainsi, bien que l'effectif récolté dans les niveaux supérieurs soit faible, il est raisonnable de conclure que les *Kaosaurus* présents dans ces niveaux sont plus grands en moyenne que ceux des BBB.

On se trouve donc en face de deux prédateurs de second rang, *Stratodus* et *Kaosaurus*, aux niches écologiques différentes, ayant tous les deux atteint des tailles supérieures de 20 à 30% à l'époque des niveaux marneux, par rapport à leurs tailles à l'époque des BBB. La seule cause exclusivement biotique sérieusement envisageable des différences de tailles est une moindre densité de leurs prédateurs à l'époque des niveaux supérieurs. Les prédateurs en question, pour les *Stratodus* et *Kaosaurus* adultes, ne peuvent être, en raison du caparaçonnage de ces deux espèces, que les plus grands sauropsidés : plésiosaures ; grands crocodiliens éventuellement ; et surtout les grands mosasaures. Nous avons des preuves directes, sous forme de traces de dents, de la prédation des deux espèces étudiées par des mosasaures, d'ailleurs différents pour chacune. Nous avons aussi une preuve de la prédation de *Stratodus* par *Kaosaurus*. L'explication d'une densité variable des mosasaures tiendrait à leur mode de développement. Les mosasaures juvéniles vivaient ailleurs qu'en mer épicontinentale, tous les assemblages fossiles, y compris ceux d'In Daman, le prouvent : on ne retrouve pas de squelettes, ni de dents, de mosasaures jeunes. D'autre part, la forte endémicité des espèces de mosasaures, confirmée là aussi par le matériel africain, laisse supposer qu'ils allaient pondre, non pas dans d'autres mers, mais dans les fleuves les plus proches. Ils eurent peut-être davantage de problèmes pour assurer leur reproduction, à une certaine époque, sans que cela ait un lien direct avec la profondeur des

eaux marines. Ainsi la densité de mosasaures était-elle contrôlée par les contraintes, physiques ou biologiques, qui s'exerçaient sur leurs œufs ou leurs juvéniles en eau douce ; la densité de mosasaures contrôlait à son tour la taille moyenne et, probablement aussi, la densité des prédateurs de second rang, avec ensuite des répercussions, non observées, sur la petite faune. Sur cet exemple macrozoologique apparaît la forte intrication possible des écosystèmes marin épicontinental d'une part, et fluvial d'autre part, écosystèmes que l'on aurait pu croire *a priori* relativement indépendants.

Le biotope peut-il lui aussi être rendu responsable de l'effet d'augmentation des tailles ? Existe-t-il une différence de biotope entre ces deux époques ? Les dépôts qui encadrent les BBB sont des argilites grises, tout comme l'essentiel de la sédimentation des niveaux supérieurs. Il n'y a pas lieu de penser que la salinité, la profondeur, aient pu être différentes d'un cas à l'autre. Les profondeurs, en particulier, devaient se trouver dans des fourchettes de 1 à 10 m, peut-être 20 m, avec un *maximum maximum* de 100 m d'après ALZOUMA [1994], à comparer avec les tailles maximales, 4 à 5 m pour *Stratodus* et 2 m pour *Kaosaurus*. Ces valeurs n'appellent pas de conclusion particulière. Cependant on sait qu'en général, les tailles des animaux diminuent quand la température augmente ; l'étude a été effectuée ces dernières années sur les rivières européennes. L'effet est très sensible : la diminution des masses atteint plusieurs dizaines de pour-cent pour 1 °C supplémentaire, pour des espèces endothermes ou ectothermes. L'effet de la surpêche a été pris en compte et éliminé. Un même effet concernant les espèces de mammifères terrestres était connu depuis plus longtemps : règle de BERGMANN, bien illustrée par les études classiques sur *Sifhippus*. L'effet sur des animaux ectothermes, vertébrés et autres, a été vérifié récemment par ANGILLETTA Jr. et al. [2004] ; il avait cependant été étudié beaucoup plus anciennement : GUNTER [1950]. Ce dernier auteur récapitule les effets de diminution de la taille des individus matures lorsque la température augmente, observés dès le dix-neuvième siècle, pour des vertébrés, des mollusques, des copépodes, des algues brunes entre autres. Comment pourrait-on expliquer ces faits ? Pour les espèces endothermes, la perte thermique par diffusion à travers la peau est moindre quand la taille est supérieure. Pour les espèces ectothermes, le métabolisme maintient toujours une température interne quelque peu supérieure à celle du milieu ; les individus plus gros, donc plus chauds, sont plus actifs, ce qui peut les favoriser. On explique finalement dans les deux cas qu'une diminution de la température entraîne une augmentation des tailles. Les mécanismes invoqués, quoique plausibles, restent à préciser et à confirmer. Toujours est-il que l'effet thermique existe.

Dans notre cas d'In Daman, un refroidissement du climat peut de nouveau être attribué à des éruptions volcaniques lointaines et récurrentes. L'*hiver volcanique* dû à une éruption unique ne dure que quelques années ; il faut expliquer un refroidissement durable par un entretien de cet effet. Pour les éruptions du Deccan, pendant 600,000 ans, au moins 20,000,000 km<sup>3</sup> de basalte ont été déversés, soit en ordre de grandeur 33 km<sup>3</sup> par an en moyenne. On peut supposer des épisodes extrêmement massifs et ponctuels, et / ou des épisodes modérés mais étalés dans le temps. Dans le premier cas, ce sont plusieurs dizaines ou centaines de milliers de km<sup>3</sup> en une seule éruption provoquant des hécatombes massives au niveau mondial, la température baissant de plusieurs degrés ou dizaines de degrés pendant une durée de 1 à 10 ans. Dans le deuxième cas, quelques dizaines de km<sup>3</sup> par an sont déversés pendant des dizaines, des centaines ou des milliers d'années, d'où une température plus basse de 1 à 5 °C en moyenne par exemple, pour des durées dont les ordres de grandeur coïncident avec la durée estimée des dépôts sédimentaires d'In Daman. Il est très probable que les deux types éruptifs ont eu lieu. Le premier explique les hécatombes des BBB. Il serait suivi par le second, qui justifie les augmentations de tailles dans les niveaux supérieurs.

Quel modèle faut-il choisir ? Nous avons une préférence pour le second, qui rend mieux compte d'un effet identique pour deux espèces écologiquement éloignées l'une de l'autre. Le modèle purement biotique n'est toutefois pas à exclure définitivement.

#### 2.4.4 Complément : mesures des côtes de *Kaosaurus*

La figure 19 indique les deux grandeurs éventuellement mesurables sur l'extrémité proximale d'une côte qui, chez cette espèce, tient lieu d'hémivertèbre droite ou gauche. La hauteur  $a$  n'est que très rarement appréciable avec précision. La longueur  $b$  a été définie sans tenir compte des indentations des synarthroses, de façon à pouvoir comparer les valeurs obtenues pour les pièces des BBB et celles des niveaux supérieurs. En effet les premières sont érodées et ont perdu la plupart de leurs dents. Six individus différents, immatriculés  $R2$ ,  $R10$ ,  $R11$ ,  $S$ ,  $K3$  et  $L6$  sont concernés. Sur l'histogramme 17d, chacun est représenté par une aire égale à l'unité. Des mesures  $S_1$  ont été faites sur un échantillon récolté de l'individu  $S$ . Une mesure  $S_2$  concerne une portion de  $S$  qui n'a pu être extraite pour raisons pratiques, à savoir un manque de personnel qualifié et de temps de travail. En supposant les distributions gaussiennes, ce qui n'est pas exactement le cas en réalité, on définit, pour les deux types de gisements, les évaluateurs suivants :  $\langle b \rangle$  : moyennes ;  $\sigma_{N-1}$  : écarts-types.

	BBB	Niv. sup.
$N$	22	6
$\langle b \rangle$	19.3	23.3
$\sigma_{N-1}$	2.88	2.32
$\sigma_{N-1} / \langle b \rangle$	0.15	0.10
$\epsilon$	1.20	1.86

Les valeurs  $\epsilon$  des demi-intervalles de confiance à 95% sur les valeurs moyennes se calculent selon :

$$\epsilon = \frac{1.96 \cdot \sigma_{N-1}}{N^{1/2}} \quad (2)$$

où  $N$  est l'effectif total :  $N = 22$  pour BBB ;  $N = 6$  pour niveaux supérieurs. Les  $\epsilon$  sont respectivement égaux à 1.20 et 1.86. Leur somme 3.06 est comparable et inférieure à la différence 4.0 entre les deux valeurs moyennes. La probabilité pour que les deux distributions coïncident est nettement inférieure à  $0.025^2$ , soit  $6.25 \cdot 10^{-4}$ .

## 2.5 Résumé historique

Sur la figure 16 page 38, une frise historique des évènements de la fin du Crétacé. En haut, le déclin des dinosaures, oiseaux exceptés : celui-ci commence 3 Ma avant la limite KT, même en tenant compte du biais de dernière occurrence : effet SIGNOR-LIPPS, qui tendrait à étaler les disparitions de genres en direction du passé. Ce déclin est corrélé aux éruptions du Deccan représentées également sur la frise ; mais ceci ne signifie pas nécessairement un lien direct de cause à effet. La bande des époques magnétiques a été calée, comme tout le reste de la figure, sur une limite KT à 65 Ma ; indépendamment du calage, les dates limites entre époques normales et inverses diffèrent selon les auteurs. La sixième bande en partant du haut montre l'évolution du niveau marin mondial d'après HAQ et al. [1987]. Cette bande ne montre pas en fait le niveau dans la mer épicontinentale, qui dépendait quant à lui de la subsidence locale et de la sédimentation locale. Son échelle verticale est qualitative ; ce diagramme sert uniquement à

repérer de manière assez grossière les mouvements de transgression ou de régression du second ordre. Il est entendu aussi que des mouvements plus rapides ont eu lieu, mais sont lissés sur le schéma. Enfin, en bas de la figure, les évolutions des températures pélagique et benthique, d'après des analyses isotopiques effectuées au voisinage du continent antarctique. D'autres analyses faites à des latitudes plus basses montrent, soit une stabilité des deux températures entre 72 et 65 Ma, soit une évolution linéaire avec un refroidissement de 2 °C tout au plus. Comme pour les fluctuations du niveau marin, il s'agit de variations lissées ne laissant pas apparaître les fluctuations plus brèves que la centaine de milliers d'années. On remarque un pic pour la température benthique péripolaire environ 250,000 ans avant le maximum éruptif au Deccan ; ce dernier coïncide avec la décroissance de cette température. L'effet thermique peut être attribué à une moindre congélation hivernale des eaux polaires, mais ceci reste indépendant de l'effet de serre engendré par le CO<sub>2</sub> éruptif du Deccan. Cet effet de serre n'apparaît pas aux échelles de temps de la figure.

Il s'agit de placer dans ce contexte l'épisode sédimentaire du Farin-Doutchi / In Wagar, moyennant quelques hypothèses. On admet comme déjà discuté que la séquence du Farin-Doutchi est marquée peu après son début par un épisode volcanique majeur au Deccan, ce qui laisse deux possibilités : soit la date de 67.35 Ma, avec  $2 \cdot 10^5$  km<sup>3</sup> de lave émise, soit celle de 65.35 Ma, avec un volume de lave mal connu mais du même ordre de grandeur. La séquence pourrait être marquée aussi comme déjà discuté par un refroidissement progressif, de l'ordre de 1 °C au moins, suggéré par l'augmentation générale des tailles des animaux. Ce refroidissement progressif intervient en plus des épisodes très froids, de courtes durées, provoqués par chaque éruption individuelle. Or la date de 65.35 Ma correspond à une augmentation de la température benthique des eaux circumpolaires, ce qui signifie une déglaciation des pôles ; cette dernière ne peut *a priori* s'accompagner que d'une augmentation, ou à la limite une stagnation des températures tropicales : un refroidissement progressif semble exclu. Nous préférons donc la date de 67.35 Ma pour les BBB de la formation du Farin-Doutchi, sans pour autant que celle-ci soit prouvée. On vérifie à cette date, la coïncidence d'une éruption majeure, d'une augmentation du niveau marin, et d'un refroidissement, qui cadrent bien avec les observations de terrain. La séquence Farin-Doutchi / In Wagar s'étendrait ainsi sur l'intervalle 67.35 à 67.25 Ma en choisissant la valeur la plus haute estimée pour sa durée totale, et en rejetant l'hypothèse de DIKOUMA selon laquelle les dépôts d'In Wagar auraient eu lieu lors de la transgression T5, soit à une date de 65.5 Ma environ.

Les causes énumérées à la page 24 pour les hécatombes ayant donné lieu aux *bone beds* ont été discutées de façon qualitative. Il est possible de distinguer leurs pertinences respectives en utilisant des probabilités subjectives au sens de BAYES, dépendant de la connaissance actuelle du système. Ces probabilités sont susceptibles d'évoluer selon les découvertes et les investigations ultérieures. L'évaluation des probabilités subjectives, dans le cas qui nous occupe, est elle-même subjective et numériquement arbitraire. En ce sens, elles diffèrent complètement des probabilités physiques objectives concernant par exemple un évènement futur essentiellement aléatoire.

Nous avons choisi de donner au départ, un score égal à 1 à chacune des éventualités proposées. Nous examinons ensuite les inconvénients de chacune. Pour une simple imprécision, le score est multiplié par un certain nombre  $\xi$ , strictement compris entre 0 et 1 ; pour un défaut gênant, par exemple le fait qu'une observation majeure est mal expliquée, il est multiplié par  $\xi^2$ . Pour un défaut très gênant, par  $\xi^3$ . Plusieurs imprécisions ou défauts peuvent être attribués à chaque cause possible. Un facteur de  $\xi^{1.5}$  est également prévu pour un inconvénient intermédiaire entre les deux premiers cités. Les scores seront plus tard renormalisés pour que

leur somme soit égale à 100%. Le tableau 1 indique les probabilités non normalisées, notées  $P_i$ .

cause d'extinction	$P_i$
empoisonnement par prolifération de bactéries réductrices	$\xi^2$
désoxygénation par prolifération d'algues	$\xi^2$
séisme	$\xi^2$
tsunami	$\xi^2$
chutes de météorites	$\xi^{1.5}$
hypersalinité	$\xi^{1.5}$
hyposalinité	$\xi^{1.5}$
prolifération de microorganismes toxiques	$\xi$
hyperthermie	$\xi$
hypothermie due à une éruption volcanique lointaine	1
total	$1 + 2\xi + 3\xi^{1.5} + 4\xi^2$

TAB. 1: Probabilités subjectives des différentes causes d'extinctions pour les BBB.

Le total des  $P_i$  est  $T = 1 + 2\xi + 3\xi^{1.5} + 4\xi^2$ . Il s'agit de trouver une valeur de  $\xi$  convenable, étant entendu qu'une valeur très proche de zéro ne convient pas, car elle signifierait une certitude, et qu'une valeur proche de 1 ne convient pas non plus, car on ne tiendrait pas compte des défauts répertoriés. Notons  $P_i^*$  les probabilités normalisées :  $P_i^* = P_i/T$ . L'entropie  $S$  de la distribution de probabilités  $P_i^*$  est donnée par :

$$S_1 = - \sum P_i^* \cdot \ln P_i^* \quad (3)$$

selon la formule classique et constitue une fonction croissante de  $\xi$ , variant entre 0 et  $\ln 10$  lorsque  $\xi$  augmente de 0 à 1. Une autre façon, plus fruste, de calculer l'entropie est d'utiliser la formulation

$$S_0 = \ln n \quad (4)$$

où  $n$  est le nombre d'hypothèses principales, ici égal à 3 : prolifération de microorganismes ; hyperthermie ; éruption lointaine. Mais on peut aussi considérer comme principales les chutes de météorites, l'hyposalinité et l'hypersalinité, ce qui conduit à  $n = 6$ . Les autres hypothèses, minoritaires en termes de probabilités, ne sont pas décomptées. L'équation  $S_0 = S_1$  admet comme solution  $\xi_{(3)} \approx 0.111$  pour  $n = 3$  ou  $\xi_{(6)} \approx 0.255$  pour  $n = 6$ , d'où les valeurs figurant dans les deux premières colonnes du tableau 2 des probabilités subjectives, nommées respectivement  $P_{(3)i}^*$  et  $P_{(6)i}^*$ .

Il y a une autre façon de trouver une valeur pour  $\xi$ . La maximisation de l'entropie (3) ne convient pas, puisqu'elle aboutit à  $\xi = 1$ , c'est-à-dire qu'elle ne tient pas compte des incompatibilités relevées entre les explications et les faits. Il existe cependant d'autres fonctions de l'ensemble des probabilités  $P_i^*$ , possédant comme  $S$  la propriété d'extensivité, et s'annulant lorsque  $S$  est nulle, mais aussi lorsque  $S$  est maximale. L'idée est de choisir la valeur de  $\xi$  qui maximise l'une de ces fonctions, et l'on choisira la fonction de degré homogène qui atteint son maximum pour la valeur la plus élevée de l'entropie  $S$ . Cette fonction est une *entropie de seconde espèce*, ou entropie de degré 2, que nous noterons  $S_2$  :

$$S_2 = \sum P_i^* \cdot (\ln P_i^*)^2 - \left( \sum P_i^* \cdot \ln P_i^* \right)^2 \quad (5)$$

D'autres fonctions  $S_p$ , avec  $p > 2$  existent, et deviennent maximales pour des valeurs de  $\xi$  plus proches de zéro.  $S_2$  quant à elle atteint son maximum pour  $\xi = \xi_m \approx 0.0995$ . Les probabilités correspondantes apparaissent en troisième colonne du tableau 2, sous le nom  $P_{mi}^*$ .

cause d'extinction	$P_{(3)i}^*$ (%)	$P_{(6)i}^*$ (%)	$P_{mi}^*$ (%)
empoisonnement par prolifération de bactéries réductrices	0.9	3.0	0.7
désoxygénation par prolifération d'algues	0.9	3.0	0.7
séisme	0.9	3.0	0.7
tsunami	0.9	3.0	0.7
chutes de météorites	2.7	6.0	2.4
hypersalinité	2.7	6.0	2.4
hyposalinité	2.7	6.0	2.4
prolifération de microorganismes toxiques	8.0	11.8	7.5
hyperthermie	8.0	11.8	7.5
hypothermie due à une éruption volcanique lointaine	72.3	46.3	75.0
total	100.0	99.9	100.0

TAB. 2: Probabilités subjectives des différentes causes d'extinctions pour les BBB.

Ces méthodes constituent un moyen de synthèse efficace ; elles ont en outre comme avantage de ne pas fermer définitivement la porte aux hypothèses alternatives. Si l'hypothermie par volcanisme intense est de loin préférable, l'hyperthermie et l'intoxication par microorganismes restent recevables. De même, l'hypothèse de DIKOUMA, avec des bassins en communication difficile les uns avec les autres, hypersalinité et/ou hyposalinité, peut toujours être considérée. Les quatre premiers items des tableaux 1 et 2 sont, par contre, beaucoup moins plausibles.

On resitue les événements dans l'histoire de la fin du Crétacé. Comme déjà discuté, l'hypothèse du volcanisme au Deccan implique, soit une fourchette de 65.5 à 65 Ma, soit la date de 67.35 Ma. Une autre hypothèse par contre, laisse tout le Maastrichtien supérieur, soit de 69.5 à 65 Ma. Les probabilités subjectives précédentes peuvent se reporter sur les intervalles temporels, respectivement  $P'_{(3)}$  et  $P'_{(6)}$  pour  $n = 3$  et  $n = 6$ , ainsi que  $P'_m$  pour l'emploi de l'entropie de seconde espèce :

époque (Ma)	$P'_{(3)}$ (%)	$P'_{(6)}$ (%)	$P'_m$ (%)
69.5 - 65.5	24.6	47.7	22.2
≈ 67.35	36.2	23.1	37.5
65.5 - 65	39.2	29.2	40.3
total	100.0	100.0	100.0

TAB. 3: Probabilités subjectives des dates pour les BBB.

La discussion sur l'époque exacte de nos dépôts pourrait aussi invoquer les transgressions répertoriées par différents auteurs : GREIGERT [1966], GREIGERT and POUUNET [1967], ALZOUMA [1994]. On constate d'abord en lisant leurs cartes respectives, qu'ils se contredisent, ce qui est gênant. La figure 16 page 38 montre, très qualitativement, les fluctuations du niveau océanique mondial et le rattachement qu'en fait ALZOUMA à deux transgressions maastrichtiennes notées  $T4$  et  $T5$ . Cependant, les régions étudiées subissaient en même temps une subsidence, différente selon les localités, ainsi qu'une accrétion sédimentaire elle aussi variable localement. On ne peut donc rattacher telle ou telle observation locale d'une augmentation de la profondeur de la mer épicontinentale, à l'une des deux transgressions : l'augmentation de profondeur ne coïncide pas nécessairement avec la montée du niveau mondial. Les probabilités précédentes ne peuvent finalement être modifiées par ce type de considération.

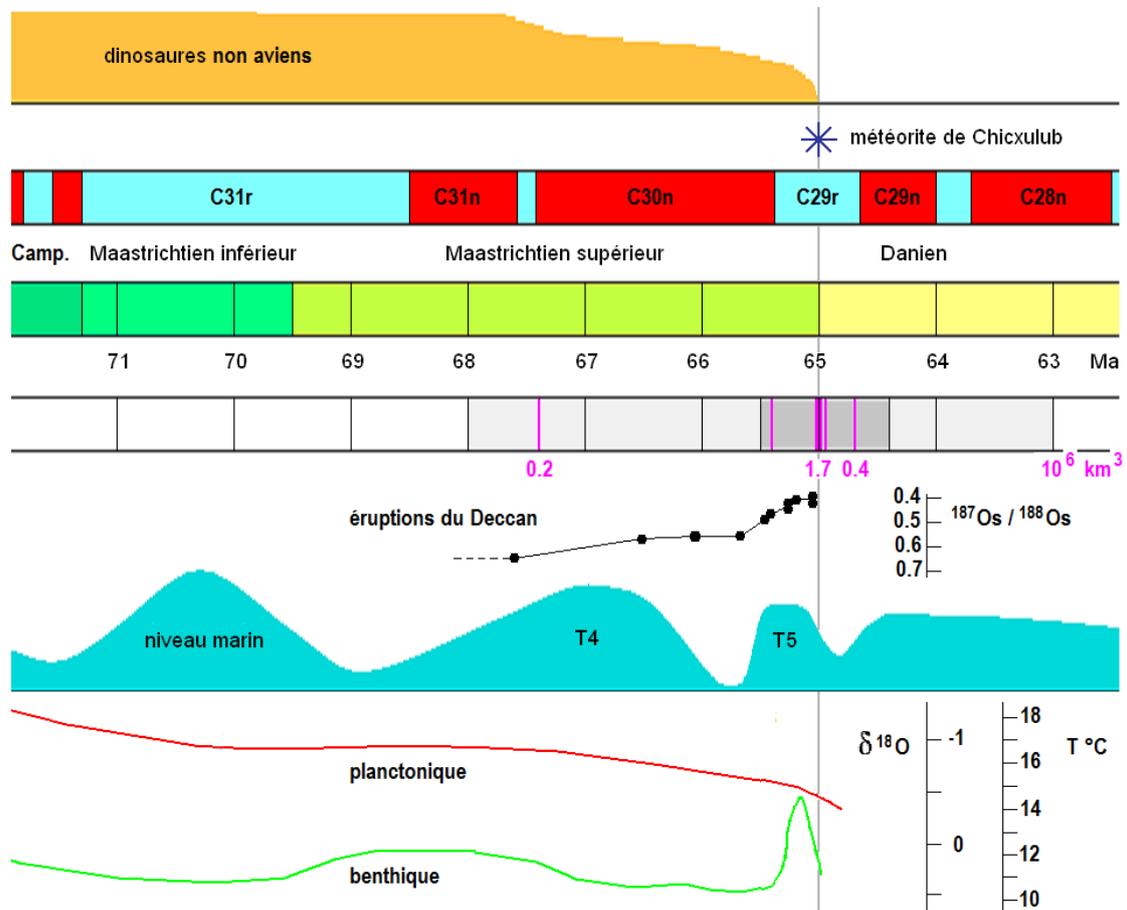
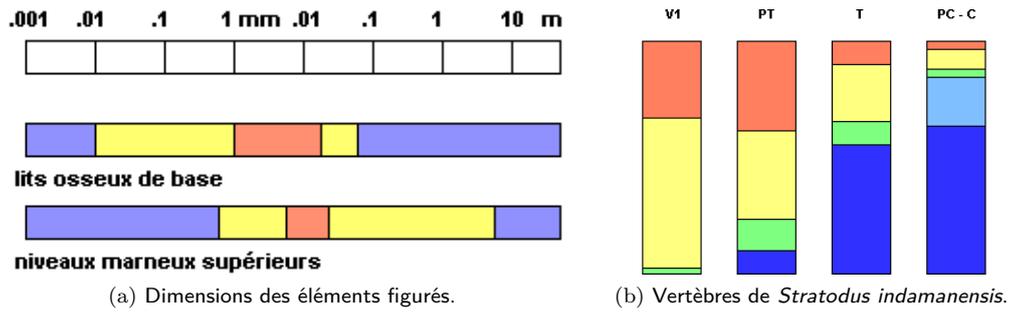
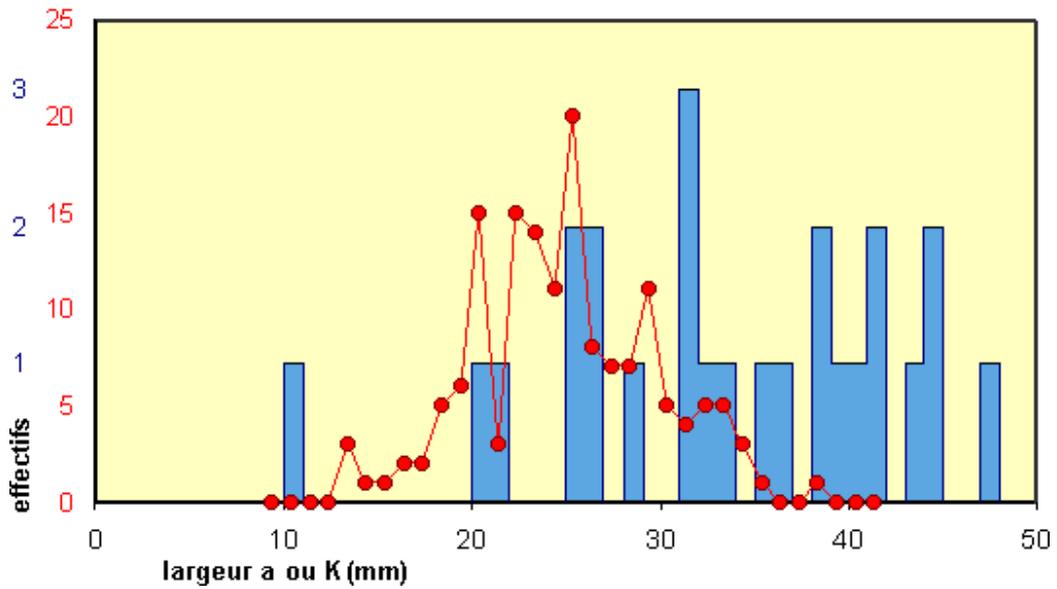


FIG. 16: Evènements de la fin du Crétacé et du début du Danien. Bande supérieure : genres de dinosaures, d'après SLOAN et al. [1986] *in* HALSTEAD. 30 genres au début du Maastrichtien. Seconde bande : périodes magnétiques normales, en rouge ; inverses, en bleu. Dates approximatives. Troisième bande : limites des différents étages. La limite KT a été calée à 65 Ma, date qui semble faire consensus actuellement mais qui n'est qu'une moyenne des valeurs obtenues par différentes méthodes, valeurs comprises entre 64.5 et 66.24 Ma. Quatrième bande : en gris clair, intervalle de temps des éruptions du Deccan, obtenu par la méthode de datation <sup>39</sup>Ar – <sup>40</sup>Ar, relativement peu précise. En gris foncé, intervalle déduit du paléomagnétisme des principales coulées basaltiques. En mauve, dates des éruptions majeures d'après COURTILOT [1993] et volumes de lave évalués, en millions de km<sup>3</sup>. Le rapport <sup>187</sup>Os/<sup>188</sup>Os est un indicateur de l'activité volcanique au Deccan d'après PEUCKER-EHRENBRINK and RAVIZZA [ca. 2010], ROBINSON et al. [2008]. Sixième bande : fluctuations du niveau marin mondial, d'après HAQ et al. [1987], *in* ALZOUMA [1994]. T4 et T5 désignent les deux transgressions maastrichtiennes répertoriées par ALZOUMA, d'ailleurs nommées respectivement T3 et T4 par DIKOUMA. L'échelle verticale est très qualitative. Les graphes inférieurs donnent les températures marines lissées, déduites de l'abondance de l'isotope <sup>18</sup>O dans les coquilles de foraminifères, d'après BARRERA [1994] *in* HUSSON [2010], et LI and KELLER [2008]. Voir aussi NORDT et al. [ca. 2010]. On remarque la coïncidence extraordinaire, unique dans les annales de la biosphère et maintenant assez bien documentée sous tous ses aspects, entre une extinction de masse, la chute d'une grosse météorite, le paroxysme d'un cycle d'éruptions de panache et une régression marine.



*Stratodus indamanensis* 155 vertèbres V1 (BBB) 25 neurocrânes (A5, A6, A7)



*Kaosaurus* - extrémités costales proximales - 22 pièces - 6 spécimens

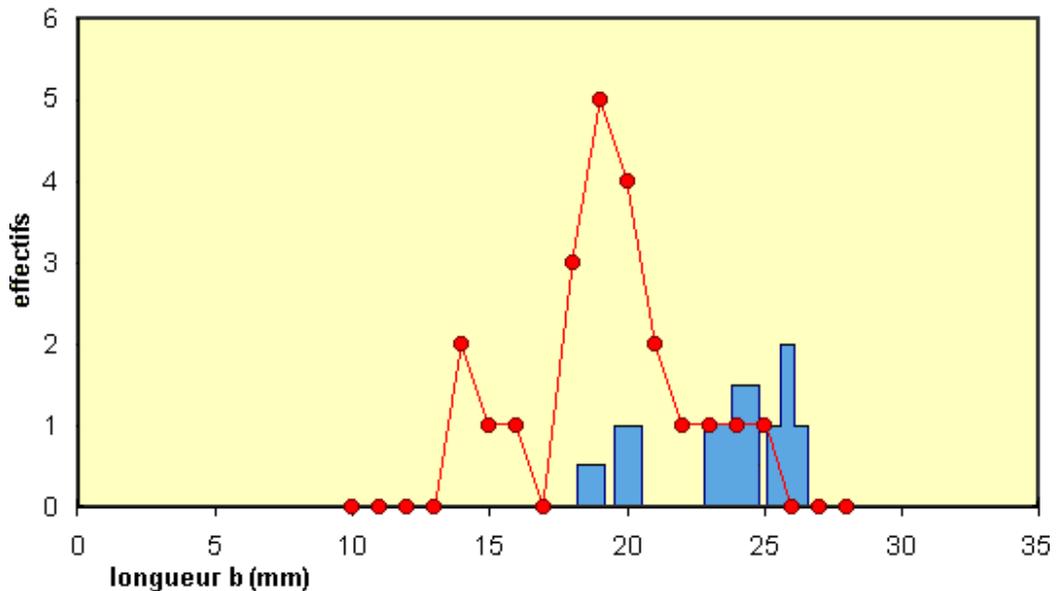


FIG. 17: Différences entre les fossilisations observées sur différents niveaux du site d'In Daman.

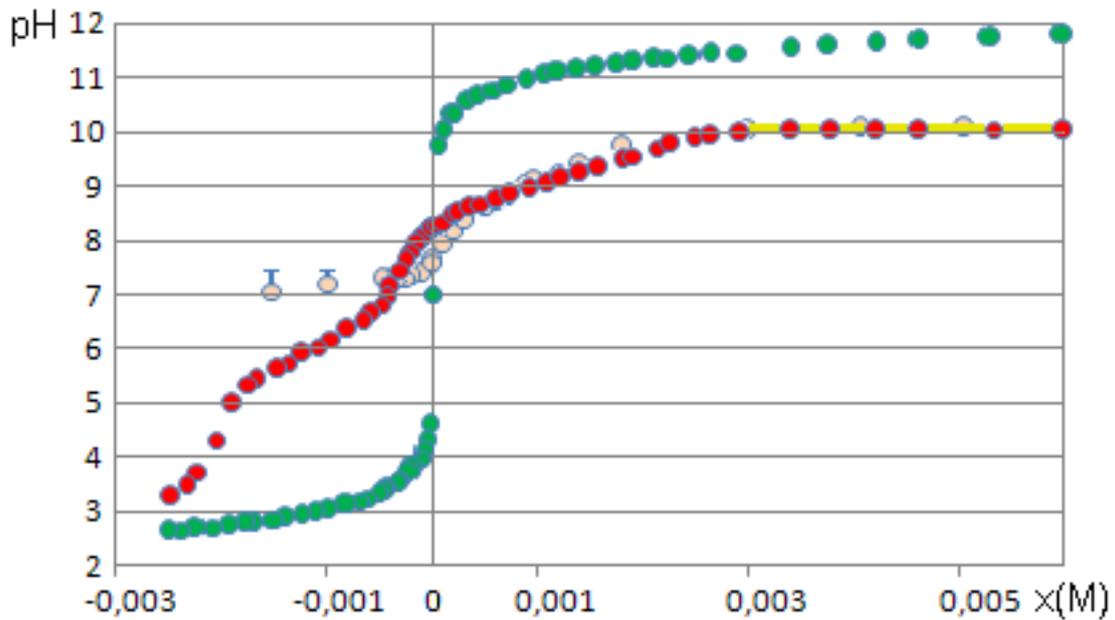


FIG. 18: Diagramme de titrage  $pH$ -métrique de l'eau de mer. En abscisses :  $X$ , en  $\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ , est la concentration apportée en ions  $\text{H}^+$ , à gauche, ou  $\text{HO}^-$ , à droite. En rouge : eau océanique seule. En rose : eau de mer en présence d'un calcaire légèrement argileux. En jaune : zone de précipitation de  $\text{CaCO}_3$ . Les points verts montrent, pour mémoire, le résultat obtenu avec de l'eau pure. Pour l'eau de mer seule, le  $pH$  marin ne reste proche de sa valeur originelle 8.22 que dans un très faible intervalle de valeurs de  $X$  : il passe en-dessous de 8 dès que  $X < -2 \cdot 10^{-4}$  environ.

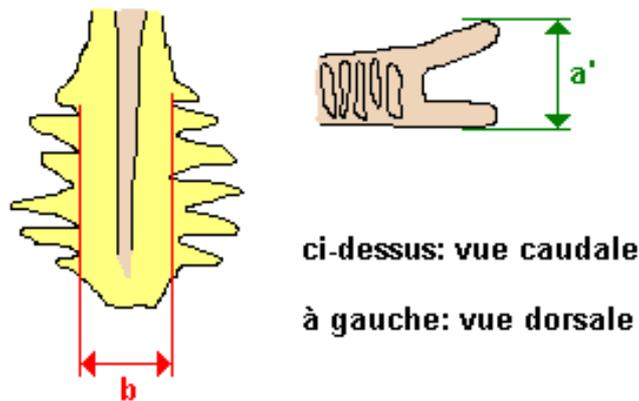


FIG. 19: Mesures des côtes de *Kaosaurus*.

### 3 Reconstruction de l'écosystème

#### 3.1 Répertoire des espèces

Ce paragraphe récapitule, sous forme d'une classification succincte, toutes les espèces rencontrées, éventuellement décrites, à In Daman et dans les sites nigériens ou nigériens de même époque, à savoir le Maastrichtien supérieur. Lorsque le nom d'un auteur est indiqué entre parenthèses, cela signifie que nous n'avons pas nous-mêmes observé les éléments. Lorsque le nom d'un site est indiqué entre parenthèses, cela signifie que l'espèce n'a pas été observée à In Daman. Enfin, entre crochets, sont indiquées les époques des genres de référence, pour des espèces encore non décrites. Le classement des Angiospermales est basé sur la classification APG III. Nous avons représenté :

- en bleu : les taxons en-tête ;
- en orangé : les taxons d'ordre 2 ;
- en vert : les taxons d'ordre 3 ;
- en rouge : les taxons d'ordre 4 (familles par exemple) ;
- en noir : les espèces marines ;
- en gris : les espèces terrestres ou d'eau douce.

---

#### Rhodobionta

- 1 *cf. Lithothamnium* couches sur corail
- 2 *cf. Lithophyllum* branches sur *cf. Lithothamnium*

---

#### Alveolates (DIKOUMA)

##### Dinoflagellida

- 3 *Deflandrea* sp.
- 4 *Deflandrea?* sp.
- 5 *Spiniferites* sp.
- 6 *Spiniferites?* sp.
- 7 *Paleocystidinium* sp.
- 8 *Cordosphaeridium?* sp.
- 9 10 *Gen. sp...*

---

#### Fungi (DIKOUMA)

- 11 *Gen. sp1* spores
- 12 *Gen. sp2* spores
- 13 *Gen. sp3* spores
- 14 *Gen. sp4* spores

---

#### Charophyta (DIKOUMA)

##### Zygnemataceae

- 15 *Gen. sp.* cellules

---

#### Polyodiidae (DIKOUMA)

- 16 *Gen. sp1* spores
- 17 *Gen. sp2* spores
- 18 *Gen. sp3* spores
- 19 *Gen. sp4* spores
- 20 *Gen. sp5* spores
- 21 *Gen. sp6* spores
- 22 *Gen. sp7* spores
- 23 *Gen. sp8* spores

	<b>Ophioglossaceae</b>	
24	<i>Gen. sp.</i>	spores
	<b>Cyatheaceae</b>	
25	<i>Gen. sp.</i>	spores
	<b>Salviniales</b>	
	<b>Salviniaceae</b>	
26	<i>Gen. sp.</i>	spores
	<b>Azollaceae</b>	
27	<i>Gen. sp.</i>	spores
<hr/>		
	<b>Gymnospermales (DIKOUMA)</b>	
28	<i>Gen. sp.</i>	pollen
<hr/>		
	<b>Coniferophyta (DIKOUMA)</b>	
	<b>Araucariaceae</b>	
29	<i>Gen. sp.</i>	pollen
<hr/>		
	<b>Gneticea (DIKOUMA)</b>	
	<b>Ephedraceae</b>	
30	<i>Gen. sp.</i>	pollen
<hr/>		
	<b>Angiospermales (DIKOUMA)</b>	
31	<i>Gen. sp1</i>	pollen
32	<i>Gen. sp2</i>	pollen; arbuste indéterminé
<hr/>		
	<b>Magnoliales (DIKOUMA)</b>	
	<b>Annonaceae</b>	
33	<i>Gen. sp.</i>	pollen
<hr/>		
	<b>Winterales (DIKOUMA)</b>	
	<b>Winteraceae</b>	
34	<i>Gen. sp.</i>	pollen
<hr/>		
	<b>Dicotyledones</b>	
35	<i>Gen. sp1</i>	pollen (DIKOUMA)
36	<i>Gen. sp2</i>	fruit à graines sphériques
	<b>Eudicotyledones</b>	
	<b>Proteaceae</b>	
37	<i>Gen. sp.</i>	pollen? (DIKOUMA)
	<b>Caryophylleaceae</b>	
38	<i>Gen. sp.</i>	pollen (DIKOUMA)
	<b>Rosidae</b>	
	<b>Cucurbitales</b>	
39	<i>Anisophyllea sp.</i>	fruit (DIKOUMA)
	<b>Euphorbiaceae</b>	
40	<i>Gen. sp.</i>	fruit (DIKOUMA)
	<b>Rhizophoraceae</b>	
41	<i>Gen. sp.</i>	racines verticales In Wagar (DIKOUMA)
	<b>Moraceae</b>	
42	<i>Ficus sp.</i>	fruit (DIKOUMA)
	<b>Combretaceae</b>	
43	<i>cf. Terminalia</i>	fruit
	<b>Anacardiaceae</b>	
44	<i>Gen. sp.</i>	gros fruit à noyau

	Asteridae	
	cf. Ebenaceae	
45	Gen. sp. fruit tétragonal	
	Convolvulaceae	
46	Gen. sp. pollen (DIKOUMA)	
<hr/>		
	Monocotyledones	
47	Gen. sp. capsule trigonale (Kéhéhé)	
	Alismatales	
	Hydrocharitaceae?	
48	Gen. sp. rhizomes très fins diamètres 1 à 2 mm (Kéhéhé)	
	Potamogetonaceae?	
49	Gen. sp1 rhizomes peu aplatis diamètres 8 à 10 mm	
50	Gen. sp2 rhizomes aplatis largeurs 15 à 20 mm	
	Liliales	
	Liliaceae	
51	Gen. sp1 pollen (DIKOUMA)	
52	Gen. sp2 pollen (DIKOUMA)	
	Pandanales	
	Cyclanthaceae?	
53	Gen. sp. pollen (DIKOUMA)	
	Commelinidae	
	Areaceae	
54	Gen. sp1 pollen (DIKOUMA)	
55	Gen. sp2 pollen (DIKOUMA)	
56	Gen. sp3 pollen (DIKOUMA)	
57	Gen. sp4 pollen (DIKOUMA)	
58	Gen. sp5 pollen (DIKOUMA)	
59	Gen. sp6 pollen (DIKOUMA)	
60	cf. Calamus pollen (DIKOUMA)	
<hr/>		
	Granuloreticulosa	
	Foraminiferida	
61	Laffitteina bibensis (DIKOUMA)	
62	Lenticulina (DIKOUMA)	
63	Rotalia? (DIKOUMA)	
64	Paratalia? (DIKOUMA)	
65	Haplophragmoides? (DIKOUMA)	
66	Miliolidae indéterminés (DIKOUMA)	
67	Gen. sp. sur huître (Ilatane)	
<hr/>		
	Desmospongiae	
	Clionidae	
68	Cliona sp1 diamètre des perforations 0.1 à 0.2 mm	
69	Cliona sp2 diamètre des perforations 0.5 à 1 mm	
70	Cliona sp3 diamètre des perforations 0.3 à 0.4 mm	
<hr/>		
	Anthozoa	
	Zoantharia	
71	Gen. sp. corail encroûtant à 6 septes	
<hr/>		
	Annelida	
72	cf. Serpula sur corail	
<hr/>		

---

## Gastropoda

- 73 **Acteonidae?**  
*Gen. sp.*
- Phasianellidae?** famille observée sur *Posidonia* actuellement
- 74 *Gen. sp.*
- Pulmonata**
- 75 *Gen. sp.*
- Volutidae**
- 76 *cf. Athleta (Volutispina)* [cf. Néogène]
- 77 *cf. Volutilithes* [cf. Eocène]
- 78 *Gen. sp.*
- Turritellidae**
- 79 *Turritella sp.*

---

## Bivalvia

- Protobranchia**
  - Solemyacea**
  - 80 *cf. Solemya* [cf. actuel]
  - Pteriomorphia**
  - Mytilidae**
  - 81 *Lithophaga sp.* diamètre < 4 mm
  - Gryphaeidae**
  - 82 *Pycnodonte flicki*
  - 83 *Odontogryphaea sp.*
  - Ostreidae**
  - 84 *Ostrea aucapitaini*
  - 85 *Ostrea goldfussi*
  - 86 *Ostrea cf. multicosata* (Mentess) [cf. Eocène]
  - 87 *Crassostrea cf. tunetana*
  - 88 *Crassostrea sp.* (Mentess)
  - 89 *Lopha sp.*
  - Pinnidae**
  - 90 *Pinna cf. quadrangularis* [cf. Crétacé]
  - Heterodonta**
  - Cyprinidae?**
  - 91 *Veniella (Roudaireia) auresensis*
  - 92 *Veniella (Roudaireia) cf. drui*
  - Petricolidae?**
  - 93 *Petricola sp.* foreur, longueur 8 mm
  - Arcticidae**
  - 94 *cf. Pseudotrapezium* [cf. Jurass. moy.]
  - Carditidae**
  - 95 *Venericardia elliptica*
  - 96 *Venericardia crossensis*
  - 97 *Venericardia sp.*
  - 98 *Glyptoactis ameliae*
  - Mactridae**
  - 99 *cf. Lutraria* [cf. Crétacé]
  - Veneridae**
  - 100 *Aphrodina sp.*
  - 101 *cf. Callista* ou *Paphia* [cf. Cénozoïque]
  - 102 *Gen. sp.* (Mentess)
  - Corbulidae**
  - 103 *cf. Caestocorbula* [cf. Eocène]
-

---

	Cephalopoda	
	Nautilidae?	
104	Gen. sp. (Mentess)	
	Ammonoidea	
	Sphenodiscidae?	
105	<i>Libycoceras ismaeli</i>	

---

	Ectoprocta	
	Cyclostomata	
106	Gen. sp. sur nautilaire (Mentess); sur huître (Kéhéhé)	
107	Gen. sp. en réticule à nodosités	
108	Gen. sp. en réticule à mailles carrées	
109	Gen. sp. en réticule à mailles carrées sur squelette cylindrique creux	

---

	Ostracoda	
110	<i>Brachycythere oguni</i> (Kao, DIKOUMA)	
111	<i>Cytherella</i> (Kao, DIKOUMA)	
112	<i>Bythocypris</i> (Kao, DIKOUMA)	
113	<i>Paracosta warriensis</i> (Kao, DIKOUMA)	
114	<i>Ovocytheridea</i> (Nafouta, ALZOUMA)	
115	<i>Bradleya?</i> (Kao, DIKOUMA)	
116	<i>Actinocythereis?</i> (Kao, DIKOUMA)	
117	<i>Paracypris</i> (Tassata Koret, ALZOUMA)	
118	<i>Cytheropteron</i> (ALZOUMA)	
119	<i>Cythereis</i> sp.? (Monts Iguellala, ALZOUMA)	
120	<i>Bairdia</i> sp.? (Monts Iguellala, ALZOUMA)	

---

	Echinoidea	
	Spatangoida	
121	cf. <i>Hemiaster</i> sp. (In Daman, Ilatane)	
122	Gen. sp. (Mentess)	

---

	Chondrichthyes	
	Elasmobranchii	
	Hybodontidae	
123	Gen. sp. épine céphalique barbelée	
124	<i>Asteracanthus aegyptiacus</i>	
	Neoselachii	
	Lamnidae	
125	<i>Lamna biauriculata</i>	
	Pristidae	
126	<i>Ischirhiza nigeriensis</i>	
127	<i>Dalpiazia stromeri</i>	
128	<i>Schizorhiza stromeri</i>	
	Myliobatoidei?	
129	<i>Rhombodus</i> sp.	
130	<i>Igdabatis sigmodon</i>	
131	<i>Dasyatis</i> sp.	

---

	Dipnoiformes	
	Ceratodontidae	
132	<i>Ceratodus</i> sp1	DT1
133	<i>Ceratodus</i> sp2	DT2
134	<i>Ceratodus</i> sp3	DT3
135	<i>Ceratodus</i> sp4	DT4

---

---

	Mammalia	
	Epitheria	
	Cetartiodactyla	
	Ruminantia	
136	<i>Ilatan kanei</i>	(Ilatane)

---

	Anura	
	Pipidae	
137	<i>Gen. sp.</i>	(auteur inconnu)

---

	Diapsida	
	Lepidosauromorpha	
	Lepidosauriformes	
	Iguanidae	
138	<i>cf. Amblyrhynchus cristatus</i>	[cf. actuel] dent trifide
	Booidea	
139	<i>Gen. sp.</i>	(auteur inconnu)
	Mosasauroidea	
140	<i>cf. Igdamosaurus aegyptiacus</i>	MT1
141	<i>Gen. sp.</i>	MT3
142	<i>Halisaurus sp.</i>	MT4 ; MT6
143	<i>Mosaurus cf. nigeriensis</i>	MT2
144	<i>Platecarpus sp.</i>	MT5
	Plesiosauroidea	
	Elasmosauridae	
145	<i>cf. Hydrotherosaurus sp.</i>	(Kéhéhé)
	Archosauromorpha	
	Crocodylia	
	Crocodylidae?	
146	<i>Gen. sp.?</i>	
	Gavialidae	
147	<i>Gen. sp.</i>	
	Dyrosauridae	
148	<i>Gen. sp.</i>	(Tullemmeden, auteur inconnu)
	Thecanodontia	
	Kaosauridae	
149	<i>Kaosaurus spiniferus</i>	
	Testudines	
150	<i>Gen. sp1</i>	(Kéhéhé)
151	<i>Gen. sp2</i>	
152	<i>Gen. sp3</i>	
153	<i>Gen. sp4</i>	
154	<i>Nigeremys gigantea</i>	(est Ibeceten; auteur inconnu)

---

	Dinosauria	
	Saurischia	
	Theropoda	
155	<i>Gen. sp.</i>	(75 km nord In Daman; auteur inconnu)
	Tetanurae	
156	<i>Bahariasaurus ingens</i>	(form. du groupe d'In Daman; auteur inconnu)
	Titanosaurinae	
157	<i>Titanosaurus sp.??</i>	(DE LAPPARENT)
	Sauropodomorpha	
158	<i>Gen. sp.</i>	(auteur inconnu)
	Ornithischia	
	Hadrosauridae	
159	<i>Gen. sp1</i>	
160	<i>Gen. sp2??</i>	

---

---

	Halecostomi	
	Pycnodontidae	
161	<i>Coelodus sp.</i>	PV1; PV2; PV3; PV4; PV5
	Teleostei	
	Ichthyodectidae	
162	<i>Gen. sp. ??</i> petites vertèbres	
163	<i>Gen. sp. ?</i> squelette : écailles et vertèbres	
	Elopomorpha	
	Phyllodontidae	
164	<i>cf. Eodiaphyodus</i>	PX
	Pachyrhizodontidae	
165	<i>Gen. sp. ?</i> dents coniques ankylosées	
	Clupeomorpha	
	Siluriformes	
166	<i>Gen. sp1</i> petits actinotriches	
167	<i>Gen. sp2</i> grands actinotriches	

---

	Aulopiformes	
	Enchodontoidei	
	Enchodontoidea	
168	<i>Enchodus crenulatus</i>	
169	<i>Enchodus sp.</i>	
	Cymolichthyoidea	
170	<i>Cimolichthys sp.</i> (Mentess, CAPPETTA)	
	Stratodontidae	
171	<i>Stratodus indamanensis</i>	
172	<i>Stratodus apicalis</i>	SC2
173	<i>Ministratodus kehehensis</i>	

---

	Acanthomorpha	
	Tetraodontiformes	
174	<i>Stephanodus libycus</i>	
175	<i>Gen. sp.</i>	
	Sparidae	
176	<i>Gen. sp.</i> dents coniques; dents incisiviformes	
	Scombroidei?	
	Blochiidae	
177	<i>Congorhynchus cf. trabeculatus</i>	
178	<i>Gen. sp.</i>	

---

	Ichnofossiles	
	Teredolites ifc.	
179	<i>Teredolites isp.</i> (Bivalvia foreur de bois, <i>cf. Teredo</i> )	
	Skolithos ifc.	
180	<i>Diplocraterion isp.</i>	
181	<i>Ophiomorpha isp.</i> (Callianassidae??)	
	Cruziana ifc.	
182	<i>Chondrites isp.</i> (organismes vermiformes?)	
	Zoophycos ifc.	
183	<i>Phycosiphon isp.</i> (organisme vermiforme)	

---

Le répertoire compte au total 128 espèces marines; 55 espèces terrestres ou d'eau douce; 183 espèces, tout confondu. Les champignons ont été classés comme terrestres; il est à peu près certain cependant qu'il en existât à la fois en milieu terrestre et dans les différents milieux aquatiques.

Comme compléments, on signalera l'existence de 8 palynogénères cités par DIKOUMA [1994], que nous n'avons pu faire figurer dans le répertoire précédent car ils ne sont reliés à aucun taxon, même imprécis, ainsi que de quelques espèces pour la plupart non nommées, répertoriées dans Paleofile.com sous l'étiquette *lower Senonian*, dont le prolongement de l'existence au Maastrichtien est incertaine :

- A 90 km au nord-est de Tahoua :
  - Goniopholididae *Gen. sp.*
  - Libycosuchidae *Gen. sp.*
  - Mesoeurocrocodylia *Gen. sp.*
  - Lacertilia *Gen. sp.*
- A Ibeceten :
  - Caudata *Gen. sp.*
  - Pelomedusinae *Gen. sp.*
  - groupe d'*Erymnochelus Gen. sp.*
- Au Niger :
  - Pterosauria *Gen. sp.*
  - *Carcharodontosaurus saharicus*



FIG. 20: Traces de dents de *Stratodus indamanensis* sur un dentaire du mosasaure immatriculé MT5. De telles traces témoignant d'une relation écologique effective, ici une prédation du poisson par le mosasaure, sont rarissimes. La plupart des liens écologiques doivent être inférés à partir de l'observation des systèmes vivants actuels.

Le tableau qui suit reprend, par ordre alphabétique, les taxons cités dans notre répertoire, avec les noms des auteurs et les dates de créations. Figurent également les palynotaxons, sous les noms des familles auxquelles on peut les rattacher. Quelques genres ou familles douteux quant à leur existence dans les dépôts du Farin-Doutchi, ne figurant pas dans le répertoire précédent, ont été également mentionnés. Les espèces découvertes par nous-mêmes mais non encore créées ont été étiquetées *non nommé*.

Taxon supérieur		Genre	espèce	Auteur	année
	†	<i>Acrodus</i>		Agassiz	1837
		<i>Actinocythereis</i>		Puri	1953
		<i>Alectryona</i>		Fischer von Waldheim	1807
Alismatales		<i>Gen sp 1</i>			
Alismatales		<i>Gen sp 2</i>			
Alismatales		<i>Gen sp 3</i>			
Anacardiaceae					
Angiospermale		<i>Buttinia</i>		Boltenhagen	1967
Angiospermale		<i>Buttinia</i>	<i>andreevi</i>	Boltenhagen	1967
		<i>Anisophyllea</i>		Brown	
Annonaceae		<i>Longapertites</i>	<i>marginatus</i>	Van Hoeken-Kinklenberg	1964
		<i>Aphrodina</i>		Conrad	1869
Araucariaceae		<i>Araucariacites</i>		Cookson	1947
Araucariaceae		<i>Araucariacites</i>	<i>sp</i>		
Arecaceae		<i>Psilamonocolpites</i>		Mathur	1966
Arecaceae		<i>Psilamonocolpites</i>	<i>medius</i>	Van der Hammen et Garcia	
Arecaceae		<i>Longapertites</i>		Van Hoeken-Kinklenberg	1964
Arecaceae		<i>Longapertites</i>	<i>inornatus</i>		
Arecaceae		<i>Longapertites</i>	<i>microbaculatus</i>		
Arecaceae		<i>Longapertites</i>	<i>microfoveolatus</i>	Adegoké et Jan du Chêne	1975
Arecaceae		<i>Longapertites</i>	<i>vaneendenburgi</i>	Germeraad, Hopping et Muller	1968
Arecaceae		<i>Longapertites</i>	<i>sp</i>		
	†	<i>Asteracanthus</i>		Agassiz	1837
	†	<i>Asteracanthus</i>	<i>aegyptiacus</i>	Stromer	1927
		<i>Athleta</i>		Conrad	1853
		<i>Azolla</i>			
		<i>Bairdia</i>		Mc Coy	1844
		<i>Brachycythere</i>			
		<i>Brachycythere</i>	<i>oguni</i>		
Myliobatidae PD	†	<i>Brachyrhizodus</i>		Romer	1942
		<i>Bradleya</i>		Hornibrook	1952
		<i>Bythocypris</i>		Brady	1880
		<i>Caestocorbula</i>		Vincent	1910
		<i>Calamus; Dicopopollis</i>	<i>cf malesianus</i>		
		<i>Callianassa</i>		Leach	1814
		<i>Callista</i>			
		<i>Callista (Costacallista)</i>		Palmer	1926
Caryophyllaceae		<i>Periporopollenites</i>		Pflug et Thomson in Th. et Pf.	1953
	†	<i>Ceratodus</i>		Agassiz	1837
		<i>Ceratodus</i>	<i>humei</i>	Priem	1914
		<i>[Neo]ceratodus</i>	<i>tuberculatus</i>	Tabaste	1963
	†	<i>Ceratodus</i>		non nommé	
	†	<i>Ceratodus</i>		non nommé	
	†	<i>Ceratodus</i>		non nommé	
	†	<i>Ceratodus</i>		non nommé	
		<i>Chondrites</i>		Hantzschel	1975
	†	<i>Cimolichthys</i>		Leidy	1857

Taxon supérieur		Genre	espèce	Auteur	année
		<i>Cliona</i>		Grant	1826
	†	<i>Coelodus</i>		Heckel	1856
	†	<i>Congorhynchus</i>		Darteville et Casier	1949
	†	<i>Congorhynchus</i>	<i>trabeculatus</i>	Darteville et Casier	
Convolvulaceae		<i>Tricolpites ; Wilsonia ou Cressa</i>			
		<i>Cordosphaeridium</i>		Eisenack	1963
		<i>Crassostrea</i>		Sacco	1897
		<i>Crassostrea</i>	<i>tunetana</i>		
	†	<i>Cretolamna</i>		Glikman	1958
	†	<i>[Creto]lamna</i>	<i>biauriculata</i>	Wanner	1902
Cyatheaceae		<i>Deltoidospora</i>		Miner	1935
Cyatheaceae		<i>Deltoidospora</i>	<i>minor</i>	Pocock	1970
Cyclanthaceae		<i>microfossile ?</i>			
		<i>Cythereis</i>		Jones	1849
		<i>Cytherella</i>		Jones	1849
		<i>Cytheropteron</i>		Sars	1866
	†	<i>Dalpiazia</i>		Checchia-Rispoli	1933
	†	<i>Dalpiazia</i>	<i>stromeri</i>	Checchia-Rispoli	1933
		<i>Dasyatis</i>		Rafinesque	1810
		<i>Deflandrea</i>		Eisenack	1954
		<i>Deflandrea</i>	<i>granulostriatum</i>	Herngreen	1975
Dicots					
		<i>Diplocraterion</i>		Torell	1870
	†	<i>Dyrosaurus</i>		Pomel	1894
cf Ebenaceae					
	†	<i>Enchodus</i>		Agassiz	1835
	†	<i>Enchodus</i>	<i>crenulatus</i>	Darteville et Casier	1943
	†	<i>Enchodus</i>	<i>lamberti</i>	Arambourg et Joleaud	1943
	†	<i>Eodiaphyodus</i>			
	†	<i>Eotrigonodon</i>		Jain et Sahni	1983
Ephedraceae		<i>Ephedripites</i>		Bolchouitina ex Potonié	1958
Ephedraceae		<i>Ephedripites</i>	<i>zaklinskaiae</i>	Azéma et Boltenhagen	1974
Euphorbiaceae					
Euphyllophyta		<i>Psilacolporites</i>		(inconnu sur internet)	
Euphyllophyta		<i>Psilacolporites</i>	<i>sp</i>		
Euphyllophyta		<i>Syncolporites</i>		Van der Hammen	1954
Euphyllophyta		<i>Syncolporites</i>	<i>lisamae</i>	Van der Hammen	1954
Euphyllophyta		<i>cf Grimsdalea</i>		Germeraad, Hopping et Muller	1969
Euphyllophyta		<i>Foveotricolpites</i>		Pierce	
Euphyllophyta		<i>Cretacaeiporites</i>		Herngreen	
Euphyllophyta		<i>Cretacaeiporites</i>	<i>sp</i>		

Taxon supérieur	Genre	espèce	Auteur	année
Euphyllophyta	<i>Inaperturotetradites</i>		Van Hoeken-Kinklenberg	1964
Euphyllophyta	<i>Inaperturotetradites</i>	<i>lacunosus</i>	Van Hoeken-Kinklenberg	1964
Euphyllophyta	<i>Cupaneiidites (arbuste)</i>			
Euphyllophyta	<i>Cupaneiidites</i>	<i>acumunatus</i>		
Euphyllophyta	<i>pollen épineux inaperturé</i>			
Euphyllophyta	<i>pollen monosulqué avec bacules</i>			
Euphyllophyta	<i>Striamonocolpites</i>		Mathur et Mathur	1969
Euphyllophyta	<i>Striamonocolpites</i>	<i>anastomosus</i>		
Euphyllophyta	<i>Striamonocolpites</i>	<i>microcanalis</i>		
Euphyllophyta	<i>Retitricolpites</i>			
Euphyllophyta	<i>Retitricolpites</i>	<i>cf pseudosphaericus</i>		
Moraceae	<i>Ficus</i>		Linnaeus	1753
Fungi	<i>Retidiporites</i>		Varma et Rawat	1963
Fungi	<i>Retidiporites</i>	<i>adegoeki</i>		
Fungi	<i>Retidiporites</i>	<i>magdalenensis</i>	Van der Hammen et Garcia	1966
Fungi	<i>Retidiporites</i>	<i>nigeriensis</i>		
Fungi	<i>Tercissus</i>			
Fungi	<i>Tercissus</i>	<i>fungi</i>		
	† <i>Globidens</i>		Gilmore	1912
	† <i>Globidens</i>	<i>aegyptiacus</i>	Zdansky	1934
	<i>Glyptoactis</i>		Stewart	1930
	<i>Glyptoactis</i>	<i>ameliae</i>		
Gymnospermale	<i>Callialasporites</i>		Potonié	
Gymnospermale	<i>Callialasporites</i>	<i>sp</i>		
	<i>Haplophragmoides</i>		Cushman	1910
Hemiasteridae	<i>Hemiaster</i>		Agassiz et Desor	1847
Hemiasteridae	<i>Hemiaster</i>		Lambert et Thiéry	1924
	† <i>Hydrotherosaurus</i>		Welles	1943
	† <i>Ichthyodectes</i>		Cope	1870
	† <i>Igdabatis</i>		Cappetta	1972
	† <i>Igdabatis</i>	<i>sigmodon</i>	Cappetta	1972
	† <i>Ilatan</i>		Michaut	2005
	† <i>Ilatan</i>	<i>kanei</i>	Michaut	2002
	† <i>Ischirhiza</i>		Leidy	1856
	† <i>Ischirhiza</i>	<i>nigeriensis</i>	(Tabaste)	1963
	† <i>Kaosaurus</i>		Michaut	2002
	† <i>Kaosaurus</i>	<i>spiniferus</i>	Michaut	2002
	<i>Laffiteina</i>			
	<i>Laffiteina</i>	<i>bibensis</i>		
	<i>Lamna</i>		Cuvier	1816
	<i>Lamna</i>	<i>libyca ?</i>		
	<i>Lenticulina</i>		Lamarck	1804
	† <i>Libyoceras</i>		Hyatt	1900
	† <i>Libyoceras</i>	<i>ismaeli</i>	Zittel	1895
Liliaceae	<i>Periretisyncolpites</i>		Tschudy	1970
Liliaceae	<i>Periretisyncolpites</i>	<i>giganteus</i>	Kieser et Jan du Chene	1979
Liliaceae	<i>Periretisyncolpites</i>	<i>magnosagenatus</i>	Kieser et Jan du Chene	1979

Taxon supérieur		Genre	espèce	Auteur	année
		<i>Lithophaga</i>		Röding	1798
		<i>Lithophyllum</i>		Philippi	1838
		<i>Lithothamnion</i>		Heydrich	1897
		<i>Lithothamnium</i>		Philippi	1837
		<i>Lopha</i>		Röding	1798
		<i>Lutraria</i>		Linnaeus	1758
		<i>Lutraria</i>	<i>lutraria</i>	Linnaeus	1758
	†	<i>Ministratodus</i>		Michaut	2002
	†	<i>Ministratodus</i>	<i>kehehensis</i>	Michaut	2002
Monocots					
	†	<i>Mosasaurus</i>		Conybeare	1822
	†	<i>Mosasaurus</i>	<i>nigeriensis</i>	Swinton	1930
Mososauridae	†	<i>Gen sp</i>			
Mososauridae	†	<i>Gen sp</i>			
Mososauridae	†	<i>Gen sp</i>			
		<i>Myliobatis</i>		Cuvier	1816
Blochiidae	†	<i>Gen</i>		non nommé	
Blochiidae	†	<i>Gen</i>	<i>sp</i>	non nommé	
		<i>Odontogryphaea</i>		Thering	1903
	†	<i>Onchopristis</i>		Stromer	1917
	†	<i>Onchosaurus</i>	<i>pharao</i>	Dames	1887
Ophioglossaceae		<i>microfossile ?</i>			
		<i>Ophiomorpha</i>			
		<i>Ostrea</i>		Linnaeus	1758
		<i>Ostrea</i>	<i>aucapitainei</i>	Linnaeus	1758
		<i>Ostrea</i>	<i>goldfussi</i>	Bronn	
		<i>Ostrea</i>	<i>multicostata</i>	Linnaeus	1758
		<i>Ovocytheridea</i>		Grekoff	1951
	†	<i>Pachyrhizodus</i>		Dixon	1850
		<i>Paleocystidinium</i>			
		<i>Paleocystodinium</i>			
		<i>Paphia</i>		Röding	1798
		<i>Paracosta</i>			
		<i>Paracosta</i>	<i>warriensis</i>		
		<i>Paracypris</i>		Sars	1866
		<i>Paratalia</i>			
		<i>Petricola</i>		Lamarck	1801
		<i>Petricola</i>	<i>pholadiformis</i>	Lamarck	1818
		<i>Phycosiphon</i>			
		<i>Pinna</i>		Linnaeus	1758
		<i>Pinna</i>	<i>quadrangularis</i>		
	†	<i>Platecarpus</i>		Cope	1869
	†	<i>Platecarpus</i>	<i>ptychodon</i>	Arambourg	
	†	<i>Platecarpus</i>	<i>sp</i>	non nommé	
	†	<i>Pororhiza</i>		Casier	1969
	†	<i>Pororhiza</i>	<i>cf molimbaensis</i>		

Taxon supérieur		Genre	espèce	Auteur	année
Proteaceae		<i>Proteacidites</i>		Cookson ex Couper	1953
Proteaceae		<i>Proteacidites</i>	<i>sp</i>		
		<i>Pseudotrapezium</i>		Deshaye	
Pteridophyta		<i>Pediculisporis</i>		Belsky, Boltenhagen et Potonié	1965
Pteridophyta		<i>Pediculisporis</i>	<i>reticulatus</i>	Jardiné et Magloire	
Pteridophyta		<i>Foveotrilites</i>		Puri	1963
Pteridophyta		<i>Foveotrilites</i>	<i>margaritae</i>	Germeraad, Hopping et Muller	1968
Pteridophyta		<i>Zlivisporis</i>		Pacltova	1961
Pteridophyta		<i>Zlivisporis</i>	<i>blanensis</i>	Pacltova	1961
Pteridophyta		<i>Gabonisoris</i>		Boltenhagen	1967
Pteridophyta		<i>Gabonisoris</i>	<i>vigourouxi</i>	Boltenhagen	1967
Pteridophyta		<i>Verrucosisporites</i>		Ibrahim	1933
Pteridophyta		<i>Balmeaesporites</i>		(inconnu sur internet)	
Pteridophyta		<i>Balmeaesporites</i>	<i>sp</i>		
Pteridophyta		<i>Aequitriradites</i>		Delcourt et Sprumont	1955
Pteridophyta		<i>Aequitriradites</i>	<i>cf ornatus</i>	Upshaw	1963
		<i>Pycnodonte</i>		Fischer von Waldheim	1835
		<i>Rhinobatos</i>		Link	1790
Rhizophoraceae					
	†	<i>Rhombodus</i>		Dames	1881
	†	<i>Rhombodus</i>	<i>binkhorsti</i>	Dames	1881
	†	<i>Rhombodus</i>	<i>sp</i>	non nommé	
		<i>Rotalia</i>			
	†	<i>Roudaireia</i>		Fischer	1887
Salviniaceae		<i>Adriadnaesporites</i>			
Salviniales					
Salviniales					
	†	<i>Schizorhiza</i>		Weiler	1930
	†	<i>Schizorhiza</i>	<i>stromeri</i>	Weiler	1930
		<i>Serpula</i>		Linnaeus	1758
		<i>Solemya</i>		Lamarck	1818
		<i>Spiniferites</i>		Mantell	1850
	†	<i>Stephanodus</i>		Zittel	1888
	†	<i>Stephanodus</i>	<i>libycus</i>	(Dames)	1883
	†	<i>Stratodus</i>		Cope	1872
	†	<i>Stratodus</i>	<i>apicalis</i>	Cope	1872
	†	<i>Stratodus</i>	<i>oxypogon</i>	Cope	1877
	†	<i>Stratodus</i>	<i>indamanensis</i>	Michaut	2002
		<i>Teredo</i>		Linnaeus	1758
		<i>Teredolites</i>		Leymerie	1842
	†	<i>Titanosaurus</i>		Lydekker	1877
		<i>Turritella</i>		Lamarck	1799
		<i>Venericardia</i>		Lamarck	1801
		<i>Venericardia</i>	<i>elliptica</i>	Conrad	1872
		<i>Venericardia</i>	<i>crossensis</i>	Reyment	

Taxon supérieur		Genre	espèce	Auteur	année
	†	<i>Veniella</i>		Stoliczka	1870
	†	<i>Veniella (Roudaireia)</i>		Munier-Chalmas	1881
	†	<i>Veniella (Roudaireia)</i>	<i>auressensis</i>		
	†	<i>Veniella (Roudaireia)</i>	<i>druï</i>	Munier-Chalmas	
		<i>Volutilithes</i>		Swainson	1829
Winteraceae		<i>microfossile ?</i>			
Zygnemataceae					

TAB. 4: Espèces, auteurs et dates.

## 3.2 Répartitions des os et traces de prédation ou de charnage

### 3.2.1 Aspects généraux des squelettes

On trouve dans les niveaux supérieurs :

1. des parties de squelettes assez importantes, en connexion, non mélangées avec d'autres os d'autres animaux ;
2. des dépôts de squelettes beaucoup plus partiels, davantage démantelés que les précédents, toujours associés : 2 ou 3 ou davantage d'animaux différents participent aux dépôts de ce second type. Les parties les plus comestibles : tronc, pattes, manquent dans ce type de dépôt ; par contre, les têtes, en particulier les mandibules, les carapaces, toutes parties fortement ossifiées, sont courantes.

Comme exemples du premier type : des squelettes de *Stratodus indamanensis*, de *Kaosaurus*, de chondrichthyens. Exemples du second type :

1. trois *Kaosaurus* et une tortue ;
2. un *Stratodus* et un *Kaosaurus* ;
3. deux *Stratodus* et un chondrichthyen.

Le fait que ces deux types existent et que, dans le premier cas, les squelettes soient beaucoup plus complets, semble devoir écarter l'hypothèse d'un regroupement de cadavres au fond de dépressions, sous l'effet de la houle ou de courants. D'ailleurs les déclivités du fond marin étaient *a priori* extrêmement faibles. Le fait que ces regroupements soient fortuits est aussi à exclure : pour un squelette donné, la probabilité de présence d'un autre squelette au même endroit par le simple fait du hasard est inférieure à  $10^{-3}$  ; or la moitié environ des squelettes ont été trouvés en association avec d'autres. On conclut au regroupement de cadavres par une action animale. Les groupes du second type comprenant volontiers des *Kaosaurus*, l'auteur de ces dépôts devait être un prédateur de cette espèce, et il devait aussi être un prédateur fortement représenté. Ceci implique sans équivoque qu'il se fût agi du plus grand des mosasaures, le mosasaure immatriculé *MT2* par nos soins, *Mosasaurus cf. nigeriensis* SWINTON 1930, seul capable de s'attaquer à un *Kaosaurus* ou à une grande tortue et de les dépecer. Des traces d'attaque de *Kaosaurus* par *MT2* ont été relevées sur des pariétaux du premier. Remarquons encore qu'il pourrait être invoqué, pour l'explication du second type de dépôts, la coexistence d'un prédateur et de son contenu intestinal incomplètement digéré ; l'observation rapide suffit à invalider cette hypothèse, du moins dans la grande majorité des cas.

La question qui se pose maintenant est de savoir le pourquoi du comportement du mosasaure. Sachant qu'il n'avait pas à s'occuper de sa progéniture, qui vivait ailleurs, on peut envisager les hypothèses qui suivent.

1. L'animal a pour habitude de dévorer ses prises toujours au même endroit.
2. L'animal chasse davantage que nécessaire à sa subsistance immédiate et se constitue un garde-manger.
3. Un mâle constitue une réserve pour attirer ou nourrir une femelle.

La possibilité n°1 paraît de loin la plus vraisemblable. En effet on voit mal comment des cadavres en décomposition pourraient être conservés sur place par le mosasaure : il lui faudrait les stabiliser mécaniquement, et aussi éloigner sans arrêt les charognards. Toujours est-il que la présence de déchets (les têtes, les carapaces, les mandibules) invalide l'hypothèse selon laquelle un grand mosasaure tel que *MT2* avale systématiquement ses proies tout entières. C'est peut-être vrai pour des captures de petites tailles ; dans le cas de *Stratodus* ou *a fortiori* de *Kaosaurus*, fortement caparaçonnés, un dépeçage préalable s'impose. Il en est probablement de même pour les requins épineux (*Asteracanthus aegyptiacus*) dont les aiguillons et quelques disques vertébraux sont très souvent retrouvés parmi les dépôts. Ci-dessous les conclusions importantes.

1. Les mosasaures n'avalent entières que les proies de petite taille et dénuées de pointes dures ; ils sont capables de capturer de grands animaux, de tailles presque comparables à la leur, et de les désosser avant ingestion.
2. Les mosasaures dépècent au même endroit plusieurs captures successives, ce qui indique de leur part l'occupation et la défense, au moins temporaire, d'un territoire de chasse.

### 3.2.2 Accumulations particulières d'os de *Kaosaurus*

Deux types d'ensembles d'os bien particuliers ont été découverts à plusieurs reprises (on peut compter 4 exemples de chacun des deux, soit 8 occurrences au total). Dans ces ensembles, aucun autre os de l'animal n'est jamais présent.

1. Ensemble très brisé de lames distales, avec leurs épines, et d'extrémités pointues des côtes, pouvant contenir plusieurs dizaines de lames et plusieurs dizaines de côtes. Ce type n'est présent que dans les niveaux inférieurs, avec une fossilisation de type BBB noir.
2. Demi-grille costale limitée aux portions proximales des côtes. Ces ensembles se trouvent exclusivement dans les niveaux supérieurs.

L'explication du type n°1 tient à la forme particulière du tronc de *Kaosaurus*. Sa section est triangulaire et, en l'absence vraisemblable de plastron, sa partie dorsale est quelque peu plus dense que sa partie ventrale. Ainsi, un cadavre échoué sur le fond peut, avec une probabilité notoire, se trouver posé sur l'une de ses faces dorsales, gauche ou droite. Dans ce cas, le bord épineux va se trouver enfoncé dans le sol du fait de la concavité des faces de la carapace. A la suite de la décomposition et du démantèlement du cadavre, seules les parties protégées par le sédiment vont rester en place. Cette explication montre indirectement que les extrémités des côtes de *Kaosaurus* étaient proches des extrémités épineuses des plaques carapaciales dorsales. Dans les niveaux supérieurs, les restes de *Kaosaurus* sont des fragments de squelettes associés déjà décrits, ou des portions de carapaces démantelées, avec des os souvent presque entiers, ou encore des ensembles du type 2 de la précédente énumération. La différence avec les ensembles n°1 des BBB montre que *Kaosaurus* est mort de causes tout à fait différentes dans les deux cas. Essentiellement prédation dans les niveaux supérieurs ; mort provenant d'une cause physique ou chimique dans le cas des BBB.

### 3.2.3 Traces de prédation ou charognage

On récapitule les indices déjà signalés.

1. Les accumulations de plusieurs squelettes constituent des preuves indirectes de prédation de *Stratodus*, *Kaosaurus* et *Asteracanthus* par le mosasaure *MT2*.
2. L'item n°2, des demi-grilles costales isolées, répertorié au paragraphe précédent : preuve, là encore indirecte, de la prédation de *Kaosaurus* par *MT2*.
3. Traces de dents de *Stratodus indamanensis* sur un dentaire du mosasaure *MT5 Platecarpus sp.* : figure 20, page 48.
4. Traces de dents de *Stratodus indamanensis* sur une plaque distale de *Kaosaurus*.
5. Traces de dents, très vraisemblablement de la part du mosasaure *MT2* sur deux pariétaux de *Kaosaurus*.

Ces indices nous seront utiles pour reconstituer les chaînes trophiques des niveaux supérieurs de prédation.

### 3.3 Les biotopes et écosystèmes locaux

Il existe suffisamment d'espèces végétales répertoriées pour se faire une idée au moins rudimentaire des écosystèmes successifs, depuis la mer jusqu'à l'intérieur des terres émergées en permanence. On s'appuie pour cela sur l'écologie des plantes des mêmes familles, observables actuellement. Par exemple, les convolvulacées tropicales actuelles sont, soit des plantes grim-pantes présentes en lisière de la forêt, soit des plantes couvrant les plages ou les tannes, telles les ipomées. Le tableau 5 permettra la réalisation de vues d'artiste relativement précises, étant entendu toutefois qu'une grande partie de la flore et de la faune n'ont laissé aucune trace.

### 3.4 Ecologie générale des sites

#### 3.4.1 pyramides trophiques

Une première question est celle du, ou des facteurs limitants. On peut envisager :

1. l'énergie lumineuse ;
2. le carbone ;
3. l'azote ;
4. le phosphore ;
5. d'autres facteurs.

Pour une mer épicontinentale en milieu tropical, les disponibilités en lumière, carbone et azote sont *a priori* assurées. Une contrainte pourrait être une faible quantité de phosphore, ou d'un autre bioélément. L'absence de facteur limitant évident indique *a contrario* une importante productivité, à la fois en termes d'enthalpie libre, habituellement appelée *énergie*, et de biomasse primaires.

On peut imaginer grossièrement le contenu des étages trophiques successifs, notés comme d'habitude *P* pour *producteurs primaire*, *C1* pour *consommateurs de premier rang*, *C2* pour *consommateurs de second rang*, etc. et *D* pour *détritivores* :

- *P* = {cyanobactéries ; angiospermales ; algues(?) ; zooxanthelles(?)}
- *C1* = {éponges ; cnidaires ; ectoproctes ; mollusques ; tortues herbivores ; poissons herbivores}

Ecosystème	Plantes	Animaux
zone sous-marine	Hydrochariteceae	faune marine
	Potamogetonaceae	
zone intertidale	Rhizophoraceae 1 et 2	faune marine
arrière-plage	Convolvulaceae	Iguanidae
	Liliaceae 1 et 2	Crocodylia 1 à 3
	Caryophyllaceae	Testudines 1 à 5
	Ephedraceae	Pterosauria ?
forêt : canopée	Araucariaceae	
	<i>Ficus</i>	
	Anacardiaceae	
	Ebenaceae	
	Arecaceae plusieurs parmi 6	
forêt : subcanopée	Cyatheaceae	
	Annonaceae	
	Combretaceae	
	<i>Calamus</i>	
	Arecaceae plusieurs parmi 6	
	arbuste indéterminé	
forêt : sous-bois, chablis, lisières	Fungi	<i>Iltan kanei</i>
	Winteraceae	<i>Bahariasaurus</i>
	Proteaceae	Theropoda
	<i>Anisophyllea</i>	<i>Titanosaurus</i>
	Cyclanthaceae	Hadrosauridae 1 et 2
	Euphorbiaceae	Sauropodomorpha
	Polypodiidae 8 espèces	Booidae
	Ophioglossaceae	
eau douce	Salviniaceae	Pipidae
	Azollaceae	

TAB. 5: Biotopes et écosystèmes

- $C2 = \{\text{poissons carnivores ; petites tortues carnivores}\}$
- $C3 = \{Kaosaurus ; \text{mosasaures ; plésiosaures ; crocodiliens ; tortues carnivores}\}$
- $D = \{\text{bactéries ; éponges ; vers ; etc.}\}$

Ensuite, d'après des écosystèmes actuels comparables, il est envisageable d'estimer les ordres de grandeur des biomasses que nous noterons  $\beta$ . Il n'existe pas d'organismes endothermes, ce qui est favorable à un faible rapport, de l'ordre de 10, entre les biomasses de 2 étages successifs d'un système aquatique<sup>1</sup>. On aura par exemple :

- $\beta_P \approx 1 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-2}$
- $\beta_{C1} \approx 100 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$
- $\beta_{C2} \approx 10 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$
- $\beta_{C3} \approx 1 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$

On peut alors, estimant les masses individuelles dans les différents étages, inférer les densités d'individus. Notons  $\mu$  les masses individuelles des adultes. Toujours en ordres de grandeur, on a d'après les espèces retrouvées :

1. Des investigations récentes suggèrent une endothermie chez certains mosasaures et plésiosaures ; toutefois, dans une mer de température voisine de 30 °C, la différence métabolique entre un gros animal ecto- ou endotherme est tout à fait minime et le rapport estimé des biomasses reste valable.

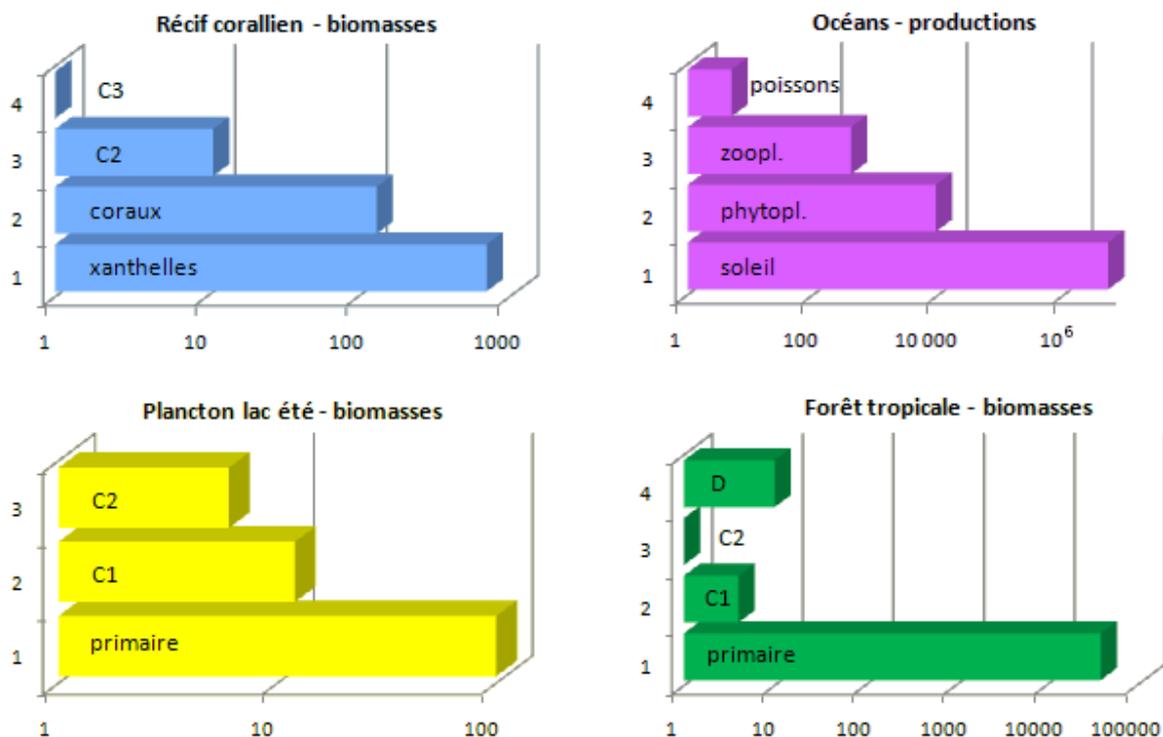


FIG. 21: Ces pyramides classiques sont adaptées de FRONTIER et al. [2004]. Concernant les écosystèmes aquatiques, on distingue un rapport de l'ordre de 10 entre les biomasses de 2 étages successifs, alors que le rapport de production est plutôt de l'ordre de 100. Ces rapports sont réguliers et très différents de ceux d'un écosystème terrestre.

- $\mu_P \approx 10^{-12}$  g (bactéries) à 1 kg (plantes)
- $\mu_{C1} \approx 10$  g, tortues herbivores mises à part.
- $\mu_{C2} \approx 10$  kg
- $\mu_{C3} \approx 10^3$  kg

Et finalement les densités d'individus notées  $\delta$  :

- $\delta_{C1} \approx 10 \text{ m}^{-2}$
- $\delta_{C2} \approx 10^3 \text{ km}^{-2}$
- $\delta_{C3} \approx 1 \text{ km}^{-2}$

Si par exemple la biomasse  $\beta_{C2}$  est constituée à 50% du poisson *Stratodus indamanensis* dont la masse corporelle adulte moyenne peut être estimée à 40 kg, alors il existe environ 125 individus de cette espèce par kilomètre carré, soit pour le centre du site d'In Daman, dont l'aire est égale à 4 km<sup>2</sup>, un effectif permanent de 500 *Stratodus* adultes. Par le même type d'évaluation, on trouve aussi, toujours pour les 4 km<sup>2</sup> du site : 40 *Kaosaurs* ; 40 mosasaures pour les espèces de petites tailles ; 4 mosasaures pour les espèces de grandes tailles ; 2 plésiosaures ; 8 crocodiles.

Combinant ces chiffres avec la durée minimale que nous avons estimée pour l'épisode du Farin-Doutchi, environ 1000 ans (voir 2.3, page 22), nous pouvons calculer les nombres d'adultes *a priori* fossilisables dans la totalité de la formation affleurant à In Daman. En supposant qu'un *Stratodus* vit 10 ans et qu'un mosasaure ou autre superprédateur vit 40

ans, on trouve au total 50000 *Stratodus*, 1000 *Kaosaurus*, 1000 petits mosasaures, 100 grands mosasaures, 50 plésiosaures, 200 crocodiles. On reporte ces nombres  $N_1$  dans un tableau, ainsi que les nombres  $N_2$  de fossiles estimés d'après les squelettes partiels retrouvés dans les niveaux du Farin-Doutchi, à l'exception des BB. Les rapports  $\varpi = N_2/N_1$  sont des estimations des probabilités de fossilisation des différentes espèces.

espèce	$N_1$	$N_2$	$\varpi(\%)$	$\varpi^*(\%)$
<i>Stratodus</i>	50000	3000	6	0.06
<i>Kaosaurus</i>	1000	1500	150	1.5
petit mosasaure	1000	150	15	0.15
grand mosasaure	100	50	50	0.5
plésiosaure	50	15	30	0.3
crocodilien	200	50	25	0.25

TAB. 6: Nombres estimés d'animaux et probabilités de fossilisation.

On est frappé par l'importance des pourcentages de conservation. Les cadavres du *Kaosaurus* très fortement caparaçonné auraient tous laissé une trace fossile, le pourcentage supérieur à 100 ne devant pas étonner dans le cadre d'une estimation ; tous les autres grands animaux sont préservés dans une forte proportion. Ceci est tout à fait exceptionnel, comme est exceptionnel le site d'In Daman ; dans la plupart des autres localités où affleure la formation du Farin-Doutchi, les densités de fossiles sont 100 fois, ou plus de 100 fois moindres qu'à In Daman. Ce n'est pas que les biomasses y fussent plus faibles, mais que la conservation s'y est moins bien opérée. Examinons encore le cas où l'estimation de la durée de l'étage du Farin-Doutchi est sous-évaluée, disons d'un facteur 100 ; les nombres  $N_1$  doivent être multipliés par 100, et les probabilités de conservation sont alors divisées par 100 : colonne  $\varpi^*$  du tableau 6. Elles restent cependant importantes, presque de l'ordre du pour-cent.

### 3.4.2 Statistiques sur les espèces de vertébrés marins

La fréquence d'une espèce est proportionnelle à sa concentration, en nombre d'individus par unité d'aire de la mer épicontinentale. La somme des fréquences est normalisée à l'unité. Il est possible d'estimer les fréquences à partir du matériel fossile. Pour chaque espèce, on fait le décompte de chaque élément impair et le décompte de chaque élément pair. Les nombres d'éléments pairs sont divisés par 2 ; les nombres d'éléments multiples, tels les dents ou les vertèbres sont encore divisés par leur ordre de multiplicité, puis on prend le plus grand de tous les nombres d'éléments obtenus. On calcule à partir de là une fréquence que j'appelle fréquence brute, fortement entachée par le biais de fossilisation. Pour aller plus loin, nous estimons la probabilité de fossilisation de chaque élément, par comparaisons croisées à l'intérieur d'une même espèce et entre espèces. Nous en déduisons alors une fréquence corrigée, *a priori* utilisable comme le serait une fréquence mesurée sur un écosystème actuel. Le tableau 7 présente une petite partie des résultats concernant les éléments fossiles. A chaque fréquence  $f$  correspond une entropie  $s$  donnée par la formule classique :

$$s = -f \cdot \ln f \quad (6)$$

La table 8 montre les fréquences  $F_i$ , non normalisées, des différentes espèces de vertébrés, ainsi que les taux de préservation  $\tau_i$  que nous avons estimés ; les fréquences corrigées  $F_{ci}$ , toujours

non normalisées; enfin, les entropies  $s_i$  des espèces.  $N = 27$  espèces sont répertoriées. Les relations utilisées sont très simples :

$$F_{ci} = \tau_i \cdot F_i \quad s_i = -f_{ci} \cdot \ln f_{ci} = -\frac{F_{ci}}{\sum F_{ci}} \cdot \ln \frac{F_{ci}}{\sum F_{ci}}$$

$f_{ci}$  désignant la fréquence corrigée normalisée de l'espèce n° $i$ .

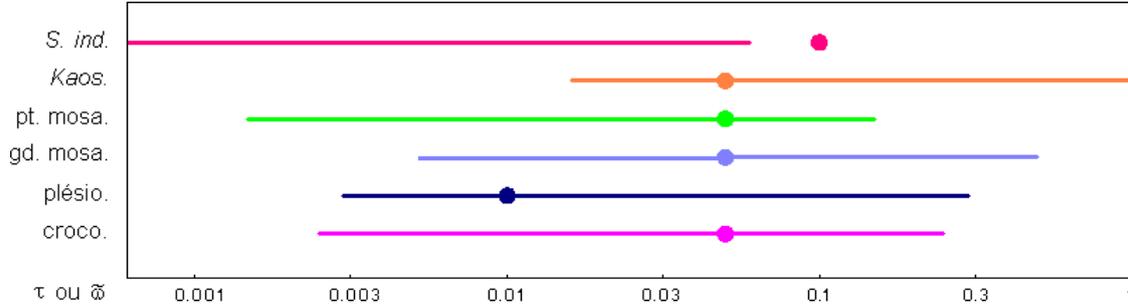


FIG. 22: Comparaison des taux de préservation. Les premiers sont obtenus par évaluation globale de l'écosystème des niveaux supérieurs d'In Daman : taux  $\varpi^*$  à  $\varpi$  représentés par les segments horizontaux. Les seconds proviennent du décompte des collections effectuées sur l'ensemble des niveaux : nombres  $\tau$  figurés par les cercles. En abscisses : taux de préservation, compris entre 0 et 1, échelle logarithmique. *S. ind.* : *Stratodus indamanensis*; *Kaos.* : *Kaosaurus spiniferus*; *pt. mosa.* : mosasaures de petites tailles; *gd. mosa.* : mosasaures de grandes tailles; *plésio.* : plésiosaure; *croco.* : crocodiles.

On pourrait s'étonner de trouver dans le tableau 8 des taux de préservation  $\tau$  quelque peu incohérents avec les pourcentages  $\varpi$  ou  $\varpi^*$  affichés sur le tableau 6. La figure 22 montre les différences et les ressemblances entre les deux études. Il faut garder à l'esprit que d'une part, les taux de préservation ne peuvent être estimés qu'en ordre de grandeur; d'autre part, les méthodes qui conduisent aux tables 6 et 8 respectivement sont complètement indépendantes. Enfin et surtout, la première étude concerne uniquement les niveaux supérieurs du site d'In Daman, alors que la seconde s'appuie sur tout le matériel collectionné provenant d'In Daman, Kéhéhé et Mentess, dont la plus grande partie est issue des niveaux inférieurs d'In Daman. Dans ces BB inférieurs, *Stratodus* par exemple est surreprésenté, alors qu'*a contrario*, *Kaosaurus* est sous-représenté.

Les entropies individuelles  $s_i$  des espèces répertoriées permettent de calculer l'entropie de la répartition :

$$S = \sum s_i = 1.457$$

à comparer avec l'entropie maximale qui serait obtenue avec des fréquences corrigées identiques pour toutes les espèces, soit  $f_{ci} = 1/N = 1/27$  :

$$S_{max} = \ln N = \ln 27 = 3.296$$

Dans la pratique courante, on utilise plutôt la diversité  $H$  de SHANNON qui n'est autre que l'entropie binaire, au lieu de l'entropie népérienne  $S$  :

$$H = \frac{S}{\ln 2} = 1.443 S = 2.102$$

De même pour la diversité maximale :

$$H_{max} = \frac{S_{max}}{\ln 2} = 4.755$$

On calcule encore la régularité  $R$ , égale à l'entropie ramenée à sa valeur maximale :

$$R = \frac{H}{H_{max}} = \frac{S}{S_{max}} = 0.442$$

La valeur de  $H$  est à comparer avec celles de collections usuelles du vivant actuel, comprises entre 0.5 et 4.5, ces deux valeurs extrêmes étant d'ailleurs rarement atteintes. On est ici dans une collection de diversité tout à fait banale et moyenne. La régularité, inférieure à 0.5 est moyenne aussi.

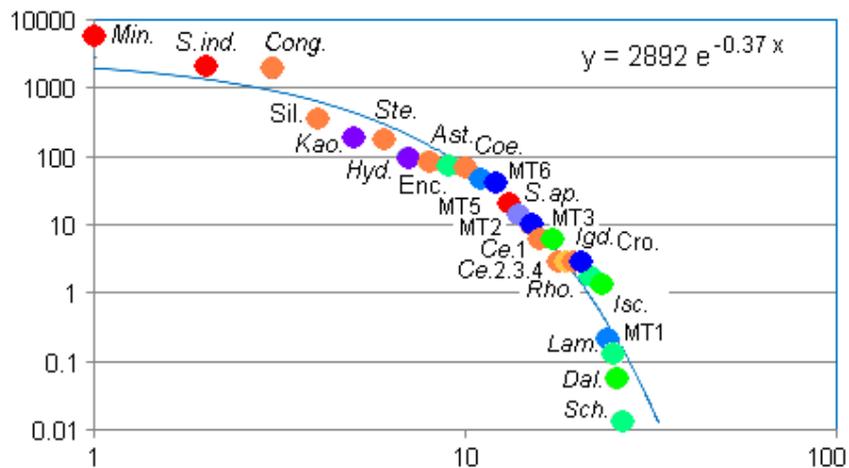


FIG. 23: Diagramme rang-fréquence ou DRF. En abscisses logarithmiques : rangs des espèces classées par fréquence décroissante. En ordonnées logarithmiques : fréquences corrigées, non normalisées, des espèces. Chondrichthyes en vert; Sauropsida en bleu; Osteichthyes en orangé et rouge. *Min.* : *Ministratodus*; *S.ind.* : *Stratodus indamanensis*; *Cong.* : *Congorhynchus*; *Sil.* : Siluriformes; *Kao.* : *Kaosaurus*; *Ste.* : *Stephanodus*; *Hyd.* : *Hydrotherosaurus*; *Enc.* : Enchodontidae; *Ast.* : *Asteracanthus*; *Coe.* : *Coelodus*; *MT1...MT6* : Mosasauridae; *S.ap.* : *Stratodus cf. apicalis*; *Ce.1...4* : *Ceratodus*; *Igd.* : *Igdabatis*; *Cro.* : *Crocodylia*; *Rho.* : *Rhombodus*; *Isc.* : *Ischirhiza*; *Lam.* : *Lamna*; *Dal.* : *Dalpiazia*; *Sch.* : *Schizorhiza*.

Ces deux caractéristiques : diversité et régularité moyennes, se retrouvent dans l'allure du diagramme rang-fréquence ou DRF de la figure 23. On relève les faits suivants.

1. La concavité de la courbe est forte et dirigée vers le bas.
2. Il existe un petit nombre d'espèces, ceci étant dû à la fois à l'oubli de nombre d'entre elles par la fossilisation, et à l'eurycité du biotope.
3. Il n'y a pas d'espèces ultradominantes.
4. Il existe une forte proportion d'espèces coiffant l'écosystème par des fréquences assez importantes tandis que les autres sont reléguées à un rôle beaucoup plus modeste, du moins en terme d'effectifs.

On remarque par ailleurs un classement assez net des 3 taxons principaux : les Osteichthyes sont les plus abondants, suivis des Diapsida puis des Chondrichthyes. Voir les figures 24 et 25 : on retrouve, à partir des comparaisons effectuées entre les taphocénoses des lullemedden et d'autres de la même époque : Congo, Angola, Cabinda, Jordanie, Hell Creek (Montana), un ordre identique. Mais il s'agit là de classements obtenus à partir des nombres d'espèces, et non comme ici, des abondances. Il est finalement assez remarquable de constater que le même ordre : Osteichthyes → Diapsida → Chondrichthyes se découvre à la fois par l'étude des abondances, et par l'étude des nombres d'espèces dans chaque taxon. Il aurait fort bien pu en

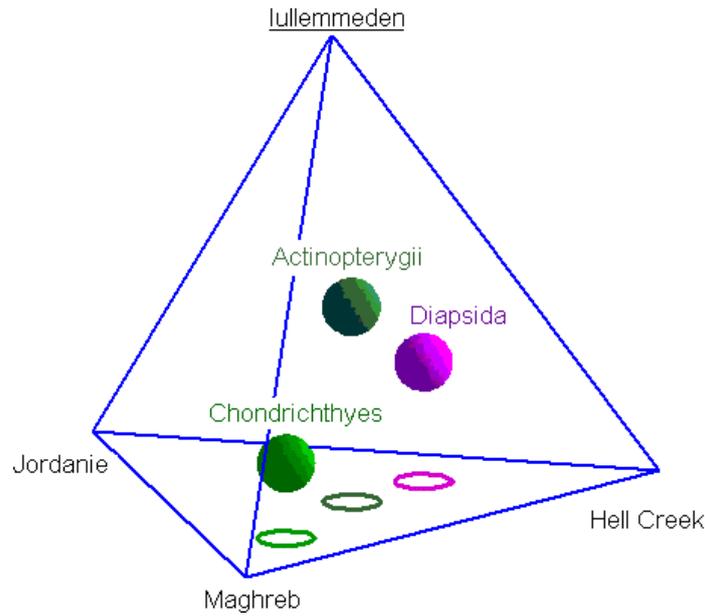


FIG. 24: Comparaison des poids en nombres d'espèces de 3 taxons dans 4 taphocénoses bien documentées.

être autrement. Cette coïncidence montre la domination écologique à tout point de vue des ostéichthyens dans la macrofaune de nos sites.

Les valeurs moyennes de  $H$  et de  $R$  quantifient et confortent les énoncés qualitatifs 1 à 4 qui précèdent. Il ne faut pas oublier que toutes ces considérations ne concernent qu'un échantillon restreint de vertébrés des niveaux étudiés, à savoir ceux dont le registre fossile a bien voulu conserver une trace ; autrement dit, la collection étudiée est l'ensemble des vertébrés de grande taille, prédateurs des deux derniers et *pro parte* de l'antépénultième rang. On remarque aussi le bon ajustement d'une fonction exponentielle, mentionnée sur le graphe, avec le DRF. Ce dernier réalise une loi rapidement décroissante, ou à courte traîne. On peut recalculer la valeur idéale  $H_{id}$  de  $H$  à partir de l'exposant  $p = -0.37$  qui réalise le meilleur ajustement. Le calcul de  $S_{id}$  pour un nombre d'espèces infini est facile : il suffit de sommer une série hypergéométrique ; le résultat est fini et diffère très peu de ce qu'on obtiendrait en se limitant à 27 espèces. On trouve

$$S_{id}(p) = -\frac{p \cdot e^{-p}}{e^{-p} - 1} - \ln(e^{-p} - 1) \quad (7)$$

soit en définitive, pour  $p = -0.37$  :

$$H_{id}(-0.37) = \frac{S_{id}(-0.37)}{\ln 2} = 2.885$$

à comparer avec la valeur expérimentale  $H = 2.102$ . Ainsi la régression exponentielle tend à réévaluer quelque peu la diversité. La régularité idéalisée pour les 27 espèces de l'échantillon serait  $R_{id} \approx H_{id}(-0.37) \cdot \ln 2 / \ln 27 = 0.607$ , là encore un peu plus grande que la valeur  $R = 0.442$  obtenue directement. La loi empirique exponentielle que nous avons dégagée peut être comparée avec les modèles classiques de DRF. Elle correspond exactement à un modèle de MOTOMURA ; un modèle de MAC ARTHUR pourrait très certainement aussi être adapté aux points expérimentaux. Malheureusement le choix d'un modèle d'auteur n'apporte rien d'autre qu'une étiquette : en effet aucune justification claire d'un point de vue écologique n'a

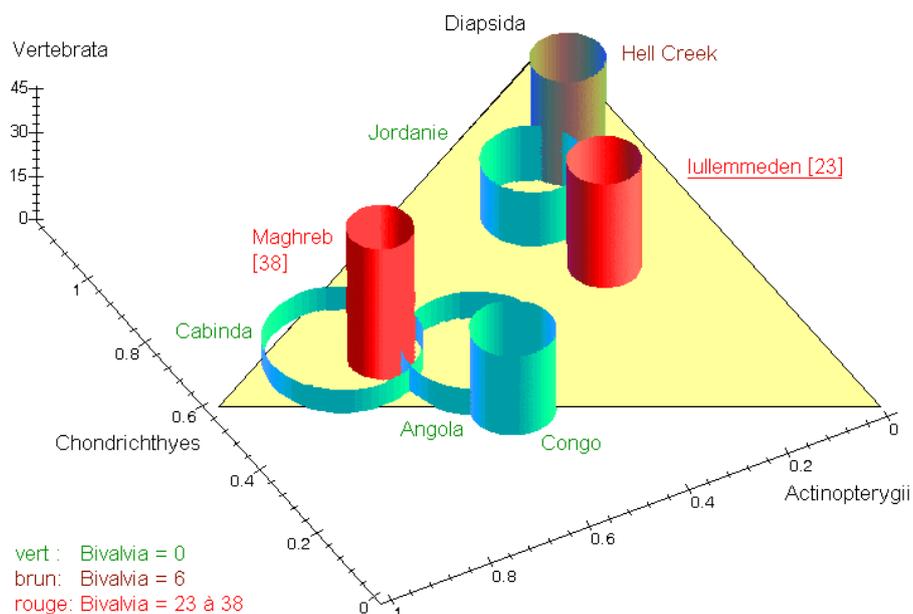


FIG. 25: Comparaison de 7 taphocénoses pour les nombres d'espèces de 3 taxons. Echelle verticale : nombre total de vertébrés. En supplément et en couleurs : nombres d'espèces de Bivalvia. Pour le dessin, les volumes de 7 cylindres ont été choisis identiques.

jamais été apportée à aucun d'entre eux, ni par les auteurs d'origine, ni par leurs exégètes. Les explications de MOTOMURA, fondées sur une installation séquentielle des espèces, sont particulièrement irréalistes ; son modèle s'adaptant toutefois à quantité de situations naturelles, on en attend toujours une justification convaincante.

L'approche par calcul d'entropie, de diversité et de régularité peut être menée, en paléontologie, sur un autre type de collection : celle des éléments figurés individuels, représentant la totalité ou une partie seulement d'un organisme disparu. Dans un tel décompte, des os ou des fragments d'os différents d'une seule espèce peuvent intervenir de façon distincte dès lors qu'ils sont découverts en-dehors de toute connexion. Le tableau 7 est un extrait du répertoire complet de 77 restes des 27 espèces mentionnées, répertoire trop grand pour être présenté ici *in extenso*. On obtient pour la diversité et la régularité :  $H = 3.011$  ;  $R = 0.480$ . Le DRF des éléments figurés, à l'exception notable du premier point, est bien couvert par une fonction exponentielle, avec un exposant  $p = -0.08$ . Comme pour l'étude des espèces, un modèle de MOTOMURA semble adapté. On obtient alors en idéalisant, des valeurs notablement supérieures de la diversité et de la régularité :  $H_{id} = 5.087$  et  $R_{id} = 0.812$ . La différence s'explique par la contribution importante à l'entropie, donc à la diversité, d'un élément bien particulier : les vertèbres de *Stratodus indamanensis*. Dans l'ensemble des collections réalisées, leur fréquence normalisée est 0.588 : ces vertèbres représentent près de 60% des pièces récoltées. Il en résulte une contribution individuelle à la diversité expérimentale de 0.450 et finalement une distorsion importante entre les valeurs tirées de la loi idéale, qui ne tient pas compte de cette anomalie, et les valeurs expérimentales. La figure 26 montre bien l'écart entre le premier point, représentant les vertèbres de *Stratodus* et l'ensemble des autres points répartis régulièrement. L'importance excessive des vertèbres de *Stratodus* ne provient pas d'un biais d'échantillonnage, mais du rôle particulier qu'a joué l'animal lors de l'épisode final de l'hécatombe génératrice des BB : *Stratodus* a été le prédateur-charognard en dernier ressort ; d'autre part, ses vertèbres

espèce	élément	fréquence	entropie
<i>Asteracanthus aegyptiacus</i>	épine céphalique	0.00384	0.02134
<i>Asteracanthus aegyptiacus</i>	dent	0.00274	0.01617
<i>Asteracanthus aegyptiacus</i>	aiguillon	0.00966	0.04482
<i>Stratodus indamanensis</i>	dentaire sans extrémité	0.01960	0.07706
<i>Stratodus indamanensis</i>	extrémité dentaire G	0.00576	0.02968
<i>Stratodus indamanensis</i>	extrémité dentaire D	0.00555	0.02883
<i>Stratodus indamanensis</i>	vertèbre	0.58820	0.31215

TAB. 7: Extrait du tableau des fréquences normalisées et des entropies des éléments fossiles.

très ossifiées se sont particulièrement bien fossilisées. Finalement, les valeurs qui doivent être retenues pour  $H$  et  $R$  sont les valeurs idéales, corrigées de l'anomalie *Stratodus*. Ces valeurs élevées témoignent de la richesse et de la grande représentativité des taphocénoses étudiées.

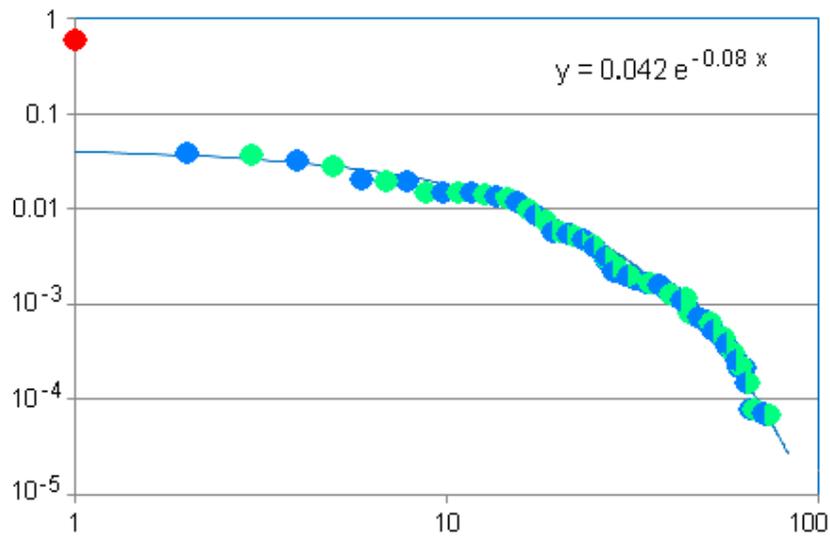


FIG. 26: Diagramme rang-fréquence pour 77 éléments figurés différents appartenant aux 27 taxons de vertébrés répertoriés. En abscisses logarithmiques : rangs des éléments classés par fréquence décroissante. En ordonnées logarithmiques : fréquences normalisées des éléments. Le point irrégulier, en rouge, représente les vertèbres de *Stratodus indamanensis*.

### 3.4.3 Statistiques rangs / fréquences / espèces / masses des vertébrés

Dans le paragraphe qui précède, nous avons affiné l'étude de la portion reconstruite de l'écosystème, à savoir les vertébrés fossilisables. De la description sous forme des deux seuls nombres  $H$  et  $R$  nous sommes passés au DRF. Toutefois ce dernier traite indifféremment les espèces, sans aucun souci de leurs caractères écologiquement significatifs. La troisième étape de notre analyse consistera à introduire un paramètre majeur : la masse de l'individu adulte, ou plutôt sa masse moyenne estimée. Sur la figure 28 sont représentés, en colonne de droite, les résultats expérimentaux concernant toujours les mêmes 27 espèces. En coordonnées du plan de base : la masse  $M$  et la fréquence corrigée non normalisée  $F$ . Ces deux grandeurs

n°	espèce	$F$	$\tau$	$F_c$	$s$
1	<i>Asteracanthus aegyptiacus</i>	70.5	1	70.50	0.03301
2	<i>Lamna biauriculata</i>	0.0125	0.1	0.13	0.00013
3	<i>Rhombodus sp.</i>	1.5	1	1.50	0.00124
4	<i>Igdabatis sigmodon</i>	5.92	1	5.92	0.00414
5	<i>Ischirhiza nigeriensis</i>	1.335	1	1.34	0.00112
6	<i>Schizorhiza stromeri</i>	0.0014	0.1	0.01	0.00002
7	<i>Dalpiazia stromeri</i>	0.0055	0.1	0.06	0.00006
8	<i>Stephanodus libycus</i>	51.75	0.3	172.50	0.06638
9	<i>Ministratodus kehehensis</i>	278.5	0.05	5570.00	0.34043
10	<i>Stratodus cf. apicalis</i>	1.1	0.05	22.00	0.01269
11	Enchodontidae	0.875	0.01	87.50	0.03920
12	<i>Congorhynchus sp.</i>	19	0.01	1900.00	0.30649
13	<i>Coelodus sp.</i>	20	0.3	66.67	0.03156
14	Siluriformes	17.1	0.05	342.00	0.10980
15	<i>Stratodus indamanensis</i>	206	0.1	2060.00	0.31679
16	<i>Ceratodus sp.1</i>	0.61	0.1	6.10	0.00425
17	<i>Ceratodus sp.2</i>	0.305	0.1	3.05	0.00232
18	<i>Ceratodus sp.3</i>	0.305	0.1	3.05	0.00232
19	<i>Ceratodus sp.4</i>	0.305	0.1	3.05	0.00232
20	Crocodylia	0.15	0.05	3.00	0.00229
21	<i>Mosasaurus cf. nigeriensis MT2</i>	0.7	0.05	14.00	0.00866
22	mosasaure MT3	0.5	0.05	10.00	0.00650
23	mosasaure MT4	0.1	0.05	2.00	0.00160
24	<i>Platecarpus sp. MT5</i>	2.5	0.05	50.00	0.02501
25	mosasaure MT6	2	0.05	40.00	0.02084
26	<i>Kaosaurus spiniferus</i>	10	0.05	200.00	0.07421
27	<i>cf. Hydrotherosaurus</i>	1	0.01	100.00	0.04356
	TOTAL	692.1	—	10734.6	1.45715

TAB. 8: Fréquences non normalisées  $F$ , taux de préservation estimés  $\tau$ , fréquences corrigées non normalisées  $F_c$  et entropies individuelles  $s$  des espèces de vertébrés d'In Daman et Kéhéhé.

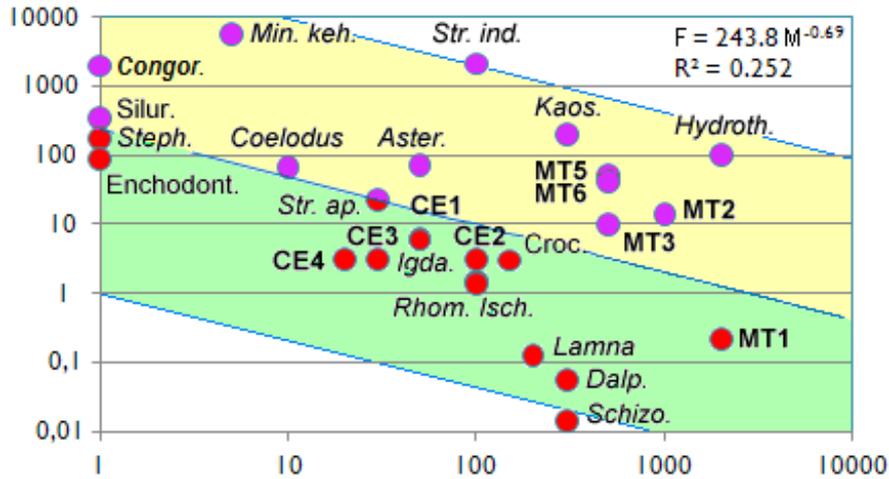


FIG. 27: Diagramme masse-fréquence pour les 27 espèces de vertébrés de l'étude. Masse en kg et échelle logarithmique pour les abscisses. Fréquence corrigée non normalisée en ordonnées. L'équation de la régression linéaire, ainsi que son coefficient de satisfaction, sont indiqués. On distingue une bande passante à l'intérieur de laquelle se trouvent toutes les espèces, soit surreprésentées, en jaune, soit sous-représentées, en vert, par rapport à leur masse individuelle. Les premières sont les espèces dominantes; les secondes, les espèces sporadiques.

sont corrélées ainsi que l'indique la figure 27. On admettra la validité de la relation empirique donnant la fréquence idéalisée  $F_{id}$  :

$$F_{id} = k \cdot M^q \quad (8)$$

qui réalise un modèle log-normal classique, avec  $q = -2/3$ , valeur proche du meilleur ajustement  $q = -0.69$ . La valeur  $-2/3$  peut être justifiée par des considérations dimensionnelles élémentaires. On observe d'ailleurs couramment sur des collections provenant du vivant actuel des distributions  $F = k \cdot L^{-2}$  où  $L$  désigne la taille, proportionnelle à  $M^{1/3}$ . Sur les axes verticaux des schémas 28 sont portés successivement les nombres d'espèces pour chaque pavé rectangulaire du plan de base; les densités surfaciques d'individus en  $\text{km}^{-2}$ ; les biomasses surfaciques en  $\text{t} \cdot \text{km}^{-2}$ ; les productions surfaciques de matière vivante en  $\text{t} \cdot \text{km}^{-2} \cdot \text{an}^{-1}$ , ces dernières grandeurs toujours pour chaque pavé. La discrétisation des coordonnées de base permet de réaliser les graphes 3D assez simplement, par traitement de matrices. L'intérêt de ces diagrammes, outre une possible comparaison avec des écosystèmes actuels, est de caler les effectifs, en nombres d'espèces et en densités d'individus, et aussi les biomasses à partir des tailles supposées des plus petits vertébrés de l'écosystème, toutes grandeurs inaccessibles par l'examen direct d'un registre fossile qui n'a préservé que les espèces de moyennes et grandes tailles. On commence par modéliser le nuage de points du diagramme masse-fréquence 27. L'équation (8) est celle de la crête d'une fonction idéale  $D_{id} = f(M, F)$  où  $D$  est la densité d'espèces dans le plan  $(M, F)$ . Les bandes colorées représentent la largeur de cette fonction qui, sans justification, sera supposée gaussienne pour ce qui concerne son étalement : en jaune, la région des espèces surreprésentées par rapport à leur masse; en vert, la région des espèces sous-représentées. Pour l'écriture des fonctions représentées sur un plan de base log-log, nous noterons  $\mu = \log M$  et  $\varphi = \log F$  les variables réellement utilisées, avec des logarithmes décimaux. Outre le facteur gaussien, la fonction  $D_{id}(M, F)$  dépend de  $M$  par un facteur  $M^{-2/3}$  tout comme la fréquence. L'ajustement numérique tenant compte de (8) avec  $k = 243.8$  et  $q = -2/3$  ainsi que de la largeur constatée de la bande passante conduit à l'expression

provisoire :

$$D_{id\ prov} \propto \exp -\frac{1}{3} \left( \varphi + \frac{2}{3}\mu - 2.4 \right)^2 \cdot \exp -1.535\mu \quad (9)$$

dont le graphe ne correspond pas à l'expérience, ce qui ne doit pas surprendre. Cette formule ne tient pas compte en effet de l'atténuation de  $D_{id}$  du côté des faibles masses, à cause du défaut de préservation des petites espèces. Cette atténuation sera modélisée par un facteur de BODE, soit  $A(\mu)$ , égal à 1 au-dessus d'une masse de coupure  $M_c$ ; égal à

$$A(\mu) = \kappa \cdot M^r = b \cdot \exp \rho\mu \quad (10)$$

au-dessous de  $M_c$ . Les constantes  $M_c$ ,  $\kappa$  et  $r$  doivent satisfaire la condition de raccordement

$$\kappa \cdot M_c^r = 1 \quad (11)$$

entre la partie coupante et la partie passante du spectre de masse. Il reste en tenant compte de (11) à ajuster 2 paramètres seulement, la masse de coupure  $M_c$  et l'exposant  $r$ . Ce dernier est l'ordre de la fonction de BODE (10). Cette opération se pratique par essais successifs et conduit à un ajustement des fonctions idéales  $D_{id}$ ,  $I_{id}$ ,  $B_{id}$  et  $P_{id}$ , respectivement la densité d'espèces, la densité surfacique d'individus, la densité surfacique de biomasse et la production de matière vivante surfacique pour  $M_c = 178$  kg et  $r = 0.84$ , ou bien encore  $\rho = 1.934$ . Les graphes discrétisés des fonctions  $D_{id}$ ,  $I_{id}$ ,  $B_{id}$  et  $P_{id}$  sont présentés sur la colonne de gauche de la figure 28, page 72. Leurs formes dépendent fortement des valeurs choisies pour  $M_c$  et  $r$ , ce qui permet la détermination précise de ces dernières. Au-dessous de la masse de coupure, la dépendance de la densité modèle de fossiles avec  $\mu$  se présente sous la forme :

$$F_{id}(\mu) = b \cdot \exp \rho\mu \cdot \exp (-1.535\mu) = b \cdot \exp (\rho - 1.535) \mu = b \cdot \exp (0.399\mu) \quad (12)$$

Les figures 28 et 29 effectuent une comparaison du modèle avec les histogrammes en masse. Ces derniers sont assez irréguliers, du fait qu'il s'agit de la queue supérieure de la distribution d'espèces : avec un petit nombre d'espèces, la répartition ne saurait être parfaitement lisse. On constate sur la figure 28 que ce ne sont pas les mêmes taxons qui dominent partout. Pour le nombre d'espèces groupées selon des masses et des fréquences voisines, prédominance des chondrichthyens et des mosasaures ; pour le nombre d'individus, prévalence absolue de *Ministratodus kehehensis* ; pour la biomasse, de *Stratodus indamanensis* et du plésiosaure ; enfin, prépondérance de *Stratodus indamanensis*, suivi de *Ministratodus kehehensis* pour ce qui est de la production.

La production  $P$  a été déduite de la biomasse  $B$  en utilisant la relation empirique :

$$P \propto B/M^{0.306}$$

déduite d'une compilation sur plusieurs taxons animaux, de masses  $M$  comprises entre 1 ng et 10 t donnée par DAJOZ [2006]. La durée d'une génération a été choisie comme temps de renouvellement, avec une base de 1 an pour une masse de 500 g. Il s'agit de la production de matière vivante, à bien distinguer de la production en matière sèche, dont il sera brièvement question à la fin de ce paragraphe. Cette dernière est, selon les organismes, de 5 à 50 fois plus petite que la production de matière vivante.

Nous sommes maintenant en mesure d'évaluer la densité de répartition des espèces de la biocénose maastrichtienne selon la masse individuelle, soit  $\Upsilon(\mu)$ . Cette densité doit, pour les fortes masses, se raccorder à l'asymptote

$$b \cdot M^{-2/3} = b \cdot e^{-1.535\mu} \quad (13)$$

directement déduite de la taphocénose. Du côté des masses faibles,  $\Upsilon(\mu)$  doit aussi tendre exponentiellement vers zéro. Nous avons choisi pour les besoins d'un calcul faisable, de multiplier l'asymptote 13 par une fonction tangente hyperbolique :

$$\Upsilon(\mu) = \frac{b}{2} \cdot [1 + \tanh \{\beta (\mu - \alpha)\}] \cdot e^{-1.535\mu} \quad (14)$$

On remarquera que  $\Upsilon(\mu)$  est une fonction à décroissance exponentielle, donc à courte traîne, tant du côté des grandes masses que du côté des faibles masses. Ce type de décroissance est une condition *sine qua non* de validité ; si elle n'était pas réalisée, on aurait de longues traînes et un modèle aberrant qui prédirait l'existence d'animaux de masses illimitées, très grandes ou très petites, avec une probabilité d'occurrence non négligeable.

Il existe exactement 18.5 espèces fossiles en-dessous de la masse de coupure  $M_c = 178$  kg. On doit retrouver ce nombre par intégration de la fonction (12) entre  $\mu = 1$  et  $\mu = \log M_c$ , c'est-à-dire  $\mu = 2.25$ , ce qui fournit la valeur  $b/2 = 187.1$ . Il reste dans la fonction (14) à fixer les 2 paramètres  $\alpha$  et  $\beta$ . La valeur  $\alpha$  détermine le milieu de la fonction  $\tanh$ , tandis que sa pente centrale dépend de  $\beta$ . Il faut réaliser 2 conditions. La première sera le choix de la taille adulte ou, ce qui revient au même, de la masse du plus petit vertébré, c'est-à-dire du plus petit ostéichthyen. En accord avec les observations réalisables sur des écosystèmes tropicaux actuels, nous choisissons un peu plus de 3 cm pour ce plus petit poisson, soit une masse de 2.25 g ou une valeur de  $\mu$  égale à  $-2.65$ . La fonction  $\Upsilon(\mu)$  doit prendre, pour  $\mu = -2.65$  la même valeur qu'à l'autre extrémité du spectre, pour  $\mu = 4$  et une masse de dix tonnes :  $\Upsilon(-2.65) = \Upsilon(4) = 0.81$ . Cette première condition apparaît sous forme de la courbe rouge sur l'abaque  $(\alpha, \beta)$  de la figure 3.4.3. La seconde condition consiste à choisir la masse pour laquelle la densité est maximale. Là encore, l'observation des systèmes actuels nous conduit à choisir  $M = 1$  kg pour cet extremum. La condition  $d\Upsilon/d\mu = 0$  pour  $\mu = 0$  est représentée par la courbe verte sur (3.4.3). L'intersection marquée d'un point rouge donne :  $\alpha = -0.1$  et  $\beta = 2.0$ . On en déduit par intégration un nombre d'espèces idéal de vertébrés  $N_{id} = 366$ . Cependant ce nombre est fortement dépendant du choix de l'abscisse du maximum de  $\Upsilon(\mu)$ . Par exemple, si on le fixe pour  $M = 3.16$  kg, on obtient seulement 170 espèces. La dépendance du nombre total d'espèces par rapport à la masse du plus petit animal est par contre très faible. Les nombres d'espèces obtenus doivent être comparés avec ceux déduits d'une approche différente, figurant au tableau 9 : entre 160 et 485 espèces. La méthode consiste à évaluer le nombre d'espèces à In Daman à partir des écosystèmes de lagons actuels, en divisant par un facteur compris entre 2 et 4 pour tenir compte de l'eurycté qui, en général, restreint la diversité taxinomique.

taxon	taux estimé (%)	espèces trouvées	effectif estimé
Gastropoda	≈ 100	6	10
Bivalvia	≈ 100	23	25
Ammonoidea	≥ 50	1	2
Chondrichthyes	≈ 100	9	10
Osteichthyes	4 à 15	17	125 à 450
Tetrapoda	≥ 50	15	25
tous vertébrés	(8 à 25)	41	160 à 485

TAB. 9: Taux de préservation estimés en nombres de taxons spécifiques dans le site d'In Daman (niveaux supérieurs). Les taxons peu ou mal préservés, tels les cnidaires, les échinodermes ou les plantes, ne figurent pas ici. La troisième colonne indique l'ordre de grandeur des effectifs en nombres d'espèces estimés dans la biocénose maastrichtienne.

Les deux bornes sont représentées par la bande jaune sur l'abaque (3.4.3). L'accord est excellent, la présente analyse se trouvant en faveur d'une valeur plus proche de la borne supérieure 485 si l'on admet le maximum pour 1 kg. On retiendra dans cette hypothèse l'expression modèle définitive de la fonction  $\Upsilon(\mu)$  :

$$\Upsilon(\mu) = 187.1 \cdot [1 + \tanh \{2(\mu + 0.1)\}] \cdot e^{-1.535\mu} \quad (15)$$

dont le graphe est présenté sur la figure (30). Sur cette figure est représentée aussi l'aire occupée par les 27 espèces retrouvées, à comparer avec l'aire jaune des présumées  $366 - 27 = 339$  espèces oubliées par la fossilisation. L'étendue de l'axe horizontal correspond aux limites extrêmes du spectre de masse. Un argument en faveur d'un maximum à 1 kg plutôt que plus haut, à 3.16 kg par exemple, vient de l'observation des petites dents d'ostéichthyens trouvées par tamisage des sédiments : si beaucoup d'entre elles, assez diverses, semblent pouvoir appartenir à des individus d'une vingtaine de cm de long, peu de dents en revanche pourraient provenir de poissons d'une cinquantaine de cm. Cet argument reste cependant faible, tant les biais de fossilisation des dents sont nombreux. Le spectre modèle retenu est-il comparable à des spectres enregistrés sur le vivant actuel ? Un tracé en diagramme log-log, présenté sur la figure 31, est mis en regard d'un spectre des mammifères terrestres actuels. En dépit de l'éloignement des deux écosystèmes concernés, la ressemblance est frappante. La comparaison permet, non de valider totalement notre modèle, mais de montrer qu'il est cohérent par rapport à des données extraites d'une vraie biocénose. On constate aussi une dissymétrie : la pente montante est, en valeur absolue, supérieure à la pente descendante ; ceci est une caractéristique assez générale des spectres de masse réalisés sur le vivant, qu'il s'agisse de biocénoses complètes ou de fractions cladiques de biocénoses. Ce type de tracé, en log-log, permet de réinterpréter graphiquement de manière très simple les différents modèles possibles : ceci est fait sur la figure 3.4.3. Seule la valeur de la pente montante les distingue ; la dissymétrie étant implicitement admise, il apparaît que le modèle inférieur, avec seulement 160 espèces, ne peut convenir.

La figure 34 montre l'ensemble des résultats du modèle, avec les importances relatives des espèces retrouvées et des espèces en principe définitivement disparues. Les nombres mesurables par les aires des graphes de gauche sont regroupées dans le tableau 10. On constate qu'en nombre d'espèces, le registre fossile est très déficient ; le nombre total d'individus représentant les espèces retrouvées est insignifiant ; par contre, la biomasse de ces espèces, qui constituent le groupe-couronne au sens écologique du terme, est importante : environ un quart de la biomasse totale des vertébrés. Enfin leur production, bien que faible, n'est pas pour autant négligeable.

	espèces fossiles	autres espèces	total	proportion représentée (%)
nombre d'espèces	27	338	366	7.92
individus ( km <sup>-2</sup> )	770	72200	73000	1.05
biomasse ( t · km <sup>-2</sup> )	12.4	37.2	49.6	25
production ( t · km <sup>-2</sup> · an <sup>-1</sup> )	7.3	30	37.3	19.5

TAB. 10: Résultats du modèle de répartition en masses. Les pourcentages indiqués seraient réalisés dans le cas idéal où tous les individus des espèces fossilisées auraient été intégralement préservés, ce qui n'est pas le cas bien entendu.

La valeur de la biomasse des vertébrés, toutes espèces confondues, est de  $49.6 \text{ t} \cdot \text{km}^{-2}$ . Elle ne constitue qu'un ordre de grandeur mais cet ordre de grandeur est fiable. Il s'agit d'une biomasse de consommateurs, qui constitueraient probablement l'essentiel des strates  $C2$ ,  $C3$ , etc. si l'écosystème était de type récif corallien. Dans l'hypothèse où les producteurs primaires seraient essentiellement des zooxanthelles et où la strate  $C1$  de consommateurs primaires seraient essentiellement des coraux, on déduit des considérations du paragraphe 3.4.1, page 56, une biomasse totale de l'ordre de  $5000 \text{ t} \cdot \text{km}^{-2}$ . Cette valeur se compare aux  $2000 \text{ t} \cdot \text{km}^{-2}$  mesurées en moyenne pour ce type d'écosystème, avec des valeurs extrêmes de 40 à  $4000 \text{ t} \cdot \text{km}^{-2}$  citées dans DAJOZ [2006] ou celle de  $7500 \text{ t} \cdot \text{km}^{-2}$  environ déduite des  $1500 \text{ t} \cdot \text{km}^{-2}$  de matière sèche avancées par VERGER [2011] pour une mangrove ou un pré salé. On se trouve dans la fourchette haute, ce qui ne doit pas surprendre étant donné l'absence de facteur limitant identifié et l'abondance d'énergie fournie par le rayonnement solaire. Si maintenant les cnidaires ne jouent qu'un rôle secondaire, ce qui est effectivement suggéré par le registre fossile, nos vertébrés participent au moins *pro parte* à la strate  $C1$ . Ils se trouvent néanmoins en concurrence, à ce niveau, avec de nombreux autres consommateurs primaires ; ainsi la proportion de la biomasse de vertébrés appartenant à  $C1$  n'est-elle pas chiffrable *a priori*. Les espèces de  $P$ , les producteurs primaires, sont alors volontiers des algues, des angiospermales ou d'autres organismes photosynthétiques. L'écosystème est de type herbier tropical, pour lequel les biomasses observées dans l'actuel sont les mêmes que celles des récifs coralliens. Il est à remarquer que, tant en termes de biomasse que de productivité, les herbiers et récifs coralliens réalisent les meilleurs scores océaniques, à égalité avec les estuaires. On retiendra finalement pour In Daman et les sites apparentés une valeur exceptionnellement élevée de la biomasse :  $5000 \text{ t} \cdot \text{km}^{-2}$ , ainsi qu'une valeur adaptée pour la productivité en matière sèche :  $14 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{jour}^{-1} = 5000 \text{ t} \cdot \text{km}^{-2} \cdot \text{an}^{-1}$ , cette dernière obtenue par analogie avec l'actuel.

La figure 33 montre la répartition modèle de biomasse en fonction de la masse individuelle et de la fréquence, à comparer avec celles de la figure 28 où ne figurent que les espèces effectivement retrouvées comme fossiles.

### 3.5 Reconstruction partielle des chaînes trophiques

Il s'agit de présenter un diagramme trophique utile, à partir des connaissances jusqu'ici accumulées. La présentation classique consiste à disposer les différentes espèces, représentées par leurs noms ou par des dessins, puis les relier par des courbes indiquant les relations de nutrition. Le nombre d'espèces étant ici de l'ordre de la centaine, le résultat ressemblerait surtout à un plat de nouilles et serait illisible, comme tant d'organigrammes couramment édités. Il est nécessaire de structurer notre schéma. Nous avons d'abord choisi pour la forme une approche constructiviste rigoureuse, en proscrivant les courbes ; ceci en espérant parvenir à la lisibilité, figure 35. Pour ce qui est du fond, le diagramme doit apporter un résumé de toutes les informations connues concernant les organismes et leurs interactions. Plus précisément, en plus de figurer qui mange qui ou quoi, il doit montrer de quelles manières particulières les organismes y parviennent, et aussi comment ils se défendent. Pour atteindre ces objectifs, nous avons choisi de regrouper les espèces, ou les taxons, par niches écologiques voisines. Deux niches sont voisines lorsque les organismes ont des tailles comparables, et lorsque leurs écologies se ressemblent. Par exemple, les 3 requins-scies *Ischirhiza*, *Dalpiazia* et *Schizorhiza* ont à peu près la même taille, et des dents de formes comparables. Elles ne diffèrent que par de petites différences dans les tailles et les dispositions de leurs dents rostrales. En fait, leurs

niches écologiques se recouvrent notablement, et d'ailleurs l'une des 3 espèces, *Ischirhiza*, est largement dominante.

Les taxons de niches très voisines ont été disposés sur une même colonne verticale. Des groupes plus larges, en disposition horizontale, sont encadrés de traits plus épais pour faire ressortir des relations communes avec le reste de l'écosystème. La disposition verticale en général est gouvernée par la taille : deux taxons situés sur une même horizontale ont des tailles comparables. Les groupes de proies communes à certains consommateurs sont encadrés en couleur, et désignés par des lettres ; ceci évite la répétition et l'entrecroisement de trop nombreux liens trophiques, ce qui rendrait le diagramme illisible. Tous les liens sont implicitement orientés du haut vers le bas, dans le sens prédateur → proie.

Des codes de couleurs individuels apportent des précisions sur les organes de prédation :

- rouge : durophage ;
- bleu : dents très effilées ;
- vert : adaptation à la percussion des proies ;
- orangé : grosses dents coniques ;
- brun : moyennes dents coniques ;
- gris : petites dents coniques ;
- violet : organes gratteurs, bec corné ou dents formant un bec.

La couleur du fond indique les solutions de protection adoptées par certaines espèces :

- fond jaune : carapace protectrice contre la prédation ;
- fond vert : défense chimique, c'est-à-dire toxicité tissulaire, ou bien défense par venin, active ou passive.

On remarque que ne figurent pas sur le schéma 35 :

- les bactéries ;
- les archées ;
- les virus.

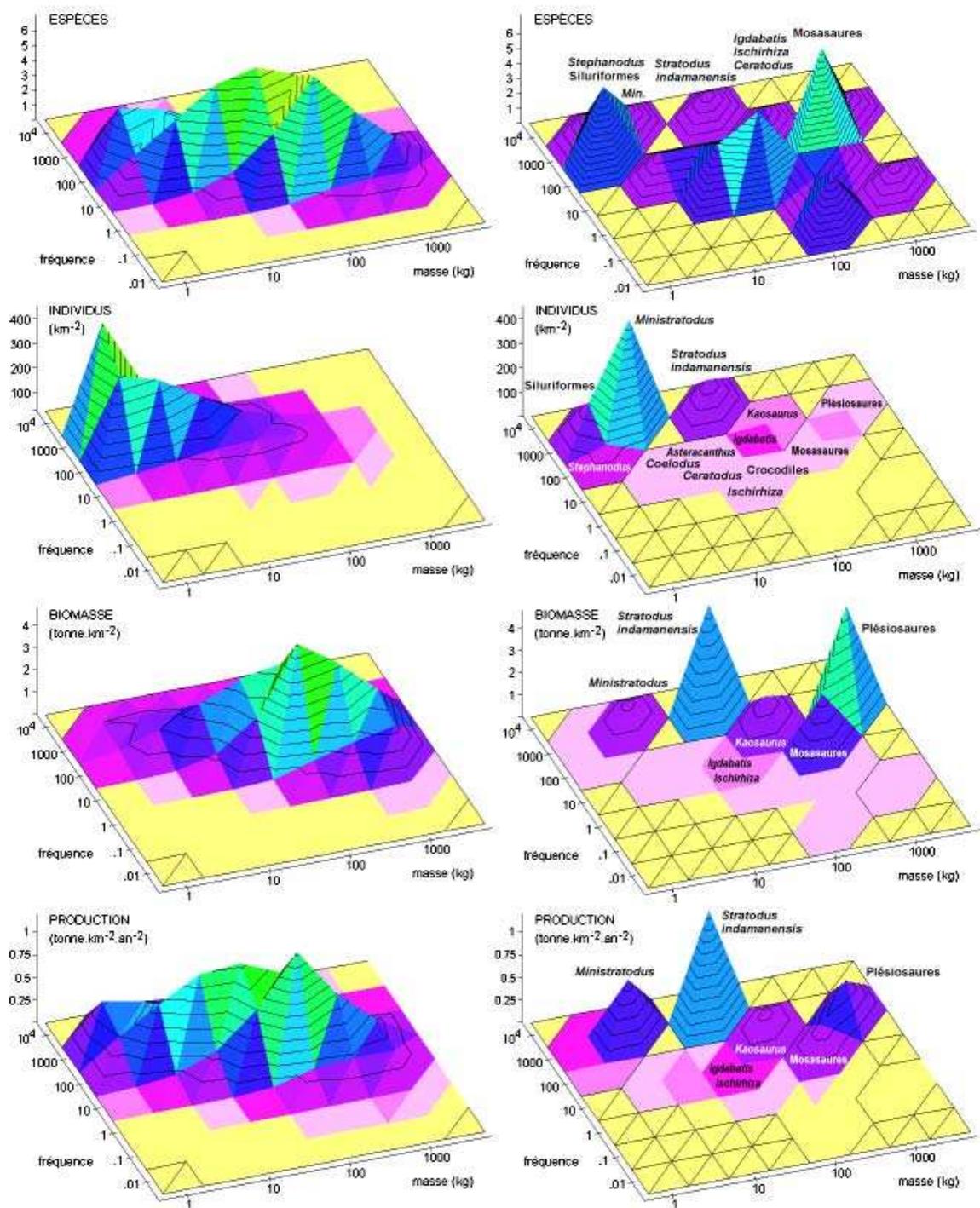


FIG. 28: Diagrammes en fréquence et masse pour les vertébrés, coordonnées logarithmiques pour le plan de base. De haut en bas : densité d'espèces, densité surfacique d'individus, densité surfacique de biomasse, densité surfacique de production en matière vivante. Toutes ces grandeurs mesurées pour un pavé rectangulaire du plan de base. A droite : graphes expérimentaux. A gauche : graphes modèles.

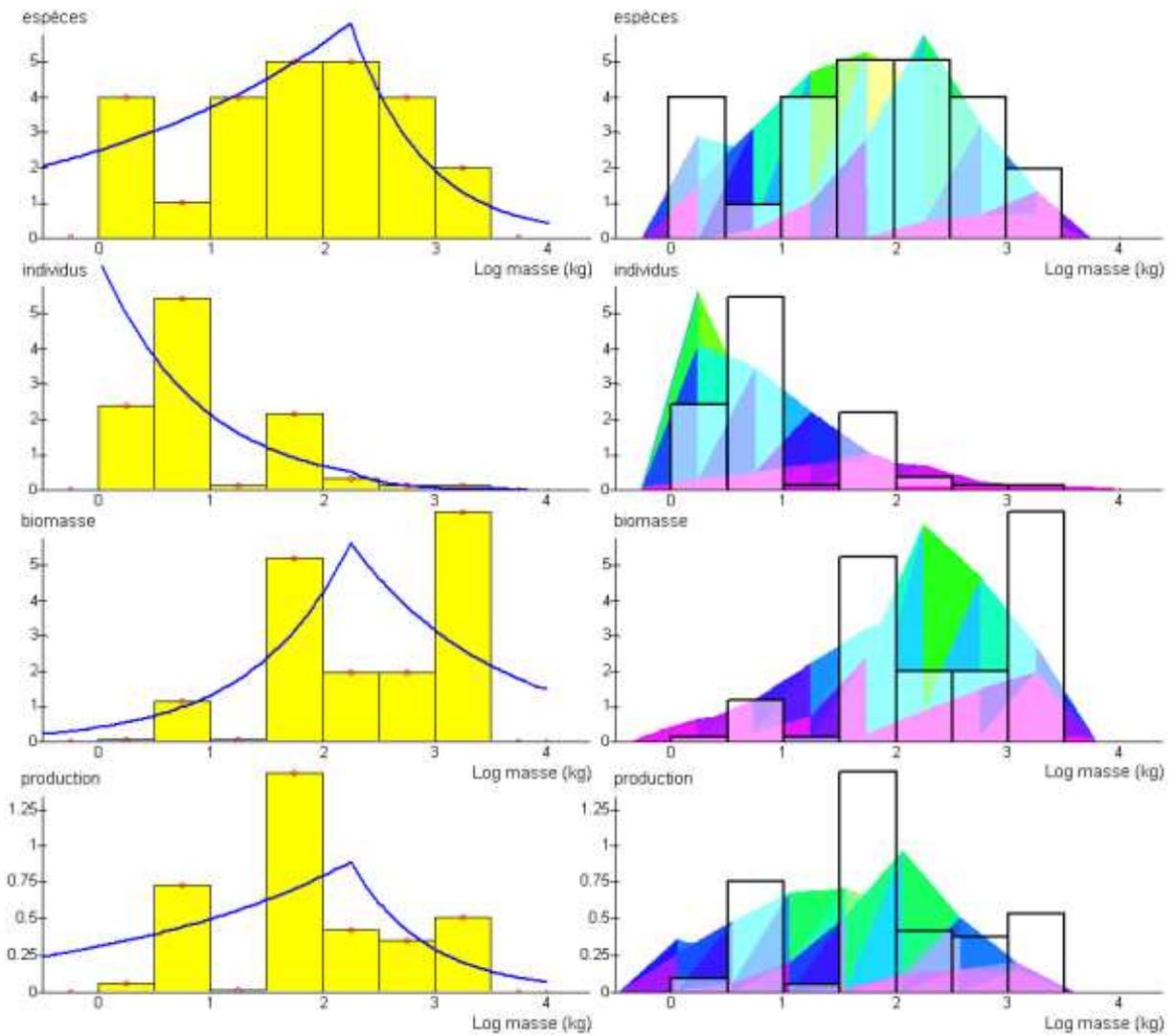


FIG. 29: Diagrammes en masse. La réalité représentée par les histogrammes ; les modèles en 2D à gauche et projections des modèles 3D à droite.

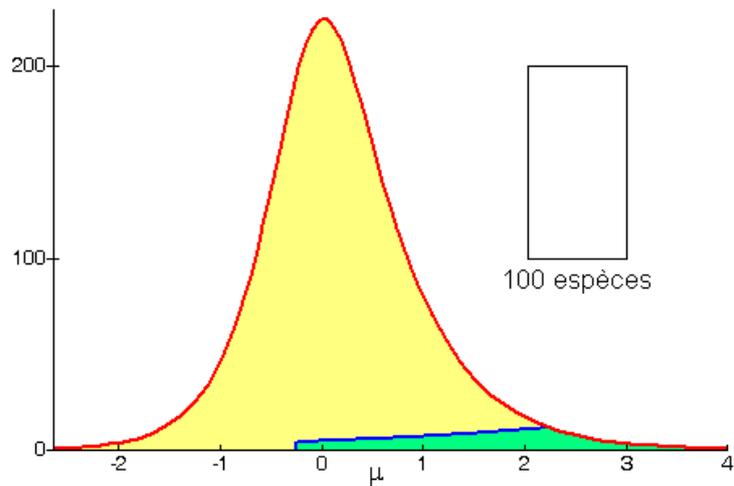


FIG. 30: Densité d'espèces en masse.  $\mu$  est le logarithme décimal de la masse exprimée en kg. Le modèle est celui retenu à partir de l'abaque 3.4.3. En vert : les 27 espèces retrouvées fossilisées. En jaune : les 338 espèces non représentées dans le registre fossile. Le nombre total d'espèces dépend fortement du modèle choisi ; 366 n'est qu'un ordre de grandeur. Le rectangle jaune donne l'échelle aréolaire.

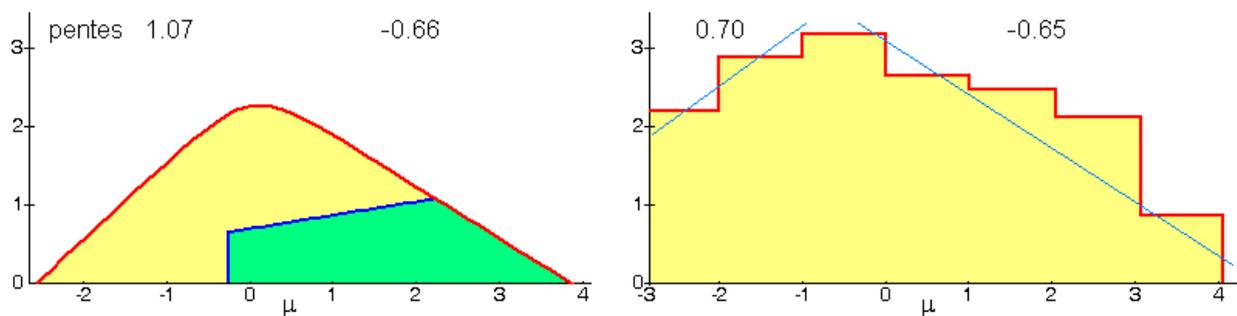
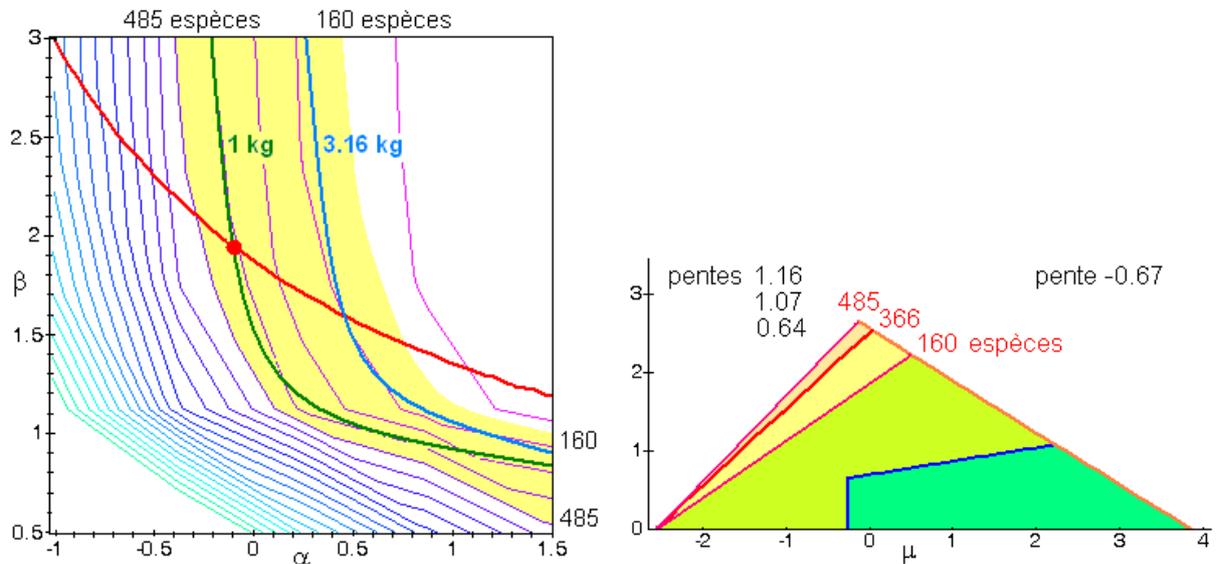


FIG. 31: Comparaison de spectres de masse : à gauche, notre modèle pour les vertébrés de l'ullemmeden ; à droite, ensemble des mammifères terrestres actuels, redessiné d'après DAJOZ [2006]. Diagrammes log-log, tous deux à la même échelle.  $\mu$  est le logarithme décimal de la masse exprimée en kg. Pentes des portions montantes et descendantes des graphes indiquées au-dessus de ces derniers. L'accord pour la valeur de la pente descendante est parfait mais peu significatif : on retrouve dans les 2 cas la valeur ubiquitaire  $-2/3$ . A remarquer l'importance beaucoup plus grande prise par les espèces fossilisées, en vert, dans cette représentation.



(a) Abaque pour déterminer la distribution en masse des espèces.  $\alpha$  et  $\beta$  sont les paramètres de la fonction de distribution. En traits fins polygonaux : iso-nombres d'espèces. Courbe en rouge : plus petite espèce de 2.25 g au moins. En vert et en bleu : maximum de densité à 1 kg et 3.16 kg respectivement. Point rouge : choix retenu pour le modèle.

(b) Ce graphique reprend de façon simplifiée, en le réduisant à ses pentes principales, le diagramme de gauche de la figure 31. Sont reportées aussi les deux modélisations extrêmes pour respectivement 160 et 485 espèces au total. La pente montante devant *a priori* être supérieure à la pente descendante en valeur absolue, la quantité de 160 espèces semble peu probable. Les différents modèles apparaissent finalement comme très proches dans cette représentation. Les deux aires en vert sont absolument certaines.

FIG. 32: Abaque et modèles densité-masse.

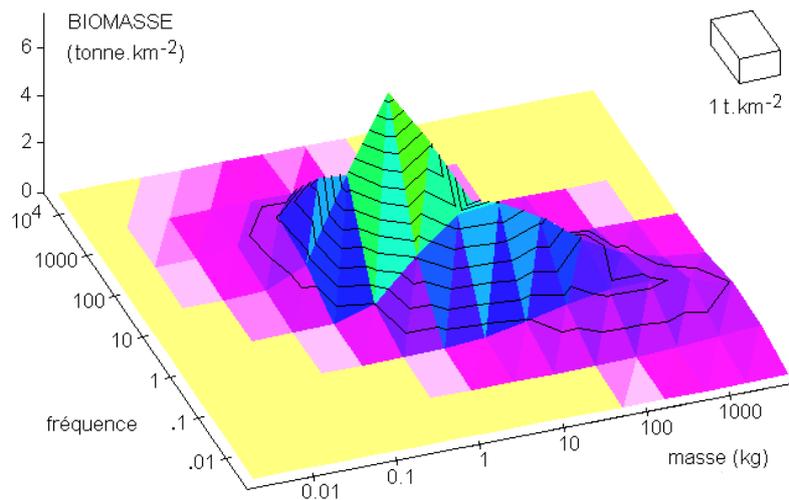


FIG. 33: Densité modèle de biomasse des vertébrés. Plan de base masse-fréquence logarithmique ; biomasses en échelle normale. Biomasse totale : 49.6 t · km<sup>-2</sup>.

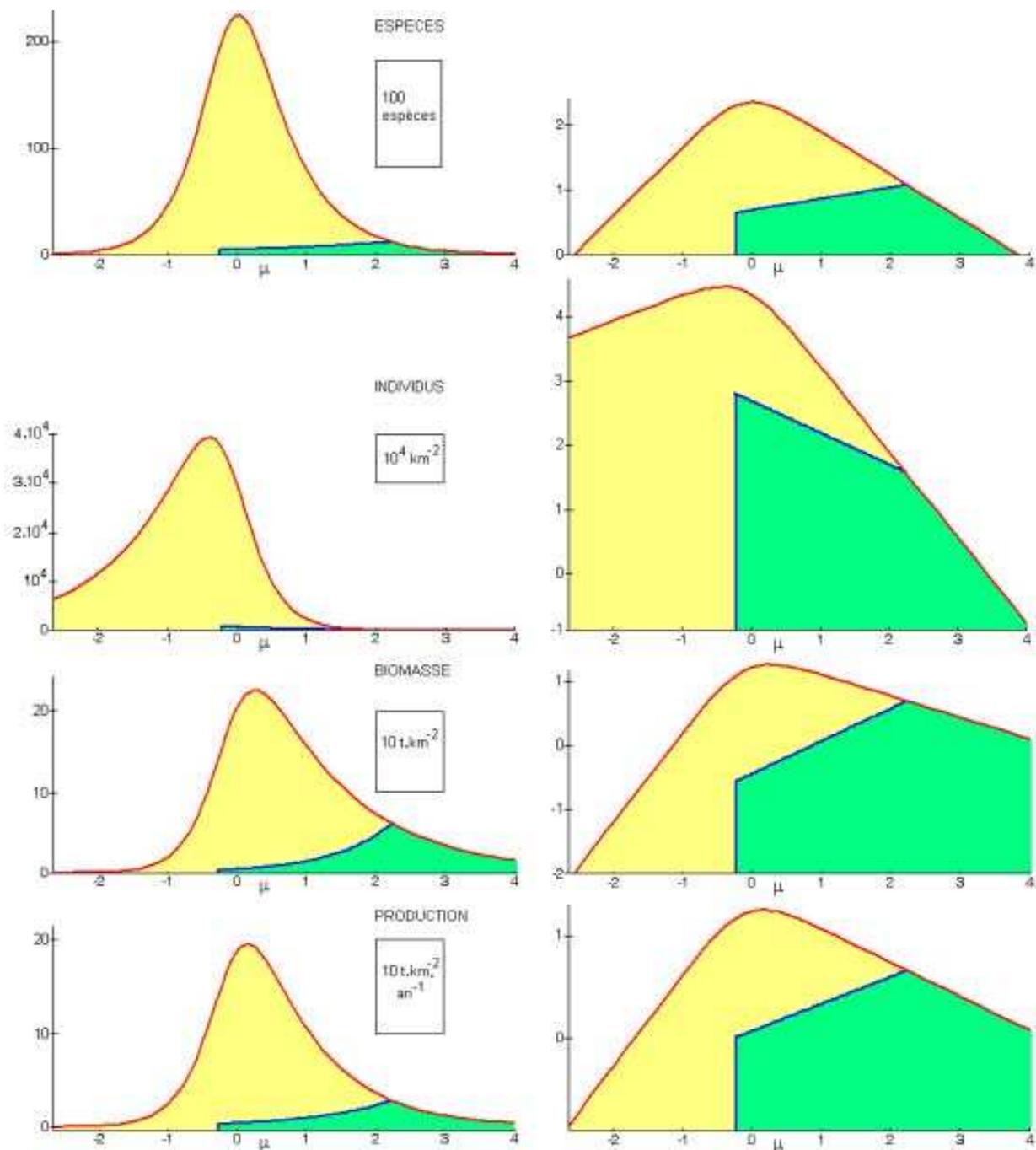


FIG. 34: Résultats du modèle de distribution en masse des vertébrés. En abscisses, le logarithme décimal de la masse individuelle, exprimée en kg. Colonne de gauche : densité d'espèces ; densité d'individus ; densité de biomasse ; densité de production de matière vivante. Colonne de droite : les mêmes, avec des ordonnées logarithmiques. Les aires ne sont mesurables que sur les graphiques de gauche. Les parties en vert représentent les espèces retrouvées ; les parties en jaune concernent les espèces supposées par le modèle. Les espèces fossiles sont peu représentatives de l'ensemble complet d'espèces de vertébrés ; elles sont insignifiantes quant au nombre d'individus ; en revanche, elles représentent un quart de la biomasse de vertébrés et une part faible, mais non négligeable de la production.

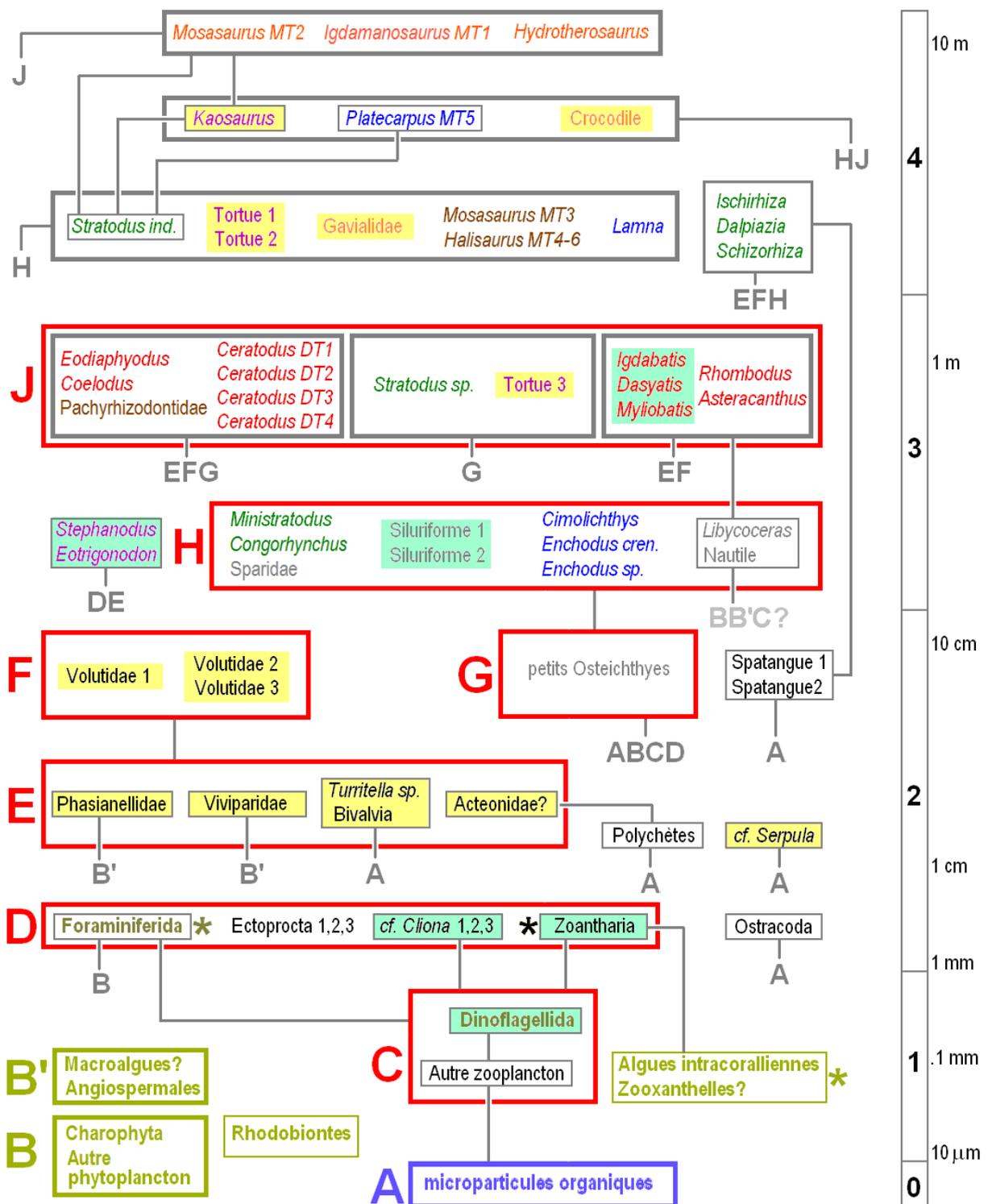


FIG. 35: Réseau trophique du Maastrichtien des lullemedden. Les taxons sont classés du bas vers le haut par ordre de tailles croissantes. A droite : longueurs ou diamètres des individus; niveaux trophiques numérotés de 0 à 4. Les principaux groupes de proies ou matières consommables sont référencés par les lettres A à J. La couleur jeune clair indique les producteurs primaires. Seule la partie certaine des liens trophiques a été représentée. Les points d'interrogation signalent des taxons d'existence douteuse, ou mal déterminés. Les partenaires de symbiose sont repérés par des astérisques.

D'autre part, de nombreux microorganismes, uni- ou pluricellulaires, adultes ou larvaires, sont globalement répertoriés sous les termes de zooplancton ou de phytoplancton. Il en est ainsi par exemple des chrysophytes ou des diatomées, dont aucune trace fossile n'est répertoriée, mais qui existaient peut-être, ne serait-ce qu'en symbiose avec des foraminifères qui, quant à eux, ont été retrouvés. Il ne faut pas oublier que les biomasses relatives des 4 niveaux trophiques vivants de la figure 35 sont dans les rapports 1000 : 100 : 10 : 1 pour les niveaux 1, 2, 3, 4 respectivement. Quant aux productions, elles sont représentées par les proportions  $10^6 : 10^4 : 10^2 : 1$ . Voir à ce sujet la figure 21 page 58. Or, on remarque sur le diagramme 35 que les niveaux trophiques inférieurs sont les moins détaillés en terme de résolution taxinomique ; les graduations de longueurs y sont ainsi plus serrées pour gagner de la place. Finalement, l'essentiel en termes de biomasse et de production est très mal connu ; le registre fossile ne nous permet de reconstituer clairement que les groupes-couronnes au sens trophique du terme. Ce qui ne veut pas dire que les études effectuées sont futiles en termes d'écologie ; d'ailleurs on sait que ces groupes-couronnes sont susceptibles d'avoir, ou de ne pas avoir, une influence déterminante sur la structure des niveaux trophiques inférieurs. Par exemple, les requins-scies peuvent, en fouissant régulièrement le fond, forcer son oxygénation et commander ainsi directement son micropeuplement, et indirectement son macropeuplement.

Les *niveaux* trophiques définis ici sont un peu différents des *étages* suggérés dans l'énumération de la page 56. En effet, ces derniers bouclaient la boucle en incluant clairement le niveau détritivore. Les étages représentent vraiment les relations dans leur globalité, alors que les niveaux se soucient davantage du détail des tailles des organismes et des seuls liens connus de consommation individuelle qui, spécialement dans les niveaux 1 et 2, peuvent faire apparaître des difficultés de classement dans un étage particulier.

Quels commentaires généraux peut-on faire à partir de la figure 35 ? Des regroupements remarquables apparaissent. Ainsi les producteurs primaires sont-ils présents seulement au niveau 1, ce qui n'est pas surprenant. Il est plus intéressant par contre de constater que les durophages sont tous concentrés dans le groupe *J*, appartenant au sommet du niveau 3. D'autre part, les animaux protégés, soit par des carapaces, soit par des poisons, occupent des emplacements bien particuliers. Carapaces dans la base et le milieu du niveau 2, ainsi que dans le milieu du niveau 4. Les poisons quant à eux se manifestent dans le niveau 1 et dans le niveau 3. On est amené ainsi à distinguer deux grands étages trophiques regroupant chacun 2 niveaux, l'étage  $\alpha = \{1; 2\}$  et l'étage  $\beta = \{3; 4\}$ . Dans chaque étage, on observe une succession poison  $\rightarrow$  carapace en allant du niveau inférieur au niveau supérieur. Ainsi la carapace se montre-t-elle plus efficace pour protéger un animal de grande taille relative ; les plus petits choisiront la toxicité générale, ou le venin. Ceci s'explique simplement en admettant que la carapace, pour protéger d'une classe donnée de prédateurs, doit avoir une épaisseur minimale ; son volume et sa masse deviennent ainsi rédhibitoires pour un organisme plus petit, à fort rapport surface / volume. On remarque encore dans cet ordre d'idées que les animaux caparaçonnés de l'étage  $\alpha$  sont lents ou fixés, camouflés et souvent enterrés, alors que ceux de l'étage  $\beta$  sont des nageurs, éventuellement rapides : ainsi les deux niveaux de tailles distincts d'animaux caparaçonnés s'expliquent-ils correctement.

On constate, par rapport à d'autres écosystèmes crétacés, l'absence de constructeurs récifaux : pas de rudistes, et les coraux ne sont pas capables d'édifier un récif. La taphocénose livre d'autre part suffisamment de restes végétaux à type de rhizomes pour que l'on puisse assurer que le fond marin était, du moins par endroits, revêtu de prairies formant refuges pour les petites espèces peu ou pas du tout défendues.

Une caractéristique du milieu crétacé, si on le compare au Paléocène de la même région,

est la petitesse et la faible diversité des espèces fixes ou lentes, conjuguée aux grandes tailles et à la forte diversité des espèces rapidement mobiles. Au Paléocène de Tamaské ou de Malbaza, pour prendre des exemples nigériens, on observe l'inverse : grands gastéropodes, grandes huîtres, jusqu'à 50 cm, à coquilles très épaisses, grande diversité de bivalves et de gastéropodes, présence de coraux coloniaux, le tout associé à des espèces nageuses de tailles limitées et moins variées. Les oursins de Tamaské sont également plus nombreux, plus variés en espèces et plus gros que ceux d'In Daman. L'explication de la petitesse des bivalves du Maastrichtien se trouve dans l'existence de durophages puissants, en particulier les *Coelodus*. Les bivalves fouisseurs, Carditidae, Veneridae, etc., sont limités en taille du fait de la nécessité de se déplacer en milieu granulaire fin ou très fin. Quant aux bivalves filtreurs en pleine eau, ils sont soumis à une intense pression de prédation, qui élimine les grosses espèces : on ne trouve que de petites huîtres, de petits *Pinna*. Il en est de même pour les gastéropodes, les oursins, les ammonites et les nautilus. Si une espèce n'est sexuellement mature qu'à partir d'une dimension importante, elle a toutes chances de ne jamais atteindre cette maturité, à cause des prédateurs. Les huîtres centimétriques de Kéhéhé ou de la lumachelle de Kao sont, quant à elles, parfaitement adaptées, avec un cycle de reproduction court, un grand nombre d'individus et une forte productivité. On peut faire le parallèle, en milieu continental, avec les rongeurs. Ces derniers atteignent des tailles métriques uniquement dans des îles dépourvues de carnivores.

Les niveaux trophiques de la représentation 35 doivent être validés par un décompte des nombres de relations entre eux. Le système écologique marin du Maastrichtien des lullemeden n'a aucune raison d'être un système atypique. Par conséquent, les relations entre deux niveaux voisins doivent être nettement plus nombreuses que les relations internes à un niveau donné, et plus nombreuses aussi que les relations entre deux niveaux distants de 2 unités. Les relations de type infectieux ou parasitaire ne pouvant être prises en compte, il ne sera pas question de lien de consommation allant d'une petite espèce vers une plus grande. La matrice 16 indique les nombres de liens. Les effectifs des petits ostéichthyens et du phytoplancton ont été arbitrairement calés à 20 ; ceux des dinoflagellés et du zooplancton non dinoflagellé et non foraminifère ont été choisis égaux à 10. Enfin, un poids de 10 a également été attribué aux microparticules organiques. L'introduction de ces coefficients a pour but, en l'absence de connaissances précises, d'harmoniser les ordres de grandeurs des effectifs des différents liens.

	0	1	2	3	4	
0	0	200	270	0	0	
1	-	0	1070	0	0	
2	-	-	176	454	30	(16)
3	-	-	-	10	204	
4	-	-	-	-	8	

Représentation graphique de cette matrice en figure 36. Les flux sont évalués en nombres de liens, à défaut de courants de masse ou de courants d'énergie. En vert sont indiqués les flux normaux, entre un niveau est un niveau adjacent. En rouge, les autoflux, à l'intérieur d'un même niveau. En orangé, les flux externes, entre niveaux séparés de 2 unités. L'autoflux total est la trace de la matrice 16 :  $A = 194$ . Le flux normal total est la somme de la première diagonale supérieure :  $N = 1928$ . Le flux externe est la somme de la seconde diagonale supérieure :  $E = 300$ . On peut calculer un taux d'anormalité, ou taux d'intrication, de l'ensemble des niveaux trophiques proposés :  $\gamma = (A + E)/(A + N + E) = 20.4\%$ . Ce nombre est bien sûr très approximatif étant donné la méconnaissance de la base du réseau et les approximations grossières effectuées en termes d'effectifs spécifiques. Il dépend cependant des choix faits

quant aux frontières entre les 5 niveaux. Par exemple, si le groupe *D*, au lieu de faire partie du niveau 2, avait appartenu au niveau 1, ce qui pourrait relever d'une certaine logique, le taux d'intrication  $\gamma$  serait égal à 27.5%. La minimisation de cet indicateur permet donc un choix optimal de la répartition des groupes de taxons entre les différents niveaux. Ensuite, en elle-même, la valeur minimale de  $\gamma$  permet de vérifier la pertinence de l'ensemble du réseau : la valeur peu élevée de 20.4% est bien conforme à un écosystème typique.

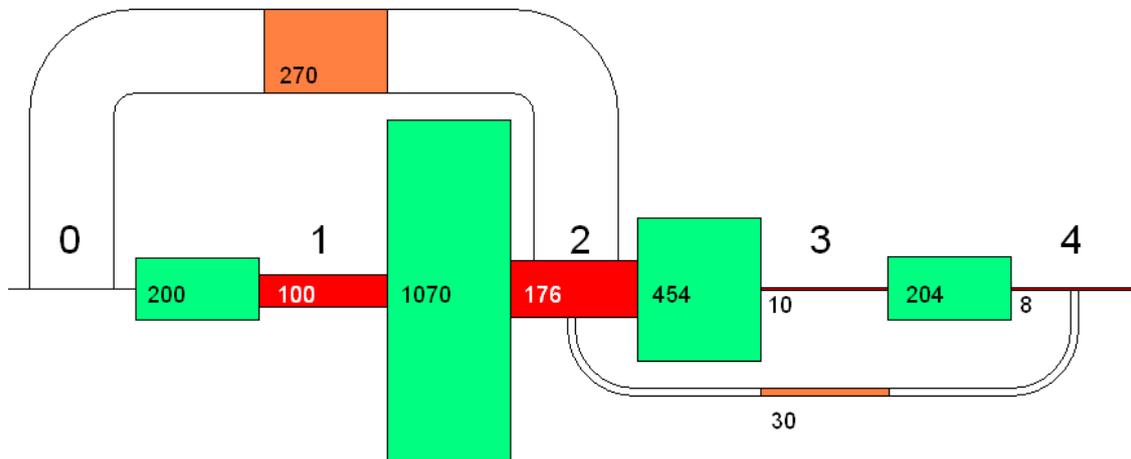


FIG. 36: Flux trophiques. En vert, les flux normaux; en rouge et orangé, les flux anormaux, autoflux et flux externes respectivement. Les aires des rectangles sont proportionnelles aux nombres de liens trophiques indiqués.

## Références

- berkeley.edu/anapsids. Ancienne catégorie linnéenne des Anapsida, ca. 2000. URL <http://www.ucmp.berkeley.edu/anapsids/anapsida.html>.
- Chaos. *L'ordre du chaos*, 1977–1989. Bibliothèque Pour la Science, Belin.
- Naturalistes de Mayotte. *Univers maoré*, volume 3 ; 4 ; 10. la revue des naturalistes, historiens et géographes de Mayotte - Océan indien, 2006–2008.
- FishBase. Fishbase www : taxinomie des poissons, ca. 2000. URL <http://ibs.uel.ac.uk/fish-bin/fishfam.pl>.
- Ichthyologie. *Handbook of paleoichthyology*, 1987. Gustav Fischer Verlag.
- MDI. *Atlas de l'Afrique*. MDI, 1977.
- K. ALZOUOMA. Fluctuations du niveau marin au cours du Mésozoïque et du Cénozoïque dans le bassin intracratonique des lullemeden (Niger, Afrique occidentale). *Africa Geosciences Review*, 1 :131–281, 1994.
- M. J. ANGILLETTA Jr., T. D. STEURY, and M. W. SEARS. Temperature, growth rate, and body size in ectotherms : fitting pieces of a life-history puzzle. *Integr. Comp. Biol.*, 44 (6) : 498–509, 2004.

- C. ARAMBOURG. Les vertébrés fossiles des gisements de phosphates (Maroc - Algérie - Tunisie). *Protectorat de la Rép. française au Maroc, Service géologique, Notes et mémoires*, 92 (1, 2), 1952.
- C. ARAMBOURG. Les poissons crétacés du Jebel Tselfat (Maroc). *Ed. du Service géologique du Maroc, Notes et mémoires*, 118, 1954.
- C. ARAMBOURG and L. JOLEAUD. Vertébrés fossiles du bassin du Niger. *Bull. Dir. Mines AOF*, 7 :31-84, 1943.
- C. ARAMBOURG and J. SIGNEUX. Vertébrés fossiles du Maroc. *Service des Mines et de la carte géologique du Maroc, Notes et mémoires*, 92, 1952.
- A. AZZAROLI. *Late cretaceous mosasaurs from the Sokoto district, Nigeria*, volume Atti della Accademia nazionale dei lincei; Memorie della Classe di Scienze Fisiche, Matematiche e Naturali / 2. Accademia nazionale dei lincei, 1975.
- N. BARDET and X. PEREDA SUBERBIOLA. Marine reptiles from the late Cretaceous phosphates of Jordan : palaeobiogeographical implications. *Publications Scientifiques du Muséum national d'Histoire naturelle*, 24 (4), 2002.
- N. BARDET, X. PEREDA SUBERBIOLA, M. IAROCHÈNE, M. AMALIK, and B. BOUYA. Durophagous Mosasauridae (Squamata) from Cretaceous phosphates of Morocco, with description of a new species of *Globidens*. *Netherlands Journal of Geosciences - Geologie en Mijnbouw*, 84, 3 :167-175, 2005.
- V. BARRIEL and T. BOURGOIN, editors. *Caractères*. Number 18 in Biosystema, Société Française de Systématique. Publication de la S.F.S., 2000.
- M. J. BENTON. *The fossil record*. Chapman et Hall, 1993a.
- M. J. BENTON. *Vertebrate paleontology*. Unwin Hyman, 1993b.
- M. J. BENTON, S. BOUAZIZ, E. BUFFETAUT, D. MARTILL, M. OUAJA, M. SOUSSI, and C. TRUEMAN. Dinosaurs and other fossil vertebrates from fluvial deposits in the lower Cretaceous of southern Tunisia. *Elsevier, Palaeo*, 157 (2000) :227-246, 2000.
- I. BICHINDARITZ, S. POTTER, and B. SIGWALT. *PhylSyst : logiciel de reconstruction phylogénétique*. Number 12 in Biosystema, Société Française de Systématique. Publication de la S.F.S., 1994a.
- I. BICHINDARITZ, S. POTTER, and B. SIGWALT. *PhylSyst : logiciel de reconstruction phylogénétique*. *Société Française de Systématique, Biosystema*, 12, 1994b.
- P. BIGELOW. Cretaceous Hell Creek faunal facies, 2004. URL <http://www.dinosauria.com/jdp/misc/hellcreek.html>.
- P. BIGELOW. Cretaceous Hell Creek faunal facies :late Maastrichtian, 2009. URL <http://www.scn.org/~bh162/hellcreek2.html>.
- C. BILLY. *Glossaire de zoologie*. Doin, 1985.
- S. BIRON. Carte géologique de l'Ader Douchi nord, feuille Tchén Tabaraden ND-31-XXIV. *Ministère des Mines et de l'Energie*, 1987.

- D. BITOUZÉ and J.-C. CHARPENTIER. *ÀTEX*. Pearson Education France, 2006.
- H. BOUÉ and R. CHANTON. *Zoologie 2. Protocordés et vertébrés*. Doin - Deren et Cie, troisième édition, 1974.
- L. BOUDOURESQUE. Contribution de la paléopalynologie à la reconstitution floristique, stratigraphique et paléogéographique de la bordure occidentale du bassin des lullemeden au Crétacé supérieur et au Paléogène (Niger et Mali, Afrique de l'ouest). Thèse spécialité, Univ. Orléans et Niamey, 1980.
- P. BOURGINE and A. LESNE, editors. *Morphogenèse L'origine des formes*. Belin, 2006.
- BRIGGS and CROWTHER. *Palaeobiology : a synthesis*. Blackwell sc. publications, 1990.
- H. CAPPETTA. Poissons du Niger. *Palaeovertebrata*, 5 :182–243, 1972.
- R. L. CARROLL. *Vertebrate paleontology and evolution*. W.H. Freeman and C°, 1988.
- J. CHALINE. *Paléontologie des Vertébrés*. Géosciences. Dunod, 1987.
- Y. COINEAU and Y. DEMANGE. *L'art du dessin scientifique*. Diderot, 1997.
- E. D. COPE. On the families of fishes of the cretaceous formation of Kansas. *Proc. Amer. Philos. Soc.*, 1872.
- E. D. COPE. On some new or little known reptiles and fishes of the Cretaceous n°3 of Kansas. *Paleontological Bulletin*, 26, 1877.
- V. COURTILOT. Une éruption volcanique ? *Dossiers Pour la Science*, Les dinosaures, 1993.
- R. DAJOZ. *Précis d'écologie*. Dunod, 2006.
- E. DARTEVELLE and E. CASIER. Poissons fossiles du bas-Congo. *Annales du Musée du Congo belge*, A, III, 2 :1–568, 1943–1959.
- A. F. DE LAPPARENT. Les Dinosauriens du continental intercalaire du Sahara central. *Mém. Soc. géol. fr.*, 88A, 1953.
- B. DEVAUX and B. DE WETTER. *Cap sur les Tortues marines*. Nathan, 2000.
- C. DEVILLERS and P. CLAIRAMBAULT. *Précis de zoologie : vertébrés 1. Anatomie comparée*. Masson, deuxième édition, 1976.
- M. S. DIKOUMA. Fluctuations du niveau marin au Maastrichtien et au Paléocène dans le bassin intracratonique des lullemeden (Niger occidental) ; biochronologie et dynamique des corps sédimentaires. *Africa Geosciences Review*, 1, 3 :283–417, 1994.
- R. ESTES. Fossil vertebrates from the Lance formation. *University of California publications, Geol. sciences*, 49 :1–180, 1964.
- M. EVERHART. Marine turtles from the western interior sea, 2009. URL <http://www.oceansofkansas.com/Turtles.html>.
- J.-C. FISCHER. *Fossiles de France et des régions limitrophes*. Masson, deuxième édition, 1989.

- T. D. FRANK and M. A. ARTHUR. Tectonic forcings of Maastrichtian ocean-climate evolution. *Paleoceanography*, 14 (2) :103–117, 1999.
- S. FRONTIER, D. PICHOD-VIALE, A. LEPRÊTRE, D. DAVOULT, and C. LUCZAK. *Ecosystèmes*. Dunod, 2004.
- E. GHEERBRANT. Le paléogène et la radiation des mammifères, ca. 2000. URL [Sagascience@cnrs-dir.fr](mailto:Sagascience@cnrs-dir.fr).
- P.-P. GRASSÉ. *Précis de zoologie : vertébrés 2. Reproduction, biologie, évolution et systématique Agnathes, poissons, amphibiens et reptiles*. Masson, deuxième édition, 1976.
- J. GREIGERT. Description des formations crétaées et tertiaires du bassin des lullemeden. *Direction des Mines et de la Géologie de la République du Niger*, 2, 1966.
- J. GREIGERT and R. POUUNET. *Carte géologique de la République du Niger, Ministère des T. P., des Transports, des Mines et de l'Urbanisme, Niamey*. Editions du B.R.G.M., 1967.
- G. GUNTER. Correlation between temperature of water and size of marine fishes on the atlantic and gulf coasts of the United States. *Am. Soc. of Ichthyologists ans Herpetologists*, 1950-4 :298–304, 1950.
- M. HAARAMO. Compilations phylogénétiques, ca. 2000. URL <http://www.fmnh.helsinki.fi/users/haaramo/Metazoa/Deuterostoma/Chordata/Chordata.htm>.
- M. HAARAMO. Taxonomic history of the genus †*Microbiotherium* Ameghino, 1887, ca. 2007. URL <http://www.fmnh.helsinki.fi/users/haaramo/Metazoa/Deuterostoma/Chordata/<.>/Rodentia/Microbiotheria.htm>.
- M. HANON. Cartes géologiques au 1/100000ème de l'Ader Douchi. *BRGM Niger – AGCD Belgique*, page 16 feuilles, 1984.
- B. U. HAQ, J. HARDENBOL, and P. R. VAIL. Chronology of fluctuation sea levels since the Triassic. *Science*, 235 :1156–1167, 1987.
- R. B. HOLMES and H.-D. SUES. A partial skeleton of the basal mosasaur *Halisaurus platyspondylus* from the Severn formation (upper Cretaceous : Maastrichtian) of Maryland. *Journal of Paleontology*, 74, 2 :309–316, 2000.
- D. HUSSON. Vers une calibration astronomique du Crétacé : le cas du Maastrichtien (Crétacé supérieur) et de la limite Crétacé-Paléogène. Thèse spécialité, Univ. Pierre et Marie Curie, 2010.
- B. JONES. The sedimentary rocks of Sokoto province. *Geological survey of Nigeria*, bull. 18, 1948.
- J. JOO' and A. FRANCONI. Plan minéral de la république du Niger, 2ème partie : état actuel des connaissances sur la géologie du Niger. *Ministère des Mines et Industries*, 1983.
- A. KANÉ and M. MICHAUT. *Kaosaurus* : un nouveau taxon de sauropsida provenant du Maastrichtien marin épicontinental du bassin des lullemeden, Niger. *hal*, 00177285 :1–26, 2007. URL <http://hal.archives-ouvertes.fr/hal-00177285>.

- G. KARL, H.-V. et TICHY. *Murrhardtia staeschei* n. gen. n. sp. - ein neue schildkröte aus der oberen Trias von Süddeutschland. *Joannea Geol. Paläont.*, 2 :57–72, 2000.
- W. KIESSLING and J. ALROY. Inversand Pit, MFL, New Jersey : late / upper Maastrichtian, taxonomic list. *The Paleobiology Database*, PBDB coll. n°26819, 2005.
- J. I. KIRKLAND and M. C. AGUILLON-MARTINEZ. Schizorhiza : a unique sawfish paradigm from the Difunta group. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 19, 1 :16–24, 2002.
- C. A. KOGBE. Petrographic study of maastrichtian and post-paleocene formation of North-western Nigeria (lullemeden basin). *Sonderdruck Geol. Rundschau*, Band 64 :216–229, 1975.
- C. A. KOGBE. Geology of south eastern (Sokoto) sector of lullemeden basin. *Bull. Depart. Geol. Univ. Zaria*, 2, n°1, 420 p., 1979.
- L. LANDAU. *Mécanique des fluides*. Editions Mir, 1975.
- J. LANG and C. A. KOGBE. Upper cretaceous and paleogene marine fluctuations in the sub-Saharan intracratonic lullemeden basin. *Africa Geosciences Review*, 1, 2/3 :iii – vi, 1994.
- G. LAUDER and K. LIEM. The evolution and interrelationships of the actinopterygian fishes. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, 150, 3 :95–197, 1983.
- M. LAURIN and R. REISZ. A reevaluation of early amniote phylogeny. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 113 :165–223, 2000.
- J. LEBBE, editor. *Informatique et systématique*. Number 14 in Biosystema, Société Française de Systématique. Publication de la S.F.S., 1996.
- G. LECOINTRE and al. *Guide critique de l'évolution*. Belin, 2009.
- G. LECOINTRE and H. LE GUYADER. *Classification phylogénétique du vivant*. Editions Belin, 2009.
- G. LECOINTRE, C. GALLUT, B. CHANET, and A. DETTAÏ. Du rififi chez les poissons. *Pour la science*, 390 :57–63, 2010.
- L. LI and G. KELLER. Abrupt deep-sea warming at the end of the cretaceous. *Geology*, 26 (11) :995–998, 2008.
- G. LINDER. *Guide des coquillages marins*. Delachaux et Niestlé, cinquième edition, 2000.
- R. LIVI and A. VULPIANI, editors. *L'héritage de Kolmogorov en physique*. Belin, 2003.
- A. MEYER and R. ZARDOYA. Recent advances in the (molecular) phylogeny of vertebrates. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 34 :311–338, 2003.
- M. MICHAUT. Ecosystème marin du Maastrichtien du bassin des lullemeden, Niger. *Edition libre sur CD*, 2002.
- M. MICHAUT. Stratodontidae, Maastrichtien du Niger. *hal*, 00734124 ; 00734137 :1–97, 2012. URL <http://hal.archives-ouvertes.fr/hal-00734124>--<http://hal.archives-ouvertes.fr/hal-00734137>.

- E. W. A. MULDER. On the alleged presence of *Halisaurus* (Squamata, Mosasauridae), in the latest Cretaceous of the Maastrichtian type area. *Netherlands Journal of Geosciences - Geologie en Mijnbouw*, 82, 3 :269–273, 2003.
- J. S. NELSON. *Fishes of the world*, volume XX - 600. John Wiley and sons, Inc., 1994.
- L. NORDT, S. ATCHLEY, and S. DWORKIN. Terrestrial evidence for two greenhouse events in the latest Cretaceous, ca. 2010.
- E. OWEN and A. B. SMITH. *Kreide fossilien*. Goldschneck-Verlag Korb, 1987.
- S. W. PETTERS. Ancient seaway across the Sahara. *Nigerian Field*, 42 :22–30, 1977.
- B. PEUCKER-EHRENBRINK and G. RAVIZZA. The marine osmium isotope record, ca. 2010.
- J. PIVETEAU. *Traité de paléontologie*. Editions Masson, 1952.
- J. *et al.* PIVETEAU. *Traité de paléontologie*, volume IV, 3. Editions Masson, 1966.
- M. J. POLCYN, J. LINDGREN, N. BARDET, D. CORNELISSEN, L. VERDING, and A. S. SCHULP. Description of new specimens of *Halisaurus arambourgi* BARDET & PEREDA SUBERBIOLA, 2005 and the relationships of Halisaurinae. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 183, 2 :123–136, 2012.
- M. RAAB. Fossil fishes and reptiles from late Campanian phosphatic deposits of the Negev region of Israel. *Israel Journal of earth sciences*, 12, 1 :26–40, 1963.
- R. A. REYMENT and R. V. DINGLE. Paleogeography of Africa during the Cretaceous period. *Pal. Pal. Pal.*, 59, 2-2 :93–116, 1987.
- O. RIEPPEL and R. R. REISZ. The origin and early evolution of turtles. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 30 :1–22, 1999.
- N. ROBINSON, G. RAVIZZA, R. COCCIONI, B. PEUCKER-EHRENBRINK, and R. NORRIS. A high-resolution marine osmium isotope record for the late Maastrichtian : distinguishing the chemical fingerprints of the Deccan and KT impactor. *Earth Planetary Science Letters*, 281 :159–168, 2008.
- M. R. ROSS. Charting the late cretaceous seas : mosasaur richness and morphological diversification. *Journal of vertebrate paleontology*, 29, 2 :409–416, 2009.
- G. ROUGIER, M. DE LA FUENTE, and A. ARCUCCI. L'évolution des Tortues. *Pour la Science*, 249 :42–49, juillet 1998.
- B. SABELLI. *Encyclopedia of shells*. Macdonald Ed., 1982.
- H.-P. SCHULTZE. Morphologische und histologische untersuchungen an schuppen meso-soisches actinopterygier. *Neues Jahrbuch Geol. Paläontologie Abhandlungen*, 126, 3 :232–314, 1966.
- B. W. SELLWOOD and P. J. VALDES. Mesozoic climates : General circulation models and the rock record. *Sedimentary Geology*, 190 (1-4) :269–287, 2006.
- R. E. SLOAN, J. K. RIGBY, L. M. VAN VALEN, and D. GABRIEL. Gradual dinosaur extinction and simultaneous ungulate radiation in the Hell Creek Formation. *Science*, 232 :629–633, 1986.

- T. SOLIAR. The mosasaur *Goronyosaurus* from the upper cretaceous of Sokoto state, Nigeria. *Palaeontology*, 31, 3 :747–762, 1988.
- D. STÜBEN, U. KRAMAR, Z. A. BERNER, M. MEUDT, G. KELLER, S. ABRAMOVICH, T. ADATTE, U. HAMBACH, and W. STINNESBECK. Late Maastrichtian paleoclimatic and paleoceanographic changes inferred from Sr/Ca ratio and stable isotopes. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 199 :107–127, 2003.
- A. S. STEWART. Teleost of the upper Cretaceous. *Un. Geol. Surv. Kansas*, VI, Pal., II, ca. 1900.
- N. TABASTE. Etude de restes de poissons du Crétacé saharien. Mélanges ichthyologiques. *Mém. IFAN, Dakar*, 68 :436–499, 1963.
- P. TASSY and H. LELIÈVRE, editors. *Systématique et phylogénie*. Number 11 in Biosystema, Société Française de Systématique. Publication de la S.F.S., 1999.
- L. TAVERNE. Les poissons fossiles et quelques dents de reptiles récoltés par C. R. Hoffmann dans le Crétacé supérieur de Vonso (bas- Congo). *Musée royal de l'Afrique centrale, Annales série in-8°, Sciences géologiques*, 70, 1970.
- L. TAVERNE. Dercetidae du Cénomaniens du Zaïre. *Musée royal d'Afrique centrale, Tervuren (Belgique), Département de géologie et minéralogie*, Rapport annuel :93–112, 1987.
- N. THÉOBALD and A. GAMA. *Géologie générale et pétrologie*. Doin - Deren et Cie, troisième édition, 1969a.
- N. THÉOBALD and A. GAMA. *Paléontologie*. Doin - Deren et Cie, deuxième édition, 1969b.
- N. THÉOBALD and A. GAMA. *Stratigraphie*. Doin - Deren et Cie, deuxième édition, 1969c.
- R. THOM. *Stabilité structurelle et morphogénèse*. InterEditions, deuxième édition, 1977.
- F. THOMAS, T. LEFÈVRE, M. RAYMOND, and al. *Biologie évolutive*. De Boeck, 2010.
- TIBBO, DAY, and DOUCET. The swordfish (*Xiphias gladius* L.) : its life-history and economic importance in the northwest atlantic. *Bull. Fisheries Research Board of Canada, Ottawa*, 130, 1961.
- F. VERGER. Entre terre et mer : des zones à préserver. *Pour la Science*, 410 :38–44, 2011.
- R VERNIORY. *Atlas de paléontologie des invertébrés*. Ed. Georg., Genève, 1970.
- A. VILCINSKAS. *La vie sous-marine des tropiques*. Vigot, 2002.
- L. VILLIER, D. NÉRAUDEAU, B. CLAVEL, C. NEUMANN, and B. DAVID. Phylogeny of early cretaceous spatangoids (Echinodermata : Echinoidea) and taxonomic implications. *Palaeontology*, 47, Part 2 :265–292, 2004.
- E. I. WHITE. Fossil fishes of Sokoto province. *Bull. Geol. Surv. Nigeria, Lagos*, 14 :1–78, 1934.
- WRIGHT, COLLEMAN, and HOWARTH. *Treatise of Invertebrate Paleontology*. u.e., ca. 1980.
- C. W. WRIGHT, J. H. CALLOMAN, and M. K. HOWART. *Treatise on invertebrate paleontology*. Geological Society of America and Univ. of Kansas, 1996.

- R. ZARDOYA and A. MEYER. The evolutionary position of turtles revised. *Springer-Verlag*, 2001.
- oceansofkansas.com/contents. Paléontologie des mers épicontinentales du Kansas, ca. 2000. URL <http://www.oceansofkansas.com/contents.html>.
- Paleofile.com. Tétrapodes repérés au Niger, ca. 2010. URL <http://www.paleofile.com/LocalitionAfrica/Niger/Ingeneral.asp>.
- Paléoclimatologie. Paléoclimatologie du Crétacé, 2007. URL <http://www.aapg.org/explore/2006/07jul/paleoclimate>.
- Homology. *Nomenclature and homologization of cranial bones in actinopterygians*, volume 4, 2005. Proceedings of the international meeting Miraflores de la Sierra. URL [http://www.pfeil-verlag.de/07pala/d3\\_80a.php](http://www.pfeil-verlag.de/07pala/d3_80a.php).
- The Paleobiology Database. The paleobiology database, ca. 2011. URL <http://paleodb.org/cgi-bin/bridge.pl>.
- Troposphère. Circulation générale dans la troposphère, ca. 2010a. URL <http://la.climatologie.free.fr/troposphere/>.
- Troposphère. Circulation générale dans la troposphère, ca. 2010b. URL <http://www.physicalgeography.net/>.
- Vertébrés. Notes sur les Vertébrés, ca. 2000. URL <http://home.houston.rr.com/vnotes/index.htm>.
- wmnh.com (Kansas). Poissons fossiles du crétacé du Kansas, ca. 2000. URL <http://www.wmnh.com/wmvf0002.htm>.

## Table des figures

1	Au village d'In Daman . . . . .	3
2	Carte du Niger . . . . .	4
3	Carte géologique de l'Afrique de l'ouest . . . . .	5
4	Géologie de la région de Kao . . . . .	6
5	Carte de la région de Kéhéhé . . . . .	7
6	Géographie terrestre au Crétacé . . . . .	8
7	La transgression maastrichtienne . . . . .	8
8	Région de Kao : paléogéographie et géologie . . . . .	10
9	Cartes climatiques au Maastrichtien . . . . .	11
10	Climatogramme modèle . . . . .	12
11	Cristaux de pyrite . . . . .	16
12	Stratigraphie du site d'In Daman . . . . .	20
13	Stratigraphie du site de Kéhéhé . . . . .	22
14	Exemple actuel de polygones de dessiccation . . . . .	23
15	Biseaux d'aggradation . . . . .	27
16	Evènements à la fin du Crétacé . . . . .	38
17	Différences de fossilisation . . . . .	39

18	<i>pH</i> -métrie de l'eau de mer . . . . .	40
19	Mesures des côtes de <i>Kaosaurus</i> . . . . .	40
20	Traces de dents de <i>Stratodus indamanensis</i> . . . . .	48
21	Pyramides trophiques modèles . . . . .	58
22	Comparaisons des taux de préservation . . . . .	60
23	Diagramme rang-fréquence . . . . .	61
24	Comparaison de 4 taphocénoses . . . . .	62
25	Comparaison de 7 taphocénoses . . . . .	63
26	Diagramme rang-fréquence pour les éléments figurés . . . . .	64
27	Diagramme masse-fréquence pour les vertébrés . . . . .	66
28	Diagrammes en fréquence et masse 3D . . . . .	72
29	Diagrammes en fréquence et masse 2D . . . . .	73
30	Densité d'espèces en masse . . . . .	74
31	Comparaison de spectres de masse . . . . .	74
32	Abaque et modèles densité-masse . . . . .	75
33	Densité modèle de biomasse des vertébrés . . . . .	75
34	Résultats du modèle de distribution en masse . . . . .	76
35	Réseau trophique . . . . .	77
36	Flux trophiques . . . . .	80

## Table des planches

1	Globe terrestre du Crétacé . . . . .	9
2	Minéraux à In Daman . . . . .	17
3	Strates à In Daman . . . . .	21
4	Aspects des <i>bone beds</i> d'In Daman . . . . .	30
5	<i>Bone beds</i> d'In Daman en place . . . . .	31

## Liste des tableaux

1	Probabilités brutes des causes d'extinctions . . . . .	36
2	Probabilités subjectives des causes d'extinctions . . . . .	37
3	Probabilités subjectives des dates . . . . .	37
4	Espèces, auteurs et dates . . . . .	54
5	Biotopes et écosystèmes . . . . .	57
6	Probabilités de fossilisation . . . . .	59
7	Fréquences d'éléments fossiles . . . . .	64
8	Fréquences des espèces . . . . .	65
9	Taux de préservation des espèces à In Daman . . . . .	69
10	Résultats du modèle de répartition en masses . . . . .	70