

Bioérosion et encroûtement sur des huîtres du Pliocène du bassin de Bas Chélif (Algérie nord-occidentale)

Rachid KHALILI, Linda SATOUR, Saci MENNAD & Hassane TADJEDDINE

Université d'Oran 02-Mohamed Ben Ahmed, Algérie – Faculté des Sciences de la Terre & de l'Univers, Laboratoire de Paléontologie Stratigraphique & Paléoenvironnement, El M'Naouer, BP 1015, ex IAP, Es Senia 31000 Oran, Algérie.
E-mail: rachido1990@gmail.com

Résumé

Deux espèces d'huîtres (*Hyotissa hyotis*, *Ostrea lamellosa*) ont été identifiées dans les gisements pliocènes du bassin de Bas Chélif. Elles présentent une distribution hétérogène aléatoire entre les différents niveaux étudiés. Les coquilles sont presque totalement désarticulées et rarement fragmentées. Sept ichnotaxons correspondant à des structures de bioérosion ont été identifiés (*Entobia*, *Trypanites*, *Maeandropolydora*, *Caulostrepsis*, *Oichnus*, *Gastrochaenolites* et *Rogerella*), avec dominance d'*Entobia*, *Caulostrepsis* et *Trypanites*. De rares traces d'encroûtements par des bivalves et des huîtres de petite taille, des balanes et des bryozoaires sont observables surtout sur la surface extérieure des valves gauches.

Le matériel a subi des remaniements multiples, d'où la présence des bioérosions et de bioencroûtements sur les deux faces des valves. La plupart des ichnotaxons identifiés ont été fossilisés *postmortem*, d'où les épisodes d'encroûtements de balanes érodés et envahis par des perforations surtout de type *Entobia*, avec de rares exemples de préservation d'individus qui étaient encore vivants, représentés par *Entobia* et *Caulostrepsis*. La mise en place de ces niveaux à huîtres dans les deux régions indique probablement un environnement foreshore (estran) à énergie moyenne, avec un temps d'exposition court sur le fond, correspondant d'une phase régressive.

Mots-clés

Huître, Pliocène, bioérosion, ichnotaxon, encroûtement, balane, bryzoaire, foreshore.

Abstract

Bioerosion and encrustation on Pliocene oysters of Lower Chelif basin (NW Algeria).- Two species of oysters (*Hyotissa hyotis*; *Ostrea lamellosa*) have been identified in the Pliocene beds of the lower Chelif basin. They show a heterogeneous distribution between the different levels studied with a random distribution. The shells are almost completely disarticulated and are rarely fragmented. Seven ichnotaxa corresponding to bioerosion structures have been identified (*Entobia*, *Trypanites*, *Maeandropolydora*, *Caulostrepsis*, *Oichnus*, *Gastrochaenolites* and *Rogerella*), with a dominance of *Entobia*, *Caulostrepsis* and *Trypanites*. Rare traces of encrustation of bivalves and juvenile oysters, barnacles and bryozoans, are observed in particular on the external face of the left valves.

The material undergoes multiple reworkings resulting in bio-erosion and bio-encrustation on either side of the valves. Most of the identified ichnotaxa were preserved *post-mortem* (hence episodes of eroded barnacle encrustations invaded by punctures, notably *Entobia*), with rare examples of preservation of still-living individuals, represented by *Entobia* and *Caulostrepsis*. The settling of oyster levels in both regions indicates a foreshore (estran) environment with medium energy and a short exposure time on the bottom, characterizing a regression phase.

Keywords

Oyster, Pliocene, bioerosion, ichnotaxon, barnacle, bryozoans, encrustation, foreshore.

1. INTRODUCTION

Les ancêtres probables des premières huîtres sont connues comme des formes encroûtantes, sur les ammonoïdes de la fin du Permien, mais leur histoire est incertaine à cause de l'insuffisance des informations disponibles et des fossiles collectés (Marquez-Aliaga *et al.*, 2005; Checa

et al., 2006; Malchus, 2007; Hautmann *et al.*, 2017). L'abondance des huîtres est remarquable à partir du Mésozoïque (Hautmann *et al.*, 2017).

Plusieurs travaux ont mentionné la mise en place des niveaux à huîtres (NH), dans le bassin de Bas Chélif, associés avec d'autres organismes (bivalves, gastéropodes, échinodermes, balanidés, etc.) (Satur, 2012; Satur *et*

al., 2011, 2013, 2020). Les individus, présentant une très grande variabilité morphologique (Pufahl & James, 2006; El-Hedeny & El-Sabbagh, 2007), occupaient des fonds meubles et durs d'environnements agités et calmes de plateforme ouverte peu profonde (El-Sabbagh *et al.*, 2011) ou formaient parfois des lumachelles. Certaines espèces colonisaient des surfaces durcies de grès ou de calcaires avec une morphologie généralement plate. Deux espèces ont été identifiées dans les sections étudiées: *Ostrea lamellosa* et *Hyothisa hyotis*. Elles sont attribuées respectivement à deux familles, les Ostreidae et les Gryphaeidae.

L'objectif principal de ce travail est d'effectuer une interprétation paléoenvironnementale basée sur une analyse taphonomique en prenant en considération deux paramètres, la bioérosion et l'encroûtement, observables sur des coquilles provenant de deux coupes d'âge pliocène (Djebel Touaka et Télégraphe de Sidi Brahim). Ces environnements ont occupé successivement la bordure sud-ouest et nord-est du bassin de Bas Chélif.

2. SITUATION ET CONTEXTE STRATIGRAPHIQUE

2.1. Djebel Touaka, Sig (Fig. 1)

Cette coupe est localisée dans la chaîne des Beni Chougrane, sur la bordure sud-occidentale de Bas Chélif, au niveau du Djebel Touaka, à environ 2 km au sud de la ville du Sig. Elle a été l'objet de nombreux travaux (Perrodon, 1957; Rouchy, 1982a, b; Neurdin-Trescarte, 1992; Mansour *et al.*, 1995; Rouchy *et al.*, 2007; Hadj Cherif, 2014; Satour *et al.*, 2020; Satour, 2021).

Les dépôts du Pliocène débutent par un niveau de conglomérats polygénique, d'épaisseur métrique variée, correspondant à la limite Messinien-Zancléen (Rouchy *et al.*, 2007; Hadj Cherif, 2014), surmonté irrégulièrement par des argiles versicolores d'épaisseur centimétrique. Après, des marnes sableuses rouges, grisâtres et jaunâtres riches en foraminifères, marquant le début du Zancléen (Rouchy *et al.*, 2007). Vers le sommet, une alternance de sables, de marnes sableuses et de grès friables, suivie par une barre métrique de calcaires gréseux biodétritiques

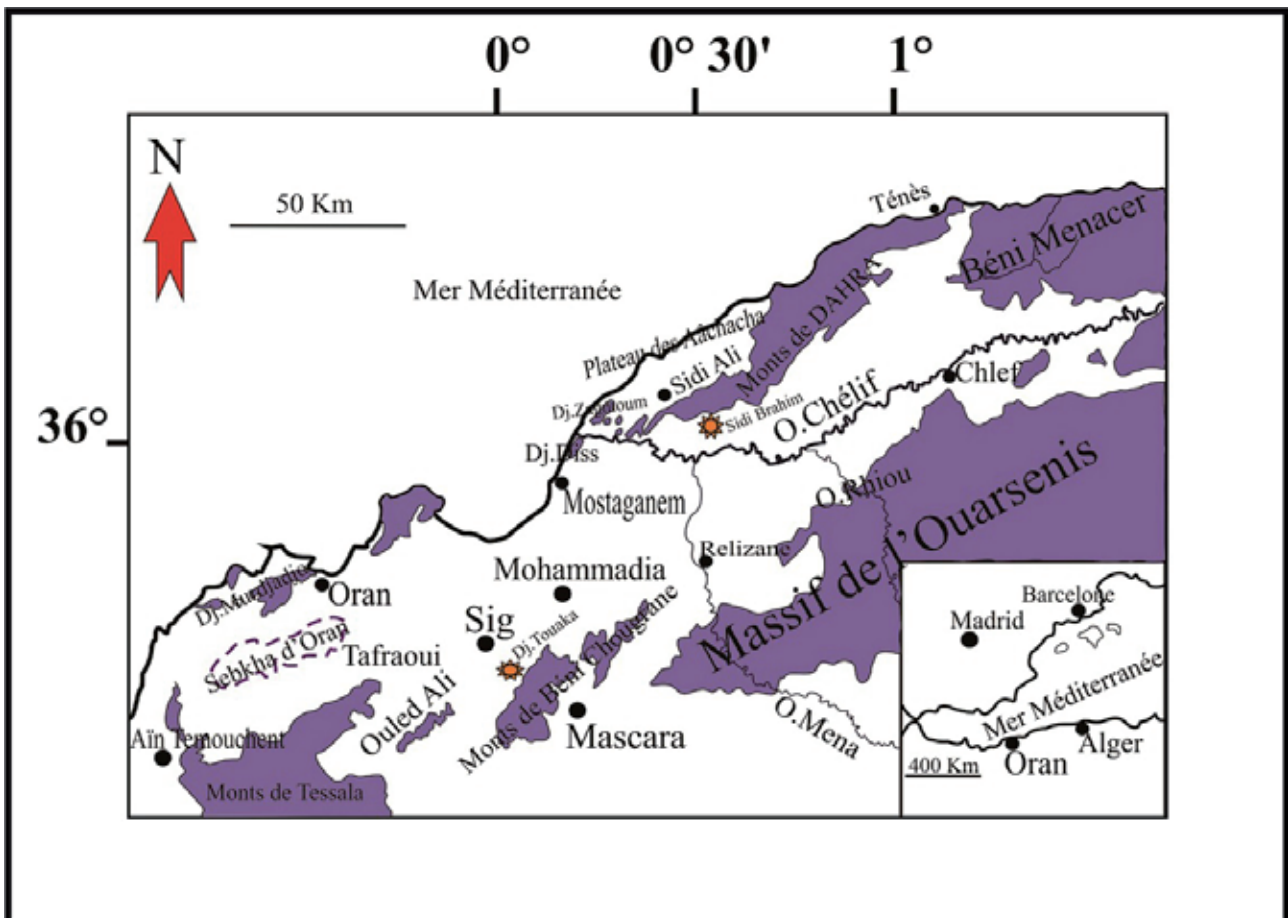


Fig. 1: Situation géographique et géologique des sites étudiés. (Saint-Martin, 2008; Mansouri *et al.*, 2008).

riche en faunes (bivalves, gastéropodes, oursins...). Le tout est coiffé par un niveau conglomératique métrique renfermant des fossiles, notamment des bivalves, des bryozoaires et des balanes (Fig. 2).

2.2. Sidi Brahim (Fig. 1)

Cette section, localisée dans le massif du Dahra, se situe sur la marge nord-orientale du Bas Chéelif, à environ 15 km au sud de la ville du Sidi Ali. La coupe du Télégraphe a été mentionnée par de nombreux travaux : Anderson, (1936), Atif *et al.* (2008), Satour (2012), Satour *et al.* (2013), Bendella *et al.* (2021), Benyoucef *et al.* (2021). Le Pliocène débute par la partie supérieure des marnes grises et des marnes blanchâtres attribuées à la formation de «Tahria» avec une extension métrique, marquée à la base par un niveau conglomératique, renfermant des galets de gypses, de calcaires et des fragments de coquilles (bivalves et gastéropodes). Vers le haut, des dépôts de sables et de grès prennent place, avec des assises à huîtres, associées à des bivalves, des gastéropodes et des scaphopodes (Satour, 2012) (Fig. 3). Ils sont couronnés par un banc de grès pseudo-noduleux, marqueur du Pliocène moyen (Mazzola, 1971). Ces dépôts correspondent à la formation de «Slama» (Fig. 3).

3. MATÉRIELS ET MÉTHODES

Les deux sections étudiées montrent une macrofaune assez riche et diversifiée, associée à de nombreuses traces fossiles observées sur des coquilles en majorité bien conservées.

Un total de 178 spécimens a été collecté, 78 à Sig et 100 à Sidi Brahim. Les spécimens, bien conservés, ont été collectés dans trois niveaux correspondants à des faciès différents. Les coquilles, complètes, en connexion ou désarticulées, ont été attribuées à deux familles, les Ostreidae et les Gryphaeidae selon les déterminations effectuées par l'une d'entre nous (L.S.).

L'observation des perforations et des encroûtements à la surface externe et interne des valves a été faite par observation directe ou en utilisant une loupe binoculaire. La détermination des différentes traces de perforation et d'encroûtement a été faite sur la base des travaux de Taylor & Wilson (2003), El Hedeny (2005, 2007), Santos & Mayoral (2006), Parras & Casadio (2006), El Hedeny & El-Sabbagh (2007), Farinati (2007), Santos & Mayoral (2008), Lopes (2011), Demircan (2012), El-Sabbagh *et al.* (2015), El Qot *et al.* (2017), El-Sabbagh & El Hedeny (2016), El-Sabbagh *et al.* (2016), Breton *et al.* (2017), Wisshak *et al.* (2019), Belaústegui *et al.* (2020), Karapınar *et al.* (2020) et Arpad *et al.* (2021).

Le matériel utilisé dans cette étude est conservé au laboratoire de paléontologie de l'Université d'Oran 2.

4. DESCRIPTION DES ACCUMULATIONS D'HUÎTRES

4.1. Djebel Touaka, Sig

Les formes identifiées sont contenues dans une barre sailante à base érosive, de calcaire gréseux à caractère luma-chellique, surmontant des marnes sableuses, de couleur jaunâtre parfois blanchâtre, d'une épaisseur variable de 4 à 6 m et d'une extension latérale de 170 m.

Deux espèces sont déterminées, *Ostrea lamellosa* et *Hyotissa hyotis*. Elles montrent différents stades de croissance, depuis le stade juvénile jusqu'au stade adulte. La concentration de la population est remarquable au milieu et à la base du niveau (environ 60 % de coquilles), mais faible vers le nord-est et le sud-ouest (environ 15 % de coquilles) en lien avec une augmentation de la taille des coquilles. L'orientation des coquilles est aléatoire, avec une légère prédominance de coquilles convexes vers le haut par rapport aux formes inclinées et concaves vers le bas.

La plupart de coquilles sont désarticulées (*Ostrea lamellosa* : 52 valves gauches, 8 valves droites et 4 coquilles articulées; *Hyotissa hyotis* : 7 valves gauches et 7 coquilles articulées). Le taux de fragmentation et d'abrasion est généralement moyen, plus important chez *Ostrea lamellosa* qui est moins résistant en raison de la faible épaisseur de la coquille et de l'absence de lignes de croissance par rapport au *Hyotissa hyotis*. La bioérosion est abondante sur les deux espèces (*Ostrea lamellosa* : 56,25 %; *Hyotissa hyotis* : 92,86 %), avec une prédominance sur la surface extérieure par rapport à la surface intérieure. L'incrustation se manifeste sur 85,71 % des spécimens de *Hyotissa hyotis* par les huîtres juvéniles et adultes et sur 43,75 % d'*Ostrea lamellosa*, fréquemment à la surface extérieure des valves des deux espèces.

4.2. Sidi Brahim

Dans cette section, les huîtres sont accumulées dans deux niveaux. Le premier niveau (NH01) correspond à des marnes grises et blanchâtres, parfois sableuses (Fig. 3). Ce niveau est lenticulaire, avec une extension kilométrique, contenant deux espèces majoritairement désarticulées (*Ostrea lamellosa* : 5 valves gauches, 4 valves droites et *Hyotissa hyotis* : 11 valves droites, 3 valves gauches et 4 coquilles articulées), caractérisées par une faible fragmentation et abrasion. Les deux espèces sont bioérodées, souvent sur la surface extérieure des valves gauches (*Ostrea lamellosa* : 66,66 % de valves gauches, *Hyotissa hyotis* : 88,88 % de valves gauches), présentant des formes adultes et de rares formes juvéniles. Les coquilles sont dispersées et ne montrent aucune concentration apparente, l'orientation est variée : oblique, concave vers le bas, concave vers le haut et oblique, sans position préférée. L'encroûtement à ce niveau est faible,



Fig. 2 : A. Vue panoramique.
 B. Coupe simplifiée du Pliocène de Djebel Touaka (Sig), d'après Rouchy *et al.*, 2007 et Hadj Cherif, 2014, modifiée.

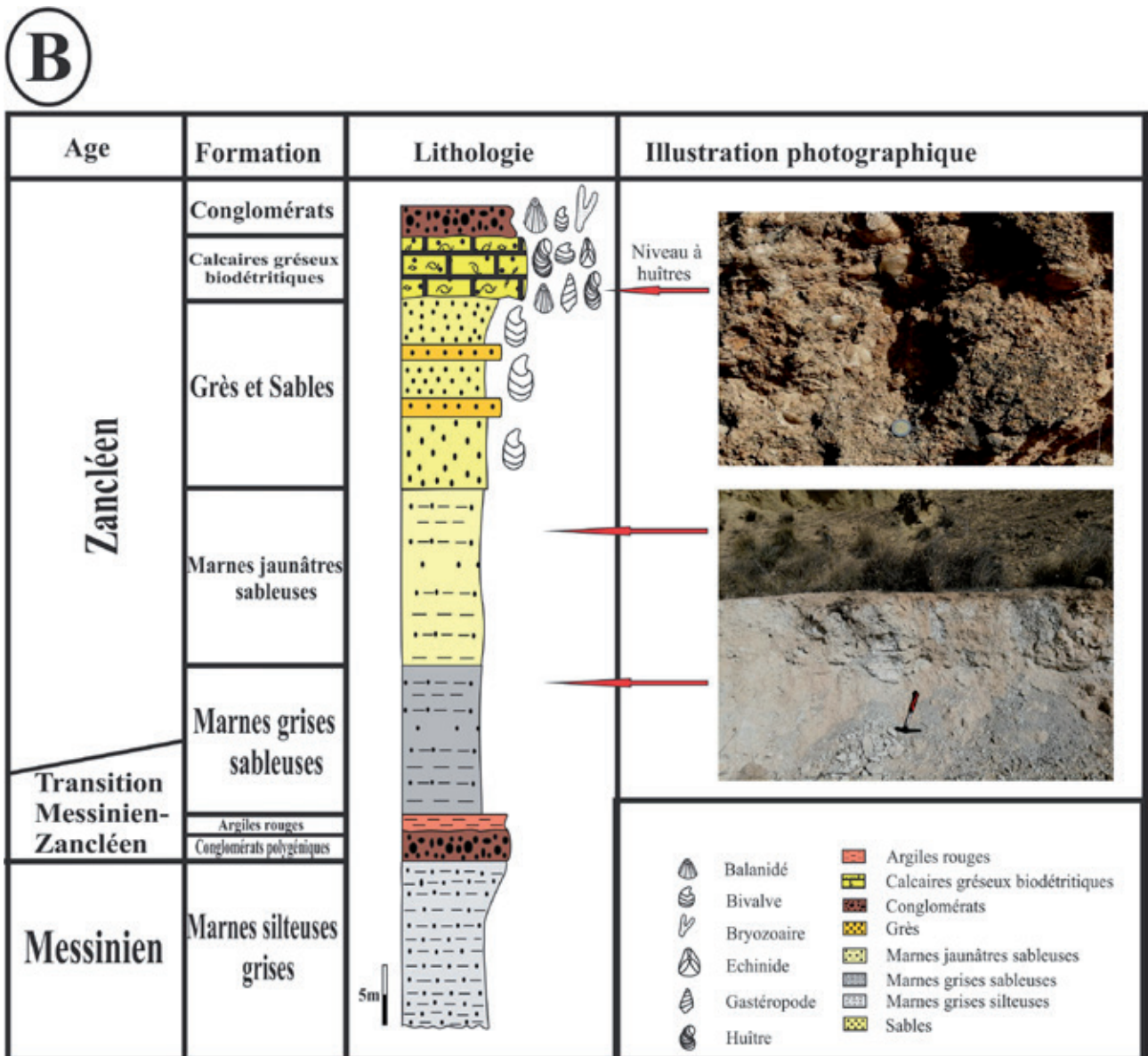
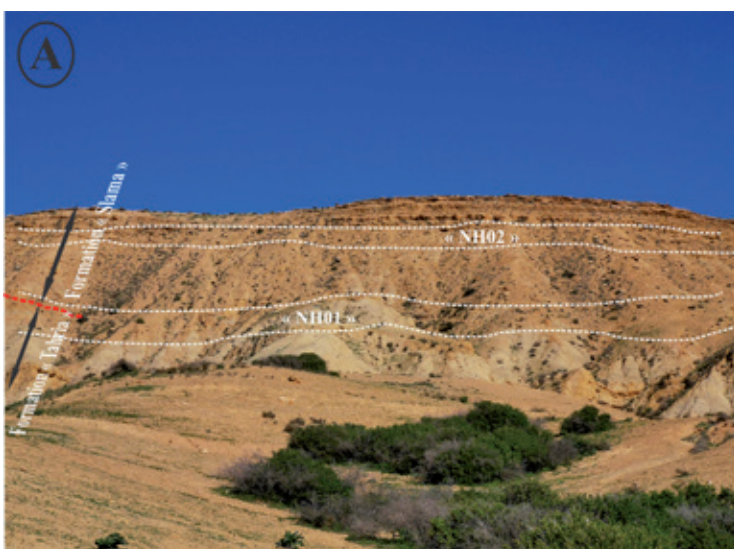
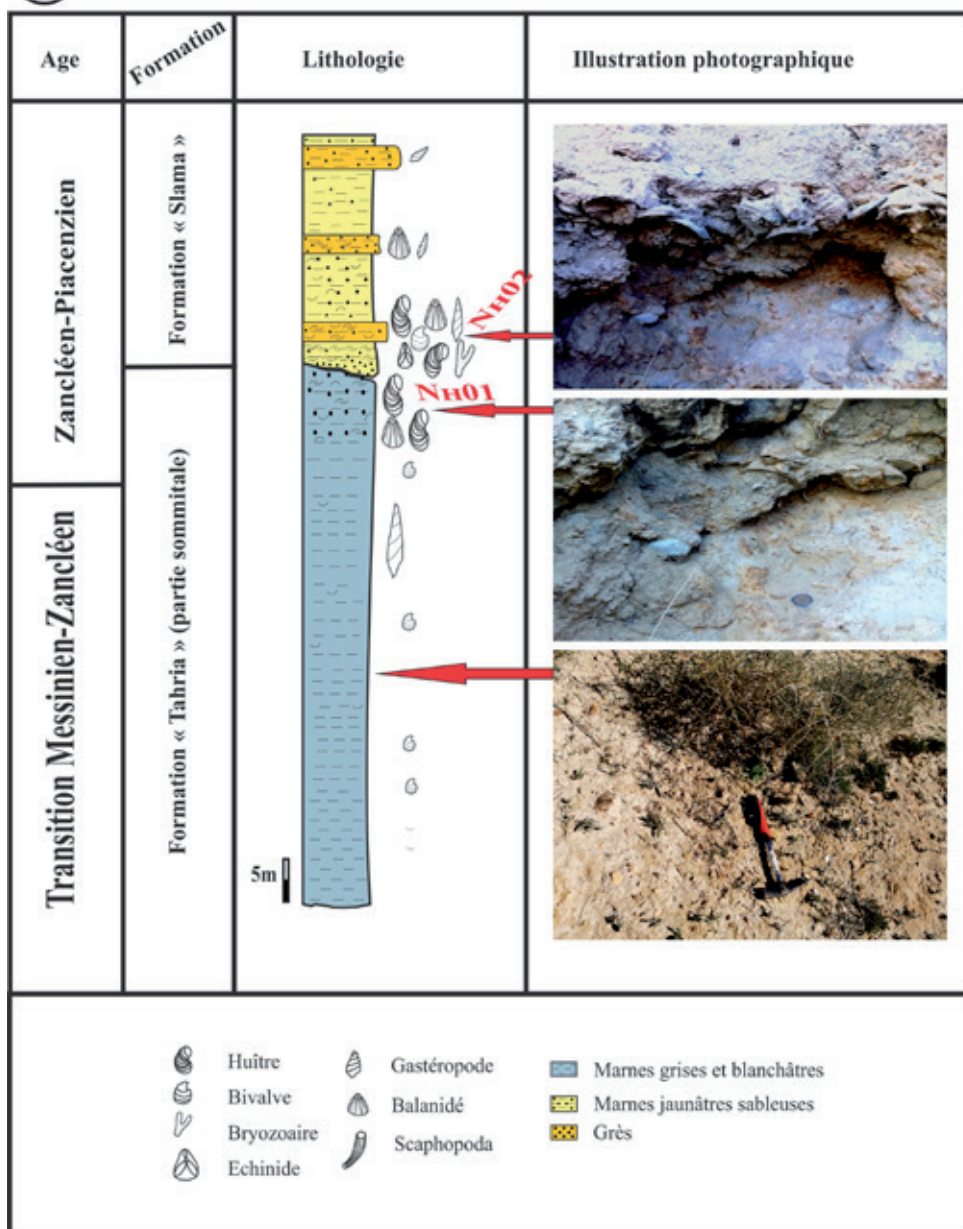


Fig. 3: A. Vue panoramique.
 B. Coupe simplifiée du Pliocène de Sidi Brahim, modifiée.



B



présent sur la surface intérieure et extérieure des valves gauches et droites de *Hyotissa hyotis*.

Le deuxième niveau (NH02) se situe dans des grès et des sables plus ou moins indurés (Fig. 3), avec une épaisseur variable (3 à 5 m) et une extension kilométrique. Deux espèces d'huîtres sont présentes, généralement des formes adultes souvent désarticulées (*Ostrea lamellosa*: 13 valves gauches, 12 valves droites et *Hyotissa hyotis*: 15 valves droites, 24 valves gauches et 8 coquilles articulées). La fragmentation et l'abrasion sont modérées. La bioérosion est bien observable sur la surface intérieure et extérieure des valves gauches et droites et sur les deux surfaces des coquilles articulées (*Ostrea lamellosa*: 68 % et *Hyotissa hyotis*: 80,85 %). On note des accumulations condensées par endroit (80 % de coquilles par rapport au sédiment), d'où l'aspect lenticulaire de ce niveau. La convexité vers le haut est l'orientation dominante. Les organismes encroûtant les deux espèces d'huîtres sont représentés par des balanes (avec 29,79 % enregistrés sur *Hyotissa hyotis* et 16 % sur *Ostrea lamellosa*).

5. ANALYSE TAPHONOMIQUE

Les coquilles d'huîtres peuvent servir comme un substrat dur de fixation pour les organismes benthiques (Kidwell, 1986), tels que des bivalves, des bryozoaires et des balanes. Elles peuvent même jouer ce rôle à l'état vivant. De même, des organismes prédateurs choisissent ces substrats, que ce soit pour la nourriture où pour une protection contre les conditions externes.

5.1. Bioérosion

La bioérosion totale est moyennement forte à Sig, avec 62,82 %, et intense à Sidi Brahim avec 81,48 % dans le premier niveau et 87,5 % dans le deuxième niveau. Selon la morphologie et la taille des traces, on note l'existence de sept ichnogenres (Figs 4, 5, 6).

5.2. Ichnologie systématique

Ichnogenre *Entobia* Bronn, 1837-1838

Ichnospèces type: *Entobia retiformis* Stephenson, 1952

Entobia retiformis Stephenson, 1952

Entobia ovula Bromley & D'Alessandro, 1984

Entobia cf. *geometrica*

Bromley & D'Alessandro, 1984

Entobia cf. *cretacea* Portlock, 1843

Matériel: Valves gauches et droites d'*Ostrea lamellosa* et de *Hyotissa hyotis*.

Localités: Djebel Touaka à Sig, sur la bordure sud-ouest du bassin de Bas Chélif (province de Mascara, nord-ouest de l'Algérie) et à Sidi Brahim (région du Télégraphe), Sidi Ali, sur la bordure nord-est du bassin de Bas Chélif (province de Mostaganem, nord-ouest de l'Algérie).

Description: Selon Bromley & D'Alessandro (1984), ces traces correspondent à des ouvertures rondes connectées par des galeries cylindriques en sub-surface forcées

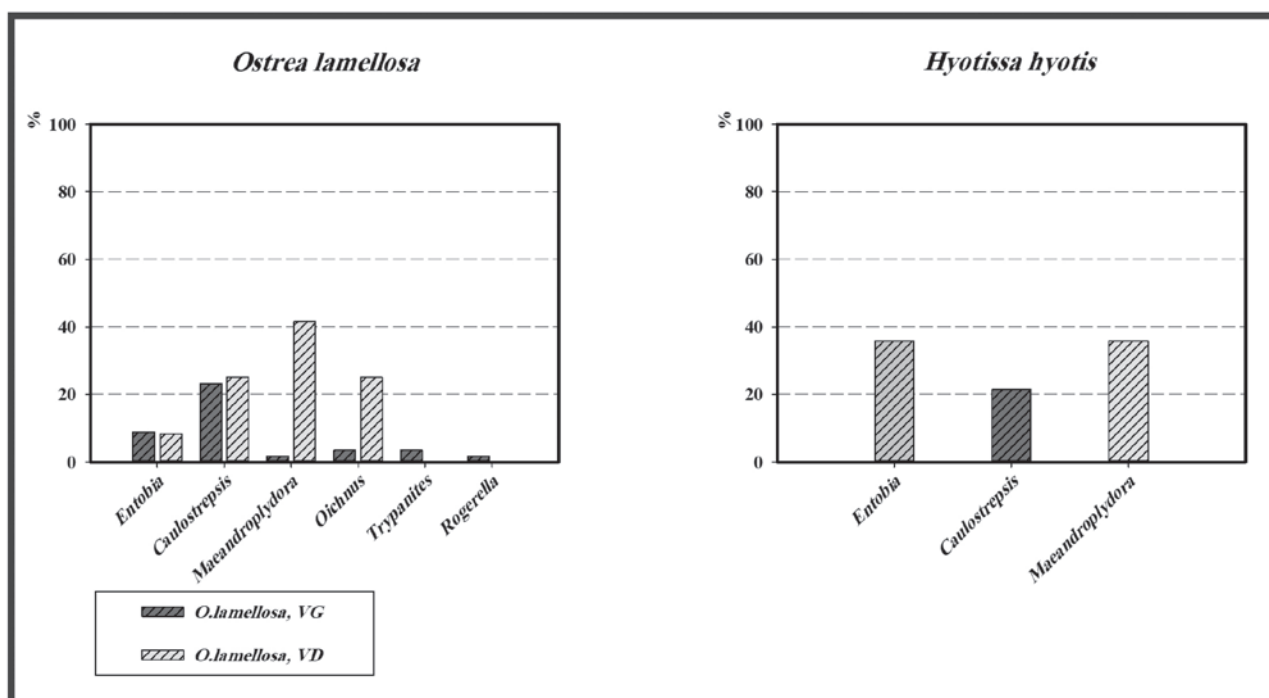


Fig. 4: Distribution des ichnogenres identifiés à Sig.

par des spongiaires siliceux (souvent des Cliones). Le diamètre de ces ouvertures mesure entre 0,1 et 1,5 mm, parfois avec des diamètres différents sur la même coquille (Lopes, 2011). Ce genre est également mentionné au niveau du bassin de la Tafna (NW Algérie) par Naimi *et al.*, 2021.

Quatre espèces sont identifiées :

Entobia retiformis Stephenson, 1952: des perforations de diamètre millimétrique, arrangées suivant une ligne

droite, oblique ou sinueuse (Pl. I, figs 2, 7; Pl. II, fig. 6; Pl. IV, fig. 5; Pl. V, fig. 2).

Entobia ovula Bromley & D'Alessandro, 1984: des petites ouvertures de forme ovales et sphériques, de 2 à 3 mm de diamètre, rapprochées les uns aux autres et étroitement espacées et séparées entre eux par des murs fins, parfois allongées et connectées (Pl. IV, fig. 10).

Entobia cf. geometrica Bromley & D'Alessandro, 1984: des chambres inséparables. Suivant l'ouverture, deux

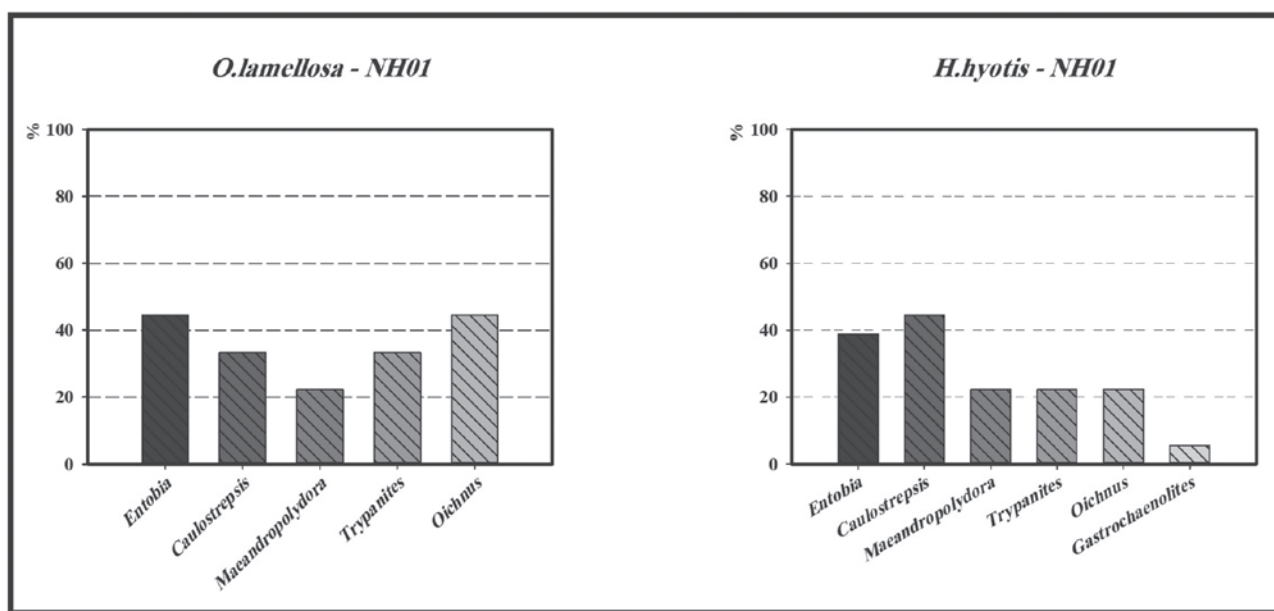


Fig. 5: Distribution des ichnogenres identifiés à Sidi Brahim (NH01).

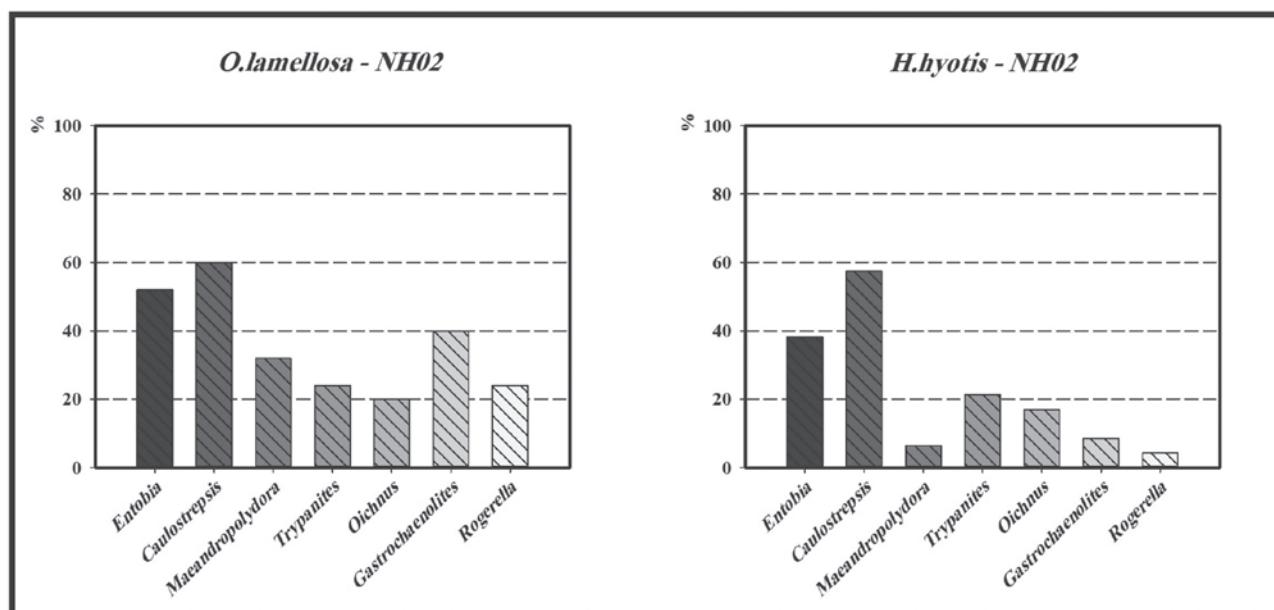


Fig. 6: Distribution des ichnogenres identifiés à Sidi Brahim (NH02).

groupes sont identifiés en se basant sur la taille. Les plus grands sont circulaires, de 4 à 5 mm de diamètre, les autres mesurent de 1 à 2 mm (Pl. IV, fig. 4).

Entobia cf. *cretacea* Portlock, 1843 : diffère de la précédente par des ouvertures et des chambres moins larges et d'extension moindre, sans mur, avec un seul canal reliant les chambres interconnectées. Cette espèce constitue un réseau de trous longs et droits, connectés avec la surface par le biais de multiples ouvertures alignées (Pl. III, fig. 2).

Remarques : Cet ichnogenre est présent sur la surface extérieure des valves gauches d'*Ostrea lamellosa* et de *Hyotissa hyotis* chez 35,72 % des spécimens de Sig. A Sidi Brahim, il est présent dans les deux niveaux, à l'extérieure des valves droites de *Hyotissa hyotis* et sur les surfaces extérieure et intérieure des valves droites d'*Ostrea lamellosa* du premier niveau (NH01), ainsi que sur la face intérieure des valves gauches par rapport aux valves droites d'*Ostrea lamellosa* et la surface extérieure des valves droites et gauches de *Hyotissa hyotis*, du deuxième niveau (NH02). Il est présent chez 42,42 % des spécimens de Sidi Brahim [premier niveau (NH01) : 40,74 % ; deuxième niveau (NH02) : 43,05 %].

Ichnogenre *Caulostrepsis* Clarke, 1908

Ichnoespèce type : *Caulostrepsis taeniola* Clarke, 1908 (Pl. I, figs 5, 6 ; Pl. IV, fig. 6).

***Caulostrepsis taeniola* Clarke, 1908**

Matériel : Valves gauches et droites d'*Ostrea lamellosa* et de *Hyotissa hyotis*.

Localités : Djebel Touaka à Sig, sur la bordure sud-ouest du bassin de Bas Chéelif (Mascara province, nord-ouest de l'Algérie) et Sidi Brahim (Télégraphe région) à Sidi Ali, sur la bordure nord-est du bassin de Bas Chéelif (Mostaganem province, nord-ouest de l'Algérie).

Description : Ces traces sont le produit des annélides marines de la classe des Polychaeta de différentes familles (Bromley, 1978, 1994) ou de spionidés (Barrier & D'Alessandro, 1985), de formes variées, allongées, en U, sinueuses ou rectilignes. Parfois, elles prennent la forme de tube en forme de 8, souvent parallèles aux lamelles de croissance de la valve d'huîtres. Cette ichnoespèce est présente ici, avec une seule espèce : *Caulostrepsis taeniola* Clarke, 1908 (Pl. I, figs 5, 6 ; Pl. IV, fig. 6).

Remarques : Cet ichnogenre est fréquemment observé sur 24,35 % des spécimens à Sig. Ces traces occupent la surface extérieure des valves gauches d'*Ostrea lamellosa* et de *Hyotissa hyotis*.

A Sidi Brahim, elles sont présentes sur 53,53 % des spécimens [avec 40,74 % dans le premier niveau (NH01) et 58,33 % dans le deuxième niveau (NH02)]. Elles se manifestent sur la surface extérieure des valves gauches et droites d'*Ostrea lamellosa* et de *Hyotissa hyotis* dans le premier niveau (NH01), et la surface extérieure

et intérieure des valves gauches et droites de *Hyotissa hyotis* et les deux surfaces des valves gauches d'*Ostrea lamellosa* dans le deuxième niveau (NH02).

Ichnogenre *Maeandropolydora* Voigt, 1965

Ichnoespèces type : *Maeandropolydora sulcans* Voigt, 1965, (Pl. I, fig. 2, 7 ; Pl. II, figs 4, 5 ; Pl. III, fig. 1 ; Pl. IV, fig. 8).

***Maeandropolydora decipiens* Voigt, 1965**

Pl. III, fig. 6 ; Pl. IV, fig. 11

Matériel : Valves gauches et droites d'*Ostrea lamellosa* et de *Hyotissa hyotis*.

Localités : Djebel Touaka à Sig, sur la bordure sud-ouest du bassin de Bas Chéelif (province de Mascara, nord-ouest de l'Algérie) et à Sidi Brahim (région du Télégraphe), Sidi Ali, sur la bordure nord-est du bassin de Bas Chéelif (province de Mostaganem, nord-ouest de l'Algérie).

Description : Cette ichnoespèce est attribuée également à des vers de polychètes (Häntzschel, 1975). Elle est interprétée aussi comme le résultat des traces des annélides polychaètes suspensivores de différentes familles (Bromley, 1994), mais surtout des spionidés (Bromley & D'Alessandro, 1983). Ce sont des tubes longs et méandriiformes, de diamètre variant de 0,5 à 3 mm, fréquemment parallèles à la structure des couches de croissance de la valve des huîtres.

Remarques : Cet ichnogenre est présent dans 14,10 % de spécimens de Sig et 17,17 % de Sidi Brahim [avec 22,22 % dans le premier niveau (NH01) et 15,27 % dans le deuxième niveau (NH02)].

L'enregistrement de cet ichnogenre à Sig se manifeste sur la surface extérieure des valves gauches de *Hyotissa hyotis* et intérieure des valves droites d'*Ostrea lamellosa*. Il se manifeste aussi à Sidi Brahim sur les deux faces des valves droites de *Hyotissa hyotis* et à la surface intérieure de deux valves droites d'*Ostrea lamellosa* du premier niveau, ainsi qu'à la surface extérieure des valves gauches de *Hyotissa hyotis* et sur les deux faces des valves gauches d'*Ostrea lamellosa*, du deuxième niveau.

Ichnogenre *Trypanites* Mägdefrau, 1932

Ichnoespèce type : *Trypanites* cf. Weisi Mägdefrau, 1932 (Pl. V, fig. 1).

Matériel : Valves gauches et droites d'*Ostrea lamellosa* et de *Hyotissa hyotis*.

Localités : Djebel Touaka à Sig, sur la bordure sud-ouest du bassin de Bas Chéelif (province de Mascara, nord-ouest de l'Algérie) et à Sidi Brahim (région du Télégraphe), Sidi Ali, sur la bordure nord-est du bassin de Bas Chéelif (province de Mostaganem, nord-ouest de l'Algérie).

Description : Ichnogenre caractérisé par sa trace fine et apparemment non ramifiée, cylindrique, subcylindrique, rectiligne ou sinueuse, avec une seule entrée à la surface de la valve. Elle peut être perpendiculaire ou parallèle à

la valve d'huître. Il résulte de l'activité de vers de type polychètes et siponcles (Bromley, 1994; Wilson, 2007).

Remarques: Les spécimens du premier niveau à Sidi Brahim montrent cet ichnogenre à la surface extérieure de 4 valves gauches de *Hytissa hyotis* et 3 valves gauches d'*Ostrea lamellosa*, alors qu'il est présent à la surface intérieure des valves gauches de *Hytissa hyotis* et d'*Ostrea lamellosa*.

Ichnogenre *Oichnus* Bromley, 1981

Ichnoespèce type: *Oichnus* cf. *simplex* Bromley, 1981, (Pl. I, fig.12, 13; Pl. III, fig. 3).

Matériel: Valves gauches et droites d'*Ostrea lamellosa* et de *Hytissa hyotis*.

Localités: Djebel Touaka à Sig, sur la bordure sud-ouest du bassin de Bas Chéelif (province de Mascara, nord-ouest de l'Algérie) et à Sidi Brahim (région du Télégraphe), Sidi Ali, sur la bordure nord-est du bassin de Bas Chéelif (province de Mostaganem, nord-ouest de l'Algérie).

Description: Cet ichnogenre est le résultat de l'activité parasitique, essentiellement des gastéropodes (Naticidés). Ce sont des petits trous ronds, surtout solitaires et perpendiculaires à la valve. Ces trous peuvent être complets et incomplets. Actuellement, ces traces sont le produit de bivalves prédateurs (Donovan & de Gier, 2020).

Remarques: Cet ichnogenre est observé sur 6,41 % de spécimens de Sig et 21,21 % de Sidi Brahim (premier niveau: 29,62 %, deuxième niveau: 18,05 %). Il est présent à Sig à la surface intérieure de 3 valves droites et l'extérieure de 2 valves gauches d'*Ostrea lamellosa*. A Sidi Brahim, il est retrouvé souvent sur la surface extérieure des valves droites d'*Ostrea lamellosa* et de *Hytissa hyotis*, du premier niveau, et surtout à la surface extérieure des valves gauches d'*Ostrea lamellosa* et de *Hytissa hyotis* du deuxième niveau.

Ichnogenre *Gastrochaenolites* Leymerie, 1842

Ichnoespèces type: *Gastrochaenolites torpedo* Kelly & Bromley, 1984 (Pl. IV, fig. 7).

***Gastrochaenolites torpedo* Kelly & Bromley, 1984**

Pl. IV, fig. 7

***Gastrochaenolites lapidicus* Kelly & Bromley, 1984**

Pl. IV, fig. 1, 3

***Gastrochaenolites* cf. *dijigus* Kelly & Bromley, 1984**

Pl. III, fig. 4, 8

Matériel: Valves gauches et droites d'*Ostrea lamellosa* et de *Hytissa hyotis*.

Localités: Sidi Brahim (Télégraphe région) à Sidi Ali, sur la bordure nord-est du bassin de Bas Chéelif (Mostaganem province, nord-ouest de l'Algérie).

Description: Ces ichnespèces sont typiquement produites par des bivalves, du genre *Lithophaga* (Rios, 1994; Mauna *et al.*, 2005), du genre *Hiatella* et de mytilidés (Kelly & Bromley, 1984), ainsi que des

gastrochénides suspensivores, des bivalves pholades (Tapanila & Hutchings, 2012). Les chambres ont une forme typique de batte de baseball. Elles sont décrites comme des ouvertures larges et allongées, inclinées vers le substrat hôte. Elles sont simples et non alignées, peuvent être en cluster ou solitaires, rarement avec une base parabolique rayée. Le diamètre mesure entre 7 et 43 mm avec une moyenne de 19 mm (Santos *et al.*, 2011). Une ouverture ronde et un col inobservable sont des caractères typiques de l'espèce *Gastrochaenolites torpedo* Kelly & Bromley, 1984 (Pl. IV, fig. 7). On a déterminé également *Gastrochaenolites lapidicus* Kelly & Bromley, 1984 avec sa forme modérément ovale, plus large à mi-longueur et à base brusquement parabolique (Pl. IV, figs 1, 3). Cette ichnespèce est probablement engendrée par *Lithophaga*, *Hiatella* (Kelly & Bromley, 1984), *Rocellaria* (*Gastrochaena*) *dubia* Pennant, 1777 (Bromley & Asgaard, 1993a, b), *Parapholas* (Uchman *et al.*, 2017, 2018) et/ou *Aspidopholas* (Radwański, 1964, 1969) (*in* El-Hedeny & El-Sabbagh, 2018), ainsi que *Gastrochaenolites* cf. *dijigus* Kelly & Bromley, 1984, (Pl. III, figs 4, 8).

Remarques: Cet ichnogenre est enregistré uniquement dans 15,15 % de spécimens des deux niveaux à Sidi Brahim, dans le premier niveau (NH01), 3,7 % à la surface intérieure d'une seule valve gauche de *Hytissa hyotis*; dans le deuxième niveau (NH02): 19,44 % sur la surface extérieure des valves droites de *Hytissa hyotis* et gauches d'*Ostrea lamellosa*.

Ichnogenre *Rogerella* Saint-Seine, 1951

Ichnoespèce type: *Rogerella mathieui* Saint-Seine, 1956 (Pl I, fig. 14).

***Rogerella mathieui* Saint-Seine, 1956**

Pl. I, fig. 14

Matériel: Valves gauches et droites d'*Ostrea lamellosa* et de *Hytissa hyotis*.

Localités: Djebel Touaka à Sig, sur la bordure sud-ouest du bassin de Bas Chéelif (province de Mascara, nord-ouest de l'Algérie) et à Sidi Brahim (région du Télégraphe), Sidi Ali, sur la bordure nord-est du bassin de Bas Chéelif (province de Mostaganem, nord-ouest de l'Algérie).

Description: Cette ichnespèce correspond à des orifices de petites tailles et peu profonds provoqués par des balanes acrothoraciennes. Ils peuvent être solitaires ou regroupés, caractérisés par leur forme de virgule allongée, ressemblant aux chaussettes avec une ouverture en forme de larme tombante (Häntzschel, 1975). Dans le cas où ces orifices montrent un bord pointu et un autre légèrement rond, comme décrit dans le présent travail, l'espèce est *Rogerella mathieui* Saint-Seine, 1956 (Pl. I, fig. 14). Ces traces sont souvent trouvées perpendiculairement à la valve des huîtres.

Remarques: Cet ichnogenre constitue 1,28 % de spécimens de Sig, sur la surface intérieure d'une seule valve

gauche d'*Ostrea lamellosa* et 8,08 % de Sidi Brahim. Absent dans le premier niveau (NH01) avec 11,11 % dans le deuxième niveau (NH02), occupant la surface intérieure d'une valve droite et extérieure d'une valve gauche de *Hyotissa hyotis* et souvent la surface extérieure des valves gauches d'*Ostrea lamellosa*.

5.3. Bioencroûtements

L'occurrence d'encroûtements à Sig est moyenne, 51,28 % de spécimens; représentée essentiellement par des huîtres juvéniles et adultes, des balanes (Pl. V, figs 3, 4), (Pl. I, fig. 17) et des moules internes (Pl. V, fig. 5). Au niveau des espèces, *Ostrea lamellosa* est la plus exposée, avec 35,9 % (huîtres juvéniles: 96,43 %; balanes:

3,57 %). *Hyotissa hyotis* présente uniquement des individus juvéniles et adultes, avec 15,38 % (Fig. 7).

A Sidi Brahim (Fig. 8), l'encroûtement est généralement faible, 22,22 % des spécimens de la première accumulation, encroûtés fréquemment par des balanes (14,81 %), des bryozoaires (3,7 %) et des huîtres juvéniles (3,7 %), distribués seulement sur *Hyotissa hyotis*. Les spécimens de la deuxième accumulation présentent 25 % d'encroûtements, avec 19,44 % installés sur *Hyotissa hyotis* répartis comme suit: balanes: 19,15 %; huîtres juvéniles et adultes: 8,51 % et bryozoaires: 2,13 %, tandis que *Ostrea lamellosa* est encroûtée surtout par les balanes, sur 5,56 % de spécimens (Pl. VI, fig. 1, 2, 4, 6).

6. DISCUSSION

Du point de vue taphonomique, les espèces d'huîtres récoltées de Sig sont des formes adultes inéquivalves bien conservées, majoritairement désarticulées, montrant une proportion de valves gauches élevée en comparaison avec les valves droites, avec la présence de coquilles articulées (constituant le tiers). L'orientation de coquilles est aléatoire avec un taux d'abrasion et de fragmentation modéré, probablement résultant d'un transport à courte durée dans des conditions d'énergie légèrement haute (Boucot *et al.*, 1958; Seeling & Bengtson, 1999). Dans les deux sections étudiées, le taux d'articulation est important au niveau des spécimens d'*Hyotissa hyotis*, dû probablement à la résistance et la rigidité de leur coquille, par rapport à *Ostrea lamellosa*. La bioérosion et l'incrustation sont associées directement à l'activité des organismes bioérodants et encroûtants, sur les substrats organiques vivants ou fossiles (Neumann, 1966; Perkins & Tsentas, 1976; Parsons & Brett, 1991; Kowalewski *et al.*, 1994). Elles sont souvent liées à l'énergie, la

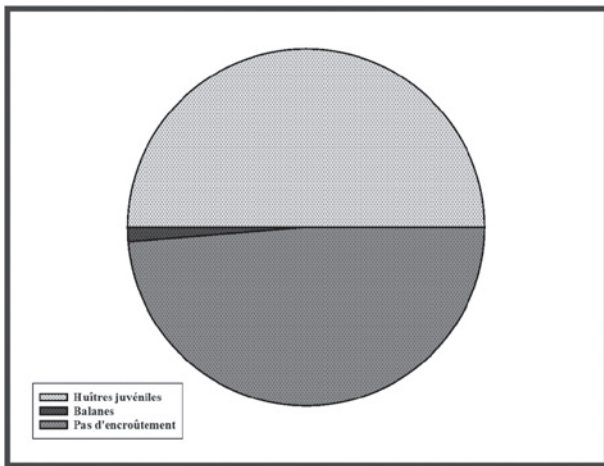


Fig. 7: Distribution des organismes encroûtants à Sig.

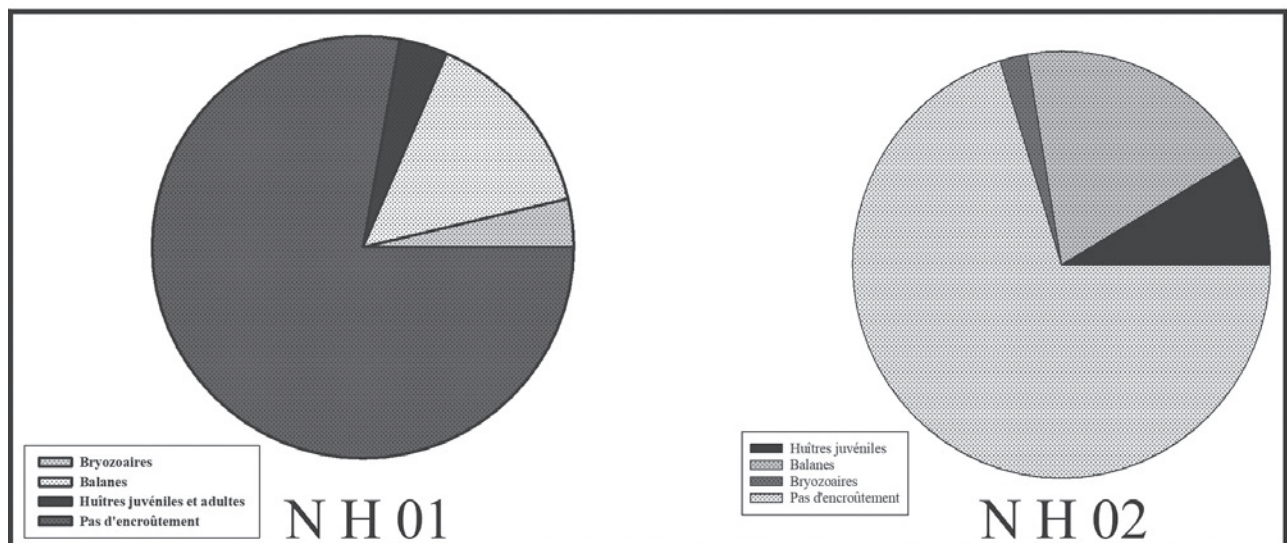


Fig. 8: Distribution des organismes encroûtants à Sidi Brahim.

turbulence, le taux de sédimentation et la productivité de l'environnement (Parsons & Brett, 1991 ; Perry, 2000). Dans les milieux littoraux peu profonds, les organismes bioérodants jouent un rôle très important dans la destruction des coquilles (Driscoll, 1970 ; Cutler & Flessa, 1995) ; leur effet augmente avec la productivité et diminue avec le taux élevé de la sédimentation (Lescinsky *et al.*, 2002).

Généralement, l'influence de l'énergie et le temps d'exposition contrôlent le degré d'encroûtement (Parsons & Brett, 1991). Ce dernier concerne souvent les coquilles des milieux à basse énergie par rapport aux milieux à haute énergie (Daly & Mathieson, 1977 ; Meldahl & Flessa, 1990). Les organismes bioérodants et encroûtants dans les deux sites étudiés sont des suspensivores, reflétant une productivité planctonique suffisante et les processus de bioérosion et d'incrustation sont donc contrôlés par la productivité primaire des planctons (Lescinsky *et al.*, 2002).

A Sig, sur la bordure sud-ouest du bassin, la bioérosion est très abondante (62,82 %) par rapport à l'incrustation (51,28 %) (Fig. 9). Différentes structures de bioérosion sont présentes : *Entobia* (éponges), *Trypanites* (polychètes), *Maeandropolydora* (polychaètes), *Caulostrepsis* (polychaètes), *Oichmus* (gastéropodes et bivalves) et *Rogerella* (balanes). L'occurrence de ces structures,

beaucoup plus remarquable à l'extérieur des valves qu'à l'intérieur, peut suggérer que la plupart des bioérosions sont produites durant la vie des huîtres (Pascual *et al.*, 2001 ; Lopes, 2011). L'absence de *Gastrochaenolites* à Sig indique peut-être que les mytilidés et les lithophages choisissent des milieux littoraux rocheux au lieu de coquilles (Lopes, 2011). Cet ichnogenre occupe des profondeurs faibles (Bromley, 1994 ; Wilson & Taylor, 2001). L'encroûtement est rare, représenté par les huîtres juvéniles et adultes avec des moules internes de bivalves et des balanes, occupant fréquemment la surface extérieure des coquilles (Fig. 7).

Ces activités résultent d'un transport à courte distance qui a engendré des réorientations et des remaniements limités suivis par la décomposition *postmortem* des parties tendres, surtout d'*Ostrea lamellosa* indiquant une accumulation para-autochtone. Cette dernière est installée dans un environnement peu profond à caractère récifal (calcaires gréseux biodétritiques) avec hydrodynamisme et vitesse d'enfouissement moyens, ce qui signifie un temps de résidence court sur le fond [ou dans la TAZ (Taphonomiquement Active Zone)].

A Sidi Brahim, vers le centre du bassin, les huîtres sont bien conservées et correspondent à des spécimens adultes inéquivalves, souvent désarticulés. On observe une prédominance des valves droites, sans orientation distincte

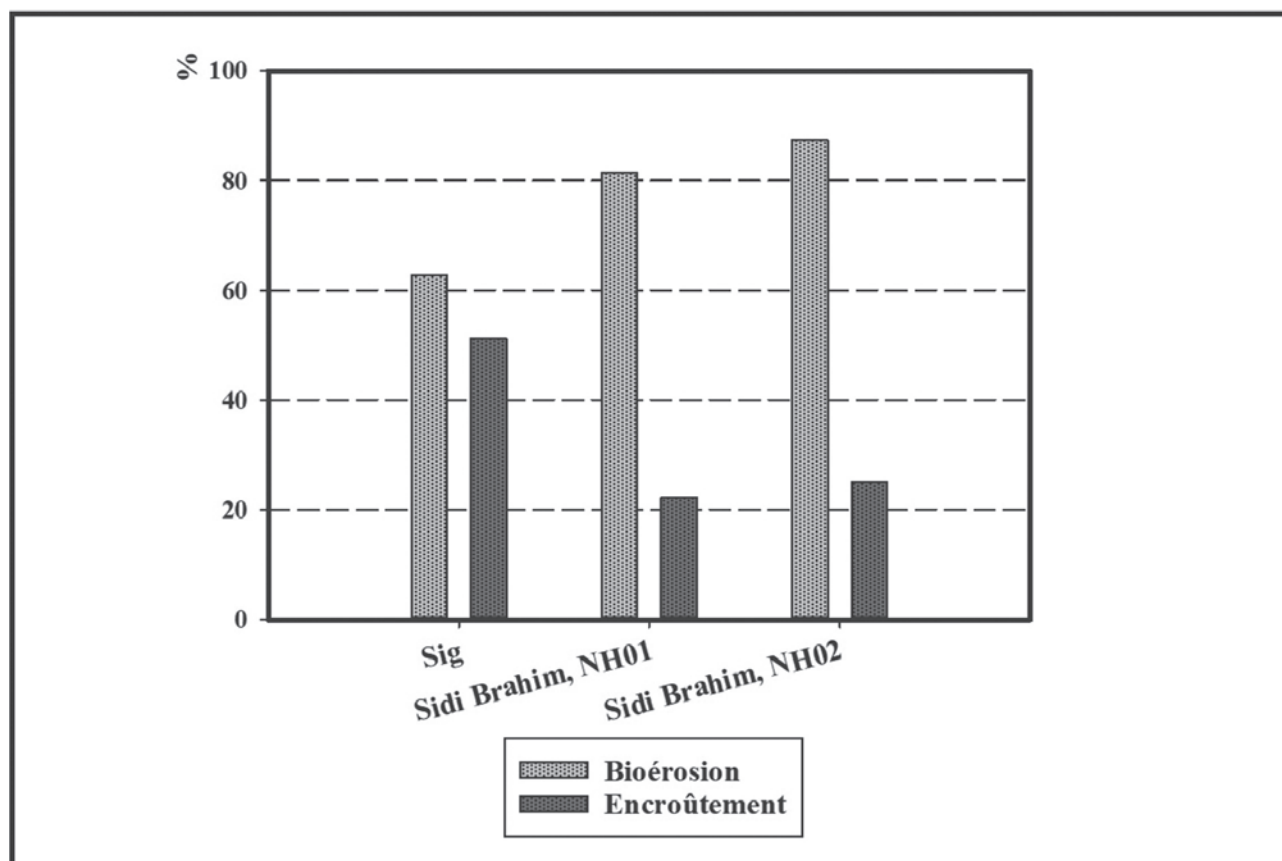


Fig. 9: Bioérosion et encroûtement dans les sites étudiés.

au niveau de la première accumulation, tandis que les valves gauches convexes vers le haut sont prédominantes dans la deuxième accumulation. En plus, la fragmentation et l'abrasion sont de faible importance. La bioérosion devient plus importante (premier niveau (NH01): 81,48 %; deuxième niveau (NH02): 87,5 %) (Fig. 9), et comprend *Entobia*, *Trypanites*, *Maeandropolydora*, *Caulostrepsis*, *Oichnus*, *Gastrochaenolites* et *Rogerella*, qui occupent surtout la surface extérieure des valves. L'incrustation réduite (NH01: 22,22 %; NH02: 25 %) (Fig. 9) se manifeste souvent sur la surface extérieure de *Hyotissa hyotis* par des balanes érodées, des bryozoaires et des huîtres juvéniles (Fig. 8). On note dans certains cas l'existence des bioérosions, surtout *Entobia*, sur les balanes et les huîtres encroûtantes.

De l'analyse précédente, il résulte que les niveaux d'huîtres de cette région se sont mis en place dans un environnement peu profond, à moyenne énergie avec un enfouissement lent, pendant un temps court d'exposition des coquilles sur le fond (ou dans la TAZ), mais qu'ils

subissent probablement plusieurs épisodes de remaniement. L'existence d'*Entobia* peut confirmer cette idée (Pl. VI, figs 6, 7).

7. CONCLUSION

Les huîtres du Pliocène de Djebel Touaka (Sig) et de Sidi Brahim sont bien conservées, attribuées essentiellement à deux espèces, *Hyotissa hyotis* et *Ostrea lamellosa*, souvent désarticulées, légèrement fragmentées et abrasées. La bioérosion est l'activité la plus dominante dans les deux sites étudiés, en comparaison avec le bioencroûtement. Les structures de bioérosion enregistrées sur les coquilles sont variées, occupant surtout les surfaces extérieures des valves gauches et droites des deux espèces, suivant parfois la structure de coquille [stries de croissance (Pl: I, III et VI)] et l'ornementation, sans aucune position préférée, signifiant une activité au cours de la vie des huîtres (Lopes, 2011). Les ichnogenres identifiés sont: *Entobia*,

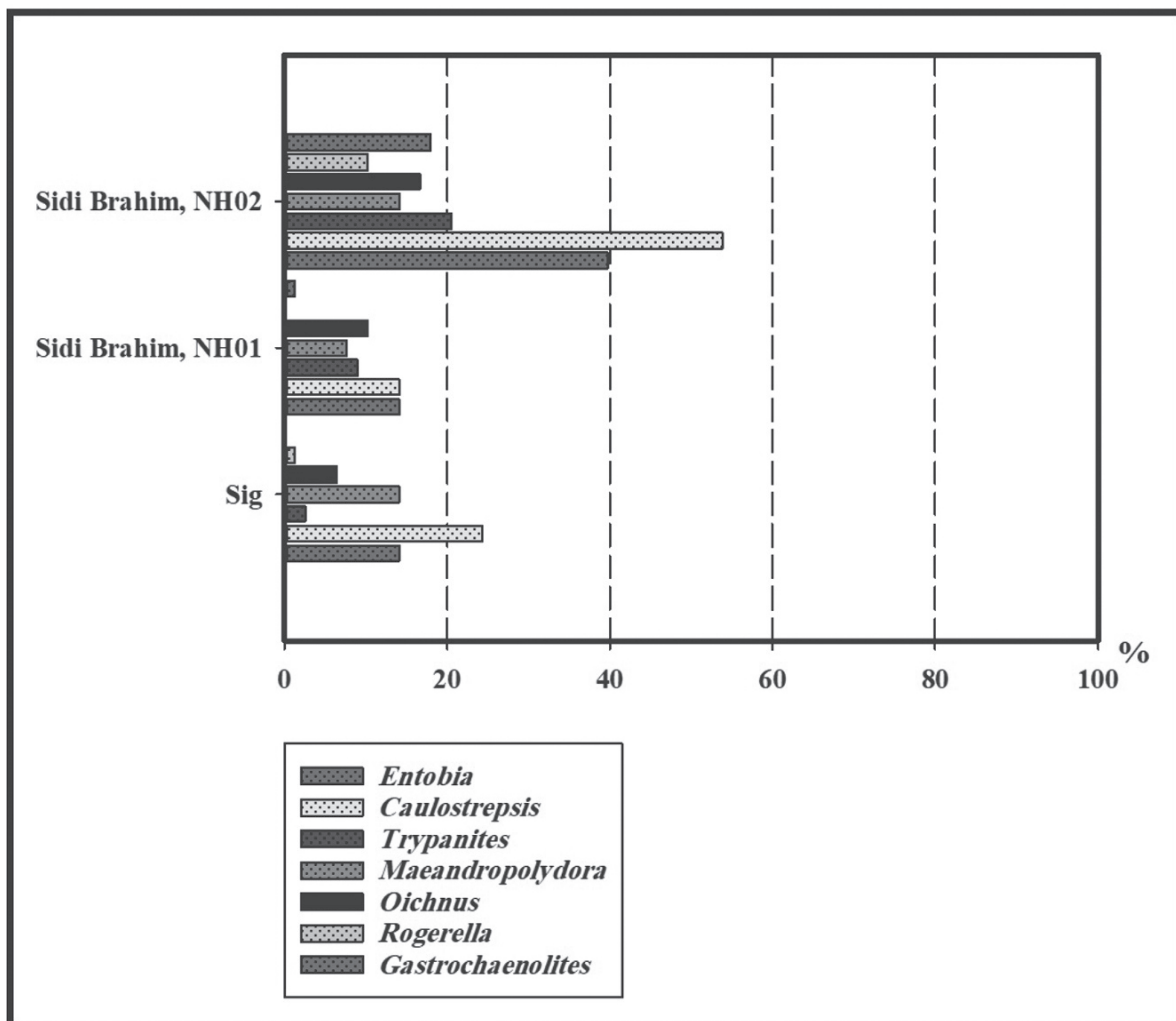


Fig. 10: Abondance relative des ichnogenres dans les sites étudiés.

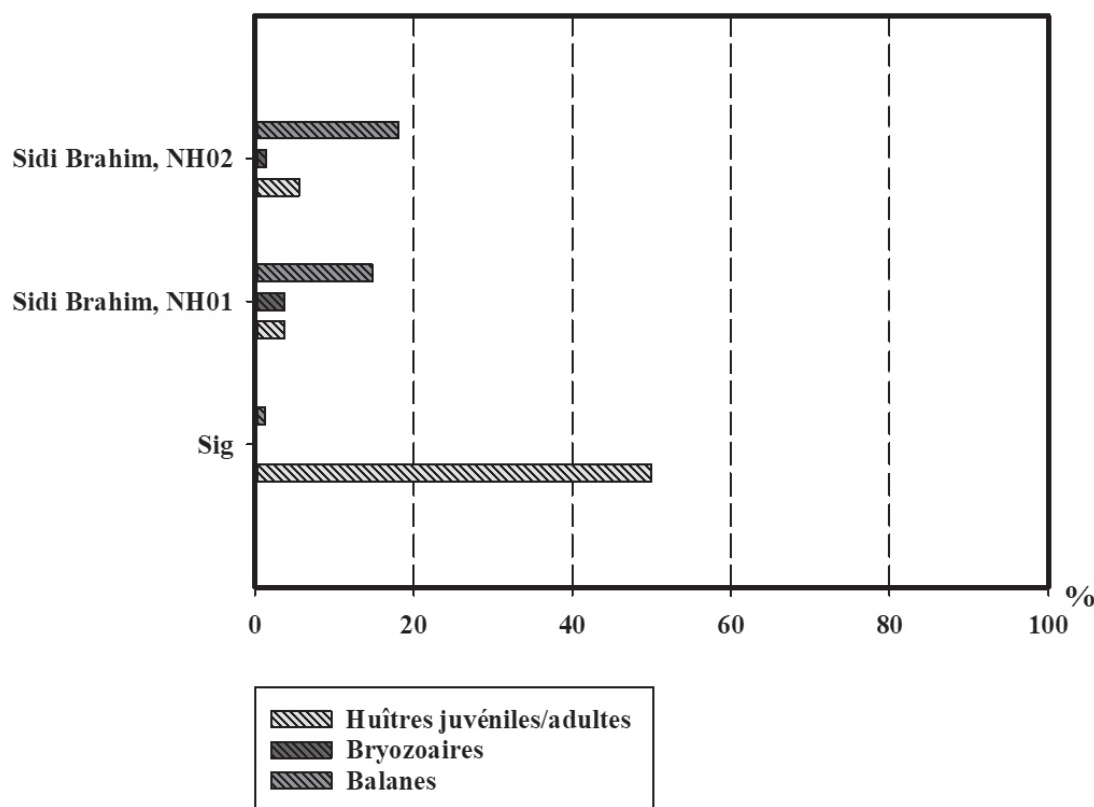


Fig. 11 : Abondance relative des organismes encroûtants dans les sites étudiés.

Caulostrepsis, *Trypanites*, *Maeandropolydora*, *Oichnus*, *Gastrochaenolite*, et *Rogerella* (Fig. 10). Le bioencroûtement est rare, représenté par des huîtres juvéniles et/ou adultes, des balanes et des bryozoaires, majoritairement sur la surface extérieure des valves (Fig. 11).

Les propriétés taphonomiques des différentes accumulations caractérisent un environnement peu profond à faible énergie. L'enfouissement de coquilles est lent avec un temps d'exposition limité, correspondant à un environnement sableux infralittoral, comme décrit par Hadj Cherif (2014) et Satour *et al.* (2013), contrôlé parfois par l'action de tempêtes et indiquant un dépôt de foreshore à shoreface, avec un caractère régressif.

REMERCIEMENTS

Le présent travail a été réalisé dans le cadre de la formation doctorale du 3^e cycle, intitulé: Géologie des Milieux marins et Continentaux, Stratigraphie Intégrée, Chronologie et Dynamique des Paléoenvironnements. Cette étude est réalisée grâce au support de la DGRSDT du Ministère de l'Enseignement supérieur et la recherche scientifique.

Les auteurs remercient également les deux rapporteurs pour leurs critiques constructives.

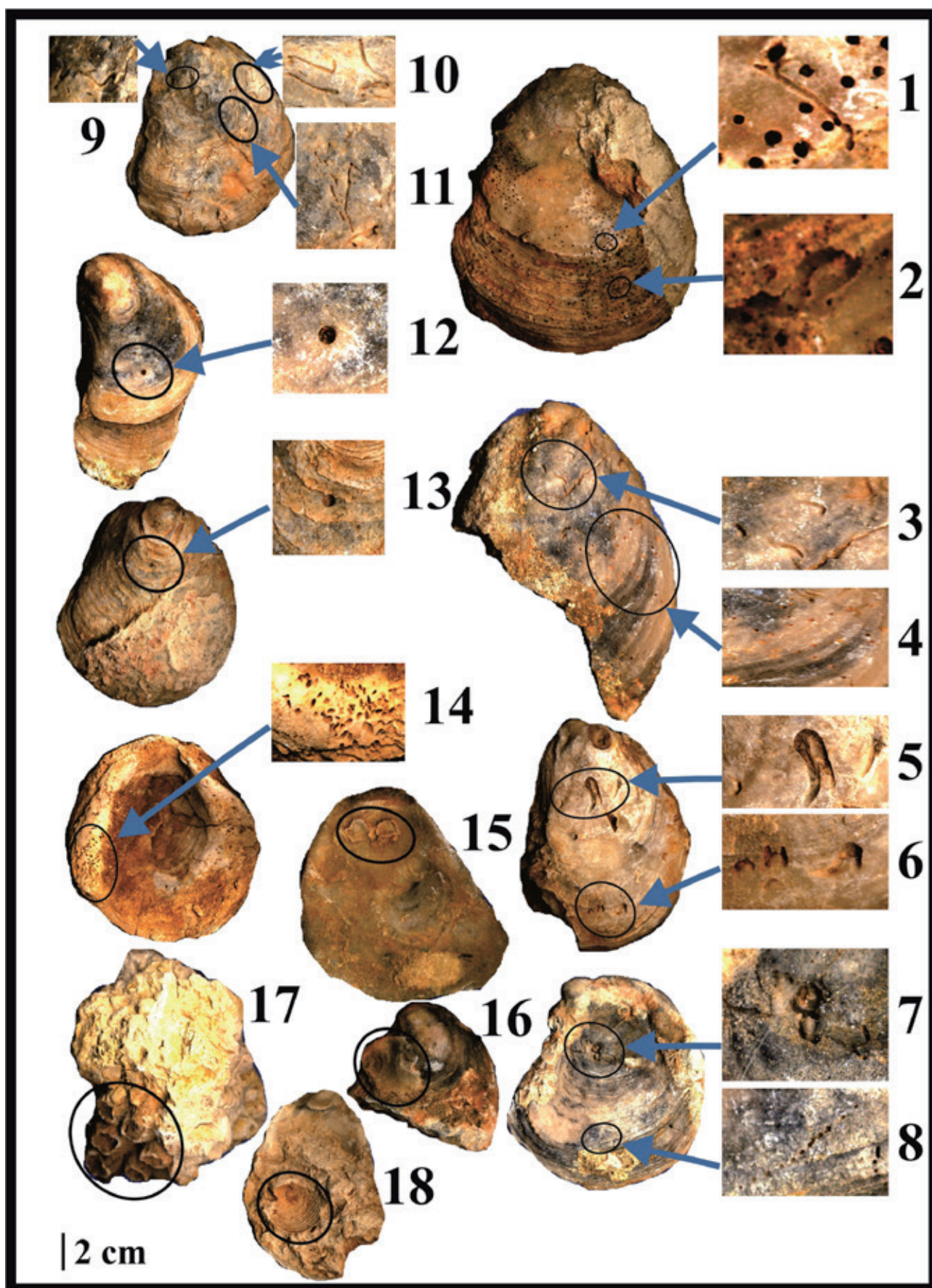
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Anderson V. 1936. Geology in the costal Atlas of Western Algeria. *Memoirs - Geological Society of America* 4, 450 pp. <https://doi.org/10.1130/MEM4-p1>
- Arpad D., Uchman A., Ramalho R.S., Madeira J., Melo C.S., Madeira P., Rebelo A.C., Berning B., Johnson M.E. & Avila S.P. 2021. Diverse bioerosion structures in lower Pliocene deposits from a volcanic oceanic island: Baía de Nossa Senhora section, Santa Maria Island, Azores (central North Atlantic). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 569(2): 110-284. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2021.110284>.
- Atif K., Bessedik M., Belkebir L. & Mansour B. 2008. Le passage Mio-Pliocène dans le bassin du bas Chéelif (Algérie). *Biostratigraphie et Paléoenvironnement. Geodiversitas* 30 (1): 97-116.
- Barrier P. & D'Alessandro A. 1985. Structures biogéniques et physiques dans les sables de Pavigliana Reggio Calabria (Italie). *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, 91: 379-408.
- Belaústegui Z., Fernando M., Rosa D. & Jordi M. 2020. Ichnogeny and bivalve bioerosion: examples from shell and wood substrates. *Ichnos*, 27(3): 277-283. doi: 10.1080/10420940.2020.1744584.
- Bendella M., Benyoucef M., Mukilas R., Bouchemla I. & Ferré B. 2021. Shallow to marginal marine ichnoassemblages from the Upper Pliocene Slama Formation (Lower Chelif Basin, NW Algeria). *Geologica Carpathica*. <http://dx.doi.org/10.31577/GeolCarp.72.4.9>.

- Benyoucef M., Bendella M., Brunetti M., Bruno Ferré B., Koci T., Bouchemla I., Slami R. & Ghenim A. F. 2021. Upper Pliocene bivalve shell concentrations from the Lower Chelif basin (NW Algeria): Systematics, sedimentologic and taphonomic framework. *Annales de Paléontologie*, 107(2021) 102509. <https://doi.org/10.1016/j.annpal.2021.102509>.
- Boucot A., Brace W. & Demar R. 1958. Distribution of brachiopod and pelecypod shells by currents. *Journal of Sedimentary Petrology*, 28: 321-332.
- Breton G., Wisshak M., Néraudeau D. & Morel N. 2017. Parasitic gastropod bioerosion trace fossil on Cenomanian oysters from Le Mans, France and its ichnologic and taphonomic context. *Acta Palaeontologica Polonica*, 62(1): 45-57. 10.4202/app.00304.2016. insu-01471924.
- Bromley R. G. 1978. Bioerosion of Bermudan reefs. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 23: 169-197.
- Bromley R. G. 1981. Concepts in ichnotaxonomy illustrated by small round holes in shells. In: Martinell J. (Ed.), Concept and Method in Paleontology. *Acta Geologica Hispanica*, 16: 55-94.
- Bromley R. G. 1994. *The palaeoecology of bioerosion*. In: Donovan S.K. (ed.), The palaeobiology of trace fossils. John Wiley and Sons, Chichester, pp. 134-154.
- Bromley R. G. & D'Alessandro A. 1983. Bioerosion in the Pleistocene of southern Italy: ichnogenes *Caulostrepsis* and *Maeandropolydora*. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, 89: 283-309.
- Bromley R. G. & D'Alessandro A. 1984. The ichnogenes *Entobia* from the Miocene, Pliocene and Pleistocene of southern Italy. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, 90 (2): 227-296.
- Bromley R. G. & Asgaard U. 1993a. Endolithic community replacement on a Pliocene rocky coast. *Ichnos*, 2: 93-116.
- Bromley R. G. & Asgaard U. 1993b. Two bioerosion ichnofacies produced by early and late burial associated with sea level change. *Geologische Rundschau*, 82: 276-280.
- Bronn H. G. 1837-1838. *Lethaia Geognostica oder Abbildungen und Beschreibungen der für die Gebirgs-Formationen-bezeichnendsten Versteinerungen*. Schweizerbart, Stuttgart, 1350 pp.
- Checa A. G., Jimenez-Jimenez A.P., Marquez-Aliaga A. & Hans H. 2006. Further comments on the origin of oysters. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*: 672-674. doi:10.1016/j.palaeo.2006.03.007.
- Clarke J. M. 1908. The beginnings of dependent life. *New York State Museum, Bulletin*, 121: 146-196.
- Cutler A. H. & Flessa K. W. 1995. Bioerosion, dissolution and precipitation as taphonomic agents at high and low latitudes. *Senckenbergiana Maritima*, 25: 115-121.
- Daly M. A. & Mathieson A. C. 1977. The effects of sand movement on intertidal seaweeds and selected invertebrates at Bound Rock, New Hampshire. *Marine Biology*, 43: 269-293.
- Demircan H. 2012. Determination of a Late Miocene rocky palaeoshore by bioerosion trace fossils from the Bozcaada Island, Çanakkale, Turkey. *Comptes Rendus Palevol*: 331-344. doi:10.1016/j.crpv.2011.11.002.
- Donovan S. & De Gier W. 2020. Oyster shells as habitat: Encrusters and borings. "The talk [between Nero Wolfe and Lon Cohen] had covered the state of the Union, the state of the feminine mind, whether any cooked oyster can be fit to eat, structural linguistics, and the prices of books" (Stout, 1975, p. 13), <https://depositsmag.com/2020/05/25/the-oyster-shell-as-habitat-encrusters-and-borings/>
- Driscoll E. G. 1970. Selective bivalve destruction in marine environments, a field study. *Journal of Sedimentary Petrology*, 40: 898-905.
- El Hedeny M. 2005. Taphonomy and Paleoecology of the Middle Miocene oysters from Wadi Sudr, Gulf of Suez, Egypt. *Revue de Paléobiologie*, 24(2): 719-733.
- El Hedeny M. 2007. Encrustation and bioerosion on Middle Miocene bivalve shells and echinoid skeletons: Paleoenvironmental implications. *Revue de Paléobiologie*, 26(2): 381-389.
- El Hedeny M. & El-Sabbagh A. M. 2007. Macro-borings on late Cretaceous oysters of Egypt. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, Abh 244: 273-286.
- El-Hedeny M. & El-Sabbagh A. M. 2018. *Entobia* ichnofacies from the Middle Miocene carbonate succession of the northern Western Desert of Egypt. *Annales Societatis Geologorum Poloniae*, 88: 1-19. doi: <https://doi.org/10.14241/asgp.2018.002>.
- El Qot M., Abdulsamad E.O. & El Fakhry A. 2017. Shell concentrations from the Miocene Ar Rajmah Groupat Soluq-Al Abyar road cut, southern Al Jabal Al Akhdar, NE Libya. *Arabian Journal of Geosciences*, 10: 47. doi: 10.1007/s12517-016-2789-8.
- El-Sabbagh A. M. & El Hedeny M. 2016. A shell concentration of the Middle Miocene *Crassostrea gryphoides* (Schlotheim, 1813) from Siwa Oasis, Western Desert, Egypt. *Journal of African Earth Sciences*, 120: 1-11.
- El-Sabbagh A. M., Tantawy A., Keller G., Khozyem H., Spangenberg J., Adatte T. & Gertsche B. 2011. Stratigraphy of the Cenomanian-Turonian Oceanic Anoxic Event OAE2 in shallow shelf sequences of NE Egypt. *Cretaceous Research*, 32: 705-722.
- El-Sabbagh A. M., Mansour H. & El Hedeny M. 2015. Taphonomy and paleoecology of Cenomanian oysters from the Musabaa Salama area, southwestern Sinai, Egypt. *Geosciences Journal*, 19(4): 655-679.

 Planche I

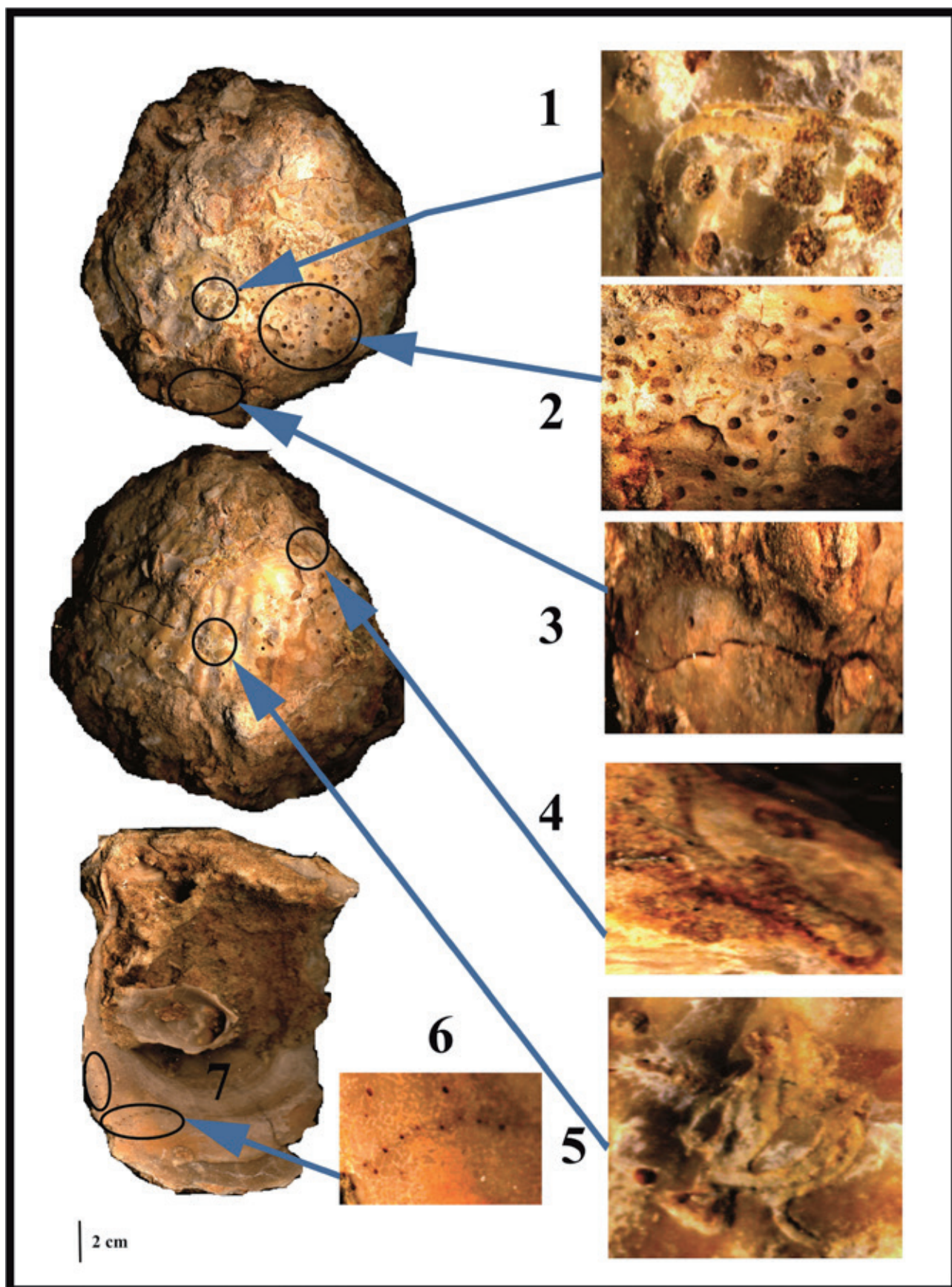
Sig: 1, 3, 9, 10: *Caulostrepsis isp* (valves gauches d'*Ostrea lamellosa*); 2, 7: *Maeandropolydora sulcans* (valves gauche et droite d'*Ostrea lamellosa*); 4,8: *Entobia retiformis* (valve droite et gauche d'*Ostrea lamellosa*); 5, 6: *Caulostrepsis taeniola*; 11: *Trypanites isp*; 12, 13: *Oichnus cf. simplex*: (à l'extérieur des valves gauches d'*Ostrea lamellosa*); 14: *Rogerella mathieui* (à l'extérieur d'une valve gauche d'*Ostrea lamellosa*); 15, 16: encroûtement par des huîtres juvéniles, à l'intérieur et à l'extérieur des valves droites d'*Ostrea lamellosa*; 17: encroûtement par des balanes, sur la valve gauche de *Hyotissa hyotis*; 18: moule externe d'un bivalve, sur la surface intérieure de valve droite d'*Ostrea lamellosa*.



- El-Sabbagh A. M., El Hedeny M., Mohammed A. R. & Abdel Aal A. 2016. The bivalve *Placuna (Indoplacuna) mioce-nica* from the Middle Miocene of Siwa Oasis, Western Desert of Egypt: Systematic paleontology, paleoecology, and taphonomic implications. *Journal of African Earth Sciences*, 116: 68-80.
<http://dx.doi.org/10.1016/j.jafrearsci.2015.12.022>.
- Farinati EA. 2007. Trace fossils in firm sediment and skeletal substrates, Miocene to Pliocene, Patagonia, Argentina. *SEPM (Society for Sedimentary Geology)*, ISBN 978-1-56576-129-2, pp. 279-285
 doi: 10.2110/pec.07.88.0279.
- Hadj Cherif M. 2014. *Etude des assemblages microfaunistiques et microfloristiques des dépôts post-gypseux fini-Messinien dans les Béni Chougrane*. Thèse de Magister. Université d'Oran 2, 84 p.
- Häntzschel W. 1975. Trace fossils and problematica. In: Teichert C. (ed). *Treatise on Invertebrate Paleontology*, Part W. Miscellaneous. Geological Society of America and the University of Kansas, Boulder, Colorado, pp. 1-269.
- Hautmann M., Ware D. & Bucher H. 2017. Geologically oldest oysters were epizoans on Early Triassic ammonoids. *Journal of Molluscan Studies*, 83: 253-260.
 doi:10.1093/mollus/eyx018.
- Karapınar B., Werner W., Fürsich F. T. & Nützel A. 2020. Predatory drill holes in the oldest thyasirid bivalve, from the Lower Jurassic of South Germany. *Lethaia* 54(2): 229-244.
<https://doi.org/10.1111/let.12399>.
- Kelly S. R. A. & Bromley R. G. 1984. Ichnological nomenclature of clavate borings. *Palaeontology*, 27(4): 793-807.
- Kidwell S. M. 1986. Models for fossil concentrations: paleobiologic implications. *Paleobiology*, 12: 6-24.
- Kowalewski M., Flessa K. W. & Aggen J. A. 1994. Taphofacies analysis of recent shelly cheniers (beach ridges), north eastern Baja California, Mexico. *Facies*, 31: 209-242.
- Lescinsky H. L., Edinger E. & Risk M. J. 2002. Mollusc shell encrustation and bioerosion rates in a modern peiric sea: taphonomy experiments in the Java Sea, Indonesia. *Palaos*, 17: 171-191.
- Leymarie M. A. 1842. Suite du mémoire sur le terrain Crétacé du Département de l'Albe. *Mémoire de la Société Géologique de France*, 1(série 4): 1-34.
- Lopes R. P. 2011. Ichnology of fossil oysters (Bivalvia, Ostreidae) from the southern Brazilian coast. *Journal of Geosciences*, 7: 94-103. doi: 10.4013/gaea.2011.72.02.
- Mägdefrau K. 1932. Über einige Bohrgänge aus dem unteren Muschelkalk von Jena. *Paläontologische Zeitschrift*, 14: 150-160.
- Malchus N. 2007. Problems concerning early oyster evolution: A reply to Márquez-Aliaga & Hautmann. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 258 (2008): 130-134.
 doi:10.1016/j.palaeo.2007.07.006.
- Mansour B., Moissette P., Noel D & Rouchy J.M. 1995. L'enregistrement par les associations de diatomées des environnements messiniens: L'exemple de la coupe de Sig (bassin du Chéelif-Algérie). *Geobios* 28(3): 261-279.
[https://doi.org/10.1016/S0016-6995\(95\)80001-8](https://doi.org/10.1016/S0016-6995(95)80001-8)
- Mansouri M. E. H., Bessedik M., Aubry M.-P., Belkebir L., Mansour B. & Beaufort L. 2008. Contributions biostratigraphiques et paléoenvironnementales de l'étude des nanofossiles calcaires des dépôts tortono-messiniens du bassin du Chéelif (Algérie). *Geodiversitas*, 30(1): 59-77.
- Marquez-Aliaga A., Jimenez-Jimenez A. P., Checa A. G. & Hans H. 2005. Early oysters and their supposed Permian ancestors. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 229: 127-136. doi:10.1016/j.palaeo.2005.06.034.
- Mauna C., Casadio S., Parras A. & Pascual M. 2005. Abundance and distribution of *Lithophaga* (Mytilidae) in extant and fossil oysters: taphonomic and paleobiological implications. *Ameghiniana*, 42(2): 395-405.
- Mazzola C. 1971. Les foraminifères planctoniques du Mio-Pliocène de l'Algérie nordoccidentale. *Proceeding on the Second International Conference on the Planktonic Microfossils, Roma*, 2: 787-818.
- Meldahl K. H. & Flessa K.W. 1990. Taphonomic pathways and comparative ecologic and taphonomic facies in a modern intertidal/shallow shelf environment. *Lethaia*, 23: 43-60.
- Naimi M. N., Vinn O. & Cherif A. 2021. Bioerosion in *Ostrea lamellosa* shells from the Messinian of the Tafna basin (NW Algeria). *Carnets de Géologie*, Madrid, 21(5): 127-135. doi:10.2110/carnets.2021.2105.
- Neumann A. C. 1966. Observations on coastal erosion in Bermuda and measurements of boring rate of the sponge *Cliona lampa*. *Limnology and Oceanography*, 11(1): 1-92.
- Neurdin-Trescartes J. 1992. *Le remplissage du bassin néogène du Chéelif. Modèles de références de bassin intra-montagneux*. These Doct. Etat. Sci., Académie de Bordeaux, Tome 3, 332 pp, (inédit).
- Parras A. & Casadio S. 2006. The Oyster *Crassostrea? hatcheri* (Ortmann, 1897), a Physical Ecosystem Engineer from the Upper Oligocene–Lower Miocene of Patagonia, Southern Argentina. *Palaos*, 21: 168-186
 doi:10.2110/palo.2005.p05-48.
- Parsons K. M. & Brett C. E. 1991. Taphonomic processes and biases in modern marine environments: an actualistic perspective on fossil assemblage preservation. In: Donovan S. K (Ed.), *The Processes of fossilization*. Belhaven Press, London, pp. 22-65.
- Pascual M. S., Zampatti E. A. & Iribarne O. 2001. Population structure and demography of the puelche oyster (*Ostrea puelchana* d'Orbigny, 1841) grounds in northern Patagonia, Argentina. *Journal of Shellfish Research*, 20(3): 1003-1010.
- Pennant T. 1777. *British Zoology, Vol. IV. Crustacea. Mollusca. Testacea*. B. White, London, 154 pp.
- Perkins R. D. & Tsentas C. I. 1976. Microbial infestation of carbonate substrates planted on St-Croix shelf,

Planche II

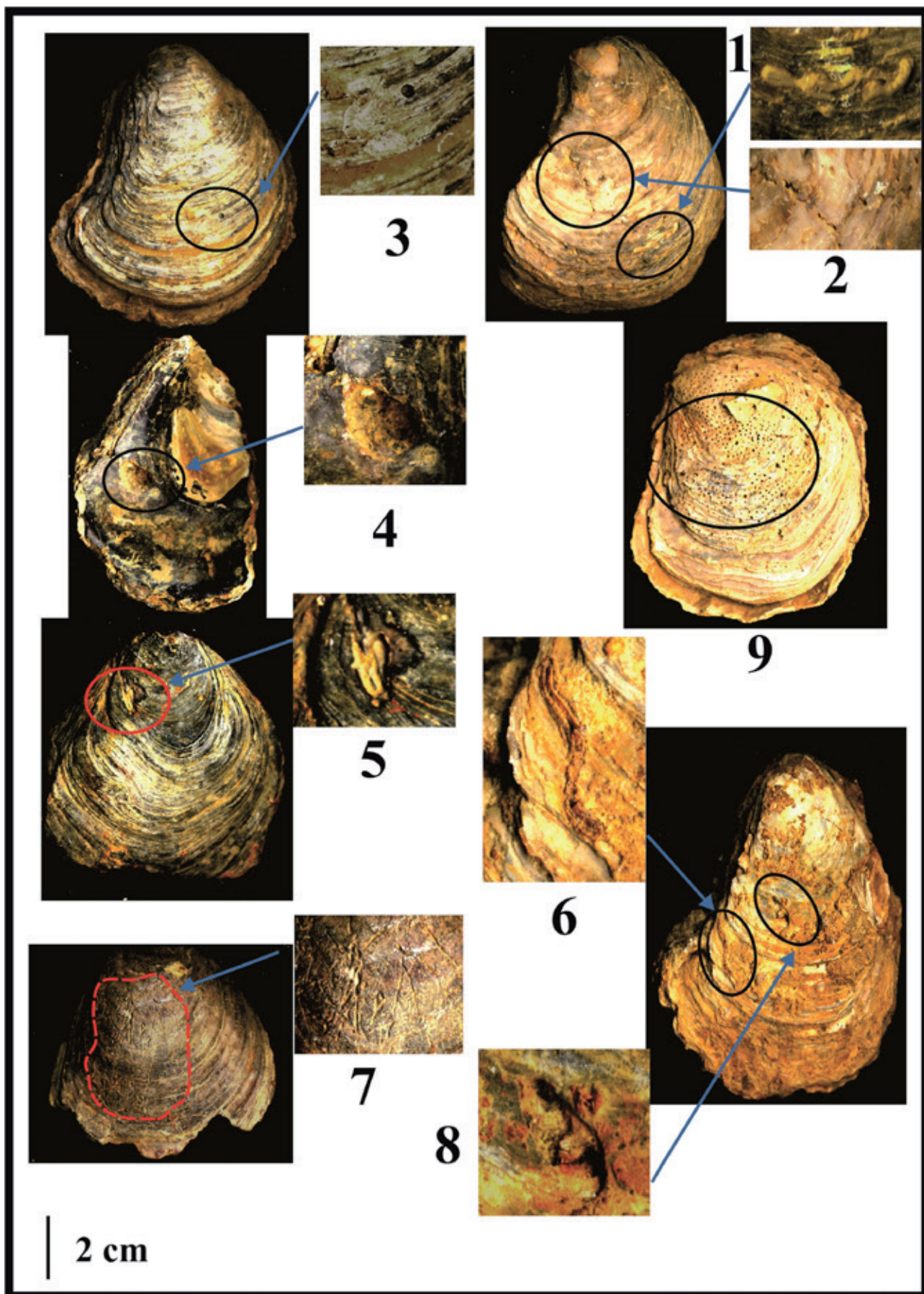
Sig: 1, 3: *Caulostrepsis isp* (extérieur de valve droite d'*Hyotissa hyotis*); 2: *Entobia isp* (valves droite et gauche de *Hyotissa hyotis*); 4, 5: *Maeandropolydora sulcans* (l'extérieur d'une valve gauche de *Hyotissa hyotis*); 6: *Entobia retiformis* (valves droite et gauche de *Hyotissa hyotis*); 7: encroûtement par une huître juvénile (à l'intérieur d'une valve gauche de *Hyotissa hyotis*).



- West-Indies. *Geological Society of America Bulletin*, 87(11): 1615-1628.
- Perrodon A. 1957. Etude géologique des bassins néogènes sublittoraux de l'Algérie Occidentale. *Publications du Service de la carte géologique de l'Algérie*. n. s. Alger, 12: 382 pp.
- Perry C. T. 2000. Factors controlling sediment preservation on a North Jamaican fringing reef: A process-based approach to microfacies analysis. *Journal of Sedimentary Research*, 70(3): 633-648.
- Portlock J. E. 1843. *Report on the geology of the county of Londonderry and of parts of Tyrone and Fermanagh*. Dublin & London (Milliken). 784 pp.
- Pufahl P. K. & James N. P. 2006. Monospecific Pliocene oyster buildups, Murray Basin, South Australia: brackish water end member of the reef spectrum. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 233: 11-33.
- Radwański A. 1964. Boring animals in Miocene littoral environments of southern Poland. *Bulletin de l'Académie Polonaise des Sciences, Série des Sciences Géologique et Géographique*, 12: 57-62.
- Radwański A. 1969. Lower Tortonian transgression onto the southern slopes of the Holy Cross Mts. *Acta Geologica Polonica*, 19: 1-160. [In Polish, with English summary].
- Rios E. C. 1994. *Sea shells of Brazil*. Rio Grande, Editora da FURG, 368 pp.
- Rouchy J. 1982a. La genèse des évaporites messiniennes de Méditerranée. *Mémoires du Muséum national d'histoire naturelle*, C, 50: 267 pp.
- Rouchy J. 1982b. La série évaporitique messinienne de Méditerranée : nouvelles propositions pour une interprétation génétique. Paris, C, 3-4, pp.107-136.
- Rouchy J. M., Caruso A., Pierre C., Blanc-Valleron M. M. & Bassetti M. A. 2007. The end of the Messinian salinity crisis: Evidences from the Chelif Basin (Algeria). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 254: 386-417.
- Saint Martin J. P. 2008. Biodiversité dans les calcaires micritiques blancs des plateformes messiniennes d'Algérie. *Geodiversitas*, 30(1): 165-179.
- Saint-Seine R. 1951. Un cirripède acrothoracique du Crétacé: *Rogerella leointrei* nov. gen., nov. sp. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, 233: 1051-1054.
- Saint-Seine R. 1956. Les cirripèdes acrothoraciques échinocoles. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 5: 299-303.
- Santos A. & Mayoral E. 2006. Bioerosive structures of sclerozoan foraminifera from the lower Pliocene of southern Spain: a contribution to the palaeoecology of marine hard substrate communities. *Palaeontology*, 49(4): 719-732.
- Santos A. & Mayoral E. 2008. Bioerosion versus colonisation on Bivalvia: A case study from the Upper Miocene of Cacela (southeast Portugal). *Geobios*, 41 (2008): 43-59. doi:10.1016/j.geobios.2007.01.009.
- Santos A., Mayoral E. & Bromley R. G. 2011. Bioerosive structures from Miocene marine mobile-substrate communities in southern Spain, and description of a new sponge boring. *Palaeontology*, 54(3): 535-545. doi: 10.1111/j.1475-4983.2011.01040.x.
- Satur L. 2012. *Les bivalves néogènes de l'Algérie nord-occidentale: systématique & paléocologie*. Thèse de Doctorat. Université d'Oran, 311 pp., 118 figs, 4 pl., 1 tabl.
- Satur L. 2021. Palaeoenvironmental distribution of late Miocene oysters in the northwestern Algerian basins. *Arabian Journal of Geosciences*, 14: 1890. <https://doi.org/10.1007/s12517-021-08248-z>.
- Satur L., Lauriat Rage A., Belkebir L., Mansour B., Saint Martin J. P. & Bessedik M. 2011. Les bivalves ptéromorphes du Tortonien supérieur du Dahra: systématique et paléocologie. *Bulletin du service géologique national, Algérie*, 22: 119-139.
- Satur L., Lauriat-Rage A., Belkebir L. & Bessedik M. 2013. Biodiversity and taphonomy of bivalves assemblages of the Pliocene of Algeria (Bas Chelif basin). *Arabian journal of Geosciences*, 7(12): 5295-5308. doi:10.1007/s12517-013-1154-4.
- Satur L., Saint Martin J. P., Belkebir L. & Bessedik M. 2020. Evolution de la diversité des bivalves messiniens de la bordure méridionale du bassin du Bas Chélif (Algérie nord-occidentale). *Revue de Paléobiologie*, 39(1): 249-263.
- Seeling J. & Bengtson P. 1999. Cenomanian oysters from the Sergipe Basin, Brazil. *Cretaceous Research*, 20: 747-765.
- Stephenson L. W. 1952. Larger invertebrate fossils of the Woodbine Formation (Cenomanian) of Texas. *United States Geological Survey, Professional Papers*, 242: iv + 226 pp.
- Tapanila L. & Hutchings P. 2012. Reefs and mounds. In: Knaust D. & Bromley R. G. (Eds), Trace fossils as indicators of sedimentary environments. *Developments in Sedimentology*, 64: 751-775.
- Taylor P. D. & Wilson M. A. 2003. Paleocology and evolution of marine hard substrate communities. *Earth-Science Reviews*, 62: 1-103.
- Uchman A., Kleemann K. & Rattazzi B. 2017. Macroborings, their tracemakers and nestlers in clasts of a fan delta: The Savignone Conglomerate (Lower Oligocene), Northern Apennines, Italy. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 283(1): 35-51.
- Uchman A., Stachacz M. & Salamon K. 2018. *Spirolites radwanskii* n. igen. n. isp.: vermetid gastropod attachment etching trace from the middle Miocene rocky coast of the Paratethys, Poland. *Journal of Paleontology*, 92(5): 883-895. doi: 10.1017/jpa.2017.95.
- Voigt E. 1965. Über parasitische Polychaeten in Kreide-Austern sowie einige andere in Muschelschalen bohrende Würmer. *Paläontologische Zeitschrift*, 39: 193-211.

Planche III

Sidi Brahim : 1: *Maeandropolydora sulcans*; 2: *Entobia* cf. *cretacea*; 3: *Oichnus* cf. *simplex* (l'extérieur des valves droites de *Hyotissa hyotis*); 4: *Gastrochaenolites* cf. *dijugus* (à l'intérieur d'une valve gauche de *Hyotissa hyotis*); 5: *Maeandropolydora* isp.; 6: *Maeandropolydora decipiens*; 7: *Trypanites* isp.; 8: *Gastrochaenolites* cf. *dijugus* (l'extérieur de valve droite de *Hyotissa hyotis*); 9: communauté d'*Entobia* isp. (à l'extérieur des valves droites de *Hyotissa hyotis*).



- Wilson M A. 2007. Macroborings and the evolution of marine bioerosion. In: Miller W. III (ed.), *Trace Fossils Concepts, Problems, Prospects*. Elsevier, Amsterdam, pp. 356-367.
- Wilson M. A. & Taylor P. D. 2001. Palaeoecology of hard substrate faunas from the Cretaceous Qahlah Formation of the Oman Mountains. *Palaeontology*, 44: 21- 41.
- Wisshak M., Knaust D. & Bertling M. 2019. Bioerosion ichnotaxa: review and annotated list. *Facies*, 65: 24. <https://doi.org/10.1007/s10347-019-0561-8>.

Planche IV

Sidi Brahim : 1, 3: *Gastrochaenolites lapidicus* (intérieur de valve droite d'*Ostrea lamellosa*); 2: *Entobia* isp; 4: *Entobia* cf. *geometrica*; 5: *Entobia retiformis*; 6: *Caulostrepsis taeniola*; 7: *Gastrochaenolites torpedo*; 8: *Maeandropolydora sulcans* (l'extérieur des valves droites d'*Ostrea lamellosa*). 9: *Oichnus* isp; 10: *Entobia ovula*; 11: *Maeandropolydora decipiens* (à l'extérieur des valves gauches d'*Ostrea lamellosa*).

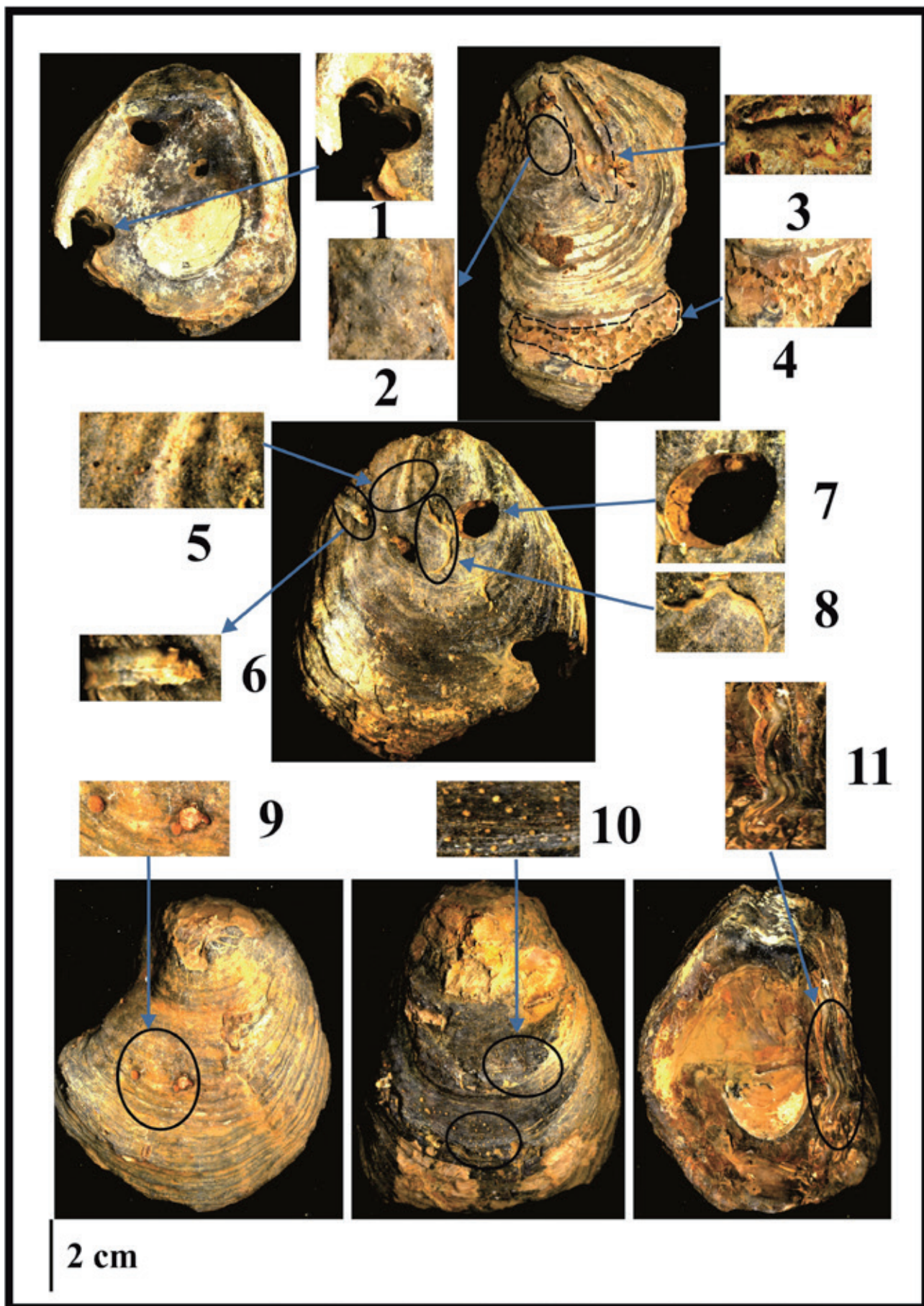


Planche V

Sig : 1 : *Trypanites* cf. *weisi* ; 2 : *Entobia retiformis* ; 3 : *Caulostrepsis isp* + encroûtement par une huître juvénile ; 4 : encroûtement par des huîtres juvéniles (à l'extérieur des valves gauches de *Hyotissa hyotis*) ; 5 : moules internes de bivalves (à l'extérieur de valve droite et gauche de *Hyotissa hyotis*).

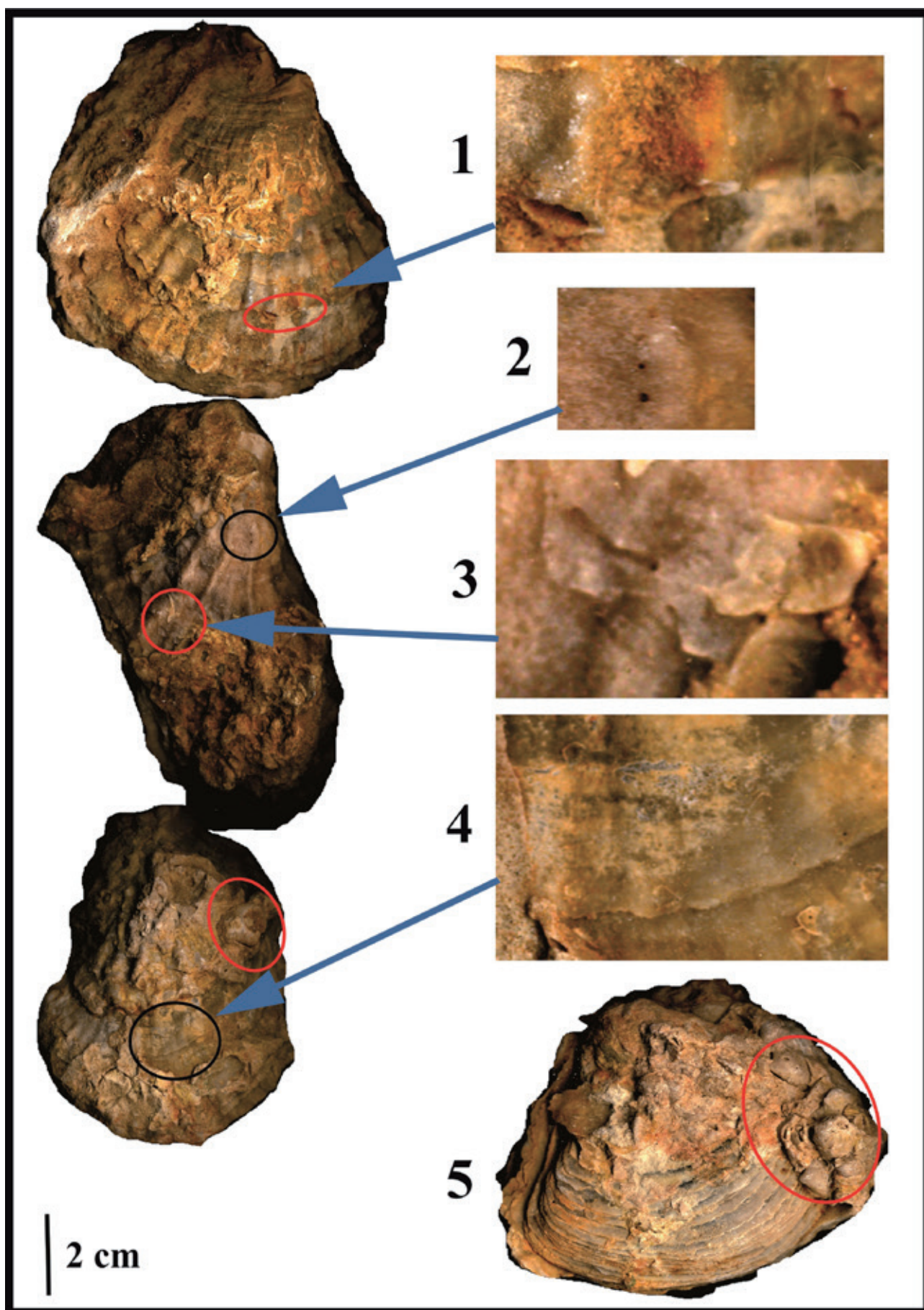


Planche VI

Sidi Brahim + Sig: 1, 6: partie basale érodée de balane (à l'extérieur des valves droites de *Hyotissa hyotis*, affectées par *Entobia isp*); 2: bryozoaires (à l'intérieur d'une valve droite de *Hyotissa hyotis*); 3: encroûtement par une huître juvénile et autre adulte; 4: bryozoaires (à l'intérieur d'une valve gauche de *Hyotissa hyotis*); 5: *Trypanites isp*; 7: *Entobia isp* (à l'extérieur des valves droites de *Hyotissa hyotis*).

