

See discussions, stats, and author profiles for this publication at: <https://www.researchgate.net/publication/248615199>

# Nanisme écologique de deux espèces d'échinides irréguliers dans l'Hauterivien de la région de Castellane (Alpes-de-Haute-Provence)

Article in *Geobios* · December 1981

Impact Factor: 1.24 · DOI: 10.1016/S0016-6995(81)80152-0

---

CITATIONS

2

---

READS

22

1 author:



Bruno David

University of Burgundy

159 PUBLICATIONS 1,755 CITATIONS

SEE PROFILE

## D'ÉCHINIDES IRRÉGULIERS DANS L'HAUTERIVIEN

## DE LA RÉGION DE CASTELLANE

## (ALPES-DE-HAUTE- PROVENCE)

par

BRUNO DAVID\*

**Résumé**

Parmi les trois espèces d'échinides irréguliers qui peuplent un niveau marneux de l'Hauterivien inférieur (zone à Loryi) de la région de Castellane, deux présentent des tailles nettement inférieures à la normale. Le nanisme de ces deux formes est démontré à partir d'arguments ontogéniques, mécaniques, sédimentologiques et écologiques. Le déterminisme écologique de ce nanisme est ensuite discuté.

**Abstract**

Three species of irregular sea-urchins form the settlement of a marly level (lower Hauterivian) of the Castellane area. Two of them are strongly smaller than the norm. Their stunting is proved by ontogenetic, mechanical, sedimentological and ecological arguments. The ecological grounds of stunting are discussed.

**I - Introduction****1) PRÉSENTATION**

Dans l'Eocrétacé néritique de l'arc de Castellane (Alpes-de-Haute-Provence), un peuplement d'échinides irréguliers de petite taille constitue l'essentiel de la faune des marnes de la zone à Loryi [Hauterivien inférieur, base de la formation des Marnes à bélemnites de P. Cotillon (1)]. Cette faune comprend également des céphalopodes (en majorité des bélemnites) ainsi que quelques brachiopodes.

Trois espèces d'échinides irréguliers sont associées dans ce peuplement :

- *Disaster subelongatus* d'ORB. est une espèce de petite taille issue du Jurassique supérieur (Oxfordien). Elle présente un certain nombre de caractères primitifs dont un plastron de type protosterne (aux plaques non spécialisées). Cette espèce est assez abondante.

- *Tetraromania ovulum* DESOR. (= *Collypopsis ovulum*), *Disasteridae* en forme de coeur est plus rare que les deux autres formes.

- *Toxaster neocomiensis* d'ORB. est l'espèce la plus abondante et, d'un point de vue phylétique, elle est la

MOTS-CLÉS : ECHINOIDEA, HAUTERIVIEN, NANISME, ÉCOLOGIE.

KEY WORDS : ECHINOIDEA, HAUTERIVIAN, STUNTING,

\* Institut des Sciences de la Terre de l'Université de Dijon, Laboratoire associé au CNRS n° 157, 6 bd Gabriel, 21100 Dijon, France.

plus évoluée, l'ordre des Spatangoïdes n'apparaissant qu'au Crétacé.

Les deux premières appartiennent à l'ordre des Holasteroïdes (famille des *Disasteridae*), la troisième appartient à l'ordre des Spatangoïdes (famille des *Toxasteridae*).

L'originalité des gisements de cette région (fig. 1) réside dans le fait que les individus des genres *Toxaster* et *Tetraromania* sont tous de taille plus petite que la normale alors que les *Disaster* ont leur taille habituelle.

## 2) POPULATIONS DE *TOXASTER* ET DE *TETRAROMANIA* DE TAILLE INFÉRIEURE À LA NORMALE

### a) *Toxaster*

La longueur moyenne de l'échantillon de *T. neocomiensis* que j'ai récolté (au total une centaine d'exemplaires dans deux gisements d'importance très inégale) est inférieure à 20 mm (LL = 19,47 mm pour 63 individus mesurés), le plus grand exemplaire mesuré n'atteignant que 25 mm. Quant aux oursins déformés et donc non mesurés, seuls deux d'entre eux dépassent cette taille, la longueur du plus gros ayant été estimée à 28 mm (on ne peut donc faire appel à un quelconque phénomène de déformation sélective pour expliquer la faible valeur de cette moyenne).

Par contre, les exemplaires des collections provenant d'autres gisements, rattachés à cette espèce ou ceux figurés dans la littérature peuvent dépasser 40 mm : 41 mm pour l'holotype de A. d'Orbigny (2), 42 mm pour l'exemplaire figuré par G. Cotteau en

1863 (3). J. Lambert (4) a appuyé son étude du développement ontogénique de ces *Toxaster* sur un échantillon d'une cinquantaine d'exemplaires de l'Hauterivien de l'Yonne au sein duquel les tailles varient de 4,5 à 38 mm. Enfin, l'inventaire que j'ai effectué dans les collections de l'Institut des Sciences de la Terre de Dijon et du Département des Sciences de la Terre de Lyon sur une douzaine d'exemplaires de *T. neocomiensis* donne des longueurs qui varient de 26 à 34 mm.

Ainsi, cette espèce atteint habituellement des tailles nettement plus importantes que celles enregistrées sur la population des environs de Castellane : la faible taille des individus subalpins est donc significative.

### b) *Tetraromania*

Quant aux *Tetraromania*, les constatations que j'ai pu faire sont strictement identiques. Le plus gros individu que j'ai récolté mesure environ 16 mm alors que les exemplaires décrits ou figurés atteignent couramment des tailles de l'ordre de 25 à 30 mm. La longueur moyenne de l'échantillon récolté (une cinquantaine d'exemplaires dont 30 mesurés) n'atteint pas 13 mm (12,8 mm).

### c) *Disaster*

*Disaster subelongatus* est une espèce de petite taille (de l'ordre de 20 à 25 mm de long) dont les représentants récoltés à Castellane ne sont pas plus petits que ceux issus d'autres origines (longueur moyenne de l'échantillon étudié : 21,1 mm).

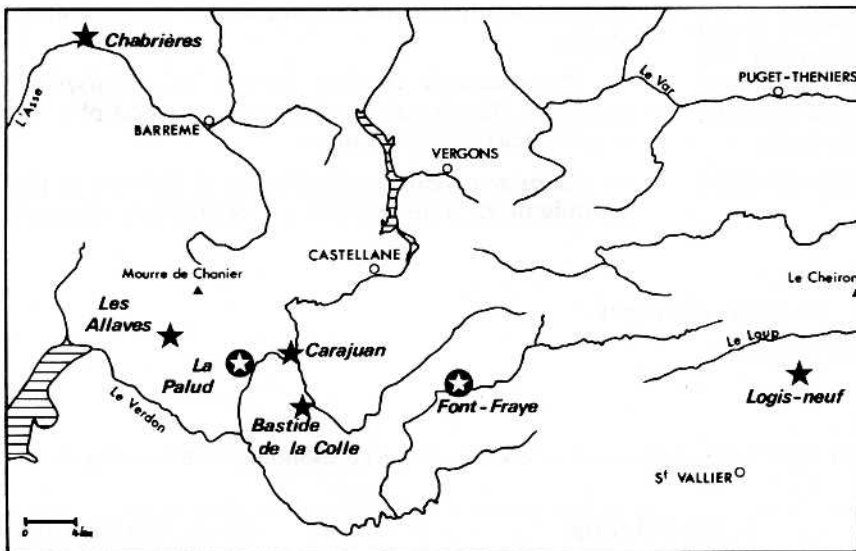


Fig. 1 - Situation géographique.  
 ★ - Gisement où l'Hauterivien inférieur a été repéré.  
 ★ - Gisements où une faune à *Toxaster neocomiensis* a pu être récoltée.  
 Geographical situation.  
 ★ - Localities where Lower Hauterivian has been observed.  
 ★ - Localities where *Toxaster neocomiensis* has been collected.

#### d) Hypothèses explicatives

Deux hypothèses peuvent être avancées pour expliquer la faible taille de ces oursins :

— la population fossilisée est une thanatocénose d'où sont exclus par tri mécanique tous les gros exemplaires. Un tel tri n'a eu aucune incidence décelable sur les *Disaster* car cette espèce est, par nature, de taille trop

petite pour en être affectée ;

— un facteur limitant d'ordre écologique empêche la croissance de *Toxaster neocomiensis* et de *Tetraromania ovulum* dont les populations seraient alors atteintes de nanisme. Mais, dans ce cas pourquoi la croissance des *Disaster* n'aurait-elle pas été perturbée ?

## II — Démonstration du nanisme

Cette démonstration s'appuiera sur les quatre types d'arguments suivants : arguments ontogéniques, argument mécanique, argument sédimentologique et arguments écologiques.

### 1) ARGUMENTS ONTOGÉNIQUES

L'échantillon récolté est représentatif d'une population dont un nombre important de représentants sont adultes. Les *Toxaster neocomiensis* ont en effet atteint leur maturité sexuelle : leurs pores génitaux sont ouverts. Les pores ambulacraires sont déjà bien différenciés. Le sillon ambulacraire antérieur est profond ; sur la face aborale l'échancrure est large et franche avec des rebords aux arêtes vives. Mais ces caractères, en particulier la différenciation de pores génitaux et ambulacraires, sont d'expression trop précoce et surtout trop variables chez les *Toxaster* (5) pour que l'on puisse déterminer avec précision s'ils apparaissent notablement plus tôt, c'est-à-dire à une taille plus petite, dans l'échantillon de Castellane suspecté de nanisme, que dans une population de taille normale. Certes l'état adulte est atteint mais cette observation ne suffit pas pour témoigner avec certitude du nanisme.

Une autre démarche consiste à sélectionner un événement ontogénique et à considérer ensuite la partition de la population par rapport à cet événement.

Chez *Toxaster granosus kiliani* LAMBERT, la position du périprocte évolue sur la troncature postérieure au cours de la croissance en direction de la base du test (5). Son déplacement s'opère en deux temps et la séparation entre ces deux stades coïncide avec le passage à l'état adulte.

Chez *T. neocomiensis*, il semble qu'il faille également distinguer deux phases dans le déplacement du périprocte au cours de la croissance. Le modèle de croissance linéaire, bien que suggéré par un fort coefficient de corrélation, n'est, en effet, pas satisfaisant puisque tous les oursins de petite taille (hauteur inférieure à 11 mm) sont au-dessus ou sur la droite de régression. Sur la base de ce critère de séparation, l'échantillon étudié compte alors 63% d'oursins qui

en sont au deuxième stade, proportion sensiblement identique à celle obtenue (67%) au cours de l'étude d'une population complète (biocénose) de *T. granosus kiliani* (5). Cette identité montre que les événements ontogéniques majeurs sont biologiquement semblables d'une espèce à l'autre et que l'échantillon de *Toxaster neocomiensis* est probablement représentatif d'une population complète.

En résumé, il se dégage de ces arguments ontogéniques une interprétation préférentielle en faveur du nanisme. Mais la difficulté à trouver, chez les organismes à croissance continue, des repères ontogéniques précis rend malaisée toute comparaison entre populations et interdit de faire un choix absolu entre les deux hypothèses de départ.

### 2) ARGUMENT MÉCANIQUE

Si l'on retient l'hypothèse d'un tri et dans la mesure où l'élément manquant est la fraction grossière de la population, on est conduit à penser que la population d'origine vivait dans un milieu d'énergie suffisamment élevée (au moins temporairement) pour, qu'après leur mort, les oursins les plus petits soient sélectivement entraînés vers des zones d'accumulation et de fossilisation tandis que les plus gros, restant sur place, finissent par être détruits (puisque'ils sont inconnus dans l'arc de Castellane).

Dans l'hypothèse d'un tri il faut donc admettre que les thanatocénoses de petits échinides de la zone à Loryi sont des accumulations de matériel transporté. Or la fragilité des tests de spatanges, surtout des plus petits, rend peu vraisemblable l'éventualité d'un tel transport et par là vient étayer l'hypothèse de nanisme.

D'autre part la taille maximum atteinte par les *Tetraromania* (16 mm) est nettement inférieure à celle atteinte par les *Toxaster* (25 mm) et il est difficilement pensable qu'un agent mécanique ait pu avoir deux comportements différents vis à vis d'espèces morphologiquement aussi proches l'une de l'autre.

### 3) ARGUMENT SÉDIMENTOLOGIQUE

Les marnes de l'Hauterivien inférieur de la région de Castellane ont dû se déposer dans un milieu calme, probablement dépourvu de courants capables d'exercer un tri efficace.

D'autre part la sédimentation semble avoir été homogène et on n'observe aucune variation latérale de faciès pouvant laisser supposer l'existence de zones d'accumulation préférentielles à côté de zones d'énergie plus élevée (1). L'hypothèse d'un tri semble là aussi contredite.

### 4) ARGUMENTS ÉCOLOGIQUES

a) La répartition des *Toxaster neocomiensis* de Castellane est très discontinue. Cet oursin n'a, en effet, été rencontré que dans deux des sept localités prospectées : Font-Fraye et La Palud (fig. 1).

Ceci pourrait être l'expression des zones préférentielles d'accumulation et de fossilisation que j'ai évoquées ci-dessus et, par conséquent, rehausser l'hypothèse du tri. Mais on ne peut mettre en évidence aucune corrélation logique entre les directions de variation du milieu et la répartition spatiale de ces oursins. C'est ainsi que les oursins de Font Fraye se situent dans une zone au caractère néritique marqué (perturbations de la sédimentation au passage Valanginien-Hauterivien), que ceux de la Palud se trouvent non loin du domaine «hémipélagique» [au sens de P. Cotillon, (1)] alors que je n'en ai trouvé ni en situation intermédiaire, ni au Allaves dans un envi-

ronnement très voisin de celui de La Palud.

b) Si l'on considère maintenant l'importance quantitative des *Disaster* au sein du peuplement, on constate que la zone à Loryi est une des périodes où ils sont proportionnellement les plus nombreux (presque aussi nombreux que les *Toxaster*) alors qu'ils sont très rares, voire absents à d'autres époques.

Cette faiblesse numérique des *Toxaster* peut être comprise comme la conséquence de conditions de milieu difficiles pour les spatanges et donc néfastes aux *Toxaster* déjà trop spécialisés pour s'adapter facilement à un biotope peu favorable. De là viendrait leur nanisme.

Les apports trophiques étaient peut-être insuffisants pour que la croissance des espèces de grande taille (*Tetraromania* et *Toxaster*) s'opère normalement.

Quant aux *Disaster* certainement moins vulnérables ils n'ont pas été perturbés dans leur développement et ont alors profité de ce milieu peu favorable aux *Toxaster* pour s'implanter en nombre.

Un tel schéma étaye l'hypothèse du nanisme tout en expliquant le caractère sélectif du phénomène aux dépens des *Toxaster* et des *Tetraromania*.

### 5) CONCLUSION

Il se dégage de l'ensemble de ces arguments une majorité de faits en faveur du nanisme qui semble bien être le facteur responsable de la petite taille des *Toxaster* et des *Tetraromania*. La thèse de populations naines et complètes s'impose donc ici.

## III - Conclusion : déterminisme du nanisme

Le nanisme de ces oursins ne relève pas d'un contrôle génétique (dwarfing) puisque tous les individus de deux espèces différentes sont concernés mais il s'agit, très probablement, d'un cas de nanisme déterminé par l'environnement (stunting).

Ce type de contrôle écologique de la taille et du développement est bien connu chez les spatanges actuels. En 1966, J.B. Buchanan (6) a étudié des peuplements d'*Echinocardium cordatum* PENNANT en mer du Nord et a constaté que les oursins placés dans des conditions défavorables, à la limite de la survie de l'espèce, montraient un ralentissement considérable de leur développement et restaient toujours petits. Dans certains cas la maturité sexuelle pouvait même ne jamais être atteinte, le dème concerné étant alors condamné à l'extinction. Au contraire, les individus de populations installées dans un site plus accueillant

se développaient normalement et atteignaient jusqu'à deux fois et demi la taille des précédents. La taille se comporte donc comme un caractère extrêmement sensible aux variations du biotope qui peuvent suffire à induire un phénomène de nanisme chez des spatanges.

Quant aux facteurs écologiques précis qui ont induit ce cas de nanisme, il est très difficile de les déterminer, le faciès n'apportant aucun renseignement particulier sur l'environnement de la zone à Loryi. On peut simplement dire que cet environnement devait être celui d'une vasière tranquille correspondant à un milieu carbonaté riche en apports terrigènes fins (argiles) et pauvre en microfaune et en débris organiques et donc pauvre en apports trophiques. Cette pauvreté peut être interprétée comme le reflet de conditions écologiques limitantes.

A. Hallam (7) a longuement discuté la façon dont différents facteurs écologiques pouvaient influencer la taille d'organismes marins. Certains de ces facteurs peuvent être évoqués pour expliquer le nanisme des oursins de Castellane mais aucun d'entre eux, que ce

soit la quantité de nourriture, la turbidité, la nature du fond (très importante pour des dépositivores), la température, la composition chimique de l'eau de mer... n'apparaît déterminant.

### Références bibliographiques

- (1) COTILLON P. - *Mém. Bur. Rech. géol. min.*, Paris, 68, 1971, 313 p.
- (2) ORBIGNY A. d' - *Paléontologie française*, Masson édit., Paris, 6, 1853-55, 596 p., atlas, pl. 801-1006.
- (3) COTTEAU G. - *Bull. Soc. géol. France*, Paris, (2), 20, 1863, p. 355-363.
- (4) LAMBERT J. - *Bull. Soc. Sci. Hist. nat. Yonne*,

Auxerre, 43 (3), 1889, p. 45-59.

(5) DAVID B. - *Géobios*, Lyon, 13, 6, 1980, p. 903-926.

(6) BUCHANAN J.B. - *Journal mar. biol. Ass.*, London, 46, 1966, p. 97-114.

(7) HALLAM A. - *Palaeontology*, Londres, 8, 1, 1965, p. 132-155.